

HYMENOPTERA'LARDA PHEROMON'LAR

Hikmet ÖZBEK (1)

Ö Z E T

Böcek türleri arasındaki haberleşmenin sağlanmasında Pheromonlar büyük önem taşırlar. Pheromon kelimesi ilk defa 1959 da kullanılmış ve bundan sonra bu konuda yoğun çalışmalar yapılmaya başlanmıştır. Vücudun muhtelif yerlerine lokalize olmuş bezler veya hücreler tarafından salgılanan ve Pheromon adı verilen kimyasal maddeler atmosfere yayılmakta ve aynı türün diğer bireyleri tarafından fark edildiğinde bu bireylerde özel reaksiyonlar meydana getirmektedir.

Pheromonların önemi sosyal böcekler için soliter olanlara oranla daha fazladır. Bir arı veya karınca kolonisinin yaşamını muntazam bir şekilde sürdürmesi pheromonların yardımıyla olmaktadır. Erkek ve dişilerin birbirlerini bulmasında, düşmanlardan korunmada, gıda maddelerini bulmada, gıdaca zengin yerlerin aynı kolonideki diğer fertlere bildirilmesinde ve bir kolonideki iş bölümünün düzenli bir şekilde devamında pheromonlar önem taşırlar.

GİRİŞ

Birçok böcek türlerinin yaşamlarını sürdürebilmeleri için fertler arasında bir komünikasyonun olması gerektiği böcek ekolojistleri ve biyolojistleri tarafından yıllarca önce ortaya konmuştur. Böceklerin büyük bir kısmı biseksüel olarak çoğaldığına göre, erkek ve dişilerin çiftleşmek maksadıyla bir araya gelmeleri hiçbir zaman tamamen tesadüfi olmamaktadır. Diğer taraftan ce-

miyet halinde yaşayan böceklerde bireyler arasında fevkaleden bir düzen kurmuş olan, hatta bu durumlarından dolayı insanlara dahi örnek olan arılar, karıncalar, termitler bu düzenli yaşayışlarını muntazam bir şekilde yürüttükleri muhabere sistemlerine borçludurlar.

Böcek türlerinin bireyleri arasındaki bu haberleşmeği PHEROMONE adı verilen, biyolojik olarak aktif kimyasal

(1) Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Kürsüsü Doçenti.

maddeler sağlamaktadır (Birch 1974). Bu terim ilk defa Karlson and Lüscher (1959) tarafından kullanılmıştır. Karlson ve Lüscher'in tanımlarına göre pheromone: "Bir türe ait birey tarafından atmosfere salgılanan ve aynı türün diğer fert veya fertlerince farkedildiğinde özel reaksiyonlar meydana getiren kimyasal maddelerdir". Pheromonlar hormonlara benzemekle beraber bunlardan farklıdır. Hormonlar özel endokrin bezleri veya sinir sisteminin salgı hücreleri tarafından salgılanırlar. Bu salgılar organizmanın vücudu içerisinde olmakta ve oradan kana geçmekte veya doğrudan doğruya sinir sistemini etkilemekte; büyüme, gömlek değiştirme ve gelişmeye etki ederek organizma içerisinde regulasyonu sağlamaktadır. Pheromonlar vücut dışına, yani atmosfere salgılanırlar. Aynı türün diğer bireyleri tarafından fark edildiğinde alıcı ferдин davranışları veya fizyolojisi değişiklik arz eder.

Pheromonlar bütün böcek takımlarında mevcuttur. Pheromon salgılayan her tür için bunların önemi oldukça fazla olmakla beraber, cemiyet halinde yaşayan böcekler için pheromonlar çok daha önemlidirler.

