

İşçi Arılarda (*A. mellifera* L.) Yumurta Denetleme Davranışı

Gonca Özmen Özbakır

Harran Üniversitesi Ziraat Fakültesi Zootekni Bölümü, Şanlıurfa

e-posta: gozmenozbakr@harran.edu.tr; Tel: +90 (414) 318 1352; Faks: +90 (414) 318 3682

Özet

Bal arılarında, işçi arıların üreme yetenekleri ana arı ve yavrular tarafından salgılanan feromonlarla engellenmektedir. İşçi arılardaki fonksiyonel yumurtalıklar bu feromon baskısı ortadan kalktığı zaman aktif hale geçmekte ve kolonide yalancı ana arılar tarafından bırakılan dölsüz yumurta sayısı artmaktadır. Ancak ana arılı normal kolonilerde de düşük oranlarda olmakla birlikte işçi arıların yumurtlayabildiği gözlenmiştir. Koloni içerisinde bu şekilde işçi arılar tarafından bırakılan erkek arı yumurtalarının diğer işçi arılar tarafından tespit edilerek ortadan kaldırılması söz konusudur. İşçi arıların bu davranışına “denetleme” (*worker policing*) davranışı adı verilmiştir ve bu davranışın mekanizması konusunda farklı hipotezler ileri sürülmüştür. Bu çalışmada işçi arılarda denetleme davranışı gösterme ya da göstermeme durumları ve olası sebepleri irdelenmiştir.

Anahtar kelimeler: Bal arısı, *A. mellifera* L., işçi arı denetlemesi, yumurta işaretleme feromonları, anarşik sendrom

Worker Policing Behavior in Honey bees (*A. mellifera* L.)

Abstract

In honeybees, reproduction ability of workers were suppressed by pheromones of queen and broods. Functional ovaries of workers are activated when the pheromone pressure has been removed and consequently the number of unfertilized eggs which laid by workers are increased in the colony. Nevertheless, some workers can lay in queenright colonies and this eggs develop into adult males in lower rates. Normally, worker-laid eggs are recognized and removed by other worker honeybees. This behavior named as ‘worker policing’ and some hypothesis are revealed about this system. In this study, worker policing mechanism, its possible causes and consequences were summarized in honeybees.

Key words: Honey bee, *A. mellifera* L., worker policing, egg-marking pheromones, anarchic syndrome

Giriş

Bal arısı kolonisinde; bir adet ana arı, mevsime bağlı olmakla birlikte 20-60 bin arasında işçi arı ve sıfırdan iki bine kadar değişen sayılarda erkek arı bulunmaktadır. Ana arı gelişmiş üreme kapasitesiyle ve salgıladığı feromonlarla koloninin devamlılığını ve bütünlüğünü sağlayan bireydir. Yavruların bakımı ve beslenmesi, petek örme, savunma gibi kovan içi görevler ile nektar ve polen toplanması gibi kovan dışı görevleri yerine getiren işçi arılar da dişi bireyler olmalarına rağmen ana arılı kolonilerde yumurta üretme kapasiteleri baskılanmıştır.

Sosyal koloniler halinde yaşayan arıların büyük çoğunluğunda dölsüz yumurtalardan erkek arıların, döllü yumurtalardan da dişi arıların geliştiği haplodiploid cinsiyet belirleme sistemi vardır. Çoğu sosyal böcekte işçi arılar çiftleşme yeteneğini kaybetmiş olmalarına rağmen dölsüz yumurta üretebilen fonksiyonel yumurtalıklara sahiptirler. Ana arının birden fazla erkek arı ile çiftleşmesi sonucu olarak kolonideki işçi arılar ana arının erkek yavrularına, diğer

