



ΕΛΛΗΝΙΚΟ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

## ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

**«ΔΟΝΗΤΙΚΗ - ΑΚΟΥΣΤΙΚΗ ΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΤΟΦΟΡΩΝ  
ΜΕΛΙΣΣΩΝ»**



**ΛΑΛΛΑ ΠΑΝΑΓΟΥΛΑ**

**ΕΙΣΗΓΗΤΗΣ: Ε. ΑΛΥΣΣΑΝΔΡΑΚΗΣ**

**Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών  
"Εφαρμοσμένη Επιστήμη και Τεχνολογία στη  
Γεωπονία"**

**ΔΕΚΕΜΒΡΙΟΣ 2021**

**ΜΕΛΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ ΑΞΙΟΛΟΓΗΣΗΣ**

1. ΑΛΥΣΣΑΝΔΡΑΚΗΣ ΕΛΕΥΘΕΡΙΟΣ, ΕΠΙΚΟΥΡΟΣ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ  
ΕΛΛΗΝΙΚΟ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
2. ΚΟΛΛΑΡΟΣ ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ, ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ  
ΕΛΛΗΝΙΚΟ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
3. ΚΑΠΕΤΑΝΑΚΗΣ ΕΥΑΓΓΕΛΟΣ, ΟΜΟΤΙΜΟΣ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ  
ΙΕΛΛΗΝΙΚΟ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ

**ΤΟ ΕΡΓΟ ΑΥΤΟ ΥΛΟΠΟΙΗΘΗΚΕ ΣΤΟ ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΑΣΦΑΛΕΙΑΣ ΚΑΙ ΠΟΙΟΤΗΤΑΣ ΤΡΟΦΙΜΩΝ  
ΤΟΥ ΤΜΗΜΑΤΟΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ, ΤΗΣ ΣΧΟΛΗΣ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΤΟΥ ΕΛΜΕΠΑ**

# ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρούσα Μεταπτυχιακή Διατριβή ξεκίνησε και ολοκληρώθηκε στο εργαστήριο Ασφάλειας και Ποιότητας Τροφίμων του Τμήματος Γεωπονίας της Σχολής Γεωπονικών Επιστημών του Ελληνικού Μεσογειακού Πανεπιστημίου με την επιστημονική υποστήριξη του εργαστηρίου. Αυτή τη στιγμή που το έργο έχει ολοκληρωθεί, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον καθηγητή κ. Αλυσσανδράκη για την εμπιστοσύνη και για την ευκαιρία που μου έδωσε να προσπαθήσω να φέρω σε πέρας ένα, όπως αποδείχθηκε, δύσκολο έργο.

Επιπρόσθετα, θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένεια μου για την υπομονή και την ηθική συμπαράσταση τους, καθ' όλη τη διάρκεια της έρευνας και συγγραφής του παρόντος έργου.

Τέλος, αναμφίβολα πολλά ευχαριστώ αξίζουν στη φίλη μου Ψειροφωνιά Παναγιώτα, για την πολύμηνη επικοδομητική της συνεισφορά στην ολοκλήρωση αυτής της προσπάθειας.