Hymenopteralarda pheromon hasil eden bezleri şöyle sıralayabiliriz:

1. MANDİBULAR bezler; bunlar torba şeklinde olup mandibulanın bazaline açılırlar.

2. NASSANOFF bezi; 6. ve 7. abdominal terganın arasındadır. Birkaç hücreden meydana gelmiştir. Her hücre dar bir kanal ihtiva eder ve bu kanal dışarıya açılır. Bu bez *Apis mellifera*'nın işçi arılarında çok iyi gelişmiştir.

3. DUFOR bezleri, bunlar bilhassa karıncalarda çok iyi gelişmiştir. Abdomende yer alırlar ve ovipositorle irtibat halindedirler.

4. PAVAN bezi; 6. abdominal sternumda bulunur.

5. KOZHEVNİKOV bezi; abdomende iğnenin basalinde yer alır.

Pheromonlar fonksiyonlarına göre birtakım gruplara ayrılırlar.

I. Sexual Pheromon'lar

Bu pheromonlar hemen hemen her böcek türü tarafından meydana getirilirler. Genel olarak dişiler salgılamakla beraber Jacobson (1965) bazı türlerde erkeklerin de bunu salgıladıklarını ve bu suretle dişileri cezbettiklerini belirtmektedir. Bal arılarında sexual pheromone ana arı tarafından mandibular bezlerden salgılanır. Mandibular bezin salgıladığı bu pheromon mandibulanın oyuk olan iç kenarları boyunca gelir ve dışarı çıkar. Butler (1954) tarafından 9-oxodec-2-enoic asit olarak isimlendirilen bu bileşik, daha sonra Collow and Jonston (1960); Barbier et al. (1960) ve Butler et al. (1961) tarafından sentezlenmiştir. Bu bileşik sadece sexual pheromon olmayıp başka fonksiyonları da vardır. Ana arı sıcak ve güneşli bir günde genellikle saat 12.00-15.00 arası kovanından dışarı çıkar, 12 metre kadar yükseldikten sonra bu pheromon'u salgılar. Bunu fark eden erkek arılar ana arıya doğru uçar ve onu bulurlar (Pain 1973.).

Gerig (1972) *A. mellifera* erkeklerinin başlarından bir kokunun ifraz edildiğini ve bunun da diğer erkekleri

cezbettiğini belirtmektedir. Bazı araştırmacılar 9-oxodec-2-enoic acidin sadece erkekleri cezbetmekle kalmayıp aynı zamanda erkekleri heyecanlandırıcı ve sexüel arzularını artırıcı olduğunu da belirtmektedirler.

Butler et al. (1964) ana arı mandibular bezlerinin bir başka pheromon olan 9-hydroxydec-2-enoic acit salgılandığını ve bunun da aynı şekilde erkekleri cezbettğini belirtmektedirler. Ancak bu bileşiğin kimyasal yapısı, 9-oxodec-2-enoic acide benzemesine rağmen sex cezbedici olarak daha az etkili olduğu belirtilmektedir.

Bombus türlerinin erkeklerinin mandibular bezlerden meydana getirdikleri pheromonlarla diğer erkekleri ve çiftleşmemiş ana arıyı cezbettğini belirtilmektedir (Pain 1973). Butler (1970) *Bombus terrestris* türü erkeklerinin mandibular bezlerden çıkardıkları bir pheromon ile ana arı etrafında dolaşarak dairevi uçuşlar yapıp bir yörünge çizdiklerini kaydetmektedir.

Pain, ilk defa Holldobler'in 1971 yılında karıncalardan sex pheromon'u elde ettiğini belirtmektedir. *Xenonyrmex floridanus* türünün dişilerinin zehir bezlerinden salgıladıkları pheromonlar erkekler için hem cezbedici hem de cinsi arzuları artırıcı olmaktadır. Dişilerde sex cezbedici pheromonlar genel olarak abdomenin son segmentlerinde lokalize olmuşlardır. Böcek bu segmentleri körukvari hareket ettirerek pheromonların çıkarılıp atmosfere yayılmasını sağlar. Genel olarak dişiler çiftleşinceye dek pheromon salgılar. Bazen dişiler ortaya çıkmadan da erkeklerin pheromon çıkarıp dişileri cezbettikleri saptanmıştır. Örneğin *Megarhyssa* sp. (Ichne-

umonidae) parazit böceği erkekleri, içerisinde dişiler olacak olan pup bulunan ağaç görevdesi etrafında toplanarak dişilerin çıkmasını beklemektedirler (Pain 1973).