işçi arıların erkek yavrularına göre daha ilgili davranırlar. Bir kolonide yumurtlayan işçi arılar bulunduğu bu yumurtalardan çıkan kendi erkek dölleri ile aralarındaki akrabalık derecesi 0.5 olmaktadır ancak ana arının erkek dölleri ile aralarındaki akrabalık derecesi 0.25 olmak üzere daha düşüktür, her bir işçi arının diğer işçi arıların erkek dölleri ile akrabalık dereceleri ise 0.125’tir. Bunun sonucu olarak, her bir işçi arı diğer işçi arıların döllerini yetiştirmektense kendi döllerini yetiştirmeyi tercih etmektedir. Bu, diğer işçi arılar tarafından işçi arı yumurtalarının kaldırılmasını kapsayan, işçi arıların üremesini engellemek için bir evrim mekanizması oluşmasına sebep olur. Bu olay teorik olarak bal arılarında keşfedilmiş ve işçi arı denetlemesi (*worker policing*) olarak isimlendirilmiştir (Ratnieks, 1988). Elektroforetik markerler kullanılarak ana arılı bal arısı kolonilerinde yumurtlayan işçi arılar olduğu belirlenmiştir. Kolonideki erkek arı yumurtalarının yaklaşık %7’si işçi arı yumurtasıdır ve bu yumurtaların %99.88’i işçi arı denetlemesi sonucu olarak çok hızlı bir şekilde kaldırılmaktadır. Başka bir deyişle kolonideki

erkek arıların sadece %0.1'i işçi arı yumurtalarından gelişmektedir (Visscher, 1989; 1996). İşçi arı denetlemesine, *Apis mellifera* (Ratnieks ve Visscher, 1989), *Apis cerana* (Oldroyd ve ark., 2001) ve *Apis florea* (Halling ve ark., 2001) olmak üzere üç *Apis* cinsinde, bazı yabancı arılarda (Foster ve Ratnieks, 2000; Foster ve Ratnieks, 2001) ve bazı karıncalarda (Kikuta ve Tsuji, 1999; Monnin ve Peeters, 1997) rastlanmıştır (Halling ve Oldroyd, 2003). Visscher ve Dukas (1995)'e atfen Barron ve ark. (2001)'nin bildirdiğine göre; işçi arı denetlemesinin *A. mellifera*'da ikinci bir mekanizması ise kolonide yumurtlayan işçi arılara gösterilen saldırganlık davranışıdır. Ancak bu, diğer bal arısı türlerinde henüz araştırılmamıştır. Ana arılı *A. florea* kolonilerinde işçi arı yumurtlama davranışı oldukça nadirdir. Aktif yumurtalığa sahip hiç bir işçi arı (n=800) aynı zamanda genetik olarak akrabalık belirleme (*mikrosatellite*) analizi sonuçlarına göre işçi arı tarafından bırakılan hiçbir erkek arı yumurtası bulunamamıştır (n=564) (Halling ve ark., 2001). *A. cerana* kolonilerinde işçi arılarda yumurtalık aktivasyonu daha yaygındır. Bir hatta, gelişmiş ovaryumlara ve yaşama gücüne sahip yumurta bırakabilen işçi arıların (%1-5) bulunduğu bildirilmektedir. *A. cerana* kolonileri ana arısız bırakıldığında, 4 gün sonra işçi arıların %15'inin, 6 gün sonra %40'ının ovaryumları aktifleşmektedir. *A. cerana* işçi arıları *A. florea* ve *A. mellifera* da olduğu gibi aynı yolla işçi arı yumurtalarına denetleme davranışı göstermektedir ancak diğer türlere göre biraz daha toleranslı bir şekildedir. Bununla birlikte dört koloniden toplam 652 erkek arı pupasında mikrosatellite analizi sonucuna göre işçi arılar tarafından yumurtlanan tek bir erkek arı dölü bulunamamıştır (Oldroyd ve ark., 2001). Benzer şekilde *Bombus terrestris*'te işçiler tarafından üretilen erkek döllerin yumurtlandıktan sonra hemen hemen hepsinin yendiği, ana arı ve işçi arılar tarafından bırakılan yumurtaların yaşama gücünün eşit olduğu, işçi arıların ana arı yumurtalarını işçi arı yumurtalarından ayırt edebildikleri gözlem, deney ve genetik belirleyiciler kullanılarak tespit edilmiştir. Araştırmacılar, çoklu çiftleşen son derece sosyal yaşayan bal arılarında bulunan yumurta denetleme davranışının üç klasik bileşeninin *B. terrestris*'te araştırılması sonucunda bal arılarında gözlenen bu davranışın akrabalık derecesi farklılıklarından kaynaklanabileceği hipotezini devam ettirmekte olduğunu ileri sürmüşlerdir. *B. terrestris*'te gözlenen yumurta denetleme-kaldırma davranışının işçi arılar arasındaki üreme rekabetinden (*selfish policing*) kaynaklandığını bildirmişlerdir (Zanette ve ark., 2012).