## Περιεχόμενα

<b>ΠΡΟΛΟΓΟΣ</b> .....	<b>III</b>
<b>ΠΕΡΙΛΗΨΗ</b> .....	<b>VIII</b>
<b>1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ</b> .....	<b>12</b>
<b>2. ΚΟΙΝΩΝΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ</b> .....	<b>13</b>
2.1 ΚΟΙΝΩΝΙΚΟΤΗΤΑ ΚΑΙ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΣ.....	13
2.2 ΚΑΣΤΕΣ ΜΕΛΙΣΣΩΝ.....	17
2.3 ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΕΡΓΑΣΙΩΝ - ΗΛΙΚΙΑΚΟΣ ΠΟΛΥΕΘΙΣΜΟΣ .....	18
<b>3. ΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ</b> .....	<b>23</b>
3.1 ΣΗΜΑΤΑ ΚΑΙ ΡΟΗ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΩΝ ΣΤΗΝ ΑΠΟΙΚΙΑ.....	23
3.2 ΧΗΜΙΚΑ ΣΗΜΑΤΑ ΣΤΗΝ ΑΠΟΙΚΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ.....	26
3.2.1 ΟΣΦΡΗΤΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ - ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ ΑΝΙΧΝΕΥΣΗΣ ΟΣΜΩΝ .....	26
3.2.2 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΗΣ ΚΑΙ ΑΜΕΣΗΣ ΔΡΑΣΗΣ.....	29
3.2.3 ΒΑΣΙΛΙΚΟ ΣΗΜΑ.....	30
3.2.4 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΤΟΥ ΓΟΝΟΥ .....	32
3.2.5 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΕΡΓΑΤΡΙΩΝ .....	34
<b>4. ΔΟΝΗΤΙΚΗ-ΑΚΟΥΣΤΙΚΗ ΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΑ</b> .....	<b>39</b>
4.1 ΗΧΟΣ ΚΑΙ ΔΟΝΗΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ .....	39
4.2 ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΔΟΝΗΣΕΩΝ ΚΑΙ ΗΧΩΝ.....	42
4.3 ΟΡΓΑΝΑ ΔΟΝΗΤΙΚΗΣ-ΑΚΟΥΣΤΙΚΗΣ ΑΝΤΙΛΗΨΗΣ – ΧΟΡΔΟΤΟΝΙΚΑ ΟΡΓΑΝΑ ...	45
4.3.1 SUBGENUAL ORGAN .....	46
4.3.2 JOHNSTON'S ORGAN .....	50
4.4 ΑΚΟΥΣΤΙΚΑ-ΔΟΝΗΤΙΚΑ ΣΗΜΑΤΑ .....	52
4.4.1 ΧΟΡΟΙ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ .....	52
4.4.2 ΕΙΔΗ ΧΟΡΩΝ.....	54
4.4.2.1 ΚΥΚΛΙΚΟΣ ΧΟΡΟΣ (ROUND DANCE) .....	58
4.4.2.2 ΜΙΚΤΟΣ – ΚΟΥΝΙΣΤΟΣ ΧΟΡΟΣ (WAGGLE DANCE) .....	59
4.4.2.3 ΧΟΡΟΣ ΔΟΝΗΣΕΩΝ (TREMBLE DANCE) .....	64
4.4.2.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΙΚΟΤΗΤΑ ΧΟΡΩΝ ΚΑΙ ΤΡΟΦΟΣΥΛΛΟΓΗ .....	66
4.4.3 ΗΧΟΙ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ.....	68
4.4.3.1 ΣΗΜΑΤΑ ΒΑΣΙΛΙΣΣΑΣ .....	68
4.4.3.2 ΣΗΜΑΤΑ ΕΡΓΑΤΡΙΩΝ .....	72
4.4.3.3 ΔΙΑΔΡΟΜΗ BUZZ (BUZZ RUN) .....	75
4.4.4 ΣΗΜΑ ΠΑΥΣΗΣ (STOP SIGNAL) .....	77
4.4.4.5 ΣΗΜΑ ΔΟΝΗΣΗΣ (VIBRATION SIGNAL) .....	82
<b>5. ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ</b> .....	<b>90</b>
<b>6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ</b> .....	<b>97</b>



**Πίνακας 1:** Οι συντομεύσεις που χρησιμοποιούνται μέσα στο κείμενο και στις Εικόνες / Σχήματα

Σύντμηση	Πλήρες όνομα
JH	Juvenile Hormone = Νεανική Ορμόνη
DOL	Division Of Labour = Κατανομή των Εργασιών
MAB	Middle Aged Bees = Μέσης Ηλικίας Μέλισσες
HPG	Hypopharyngeal Gland = Υποφαρυγγικός Αδένας
QMP	Queen Mandibular Pheromone = Φερομόνη Σιαγονικών Αδένων
RNs OSN ή	Olfactory Receptor Neurons ή Olfactory Sensory Neurons = Οσφρητικοί Υποδοχείς ή Οσφρητικοί Νευρώνες
PIs	Pore Plates (Sensilla Placodea) = Οσφρητικές Πλάκες
Ds	Dendrites = Δενδρίτες
AL	Antennal Lobe = Λοβός Κεραίας
MB	Mushroom Bodies = Μανιταροειδή Σωματίδια
OBP	Odorant Binding Proteins = Πρωτεΐνες Δέσμευσης Οσμογόνων Μορίων
DM	Dendritic Membrane = Δενδριτική Μεμβράνη
ORs	Olfactory Receptor Proteins = Πρωτεΐνες Υποδοχείς Οσμογόνων Μορίων
L	Lymph = Λέμφος
9-ODA	(E)-9-Oxodec-2-enoic acid = (E)-9-οξο-2-δεκενοϊκό οξύ
9-HDA	9-hydroxy-(E)-2-decenoic acid (HDA) = 9-υδροξυ-2-δεκενοϊκό οξύ
HOB	methyl p-hydroxybenzoate = υδροξυβενζοϊκό μεθυλεστέρα (HOB)