II. Alarm Pheromon'ları

Alarm pheromonları, böceklerin kendilerini düşmanlarına karşı korunmak maksadıyla salgılanırlar. Pheromon salgılandığını anlayan bireylerde aşırı heyecanlanma ve panik olacağı gibi bunun tam zıttı da olmakta; normal aktivite durmakta ve koloni bir sessizlik ve hareketsizlik içerisinde girmektedir.

Pogonomyrmex badius türünde pheromon düşük konsantrasyonda olduğunda cezbedici olduğu halde konsantrasyon artınca klonide bir heyecanlanma, fertlerde hücum edici bir pozisyon takınma, sağa sola kaçışmalar olmakta, işçiler toprağı kazmağa başlamaktadırlar. *Atta rubropilosa* ve *Onychomyrmex hedleyi* de alarm pheromono olan citral karıncalarda bir hücum geçme durumu yaratır. Diğer taraftan *Tapinoma sessile* türüne bağlı karıncalar alarm pheromon'unu fark ettiklerinde göç etmeğe başlarlar (Pain, 1973).

Hymenopterler alarm pheromon'u olarak çeşitli kimyasal maddeler salgırlar. Blum (1969) şimdiye kadar 20 kimyasal maddenin salgılandığını saptandığını belirtmektedir. Bunlar; ketonlar, aldehydler, terpenler, ester benzeri isopentyl (isoamyl) acetat ve bazı hidrokarbonlardır.

Birçok karınca ve arı türlerinin çıkardıkları alarm heromonları keton bileşikleridir (Blum, 1974). Myrmicinae (Formicidae) türleri ethyl keton bile-

şikleri çıkarırlar, bunlardan mandibular bezlerin salgıladığı beş bileşiğin teşhisi yapılmıştır. Dolichoderinae (Formicidae) türleri ise methyl keton bileşikleri salgırlar. Fakat bu bileşiklerden birisi olan 2-heptanone Mirmiciana alt familyasına bağlı *Atta* cinsi tarafından da meydana getirilir (Blum et al. 1968; Moser et al. 1968).

Monoterpen aldehyd'ler bilhassa arılarda oldukça fazla görülür. Citral izomerleri *Hylaesus cressoni* (Cockerell) (Colletidae) türünde teşhis edilmiştir (Blum and Bohart, 1972). Citral izomerleri bazı Formicinae karıncalarının mandibularbezlerinden de salgılanmaktadır (Chadha et al. 1962; Bergström and Löfqvist 1970). *Atta sexdens* (Myrmicinae; Formicidae) karınca türünün mandibular bez salgılarında citral izometreleri teşhis edilmiştir (Butemandt et al. 1959). Fakat bu monoterpenler alarm pheromon'u olarak her hangi bir fonksiyona sahip olmayıp, bu tür tarafından kendini düşmanlarına karşı savunmada kullanılmaktadır (Blum, 1974).

Formicinae karınca türlerinin işneleri ile irtibat halinde olan bezlerin salgıları alarm pheromon'u olarak büyük rol oynar. Bunlardan en önemlisi olan formic asid *Formica* ve *Camponotus* cinslerinde alarm pheromonu olarak büyük değer taşır (Maschwitz, 1964; Ayre and Blum, 1971). Halbuki diğer bazı cinslerde formic acid bol miktarda salgılanmasına rağmen alarm görevi yapmamaktadır. Bazı formiciana türlerinde Dufour's bezi tarafından alarm işareti veren kısa zincirli hydrocarbonlar sentezlenir (Blum, 1974).