Yumurta Denetleme Davranışının Temel Mekanizmaları

İşçi arıların yumurta denetlemesinde, işçi arılar, ana arı ve işçi arı yumurtalarının ayırt edilmesinde bazı ayırıcı mekanizmalara sahip olmalıdırlar. Bu mekanizmanın açıklanması üzerine yapılan araştırmalarda ana arı tarafından üretilen bir yumurta-işaretleme feromonunun varlığına ve bu feromonun denetleyici işçi arılar tarafından, ana arı ve kolonideki diğer işçi arılar tarafından bırakılan yumurtaların ayırt edilmesinde kullanıldığına (Martin ve ark., 2004a), Dufour's bezinin büyük olasılıkla bu feromonların bir kaçını veya tamamını ürettiğine ya da depoladığına ve salgıladığına (Oldroyd ve Ratnieks, 2000), yumurtlayan anarşistik işçi arıların da yumurta-işaretleme feromonlarının ana arılarınkine benzer biyolojik etkilere sahip olduğuna, ana arı ve işçi arılar tarafından bırakılan yumurtaların fiziksel özelliklerinin ve yumurta yaşama gücünün farklı olduğuna dair bir takım hipotezler ileri sürülmüştür.

Ana arı tarafından üretilen yumurta-işaretleme feromonu *A. mellifera*'da ana arı yumurtalarını farklılaştırmaktadır. Bu feromon, yumurta bırakılırken yumurta yüzeyine uygulanmaktadır. Aynı zamanda ana arı Dufour's bezi etanol ekstratları ile muamele edilen işçi arı yumurtalarının denetlenme davranışını azalttığı bildirilmektedir (Ratnieks, 1995). Bal arılarında yumurta denetleme davranışı ana arı ve işçi üretimli yumurtaların ayırt edilmesinde evrimsel bir mekanizma olduğunu belirlemektedir. Bu ayırmanın bir yumurtanın feromonuna dayandırıldığı ileri sürülse de bunun ne kimyasal ne beysel kaynağı aydınlatılmamıştır. Yumurta kaynağının yapısal özelliklerine göre belirlenebilmesi için ana arı ve işçi arı tarafından bırakılan yumurtaların yüzey yapısı elektron mikroskopu taraması (SEM) kullanılarak karşılaştırılmıştır. Farklı tip yumurtalar arasında sadece çok küçük farklılıklar bulunmuştur. Bununla birlikte, yumurta yüzeyi yapısı bakımından ana arı yumurtaları işçi arı yumurtalarından ayırt edilememektedir. Yumurta tanımada kimyasal-sensör hipotezini test etmek için farklı yumurta tiplerinde detaylı bir karşılaştırmalı kimyasal analiz yapılmıştır. Tüm yumurta tipleri linear alkenler tarafından baskın bir tabaka ile kaplanmış ancak ana arı yumurtaları işçi arılarınkinden iki şekilde farklılaşmıştır. Bunlardan birincisi; ana arı yumurtalarında başlıca hidrokarbon sayısı bakımından daha çeşitli bileşimler vardır, ikincisi ise; bazı yağlı alkol asetatları, alkenler ve özellikle monometilalkanlar karakterize olmuştur. Bu iki maddenin ve asetatların orijini hala bilinmemektedir. Bu bileşimlerin işçi arı

