

ミツバチの外分泌腺

Pierre Cassier and Yaacov Lensky

昆虫の集団は機械的刺激、聴覚、視覚的刺激そして主要な刺激である化学的刺激の受容に基づいた様々な質的、量的制御を受けた安定な構造をもっている。異種の生物個体間でやりとりされるような情報を持った化学物質のうち、受け手が防衛行動を起こす物質をアロモンといい、受け手にとって有利な情報を持つ物質をカイロモンと呼ぶ。フェロモンとは、同じ種の異個体間で放出されて働く化学物質であり、受け手の行動を即時に変化させるリリーサーフェロモンと、受け手の生理的状态をある期間において変化させるプライマーフェロモンがある。各昆虫にとって、このようなフェロモンの匂いはまさに身分証明書である。

セイヨウミツバチ *Apis mellifera* L. は、頭部（大顎腺、下咽頭腺、下唇腺、頬腺）、刺針（コシェブニコビ腺、刺針鞘、棘状膜）、脚（ふ節腺）、腹部背板（ナサノフ腺、背板腺）そして腹板（ろう腺）に様々な外分泌腺を持っている。これらの分泌腺から放出されるフェロモンや揮発性分泌物には、常にタンパク質や糖タンパク質といった不揮発性の分泌物が混ざっている。そして、分泌物はそれぞれ単独に、あるいは何段階かを経て共力的に作用する。その作用はコロニー構成員の相互関係から、生殖、繁殖、巣の造営、巣内の温度調節、防衛活動、分蜂、警戒、採餌活動、カースト分化、巣仲間動員、そして餌資源の位置決めやその利用の最適化など様々な活動の制御に及ぶ。これにより、ミツバチのコロニーはしばしば恒常的に制御された超個体に例えられる。

ミツバチの女王蜂、雄蜂、働き蜂の外分泌腺は Noirot and Quennedey (1974) に定義さ

れた第Ⅰ型と第Ⅲ型に属する。

[訳注]

Noirot and Quennedey (1974) によれば、昆虫の外分泌腺には第Ⅰ型～第Ⅲ型までの類型がある。それぞれの特徴は以下の通りである。第Ⅰ型 分泌細胞は表皮細胞のひとつであり、これがクチクラによって覆われているという単純な構造をしている。通常分泌細胞の上のクチクラも分泌物はこのクチクラ層を通過して体外に放出される。

第Ⅱ型 分泌細胞は周囲の表皮細胞とはやや異なり、分泌物がクチクラを通過するのは第Ⅰ型に同じだが、その前にやや特化した柱状上皮または介在細胞と呼ばれる表皮細胞を通過する点で異なる。今のところ（1974年時点）、シロアリの腹板腺以外には知られてない。

第Ⅲ型 クチクラ管が分泌細胞に陥入しており、この管はこれを分泌した管状細胞を通過してクチクラに接続している。普通最も単純な場合には、分泌細胞がそれぞれひとつの管状細胞をもっているが、2つの分泌細胞が一つの管状細胞を共有するなど複雑な構造となる場合もある。

表 1 ふ節腺の分泌活性

供試虫	供試数	分泌量(mg ± SD) 蜂1匹当たり1時間当たり
3日齢女王蜂	5	0.218 ± 0.009
6か月女王蜂	8	0.650 ± 0.051
18～24か月女王蜂	8	0.466 ± 0.038
働き蜂	70	0.072 ± 0.020
雄蜂	70	0.063 ± 0.015

Lensky et al. (1984); Hyams (1988) より

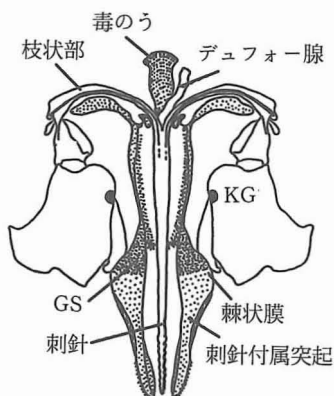


図1 腹板側から見た働き蜂の刺針器官
KG（黒い部分）はコシェブニコビ腺，GSは刺針付属突起上の腺細胞分布域
Lensky et al. (1995) を改変

第I型に属する外分泌腺

この型の外分泌腺では，分泌細胞が直接表皮に接している．発達した孔管と上クチュラの孔を通じて分泌物が外界へ出ていく．分泌物は主に非タンパク質である．

1. ふ節腺

ふ節腺は，女王蜂，雄蜂，働き蜂の各肢脚第5節にあるが，分泌細胞の活動レベルは性とその蜂の生理状態によって異なる（表1）．油状で無色のアルコール可溶性の分泌物は第5節（ふ節）と先ふ節の間にある関節間隙から分泌され，歩きまわる蜂の足跡となる．