Bal arısının işçileri iki alarm pheromon'u salgırlar. Bunlardan bi-

rincisi işnenin kılıfındaki kitinimsi membran ile alakalıdır. Fakat bez henüz tesbit edilememiştir. Bu pheromon'un isopentyl acetat olduğu Boch and Shearer (1966) ve diğer bazı araştırmacılar tarafından saptanmıştır. Bu kimyasal maddeyi Boch ve Shearer pamuğa bulaştırıp kovanın önüne koyduklarında arılar arasında birheyecanlanmanın ve aşırı hareketliliğin başladığını görmüşlerdir. Morse et al. (1967) dört *Apis* türünün değişik miktarlarda isopenyl acetate meydana getirdiklerini saptamışlardır. Bal arılarının salgıladıkları alarm pheromon'unun ikincisi mandibular bezler tarafından meydana getirilmektedir. Shearer and Boch (1965) bunun heptan-2-one olduğunu tesbit etmişlerdir. Aynı araştırmacılar heptan-2-one in isopentyl acetata oranla daha düşük bir etkiye sahip olduğunu belirtmektedirler. Morse et al. (1967) da bu pheromon'un diğer *Apis* türlerinde mevcut olmadığını, sadece *A. mellifera*'da olduğunu belirtmektedirler.

Bal arılarının ana arıları da alarm pheromon'u meydana getirir. Ana arı ve birkaç da işçi arı bir kafes içerisine alındıklarında ana arının çıkardığı bir kokunun bu işçi arıların bir araya gelmesini sağladığı Pain (1973) tarafından belirtilmektedir.

III. Agregasyon Pheromon'ları

Agregasyon pheromon'ları arı, karınca ve diğer sosyal hymenopterlerde kolonideki fertler arasında irtibatı sağlar. Bir dereceye kadar koloninin devamı bu pheromon'ların mevcudiyetine bağlıdır. Agregasyon pheromonları genel olarak ana arı tarafından meydana getirilmekle beraber, işçi ve erkek arıların da agregasyon pheromonu salgıladıkları

saptanmıştır (Blum 1974). Hatta larvaların dahi pheromon salgıladıkları belirtilmektedir. Ishay (1972) *Vespa crabrae* dişilerinin pupları ılık tutmak için bunlar etrafında toplandıklarını bunun pupların çıkardığı pheromonlardan ileri geldiğini belirtmektedir.

Bal arıları oğul verirken işçi arıların ana arı etrafında toplanmalarını, ana arının mandibular bezleri tarafından çıkardıkları iki pheromon'a atfedilmektedir. Bunlar 9-oxodec-2-enoic ve 9-hydroxydec-2-enoic asittir. Bunlardan birincisi oğul veren işçileri cezbeder, ikincisi ise bunların grup halinde kalmalarını sağlar (Butler and Simpson 1967). Diğer taraftan Morse and Boch (1971) 9-hydroxydec-2-enoic acidin oğul veren işçi arıları stabil hale getirmediği, ana arının meydana getirdiği bilinmeyen bazı pheromon tabiatındaki kamyasal maddelerin bunda etkili olduğunu belirtmektedir.

Velthuis and Van Es (1964) e göre geranic ve nerolic asit, geroniol ve citral ihtiva eden Nassanof bezinin ana arının mevcut olmadığı oğul vermelerde stabilizasyonu sağlamaktadır. Aynı araştırmacılar oğul vermelerde stabilizasyonun iki pheromon tarafından kontrol altına alınmakta olduğunu, bunlardan birincisinin ana arının mandibular bezleri tarafından salgılanan pheromon, ikincisinin ise işçi arıların Nassanoff bezleri tarafından salgılanan pheromon olduğunu saptamışlardır.