denetleme davranışı için yumurta tanımada sinyal teşkil edip etmediğinin araştırılması gerekmektedir (Katzav-Gozansky ve ark., 2003). Ana arı ve işçi arı tarafından bırakılan yumurtaların ayırt edilmesinde Dufour's bezi salgılarının bir rolü olup olmadığı incelendiği başka bir çalışmada; bu salgılardaki hidrokarbon ve ester fraksiyonları işçi arılar tarafından bırakılan yumurtalara uygulanmıştır. Tüm bez ekstratı ya da ester fraksiyonu ve sentetik esterleri ile muamele edilen işçi arı yumurtalarının muamele edilmemiş yumurtalara göre daha uzun süre sonra kaldırıldığı ancak etkinin sadece 20 saat sürdüğü belirlenmiştir. Hidrokarbon fraksiyonu ile muamele edilmiş işçi arı yumurtaları ise muamele edilmemiş yumurtalar ile aynı oranda kaldırılmıştır. Araştırma sonuçları bu ester ya da hidrokarbonların yumurta belirleme işareti olarak fonksiyon göstermediklerini belirlemiştir (Martin ve ark., 2002). Pirk ve ark. (2004), işçi arı denetleme davranışının iki temel mekanizmasının olabileceğini belirtmişlerdir. Bunlardan birincisi; bal arılarında olduğu gibi ana arının birden çok erkek arı ile çiftleştiği türlerde işçilerin, ana arının erkek döllerine diğer işçi arıların erkek döllerine göre daha yakın akraba olmaları, ikincisi ise; işçi arılar tarafından bırakılan yumurtaların yaşama gücünün ana arı tarafından bırakılan yumurtaların yaşama gücünden daha düşük olmasıdır. Yaptıkları çalışmada, ana arı ve işçi arılardan elde edilen erkek arı yumurtalarının yaşama gücü bakımından, 96 saat sonra larvadan çıkış sayıları karşılaştırıldığında, ana arı yumurtalarında larva çıkış sayısı yaklaşık 4 kat daha fazla bulunmuştur. Ana arı yumurtalarının kaldırılma oranı ise önemli derecede daha az bulunmuştur. İlk gözlemden 2 saat sonra %80-90 ana arı yumurtası bulunurken, %25-40 işçi arı yumurtası bulunmuştur. Gözlemden 24 saat sonra tüm işçi arı yumurtalarının kaldırılmasına rağmen, ana arı yumurtasının %50-60 düzeyinde bulunduğu belirlenmiştir. Ana arı ve işçi arılar tarafından yumurtlanan yumurtaların önemli derecede farklı hidrokarbon profillerine sahip olmalarına rağmen, hidrokarbonların bal arılarında yumurta-tanıma sisteminde rolü olmadığı tespit edilmiştir (Martin ve ark., 2004b). İşçi arılarda denetleme davranışının nedenlerinin araştırıldığı başka bir çalışmada; işçi arı ve ana arı yumurtalarının fiziksel görünüş bakımından 2500 kez büyütülmüş elektron mikroskobu taramaları sonucunda bir farklılık bulunamamıştır. Ana arılı kolonilerde, potansiyel belirleme kimyasalları, solventler, buffer veya salgı ekstratları ile muamele edilen ana arı ve işçi arı yumurtaları kullanarak yumurtaların yerini değiştirme gibi biyolojik analizler yapılmıştır. Amaç ana arı yumurtalarında belirleyici

işaretlerin kaldırılması ya da yok edilmesi ile işçi arı yumurtalarına bu işaretleri eklemektir. Bir dizi kapsamlı denemeye rağmen, ana arı yumurtalarının belirleyici işaretini değiştirmeye ya da bu işaretleri işçi arı yumurtalarına eklemeye muktedir olamamışlardır. Ayrıca ana arıda esterlerin ve işçi arılarda bir alarm feromonunun (Z-11-eicosenole), diğer işçi arılar tarafından yumurtaların ayırt edilmesinde kullanılmadığı bildirilmiştir (Martin ve ark., 2005). Mattila ve ark., (2012), işçi arılarda yumurtalık gelişiminin artmasıyla koloni düzeyinde besin toplama ve dans aktivitelerinin azalması ve kritik koloni görevlerinin aksamasının ana arının çiftleştiği erkek sayısına bağlı olduğunu ileri sürmüşlerdir. Buna göre tek bir erkek arı ile çiftleşen ana arıların döllerini olan işçi arılarda yumurtalık gelişiminin daha yüksek olduğunu, işçi arıların kendi erkek döllerini yetiştirme eğiliminde olduklarını başka bir deyişle yumurta denetleme davranışı göstermediklerini ifade etmişlerdir. Bu durum isteğe bağlı denetleme davranışı (*facultative worker policing*) olarak tanımlanmıştır. Bununla birlikte, başka bir çalışmada ana arının çiftleştiği erkek sayısının deneme kolonilerinde ana arı ve işçi arılar tarafından bırakılan yumurtaların yaşaması üzerinde etkili olmadığı, yumurta denetleme davranışının hem tek erkek arı ile döllenmiş hem de çoklu çiftleşmiş ana arılı tüm deneme kolonilerinde işlediği, işçi arı yumurtalarının kaldırıldığı bildirilmiştir (Loope ve ark., 2013). Ana arı feromonlarının, işçi arı yumurtalıklarının aktivasyonunu etkileyen bir faktör olduğu bilinmektedir. Ana arı mandibular feromonu kompozisyonunun, ana arının çiftleşme statülerine göre değişim gösterdiği ve işçi arıların farklı davranışsal yanıtlar sergiledikleri belirlenmiştir. Bir çalışmada, farklı çiftleşme statülerine sahip ana arılı kolonilerde yetiştirilen işçi arıların farklı yumurtalık gelişimine sahip olup olmadığı araştırılmıştır. Aynı zamanda ana arılar arasında feromon karışımı bakımından farklılık olup olmadığını belirlemek için ana arı mandibular bezi kimyasal kompozisyonundaki değişimler incelenmiştir. İşçi arıların yumurtalık gelişiminin farklı seviyelerinin, farklı çiftleşme statülerindeki ana arı varlığı ile korelasyon gösterdiği tespit edilmiştir. Bununla birlikte ana arı mandibular bezlerinin kimyasal profilinin işçi arılara ana arının çiftleşme durumunu sinyalle ettiği belirlenmiş ve bu iki faktör arasındaki korelasyon ortaya konmuştur (Peso ve ark., 2013).