<b>Σύντμηση</b>	<b>Πλήρες όνομα</b>
HVA	4-hydroxy-3-methoxyphenylethanol = 4-υδροξυ-3-μεθοξυ-φαινυλαιθανόλη (HVA)
CA	Coniferyl Alcohol=Κονιφεριλική Αλκοόλη
MO	Methyl Oleate = Ελαϊκός Μεθυλεστέρας
PA	Palmitic Alcohol = Παλμιτική Αλκοόλη
LA	Linoleic Acid = Λινολεϊκό οξύ
IPA	Isopentenyl acetate = Οξιικός ισοαμυλεστέρας
2HPT	2-heptanone=2-επτανόνη
AP	Alarm Pheromone= Φερομόνη Συναγερμού
CH	Cuticular Hydrocarbons= Επιδερμικοί / Εξωσκελετικοί Υδρογονάνθρακες
DGP	Dufour's Gland Pheromone= Φερομόνη Αδένα Dufour
EO	Ethyl Oleate= Ελαϊκός Αιθυλεστέρας
FP	Footprint Pheromone=Φερομόνη Ποδιού
MGP	Mandibular Gland Pheromone=Φερομόνη Σιαγονικών Αδένων
NGP	Nasonov Gland Pheromone=Φερομόνη Αδένα Nasonov
SGO	Subgenual Organ
FeCO	Femoral chordotonal organ= Μηριαίο χορδοτονικό όργανο
JO	Johnston's Organ= Όργανο Johnston's
DVAV signal	Dorso-Ventral Abdominal Vibrational signal= Σήμα Ραχιαίο-Κοιλιακής δόνησης
LDA	Linear Discriminant Analysis= Γραμμική Διακριτική Ανάλυση
SVM	Support Vector Machine= Μηχανές Διανυσμάτων Υποστήριξης
IoT	Internet of Things=Διαδίκτυο των πραγμάτων

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Οι μελιτοφόρες μέλισσες θεωρούνται ως ένας από τους πιο σημαντικούς οργανισμούς στον κόσμο. Σε οικολογικά πλαίσια, η σημασία τους έγκειται στο θεμελιώδη τους ρόλο ως έντομα επικονιαστές για τον πολλαπλασιασμό και τη διατήρηση αυτοφυών και πολλών καλλιεργούμενων φυτών εμπορικής αξίας, σε όλο τον κόσμο. Εξαιρώντας τις τρεις βασικές, διακριτές, ενήλικες κάστες των μελιτοφόρων μελισσών, το πιο χαρακτηριστικό γνώρισμα της κοινωνικής οργάνωσης τους, αποτελεί ο καταμερισμός των εργασιών ανάμεσα στις διακριτές και ηλικιακές κάστες των εργατριών της αποικίας. Οι εργάτριες, μέσω του συγχρονισμού των προσπαθειών τους επιτυγχάνουν την ολοκλήρωση εργασιών που δεν σχετίζονται με την αναπαραγωγή, αλλά αποσκοπούν στην ανάπτυξη, συντήρηση και διαίωνιση της αποικίας μέσω διαχωρισμού των αποικιών (colony fission). Επιπλέον, η ζωή των ευκοινωνικών μελιτοφόρων μελισσών στο μεγαλύτερο ποσοστό της, λαμβάνει χώρα στο εσωτερικό της κυψέλης. Δεδομένης της έλλειψης φωτός που επικρατεί εκεί, η επικοινωνία για τον συντονισμό των μελών της και την κατανομή των εργασιών ανάμεσά τους, συνίσταται κυρίως στη μεταβίβαση πληροφοριών κωδικοποιημένων σε χημικά, απτικά και μηχανικά σήματα. Τα μηχανικά σήματα περιλαμβάνουν δονήσεις υποστρωμάτων καθώς και αερομεταφερόμενους ήχους και πλεονεκτούν έναντι των χημικών σε περιπτώσεις όπου χαρακτηρίζεται κρίσιμη η έγκαιρη χρονική κωδικοποίηση μεταβαλλόμενων πληροφοριών όπως σε περιόδους εκμετάλλευσης πηγών τροφής. Τα δονητικά-ακουστικά σήματα των μελισσών, προκαλούνται κυρίως από τις υψηλής συχνότητας, ρυθμικές ταλαντώσεις του θώρακα εξαιτίας της συστολής των έμμεσων πτητικών μυών και με αδρές κινήσεις ολόκληρου του σώματος όπως τις κινήσεις απότομου τινάγματος (jerking) ή κουνήματος (waggling) που παρατηρούνται κατά τη διάρκεια εκτέλεσης του μικτού (waggle) ή του χορού των δονήσεων (tremble) ή κατά την παραγωγή του σήματος δόνησης (shaking signal). Οι δονήσεις του υποστρώματος που προκαλούνται κατά την παραγωγή των μηχανικών σημάτων, γίνονται αντιληπτές από ειδικούς μηχανοδεκτικούς υποδοχείς όπως το χορδοτονικό όργανο Subgenual organ που εντοπίζεται στην κνήμη των ποδιών, ενώ τα παραγόμενα αερομεταφερόμενα στοιχεία των σημάτων από το