Pain (1973) ise 9-oxodec-2-enoic acid ve henüz teşhis edilmemiş olan ve ana arının mandibular bezlerinden salgılanan maddelerin ve bir de işçi arıların iğnelerinin kaidesinde yer almış olan Kozhevnikov bezlerinden salgılanan

pheromonların işçileri cezbedtiğini ve grup halinde ana arı etrafında toplanmalarını sağladığını belirtmektedir.

Bir arı kolonisi içerisinde işçi, ana arı ve erkek arıların ve hatta larvaların kompleks bir kokuları vardır. Bu koku kendi vücutlarından çıkardıkları pheromonların, yuvanın yapıldığı materyal ve yuvaya getirilen gıda maddelerinin kokularının karışımından meydana gelmektedir. İşte bu koku arının mum ihtiva eden integumenti tarafından absorbe edilmektedir. Bir bal arısı kraliçesinin vücut kokusu bu arıyı süzgeç kâğıdı üzerinde birkaç saat bekletilmek suretiyle elde edilebilmektedir. Kraliçe çıkarıldıktan sonra kokuyu absorbe etmiş olan süzgeç kâğıdı işçi arıları cezbedebilmekte ve etrafında toplanmalarını sağlayabilmektedir (Pain 1973).

Butler (1956) ana arının mandibular bezlerden çıkardığı 9-oxodec-2-enoic asidinin işçi arılar arasında yapılan gıda değişimi ile ana arılardan işçi arılara ve bir işçi arıdan diğer işçi arılara geçtiğini belirtmekte ve bu pheromon'un mevcudiyeti ile işçi arıların ana arının varlığını anlamakta ve koloninin normal yaşamını sürdürmekte olduğunu belirtmektedir. Renner and Baumann (1964) ve Velthuis (1970) e göre ana arının işçi arıları cezbedişi ve işçi arıların kovanda ana arının varlığını anlamaları, sadece mandibular bezlerin salgıladığı pheromonlara bağlı olmayıp iğne çemberinde bulunan kozhoevnikov bezlerinin ve dorsal subepidermal abdominal bezlerin çıkardığı pheromonların da önemli derecede etkisi vardır. Aynı araştırmacılar bu işi yapan pheromonların henüz teşhis edilemediklerini de kaydetmektedirler. Bu görüşe paralel olarak Pain (1973) 9-oxodec-2-enoic acidin ka-

fes içerisine alınmış arılar için tek başına cezbedici olmayıp daha başka uçucu maddeler ilâve edildiğinde, etkisini gösterdiğini belirtmektedir.

İşçi arıları ana arıya yaklaşırken veya bunların ana arı etrafında toplanmalarını sağlayan pheromonlar önemli iki özelliğe sahiptirler (Pain 1973). Birincisi işçi arıların ana arı hücre inşasını önlerler. Yani bu pheromon'un, varlığı ile işçi arılar ana arının varlığını ve ana arının normal yumurtlama görevini yaptığını anlar ve gereksiz yere ana arı hücresi inşa etmezler. İkincisi bu pheromonlar, işçi arıların ovarilerinin gelişmesini önler ve böylece işçi arılar yumurta koyma işi ile uğraşmayıp asıl görevlerini yaparlar.

Ana arı hücre inşasını men ettiren, diğer bir ifadeyle bunun inhibitoryü 9-oxodec-2-enoic ve 9-hydroxydec-2-enoic asitlerdir. Sentetik olarak elde edilebilen bu asitlerden yalnız birisinin mevcudiyeti çok az etkili olmaktadır. İkisinin karışımı ise ana arının varlığındaki etkiye yakın bir tesir göstermektedir. Fakat iki asidin karışımının etkisi yine de ana arı olduğu zamanki kadar etkili olamamaktadır (Callow 1968).