Anarşistik İşçi Arılar

Bazı ana arılı bal arısı kolonilerinde erkek arıların büyük çoğunluğunun işçi arılar tarafından yumurtlanmış

olduğu tespit edilmiştir (Châline ve ark., 2002; Montague ve Oldroyd, 1998; Oldroyd ve ark., 1994). İşçi arı denetlenmesinin yeterli olmadığı bu koloniler ‘anarşistik’ olarak isimlendirilmiştir (Oldroyd ve ark., 1994). Oldroyd ve Ratnieks (2000), anarşistik işçi arıların, ana arılardaki yumurta işaretleme sinyalinin taklit ettikleri hipotezini ileri sürmüşlerdir. Anarşistik koloniler doğada çok nadiren görülürler (Barron ve ark., 2001) bu nedenle anarşistik koloniler hakkındaki bilgiler seleksiyon ve yapay tohumlama çalışmaları ile oluşturulmuş anarşistik hatlarda (Oldroyd ve Osborne, 1999) yürütülmektedir. Bu hatlardaki bazı ana arılı kolonilerde %18’lere varan oranlarda aktif yumurtalıklara sahip işçi arılar bulunmaktadır. Montague ve Oldroyd (1998), tespit ettikleri bir anarşistik koloni ile anarşistik davranış gösteren bir hat elde etmişlerdir. Doğal olarak anarşistik davranış gösteren bu koloniden kız kardeş ana arılar elde edilerek yapay tohumlama ile kız kardeş işçi arılarının erkek döllerini ile çiftleştirilmişlerdir. İki generasyon tekrarlanan bu süreç sonunda anarşi davranışı gösteren kolonilerden bir stok elde edilmiştir (Oldroyd ve Osborne, 1999). Bal arılarında anarşistik terimi ve davranışı iki ayrı adımı içermektedir. Birincisi; işçi arılar inhibe edici (ana arı ve yavru kaynaklı) feromonların varlığına rağmen gelişmiş yumurtalıklara sahip olabilmeli ikincisi; işçi arı denetlemesine maruz kalmamış yumurta bırakabilmelidirler, sonuç olarak bu erkek arı yumurtalarının birçoğu ergin döneme kadar yetiştirilmektedir. (Hoover ve ark., 2005). ‘Anarşi sendromu’ güçlü bir kalıtsal bileşendir, büyük ihtimalle birden fazla lokus tarafından kontrol edilmektedir. Bunlar, ana arı varlığında işçi arı yumurtalık aktivesinin sağlanması ve işçi arı denetlemesinden kaçma yeteneğini ifade etmektedir (Barron ve ark., 2001). Her iki yetenek birbirinden bağımsız kalıtım gösterir (Montague ve Oldroyd, 1998). Anarşistik işçi arıların bu davranışının ortaya çıkmasında farklı faktörler etkili olmalıdır. Anarşistik işçi arı larvalarının inhibe edici bileşimleri daha az ürettiği ya da bu karışıma daha az sahip olduğuna inanılmaktadır (Oldroyd ve ark., 2001). Anarşistik işçi arı yumurtalarının normal işçi arılarınkine göre yumurta denetlemesinden kurtulmasında hem yumurtalarının kabul edilme oranının daha yüksek olduğu hem de daha az ayırt edilebilirliğe sahip oldukları ileri sürülmüştür (Oldroyd ve Ratnieks, 2000). Anarşistik işçi arıların yumurtaları ve ana arısız kolonilerden temin edilen işçi arı yumurtaları normal ana arılı kolonilere transfer edildiğinde, anarşistik işçi arı yumurtalarının yaşama gücü, ana arı tarafından bırakılan ve ana arısız işçi arılar