χορδοτονικό όργανο Johnston's organ που εντοπίζεται στις κεραίες των μελισσών. Η δονητική-ακουστική επικοινωνία των μελιτοφόρων μελισσών, εμπεριέχει και μεταβιβάζει πληροφορίες με κύριους σκοπούς τη ρύθμιση και συντονισμό της τροφосуλλεκτικής δραστηριότητας των εργατριών και του φαινομένου της σμηνουργίας. Αυτό επιτυγχάνεται με την παραγωγή και μεταβίβαση πληθώρας σημάτων όπως οι μικτοί (waggle), κυκλικοί (round) χοροί, ο χορός (tremble) δονήσεων καθώς και τα σήματα δόνησης (vibration/shaking), παύσης (stop), το σάλπισμα των εργατριών (ripping), η buzz διαδρομή και το σάλπισμα (ripping) των βασιλισσών. Η περιορισμένη δράση των μελιτοφόρων μελισσών τα τελευταία χρόνια, ως απόρροια της μείωσης των πληθυσμών τους, επηρεάζει αρνητικά τη βιοποικιλότητα και προκαλεί διαταραχές στην αγροτική παραγωγή και στο οικοσύστημα. Στο πλαίσιο της προστασίας αυτών των σημαντικών εντόμων, η συνεχής και εντατική παρακολούθηση των κυψελών, καθίσταται αναγκαία για την πρόληψη και αποφυγή ενδεχόμενων κινδύνων. Αντικείμενο της παρούσας εργασίας αποτελεί μια εκτενής βιβλιογραφική έρευνα αναφορικά με την κοινωνία των μελισσών, επικεντρώνοντας ωστόσο στις μορφές επικοινωνίας τους, με ιδιαίτερη έμφαση στην δονητική-ακουστική επικοινωνία. Εμπεριέχει αναφορές σχετικά με την παραγωγή, μετάδοση και λήψη των δονητικών-ακουστικών σημάτων και διεξοδική ανάπτυξη κάθε επιμέρους σήματος ως προς την παραγωγή, τη σημασία και τις σχετιζόμενες συμπεριφορικές αντιδράσεις των μελισσών. Τέλος, παρατίθενται τεχνολογικές εφαρμογές ηχητικής παρακολούθησης των κυψελών για την καλύτερη αξιοποίηση των συλλεγόμενων πληροφοριών στην εξαγωγή συμπερασμάτων ως προς την κατάσταση των κυψελών, με σκοπό τη διατήρηση της καλής υγείας της αποικίας και τη βελτιστοποίηση διαχείρισής της στα πλαίσια της μελισσοκομίας.

## ABSTRACT

Honeybees are considered one of the most important organisms on earth. In an ecological context, their significance relies fundamentally upon their contribution as plant pollinators, to the propagation and preservation of many agricultural plants of commercial importance as well as many wild plant species. Apart from the three physically distinct adult castes, perhaps the most prominent feature of the social structure of the Apini tribe is the phenomenon of the division of labour among the distinct, albeit temporal, castes of the colony workers. These worker bees synchronize their efforts in completing, mostly unrelated to reproduction, necessary tasks in order to maintain and grow the colony as well as reproduce through colony fission. Furthermore, most of the social interactions of the eusocial bees are taking place inside the hive. Considering the absence of light there, the communication necessary for the division of labour and the coordination of individual bees, relies primarily on conveying information encoded in chemical, tactile as well as mechanical signals. The latter, which consists of substrate vibrations and airborne sounds, present certain advantages over chemical signals in situations like foraging, where timely encoding of variable information in the signal is considered crucial. In honeybees, vibro-acoustic signals are generated primarily by high frequency, rhythmic thoracic oscillations of the indirect flight muscles in addition to gross motor body movements, such as jerking and wagging, as are observed during the waggle and tremble dances or during the production of the shaking signal. Mechanical signals are transmitted to the substrate, in this case the comb, thus producing vibrations which are detected by mechanoreceptors such as the chordotonal subgenual organ, which is located in the tibia of the leg, whereas the airborne components of such signals are detected by the chordotonal Johnston's organ in the antennae of the honeybees. Communication based on vibroacoustic signals, consists of encoding and transmitting information for the purpose of regulating and coordinating, mainly foraging and colony reproduction through fission. This is achieved through the utilization of signals such as the waggle, tremble and round dances of honeybees and also the queen and worker piping signals, the stop signal, the shaking signal and the buzz run signal. The limited action of honeybees in recent