IV. İz Meydana Getiren Pheromonlar

İz pheromonları daha çok sosyal böcekler tarafından meydana getirilmektedir. Bilhassa karıncalarda bu çok yaygındır. İz pheromonları Myrmicinae alt familyasında Dufour ve zehir bezlerin, Dolichoderinae da pavan bezi, Ponerinae, Dorylinae ve Formicinae alt familyalarında ise arka bağırsak tarafından 'hasıl edilirler. Salgılanan pheromon'lar ovipositor, 6. abdominal ster-

num ve anüsten dışarı çıkar. *Crematogaster* cinsine bağlı karıncalarda ise iz pheromonları posterior tibiaeda bulunur. Meliponinae alt familyası karıncalarında dişiler iz pheromonlarını mandibular bezlerden salgırlar (Pain 1973).

İzler karınca yolda ilerlerken abdomenin ucunu belirli mesafelerde yere değdirmek suretiyle, noktalar meydana getirerek yapılır. Birçok türlerde bu noktaları fark etmek oldukça zor olmasına rağmen *Lasius fuliginosus* (Formicidae) türünde sıvı damlacıklarının kolayca fark edildiği belirtilmektedir. Birçok hallerde bu karıncanın noktalar halinde meydana getirdiği iz, diğer karıncalar tarafından da noktalanmakta ve bir çizgi veya hat halini almaktadır.

Karıncaların meydana getirdiği bu izlerin bazıları keşif, bazıları da işçilerin gıda ikmal ile ilgilidir. Keşif izleri gıda aramak için yuva dışına çıkmış olan karıncaların meydana getirdikleri izlerdir. Ponerinae ve Dorylinae alt familyalarına mensup asker ve kör işçi karıncalar devamlı olarak keşif izleri meydana getirirler. Bu türlerde sürekli olarak kullanılan bir yuva mevcut değildir. Muvakkat karargahlara sahiptirler. Bir fert tarafından meydana getirilen bu izler pek bariz değildir. Fakat bir kolonideki fertlerin tümünün meydana getirdiği izler önemli olup kuru şartlarda iki hafta kadar etkisini devam ettirdiği belirtilmektedir. Bu izler erkek karıncalar tarafından da kullanılır. İlk uçuşa çıkmış olan erkek karınca bu izleri bulur ve bunların yardımıyla karargaha kolayca döner (Pain 1973).

Gıda ikmal izleri sadece işçi karıncalar tarafından meydana getirilir. Uygun bir gıda kaynağı bulduklarında yuvaya dönüş bu izlerle olur. Myrmicinae,

Dolichoderinae ve Formicanae alt familyaları işçi karıncalarında gıda ikmal izleri çok yaygındır. Bunlar çok kısa süre etkilerini gösterirler. Azami bir gün kadar kalabilirler.

Solenopsis sp. işçi karıncası yiyecek toplamak için yuvadan dışarı çıkıp dolaşırken taşıyamayacağı kadar büyük yiyecek maddelerine rastladığında iz yaparak yuvaya döndüğü, taşımakta olduğu yiyecekleri yuvaya bıraktıktan sonra yaptığı izle tekrar geri dönüp bıraktığı yiyecekleri taşıdığı belirtilmektedir (Pain 1973). Aynı türün işçileri buldukları bu besin maddeleri ile yuva arasında bu şekilde yiyecek taşırken koloninin başka fertlerine yolda rastladıklarında onların önüne geçip üzerine tırmandığı ve bazı hareketler yaptıkları ve bu şekilde izin varlığını belirtmeğe çalıştıkları kaydedilmektedir (Pain 1973). Pain bir Amerikan karınca türü olan *Acanthomyops interfectus*'un işçilerinin yuvadan itibaren başlayıp bulacakları yiyeceğe kadar arka barsaktan anüs yoluyla çıkardıkları pheromon ile iz yaptıklarını belirtmektedir.

Atta texana türü tarafından meydana getirilen methyl 4-methylpyrrolé-2-carboxylate ilk defa karınca iz pheromonu olarak teşhis edilen bileşik olup zehir bezi tarafından salgılanır (Tumlinson et al. 1971, 1972). Sonnet and Moser (1972) bunu sentetik olarak elde etmiş ve karıncaların bu bileşik-

ten meydana getirilen izleri takip ettiklerini saptamışlardır.