tarafından bırakılan yumurtaların yaşama gücü değerleri arasında orta noktada bulunmaktadır (Beekman ve Oldroyd, 2003; Oldroyd ve Ratnieks, 2000). Larval genotipin (anarşistik ya da normal kolonilerden) ve yavru feromonlarının normal genç ergin işçi arılarda yumurtalık gelişimi üzerinde etkisinin olup olmadığı araştırılmıştır. Bu amaçla, 1 günlük yaştaki anarşistik ve normal işçi arılar, iki farklı deneme düzeninde normal ana arılı kolonilere verilmiştir. Birinci denemede tüm yumurta ve larvalar anarşistik hat ana arısının döllerinden, ikinci denemede ise tüm yumurta ve larvalar normal ana arıların döllerinden oluşmaktadır. Anarşistik olmayan kolonilere verilen normal işçi arıların 12 gün sonra yumurtalıkları dissekte edilerek yumurtalık gelişimleri incelenmiştir. Normal yavrulara sahip kolonilere verilen normal işçi arıların yumurtalıklarında bir gelişme gözlenmezken anarşistik işçi arıların %16’sının gelişmiş yumurtalıklara sahip olduğu belirlenmiştir. Anarşistik hattın yavrularına sahip kolonilerde normal işçi arıların %13’ünde, anarşistik işçi arıların ise %41’inde yumurtalık gelişimi gözlenmiştir. Bu sonuçlar, anarşistik hattın larvalarının işçi arı yumurtalıklarının aktivasyonunu tam olarak engelleyecek nitelik ve nicelikte olmadığı hipotezini desteklemektedir (Oldroyd ve ark., 2001). Anarşistik ana arılar tarafından bırakılan yumurtaların kaldırılma oranını belirlemek için standart işçi arı denetleme davranışı biyolojik analizleri kullanılmıştır. Araştırma sonuçları göstermiştir ki; anarşistik ana arıların yumurtaları, normal ana arı yumurtalarına göre yaklaşık %15 daha yüksek oranda kaldırılmıştır. Bu sonucun, yumurta yüzeyinde bulunan hidrokarbon profilindeki farklılıktan kaynaklanmadığı, her iki yumurta tipinde de aynı alkan ve alkenlerin benzer oranlarda bulunduğu ifade edilmiştir. Anarşistik ana arı yumurtalarının kaldırılma oranının yüksek olmasında yumurta-tanım hatalarının doğada nadiren görülmesi ileri sürülmüştür (Beekman ve ark., 2007).

Sonuç

Ana arının var olduğu bir bal arısı kolonisinde işçi arıların erkek arı üretimi anarşi olarak tanımlanır ve doğada son derece nadir gözlenmektedir. Ancak bu davranışın anarşistik koloniler için üretkenlik bakımından önemli bir bedeli-maliyeti olduğu henüz söylenemez çünkü araştırmacılar sadece bu davranışın mekanizması üzerinde yoğunlaşmışlardır. Anarşi davranışı gösteren ve göstermeyen normal bal arısı kolonileri karşılaştırıldığında; anarşistik kolonilerde normalden fazla erkek arı üretimi sonucu kolonide besin kaynağı tüketimi artacaktır ve erkek arıların kovan içi