ガスクロマトグラフィ質量分析計（GC-MS）を使用して足跡物質の研究を行った結果，少なくとも120の分画（アルカン，アルケン，アルコール，エステル，アルデヒド等）を得，27の化合物（炭素数5-35；分子量：86-492）を同定した．その中で，11分画は女王蜂に，10分画は働き蜂に，2分画は雄蜂にそれぞれ固有であった．その他の化合物はミツバチに存在する他の様々な分泌腺分泌物からも検出された（Finkel, 1983; Lensky et al., 1987）．

ふ節腺分泌物（足跡物質）の生物学的機能は，ごくわずかにしかわかっていない．女王蜂では，ふ節腺と大顎腺の分泌物が共力的に作用

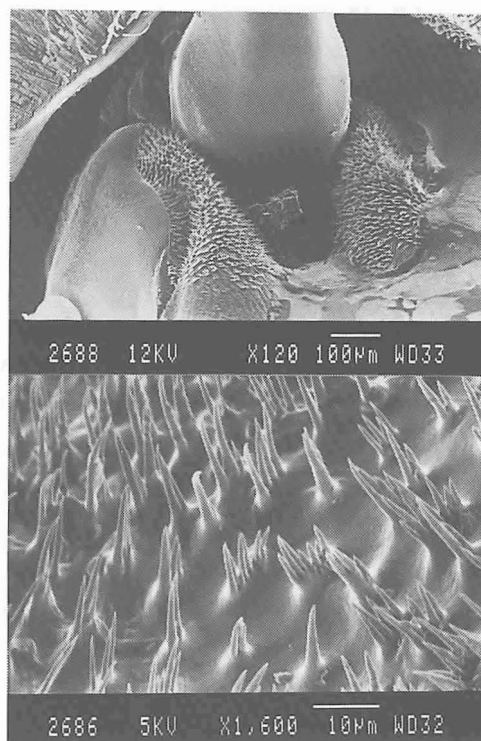


図2 棘状膜の走査電子顕微鏡像
上) 刺針の球状部（中央）とそれを包む棘状膜の全容
下) 棘状膜の拡大．膜上に見られる剛毛

し，王台形成を抑制する（Lensky and Slabezki, 1981）．働き蜂では，ふ節からの分泌物は，外勤蜂の帰巢や餌場への定位に直接的な効果を示さない．これまで働き蜂のふ節腺分泌物に誘引性があるといわれてきたが，このような誘引は，実際には花由来の成分や他個体，あるいは吐き出した花蜜等の挟雑によって引き起こされていたと考えられる．おそらく，付着力のあるふ節腺分泌物は他の様々な分泌腺（大顎腺，ナサノフ腺，コシェブニコビ腺，背板腺）から分泌されるフェロモンを捕捉し，その蒸散速度を遅らせる物質として共力的に作用すると思われる．

2. 刺針付属突起の分泌腺

働き蜂の刺針付属突起 sting sheaths の基部には外分泌組織の特徴が見られる（図1）．コシェブニコビ腺由来の揮発性成分によって引き起こされる警戒行動は，付属突起から得られる成分によって解発される反応よりかなり弱

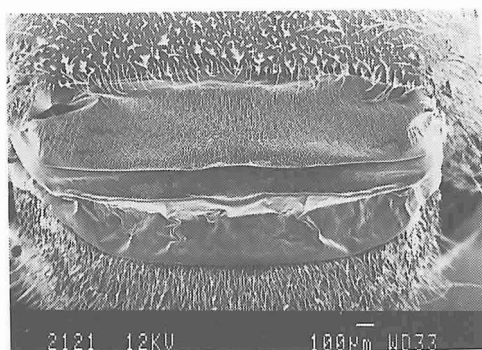


図3 背中側から見たナサノフ腺の走査電子顕微鏡像
中央部の溝状に見える部分が、分泌細胞の生産物が分泌される部分

い、付属突起とコシェブニコビ腺の双方から放出される揮発性成分は動員行動を引き起こす。したがって、これらの間には共力作用があると思われる。付属突起から放出される揮発性成分はあまりよくわかっていない (Cassier et al., 1997; Tel-Zur, 1993; Tel-Zur and Lensky, 1995)。