Bal arılarının da iz pheromonları meydana getirdikleri birçok araştırmalarla ortaya konmuştur. Fakat bunlar karıncalar kadar ileri durumda değildir. Nektar veya pollen toplamadan dönen işçi arıların kovana girmeleri engellenecek olursa bir müddet sonra aynı arılar tekrar kovana döndüklerinde herhangi bir müdahale edilmediği halde kovanın giriş kapısında bir müddet bekledikleri ve Nassanoff bezlerinden pheromon salgıladıkları ve sonra içeri girdikleri belirtilmektedir (Lecomte 1950; Butler et al. 1970).

Lecomte (1956) arı kovanını bulduğu yerden 180 derece döndürmüş ve araziden dönen işçi arıların kovanın ilk pozisyondaki giriş deliğinin bulunduğu yere kondukları ve kovanın etrafında yürüyerek yeni giriş deliğini bulduklarını görmüştür. Lecomte bu durumu işçi arıların Nassanoff bezlerinden çıkardığı pheromonlarla meydana getirdiği izle atfetmektedir. Chauvin (1962) işçi arıların tarsuslarında bulunan Arnhart bezlerinin iz pheromonları çıkardığını belirtmektedir. *Vespa vulgaris*'in de tarsal bezlerden iz pheromonları salgıladıkları kaydedilmektedir (Pain 1973). Soliter arılardan olan Colletidae familyasına mensup bazı türler mandibular bezlerden salgıladıkları neral ve genenal gibi kimyasal maddelerle izler meydana getirirler (Blum and Bohart 1972).

L İ T E R A T Ü R

Ayre, G.L. and M.S. Blum. 1971. Attraction and alarm of ants (*Camponotus* spp. Hym: Formicidae).

by pheromones. *Physiol. Zool.* 44: 77 - 83.

- Barbier, M., E. Lederer and T. Nomura. 1960. Shynthese de l'acide cete-9 d'ecene-2-trans o ique et de l'acide ceto-8-nonene-2-trans O ique. C.R. Acad. Sci. (Paris) 251: 1131 - 1135.
- Bergström, G. and J. Löfqvist. 1970. Chemical basis for odour communication in four species of *Lasius* ants. J. Insect Physiol. 16 : 2353 - 2375.
- Birch, M. 1974. Pheromones. North-Holland Publishing company Amsterdam. London 495 pp.
- Blum, M.S. 1969. Alarm pheromones. Ann. Rev. Entomol. 14: 57-80.
- Blum, M.S. 1974. Pheromonal sociality in the Hymenoptera. In: Pheromones North Holland Publishing Company Amsterdam, London; ed. M. Birch. pp. 222 - 249.
- Blum, M.S. and G.E. Bohart 1972. Neutral and geraniol: Identification in a colletid bee. Ann. Entomol. Soc. Amer. 65 : 274 - 275.
- Butenandt, A., R. Beckmann, D. Stamm and E. Hecker. 1959. Über den Sexual-Lockstoff des Seiderspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. Z. Naturforsch. B. 14: 283 - 284.
- Butler, G.C. 1954. The method and importance of the recognition by a colony of honey bees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. Trans. Roy. Entomol. Soc. London 105 : 11 - 29.
- Butler, C.G. 1956. Some further observations on the nature of "Queen substance" and of its role in the organization of a honey bee community. Proc. Ro. Entomol. Soc. London Ser. A 31 : 256 - 257.
- Butler, C.G. 1970. Chemical communication in insects: behavioral and ecological aspects. In communication by Chemical Signals Vol. I eds. J.w. Johnston, D.G. Moulton and A. Turk. Appleton-Century Crofts. New York pp. 35 - 78.
- Butler, C.G., R.K. Collow and N.C. Johnson. 1961. The isolation and synthesis of queen substance, 9-oxydec-trans-2-enoic acid, a honeybee pheromone. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 155: 417 - 432.
- Butler, C.G., R.K. Collow and J.R. Chapman. 1964. 9-Hydroxydec-trans-2-enoic acid, a pheromone stabilizing honey bee swarms. Nature (London) 201 : 733.
- Butler, C.G. and J. Simpson. 1967. Pheromones of the queen honey bee which enable her workers to follow her when swarming. Proc. Roy. Entomol. Soc. London. Ser. A 42 : 149 - 154.
- Butler, C.G., D. J.C. Fletcher and D. Watler. 1970. Hive entrance finding by honey bee foragers. Anim. Behav. 18 : 78 - 91.
- Callow, R.K. and N.C. Johnston. 1960. The chemical constitution and synthesis of queen substance of honey bees (*Apis mellifera*) Bee world 41 : 152 - 153.
- Chadha, M.S., T. Eisner, A. Monro and J. Meinwald. 1962. Defence mechanisms of arthropods. J. Insect Physiol. 8 : 175 - 179.