görevlerde yer almamaları nedeniyle koloni üretkenliği azalacaktır. Aynı zamanda anarşistik işçi arılar besin toplama faaliyetlerinde yer almalarına rağmen normal işçi arılar kadar etkin olup olmadıkları henüz açık değildir ve normal işçi arılara göre daha düşük yaşama gücüne sahip olduklarına dair bazı kanıtlar mevcuttur. Bu yüzden üretkenlik ve etkinlik bakımından anarşistik işçi arılar yerine anarşistik ana arılar üzerine yoğunlaşılmalıdır. Anarşistik ana arılar için bu durumun getirdiği olumsuz sonuç, daha düşük yaşama gücüne sahip yumurta üretimi olabilir çünkü onların yumurta-işaretleme feromonları normal ana arılarda olduğu gibi kesin ve açık bir şekilde değildir. Ancak yumurta-işaretleme feromonunun bileşimi tam olarak belirlenene kadar bu varsayım kuramsal kalacaktır (Oldroyd ve ark., 1999; Beekman ve ark., 2007).

Denetleme davranışı gösteren işçi arıların kolonideki diğer görevlerini bırakarak işçi arı tarafından bırakılmış yumurta olup olmadığını bulma ve ortadan kaldırma davranışını göstermesi hem iş gücü hem de zaman tüketimi olarak nitelendirilebilir. Aynı zamanda yumurta denetleme-kaldırma esnasında yapılacak yanlış belirlemeler; ana arı yumurtalarının kaldırılması ya da işçi arı yumurtalarının denetlenmemesi olmak üzere iki şekilde sonuçlanabilir. Bu, koloni kaynaklarının boşa harcanmasına ve koloni düzeyinde gelişim aksamasına yol açabilmektedir (Wattanachaiyingcharoen et al., 2002).

İşçi arı yumurtalıklarının aktif hale gelmesinde ve yumurta denetleme davranışında feromonlar, beslenme-besin gelişi, genetik ve çevresel faktörlerin karmaşık etkileri olduğu görülmektedir. Bu derlemede, özel olarak yumurta denetleme davranışının biyolojik temelleri ve mekanizmaları irdelenmiştir ancak sosyal bir yapı içerisinde büyük koloniler halinde yaşayan bal arılarının diğer davranış özellikleri, bu davranış karakterlerinin koloni gelişimi ve koloni verimliliği üzerine etkilerinin incelenmesinin önemi unutulmamalıdır.

Kaynaklar

Barron, A.B., Oldroyd, B.P. and Ratnieks, F.L.W. 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchistic syndrome: a review. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 199–208.

Beekman, M. and Oldroyd, B.P. 2003. Different policing rates of eggs laid by queenright and queenless anarchistic honey bee workers (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 480–484

Beekman, M., Martin, S.J., Drijfout, F. and Oldroyd, B.P. 2007. Higher removal rate of eggs laid by

anarchistic queens—a cost of anarchy? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1847–1853.

Châline, N., Ratnieks, F.L.W. and Burke, T. 2002. Anarchy in the UK: detailed genetic analysis of worker reproduction in a naturally occurring British anarchistic honeybee, *Apis mellifera*, colony using DNA microsatellites. *Mol. Ecol.* 11: 1795–1803.

Foster, K.R. and Ratnieks, F.L.W. 2000. Facultative worker policing in a wasp. *Nature* 407: 692–693.

Foster, K.R. and Ratnieks, F.L.W. 2001. Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 268: 169–174.

Halling, L.A., Oldroyd, B.P., Wattanachaiyingcharoen, W., Barron, A. B., Nanork, P. and Wongsiri, S. 2001. Worker policing and worker reproduction in *Apis florea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 509–513.

Halling, L.A. and Oldroyd, B.P. 2003. Do policing honeybee (*Apis mellifera*) workers target eggs in drone comb? *Insectes Soc.* 50: 59–61.

Hoover, S. E. R., Winston, M. L. and Oldroyd, B. P. 2005. Retinue attraction and ovary activation: responses of wild type and anarchistic honey bees (*Apis mellifera*) to queen and brood pheromones. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 278–284.

Katzav-Gozansky, T., Soroker, V., Kamer, J., Schulz, C. M., Francke, W. & Hefetz, A. 2003. Ultrastructural and chemical characterization of egg surface of honeybee worker and queen-laid eggs. *Chemoecology* 13:129–134.