3. 棘状膜

試験したすべての器官の中で、棘状膜 setaceous membrane 由来の揮発性成分 (酢酸イソアミル, イソアミルアルコール, 酢酸ヘキシール, ノナノール, 酢酸ベンジール, ベンジールアルコール) が、門番に対して最も強い反応を引き出した (Cassier et al., 1994; Lensky et al., 1995)。各部位の活性については、以下の通りである。

◎誘引活性: 棘状膜 > 刺針付属突起 > 方形基板とコシェブニコビ腺 > 毒腺と毒嚢 > コシェブニコビ腺 > デュフォー腺と毒 (純毒)

◎警戒活性: 刺針付属突起 > 棘状膜 > 毒腺と毒嚢

◎刺針活性: 棘状膜 > 刺針付属突起 > 方形基板とコシェブニコビ腺 > 毒嚢

棘状膜は刺針付属突起に直接つながっていて、刺針基部を取り囲んでいる (図2上)。働き蜂と女王蜂の棘状膜上皮の微細構造は似ているが、外分泌腺の特徴は示さない。表面の剛毛などの構造は揮発性物質の蒸散する面積を増加させる (図2下)。つまり、棘状膜の外側の構造は付属突起とコシェブニコビ腺からのフェロモン

分泌物を放出するのに都合よい構造で、これは棘状膜が警報フェロモンの蓄積と放散のためのプラットフォームの役割をしていることになる。

4. ろう腺細胞群

働き蜂のろう腺 wax gland complex は表皮細胞, エノサイトおよび脂肪細胞の3種類の細胞からなる (Hepburn, 1986; Cassier and Lensky, 1995)。これらは、炭化水素, 脂肪酸, タンパク質 (lipophorin) の混合物であるワックスを共力的に分泌する。ワックスの分泌は越冬群の働き蜂でも常にみられる。ワックスは、他の外分泌腺から分泌されるフェロモンの揮発性を下げる物質として作用する可能性がある。ワックス分泌物中の揮発性 (匂い) 成分は、フェロモン成分として作用し、ワックス分泌や造巢の制御, ミツバチヘギタダニの幼虫への誘引, といった場面で効果を持つかも知れない。

第Ⅲ型に属する外分泌腺について

第Ⅲ型に属する外分泌腺 (Cassier and Lensky, 1992a; 1992b) には、それぞれの分泌細胞に貯蔵嚢がある。この分泌組織は、直接外部クチクラにつながり (例 ナサノフ腺, 背板腺, コシェブニコビ腺), あるいは最もよく発達した場合では、一般的な分泌孔につながる

表2 1~4日齢の女王蜂の背板腺分泌物の化学成分組成

1	benzoic acid (安息香酸)	C ₇ H ₆ O ₂
2	2-decanal	C ₁₀ H ₁₈ O
3	3-methyl-2, 6-dioxo-4-hexenoi acid	C ₇ H ₈ O ₄
4	1, 2-dodecadiene	C ₁₂ H ₂₂
5	cyclododecan	C ₁₂ H ₂₄
6	2-dodecanol	C ₁₂ H ₂₆ O
7	5-methyl-cyclohexanal	C ₁₀ H ₂₀ O
8	diethyl-1, 2-benzene dicarboxylate	C ₁₂ H ₁₄ O ₄
9	tetradecanoic acid	C ₁₄ H ₂₈ O ₂
10	9-hexadecenoic acid	C ₁₆ H ₃₀ O ₂
11	hexadecenoic acid	C ₁₆ H ₃₂ O ₂
12	9, 12-octadecadienoic acid	C ₁₈ H ₃₂ O ₂
13	9-(Z)-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₄ O ₂
14	tetratetracontane	C ₄₄ H ₉₀