- Gerig, L. 1972. Ein weiterer Duftstoff zur Anlockung der Drohnen von *Apis mellifica* (L.). Z. Angew. Entomol. 70 : 286 - 289.
- Ishay, J. 1972. Thermoregulatory pheromones in wasps. Experientia 28:1185 - 1187.
- Jacobson, M. 1965. Insect sex attractants. J. Wiley and Sons, New York 154 pp.
- Karlson, P. and M. Lüscher 1959. Pheromones a new term for a class of biologically active substances. Nature (London) 183:55-56.
- Lecomte, J. 1956. Über die Bildung von "Strassen" durch Sammelbienen, deren Stock am 180° gedreht wurde. Z. Bienenforsch. 3: 128-133.
- Maschwitz, H.w. 1964. Alarm substances and alarm behavior in social Hymenoptera. Nature (London) 204: 324 - 327.
- Morse, R.A., D.A. Shearer, R. Boch and A.w. Benton. 1967. Observations on alarm substances in the genus *Apis* J. Apicult. Res. 6: 113- 118
- Morse, R.A. and R. Boch. 1971. Pheromone concert in swarming honey bees (Hymenoptera Apidae). Ann. Entomol. Soc. Amer, 64 : 1414 - 1417.
- Moser, J.C., R.G. Brownlee and R.M. Silverstein, 1968. The alarm Pheromones of *Atta texana*. J. Insect Physiol. 14: 529 - 535.
- Pain, J. 1973. Pheromones and Hymenoptera. Bee world 54 : 11 -24.
- Renner, M. and M. Baumann 1964. Über Komplexe von subepidermalen drüsenzellen der Bienenkönigin. Naturwissenschaften 51 : 68 - 69.
- Shearer, D.A. and R. Boch. 1965. 2-heptone in the mandibular gland secretion of the honeybee. Nature London 206 : 530.
- Sonnet, P.E. and J.C. Moser 1972. Synthetic analogs of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana* (Buckley). J. Agr. Food. Chem. 20 : 1191 - 1194.
- Tumlinson, J.H., R.M. Silverstein, J. C. Moser, R.G. Brownlee and J.M. Ruth. 1971. Identification of the trail pheromone of a leaf cutting ant, *Atta texana*. Nature (London) 234 : 348 - 349.
- Tumlinson, J.H. , J.O. Moser, R. M. Silverstein, R.G. Brownlee and J. M. Ruth. 1972. A. volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta texana*. J. Insect. Physiol. 18 : 809 - 814.
- Velthuis , H.H.w. 1970. Queen substance from the abdomen of the honeybee queen. Z.Vergl. Physiol. 70 : 210 - 222.
- Velthuis, H.H.w. and J. van Ess. 1964. Some functional aspects of the mandibular glands of the queen honeybee. J. Apicult. Res. 3 : 11-16