Kikuta, N. and Tsuji, K. 1999. Queen and worker policing in the monogynous and monandrous ant, *Diacamma* sp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 180–189.

Loope, K. J., Seeley, T. D., Mattila, H. R. 2013. No facultative worker policing in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften* 100: 473–477.

Martin, S.J., Jones, G.R., Châline, N., Middleton H. and Ratnieks FLW. 2002. Reassessing the role of the honeybee (*Apis mellifera*) Dufour's glands in egg marking. *Naturwissenschaften* 89: 528–532.

Martin, S.J., Châline, N., Oldroyd, B.P., Jones, G.R. and Ratnieks, F.L.W. 2004a. Egg marking pheromones of anarchistic worker honeybees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol.* 15: 839–844.

Martin SJ, Jones GR, Châline N, Ratnieks FLW. 2004b. Role of hydrocarbons in egg recognition in the honeybee. *Physiol. Entomol.* 29: 395–99.

Martin, S. J., Châline, N., Ratnieks, F.L.W. and Jones, G.R. 2005. Searching for the egg marking signal in honeybees. *Journal of Negative Results* 2: 1–9.

Mattila, H.R., Smith, M.L., Reeve, H.K. 2012. Promiscuous honey bee queens increase colony

- productivity by suppressing worker selfishness. *Curr. Biol.* 22: 2027–2031.
- Monnin, T. and Peeters, C. 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadricaps*. *Naturwissenschaften* 84: 499–502.
- Montague, C.E. and Oldroyd, B.P. 1998. The evolution of worker sterility in honey bees: an investigation into a behavioral mutant causing failure of worker policing. *Evolution* 52: 1408–1415.
- Oldroyd, B.P., Smolenski, A.J., Cornuet J-M. and Crozler R.H. 1994. Anarchy in the beehive. *Nature* 371: 379.
- Oldroyd, B. P. and Osborne, K. E. 1999. The evolution of worker sterility in honeybees: The genetic basis of Failure of Worker Policing. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 266: 1335-1339.
- Oldroyd, B.P., L. Halling and Rinderer, T.E. 1999. Development and behaviour of anarchistic honeybees. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 266: 1875–1878.
- Oldroyd, B.P. and Ratnieks, F.L.W. 2000. Anarchistic honey bee workers evade worker policing by laying eggs that have low removal rates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 268–273.
- Oldroyd, B.P., Wossler, T. and Ratnieks, F.L.W. 2001. Regulation of ovary activation in worker bees: larval signal production and adult response thresholds differ between anarchistic and wild-type bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 366–370.
- Oldroyd, B.P., L.A. Halling, G. Good, W. Watanachaiyingcharoen, A.B., Barron, P. Nanork, S. Wongsiri and Ratnieks, F.L.W. 2001. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 371–377.
- Peso, M., Niño, E.L., Grozinger, C.M. and Barron, A.B. 2013. Effect of honey bee queen mating condition on worker ovary activation. *Insect. Soc.* 60: 123–133.
- Pirk, C.W.W., Neumann, P., Hepburn, R., Moritz, R.F.A. and Tautz, J. 2004. Egg viability and worker policing in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(23): 8649-8651.
- Ratnieks, F.L.W. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.* 132: 217–236.
- Ratnieks, F.L.W. and Visscher, P.K. 1989. Worker policing in honeybees. *Nature* 342: 796–797.
- Ratnieks, F.L.W. 1995. Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honeybee. *J. Apicult. Res.* 34: 31-37.
- Visscher, P. K. 1989. A quantitative study of worker reproduction in honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 247-254.
- Visscher, P. K. 1996. Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 237-244.
- Visscher, P.K. and Dukas, R. 1995. Honey bees recognise development of nestmates' ovaries. *Anim. Behav.* 49: 542-544.
- Watanachaiyingcharoen, W., B.P. Oldroyd, G. Good, L.A. Halling, F.L.W. Ratnieks and S. Wongsiri, 2002. Lack of worker reproduction in *Apis dorsata*. *Insectes Soc.* 49: 80–85.
- Zanette, L.R.S., Miller, S.D.L., Faria, C.M.A., Almond, E.J., Huggins, T.J. 2012. Reproductive conflict in bumblebees and the evolution of worker policing. *Evolution* 66(12): 3765-3777 (doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01709.x).