(例 大顎腺)。

1. ナサノフ腺

ナサノフ腺 Nassanov gland,あるいは腹部臭腺と呼ばれる分泌腺は働き蜂に存在し (Winston, 1991; Cassier and Lensky, 1994), エノサイトと脂肪体細胞を伴った複合構造をもった分泌組織である。これらの細胞が、ナサノフ腺の分泌活動に果たす役割も解明されつつある (Zupko et al., 1993)。ナサノフ腺分泌物は、誘引・定位活性を持ち、巣門の入り口、分蜂群の集塊、水場、花への定位といった場面で使われる。タンパク質も分泌され、揮発性成分の誘引効果を高める作用を持つ。ナサノフ腺で生成するフェロモン成分は、化学的に同定されており、ゲラニオール、ネロール酸、ゲラン酸、(E)-シトラール、(Z)-シトラール、(E, E)-ファネソール、ネロールというテルペン系化合物からなる。主成分はゲラニオールであるが、最も誘引活性が高いのは (E)-シトラールとゲラン酸である (Winston, 1991)。

2. 背板腺

背板腺 Renner's glands / tergal glands は、女王蜂の第3, 第4, 第5背板の後方近くに存在する (Cassier and Lensky, 1992 など)。この分泌物は、交尾飛行中に、雄蜂を30cm以下の距離で女王蜂に誘引し、交尾活性を高めた。背板をパラフィンで覆われた女王蜂では、雄に対する誘引力は無処理の女王蜂より16%低くなった (De Hazan et al., 1989)。大顎腺分泌物と同様に、背板腺分泌物も数cmの距離から働き蜂を誘引した。それで女王コートを作る働き蜂は女王蜂の腹部を舌でなめたり触角で触ったりするのである。この行動は一度形成された女王コートを安定させるとともに、働き蜂の卵巣の発達を抑制するのに一役かっていると思われる。女王蜂にある背板腺は、働き蜂にあるナサノフ腺とは異なる体節にあるがその構造は全体的には似ている。つまり、第Ⅲ型の分泌組織が脂肪体細胞とエノサイトを従えた構造をしている。分泌細胞には、粗面および滑面小胞体が混在し、このことは分泌細胞が2種類の分泌物を合成できることを示唆する。すなわち、

不揮発性の高分子タンパク質成分と揮発性のある低分子のフェロモン様成分の2種類である。Renner and Baumann (1964) および Sanford (1977) によれば、この背板腺は女王蜂が生きている間はずっと活動しているというが、背板腺の分泌活性が齢に依存するかどうか明白な証拠はない。

背板腺分泌物についての様々な分析はまだ十分に行われていない。De Hazan et al. (1991) は、背板腺の領域を拭くことによって分泌物を採取し、GC-MSによって14の化合物を同定した (表2)。このうち6種類の化合物 (表2中の、1, 2, 6, 7, 10, 12の成分) が背板腺特有の成分であった。その他の化合物は以下に示すようにほかの外分泌腺にも存在するものであった (表2中の成分番号で示す)。

大顎腺: 3, 4, 8, 9, 11, 14 (De Hazan, 1986; Hyams, 1988); ふ節腺: 3, 11; 4日齢の女王蜂のコシェブニコビ腺: 9, 11 (Lensky et al., 1991)。これらの結果は、1~4日齢のイタリアン品種の女王蜂を用い、切除した背板をGC-MS分析用の抽出試料とした Espelie et al. (1990) の実験結果とは必ずしも一致して

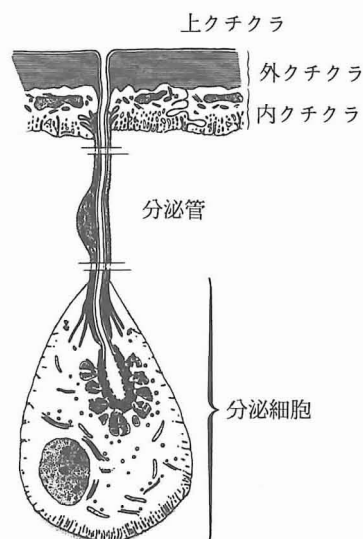


図4 コシェブニコビ腺の断面概観図
第Ⅲ型の分泌組織であるコシェブニコビ腺も分泌細胞がクチクラ表面に開口する長い分泌管を持つ
Lensky and Cassier (1995) を改変

いない。

3. コシェブニコビ

コシェブニコビ腺 Koschewnikow glands (図4) は刺針部に付属した分泌腺で (Lensky, et al., 1991; Grandperrin and Cassier, 1983, Cassier et al., 1990), 働き蜂と女王蜂では、同じ位置にあり、同じ構造を持つが、分泌物と加齢に伴う発生が異なる。この分泌腺は腹部第7節にあり、刺針基板のうち方形基板と楕円基板をつなぐ節間膜に付いた広い細胞塊といった外観を示す (働き蜂: $450 \times 200 \times 60 \mu\text{m}$; 女王蜂: $600 \times 330 \times 60 \mu\text{m}$)。放出された分泌物は、刺針室に流れ込み棘状膜に到達する。加齢の進んだ、産卵中の女王蜂では、分泌腺の厚さは $30 \mu\text{m}$ かそれ以下に減少する (Grandperrin, 1981)。分泌細胞は、働き蜂では密度の高いタンパクおよび脂質顆粒を、女王蜂では糖タンパク顆粒を有する。

3. 1. 働き蜂のコシェブニコビ腺

働き蜂のコシェブニコビ腺は警報フェロモンを分泌する。巣門の入り口にいる門番を興奮させると、門番は針を突き出し、扇風をしながら棘状膜を露出させ、警報フェロモンを放出する。このフェロモンは、酢酸イソアミルが主成分で、イソアミルアルコール、酢酸ヘキシール、酢酸ベンジル、ベンジルアルコールなども含んでいる (Mauchamp and Grandperrin, 1982)。

3. 2. 女王蜂のコシェブニコビ腺

女王蜂は以下に述べる2つの行動を引き起こすような「ストレスフェロモン」を分泌する。その1つは、2頭の女王蜂の間で起こる攻撃的な行動で、お互いの存在が認知され、普通はどちらか一方が殺される結末に至る。第2は、女王蜂に対する働き蜂の蜂球形成である。これは、分蜂時期以外の時期に導入された女王蜂あるいはコロニー内の複数の女王のうち1頭に対して起こる。女王蜂のコシェブニコビ腺から得たエタノール抽出物を塗布した働き蜂 (疑似女王蜂) に対して、コロニー内の働き蜂による典型的な蜂球形成が見られた。このことは、各コロニー内の単女王制の維持につながると思わ

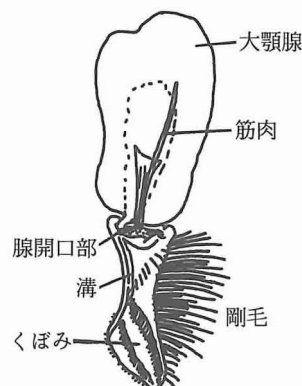


図5 働き蜂の大顎腺の概観図 (口器の内側から見たところ) 大顎腺の中、点線部が分泌物の貯蔵部となる

Lensky and Cassier (1995) を改変

れる。女王蜂の抽出物から、GC-MS 分析により脂肪酸、アルコール、飽和および不飽和炭化水素 (C_8H_{16} – $\text{C}_{43}\text{H}_{88}$) を含む 28 種類の化合物が見い出された。これらの化合物は、働き蜂のコシェブニコビ腺から分泌される警報フェロモンにはまったく含まれていない (Lensky et al., 1991)。

4. 大顎腺

女王蜂 (De Hazan et al., 1989a; 1989b) および働き蜂 (Vallet et al., 1991) の大顎腺 mandibular glands は、大顎の基部にある一対の器官で、そこから大顎先端のへら状になった部分にある溝に沿って分泌物が流れ出るようになっている (図5)。女王蜂と働き蜂では、大顎腺の外観は同じであるが、雄蜂では萎縮しており、平らな上皮に覆われた貯蔵嚢だけからできていて、分泌組織はない (Lensky et al., 1985)。

4. 1. 働き蜂の大顎腺

働き蜂の大顎腺分泌物のフェロモンについては、女王物質様の化合物である 10-ヒドロキシ-2-デセン酸が単離され、さらに、2-ヘプタノンも見い出されている。2-ヘプタノンはコシェブニコビ腺から分泌される酢酸イソアミルと共力的に作用し、警報フェロモンの効果を持つ (Cassier and Lensky, 1992)。大顎腺の大きさと 2-ヘプタノンの含量は働き蜂の加齢にと

もなって増加し、羽化後では0.1 μ lであるが外勤蜂では7 μ lになる。この2-ヘプタノン量の増加は、体液中の幼若ホルモン(JHⅢ)の増加と相関が見られる(Cassier and Lensky, 1991)。大顎腺中の2-ヘプタノン量にの加齢にともなう増加は、温順なコロニーでも荒いコロニーでも同様に見られ、いずれのコロニーの働き蜂でも2-ヘプタノンの量は変わりなかった。

門番蜂に対して、破碎した大顎腺および2-ヘプタノンは、いずれも直接的な警報フェロモン活性を示さないが、季節によっては2-ヘプタノンに対する門番の誘引や忌避は見られる。また、これを加えた砂糖水は、訪れた外勤蜂に忌避されるようになる。2-ヘプタノンは外勤蜂の訪花を一時的に抑制する効果を持つので、「採餌マークフェロモン」として機能すると思われる(Vallet et al., 1991)。

4. 2. 女王蜂の大顎腺

女王蜂の大顎腺から分泌されるフェロモン様分泌物は、社会性行動の制御およびコロニー構成員間のコミュニケーションに重要な役割を果たしている。この分泌物は種々の化合物群の複雑な混合物で、そのいくつかは未同定のままである(Cassier and Lensky, 1992a; 1992b; Winston, 1991)。この点はなかなか複雑で、というも、これらの化合物は女王蜂の加齢にともなって変化するためである(De Hazan et al., 1989; Hyams, 1988; De Hazan et al., 1989b)。最も重要な化合物は女王物質(9-オクソ-2-デセン酸)で、これは1960年に発見された。このフェロモンは、働き蜂に対する女王蜂への誘引、交尾飛行時の雄の誘引、女王コートの形成、卵巣発達の抑制、採餌活動のレベル、王台形成の抑制、分蜂群の塊集などの現象に関与する(Winston, 1991)。したがって、女王物質は、性フェロモン、社会性フェロモン、そして抗生殖腺刺激ホルモンの性質を兼ね備えている。その作用機作から見ると、女王物質はリリーサーフェロモンであり、またプライマーフェロモンでもある。分泌活動は、6~18か月齢の女王蜂で最も盛んになり、18~24か月齢では、分泌活動およびフェロモン活性が低下する。

4. 3. 雄蜂の大顎腺

雄蜂の大顎腺から放出されるフェロモン様分泌物の実態は明らかでないが、女王物質と共力的に作用して交尾飛行中の動員(誘引)フェロモンとして機能する。大顎腺分泌物の生成は、3~4日齢からみられる。7~9日齢の雄蜂では、大顎腺は退縮し始め、11日齢になると縮小してクチクラ内膜となる(Lensky et al., 1985)。

結論

ミツバチは、外分泌腺およびそのフェロモン成分の多様性により、性やカースト、日齢や生理状態、そして機能にそれぞれ適応した多彩な化学的能力を手に入れた。分泌腺の構造が比較的一様であるのに対して、そこから生成される化合物が多様であることは、内因性および外因性の制御機構が存在することを示唆する。例えば、働き蜂と女王蜂では、大顎腺の組織構造は同じであるのに分泌物には大きな違いが見られる。さらに、各フェロモン成分の機能がよくわからない場合、花や貯蔵物質(花蜜、蜂蜜、蜂ろう、プロポリス)から発生し、時とともに変化する化学的なメッセージ(匂い)についても考慮する必要がある。これらの情報は時と蜂の生理学的状態により、共力的な、あるいは拮抗的な効果を持つ。フェロモンはミツバチにとって社会的コミュニケーションの一部に過ぎない。ミツバチの言語あるいはダンスは、機械刺激、聴覚刺激、化学刺激を取り混ぜて成立したひとつのコミュニケーション手段である。

(著者の住所は下記参照)

翻訳 松山 茂

主な引用文献

- Butler, C. G. 1966. *Nature* 212:530.
 Cassier, P. and Y. Lensky. 1991. *C. R. Acad. Sci. ser III* 312:343-348.
 Cassier, P. and Y. Lensky. 1992. *Année Biol.* 31:61-78.
 Cassier, P. and Y. Lensky. 1992. *Année Biol.* 31:78-95.
 Cassier, P. and Y. Lensky. 1994. *J. Insect Physiol.* 40:577-584.
 Cassier, P. and Y. Lensky. 1995. *Apidologie* 26:

- 17-26.
- Cassier, P., D. Tel-Zur and Y. Lensky. 1994. *J. Insect Physiol.* 40:23-32.
- De Hazan, M. et al. 1989b. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 18:311-320.
- De Hazan, M., Y. Lensky. and P. Cassier. 1989. *Comp. Biochem. Physiol.* 93A: 777-783.
- Espelie, K. E., V. M. Butz and A. Dietz. 1990. *J. Apic. Res.* 29:15-19.
- Grandperrin, D. and P. Cassier. 1983. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 12:25-42.
- Hepburn, H. R. 1986. *Honey bee and wax.* Springer, Berlin. 205 pp.
- Kurstjens, S. P., E. McClain and H. R. Hepburn. 1990. *Naturwissenschaften* 77:34-35.
- Lensky, Y., P. Cassier and D. Tel-Zur. 1995. *J. Insect Physiol.* 41 (7):589-595.
- Lensky, Y. et al. 1984. *Ann. Sci. Nat., Zool.* 6: 167-175.
- Lensky, Y. and P. Cassier. 1995. *Bee World* 73 (3) 119-129.
- Lensky, Y. and Y. Slabezki. 1981. *J. Insect Physiol.* 27:313-323.
- Lensky, Y. et al. 1985a. *Cell Tissue Res.* 240: 153-158.
- Lensky, Y. et al. 1985. *J. Insect Physiol.* 31 (4):265-276
- Lensky, Y. et al. 1991. *Comp. Biochem. Physiol.* Ser A, 100 (3):585-594.
- Lensky, Y. et al. 1987. *Honeybee Science* 8:97-102.
- Maschwitz, U. W. 1964. *Nature* 204:324-327.
- Mauchamp, B. and D. Grandperrin. 1982. *Apidologie* 13:29-37.
- Noirot, C. and A. Quennedey. 1974. *Ann. Rev. Entomol.* 19:61-80.
- Renner, M. and M. Baumann. 1964. *Naturwissenschaften* 51:68-69.
- Tel-Zur, D. and Y. Lensky. 1995. *Comp. Biochem. Physiol.* A, in press.
- Vallet, A., P. Cassier and Y. Lensky. 1991. *J. Insect Physiol.* 37 (11):789-804.
- Winston, M. 1991. *The biology of the honey bee.* Belknap Press, Cambridge 281pp.
- Zupko, K., Sklan D. and Y. Lensky. 1993. *J. Insect Physiol.* 39:41-46.

organisés, ash boulevard Raspail, 75006 Paris, France. 2) The Hebrew University of Jerusalem, Faculty of Agriculture, Triwaks Bee Research Center, 76100 Rehovot, Israel.

The society of the honey bee (*Apis mellifera* L.) is frequently compared with an homeostatically regulated super-organism as far as the qualitative and quantitative functions are concerned : reproduction, breeding, wax building, territorial defense, swarming, alarm, foraging activity, caste differentiation, recruitment. These genetically based functions frequently involved perception of pheromonal messages emitted by one or several of the various exocrine glands located on the head, the legs, the abdomen or the sting apparatus of the honey bee. Mechanical, visual and acoustic stimuli can also occur. According to our studies the exocrine glands of *Apis* belong to two major types. In the primitive type I (tarsal glands, wax glands, sting sheaths) the glandular cells are directly apposed to a porous cuticle; enlarged pore canals and epicuticular pores allowed secretory products to move to the exterior through the cuticular barrier. In the complex and elaborated type III (mandibular, tergal, Nassanov, Koschewnikow or venom glands) each glandular cell is provided with a central reservoir where the secretory products are poured. It is associated with one or two duct cells which secrete a thin epicuticular duct connected either to the external cuticle (ex. : Nassanov glands) or to a general excretory canal (ex. : mandibular glands). Oenocytes and fat body cells are associated with several exocrine glands (ex. : tergal glands or wax glands) and involved in the gland secretion. The secretory activity of each exocrine gland varies according to sex, caste, physiological state, social pressure, climatic or endocrine factors.

The cytological characters allow to appreciate the level of the biosynthesis and suggest the chemical composition of the secretory products. Besides the volatile compounds, the secretions of the pheromonal glands contain proteins or glycoproteins. These macromolecules may be carrier proteins, enzymes for pheromone degradation, slow release substances, caste or sex-specific modulators of pheromone activity.

PIERRE CASSIER¹⁾ and YAACOV LENSKY²⁾. The exocrine glands of the honey bees: their structure and secretory products. *Honeybee Science* (1996) 10 (3):118-124. 1) Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Evolution des Etres