years, as a result of their reduced populations, negatively affects biodiversity, brings about disturbances to the ecosystem and disruptions in agricultural production. In order to prevent and avoid potential dangers, constant and intensive monitoring of beehives becomes necessary as a means to protect these important insects. The subject of this paper is an extensive bibliographic research on the society of bees, focusing however on their forms of communication, with particular emphasis on vibroacoustic communication. Furthermore, it expands on the production, transmission and reception of vibroacoustic signals, followed by thorough analysis of each signal regarding the context in which it is utilized as well as its consequent behavioural reactions of bees. Finally, references of technological applications of sound monitoring in hives are presented, in order to understand how to make better use of the acquired information and draw conclusions about the condition of the hives; thus affording the viability, preservation and good health of the colony as well as optimize its management in the context of beekeeping.

# 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι μελιτοφόρες μέλισσες του γένους *Apis*, αποτελούν τους πιο σημαντικούς επικονιαστές των περισσότερων περιοχών του κόσμου. Το 80% των ανθοφόρων φυτών επικονιάζεται από έντομα, εκ των οποίων το 85% από τις μέλισσες. Περίπου το 90% των σπυροφόρων δένδρων εξαρτάται άμεσα από τις μελιτοφόρες μέλισσες και ο κατάλογος των επικονιαζόμενων από αυτές φυτών, περιλαμβάνει 170.000 είδη, ενώ χωρίς αυτές τουλάχιστον 40.000 κινδυνεύουν άμεσα. Παγκοσμίως, τα ανθοφόρα φυτά επικονιάζονται από εννιά είδη, ενώ στην Ευρώπη και Αφρική μόνο από ένα, γεγονός που υποδηλώνει την τεράστια σημασία του εντόμου, τουλάχιστον με την ιδιότητα του επικονιαστή (Tautz, 2008).

Οι μέλισσες τεσσάρων ομοιογενειών (tribes) της οικογένειας *Apidae* με το μορφολογικό χαρακτηριστικό των καλαθιών γύρης (corbiculae), αποτελούν μοντέλο μελέτης της ανάπτυξης και οργάνωσης της κοινωνικής συμπεριφοράς των μελισσών. Αυτές είναι οι ευκοινωνικές μελιτοφόρες μέλισσες *Apini* και οι χωρίς κεντρί μέλισσες *Meliponini*, οι *Bombini* και οι σχεδόν μοναχικές έως ελάχιστα κοινωνικές *Euglossini*. Οι εξελιγμένες ευκοινωνικές *Apini* και *Meliponini* έχουν μορφολογικά διακριτές βασίλισσες και εργάτριες και ιδρύουν νέες αποικίες μέσω σμηνοουργίας, ενώ η βασίλισσα και οι εργάτριες των *Bombini* διαφέρουν μόνο σε μέγεθος και οι νέες φωλιές ιδρύονται από μεμονωμένες μέλισσες (Cardinal & Danforth, 2011).

Η *Apis mellifera* αποτελεί ένα από τα πιο μελετημένα έντομα του πλανήτη. Αρχικά ενδημική στη Δυτική Ασία, Μέση Ανατολή, Αφρική και Ευρώπη, ωστόσο μέσω της πρακτικής της μελισσοκομίας έχει εξαπλωθεί σε τροπικές και εύκρατες περιοχές σε όλη τη γη. Πρόκειται για ευκοινωνικά έντομα που συγκροτούν αποικίες, λειτουργώντας ως υπερ-οργανισμοί αποτελούμενοι από κάστες, ωστόσο καμία κάστα δεν ευθύνεται αποκλειστικά για την οργάνωση και διαχείριση της αποικίας. Αντιθέτως, μέσω ενός ενσωματωμένου δικτύου ελέγχου, αναδράσεων και επικοινωνίας μεταξύ των μελών της, επιτυγχάνει συλλογική σύμπνοια στις λήψεις αποφάσεων. Επίσης επιδεικνύει το θεμελιώδες χαρακτηριστικό των ευκοινωνικών εντόμων, το διαχωρισμό των εργασιών σε

λειτουργικές ομάδες όπου το κάθε μέλος της ομάδας ειδικεύεται σε μία από τις προσωρινές εργασίες που απαιτούνται για την επιτυχή λειτουργία της αποικίας (Seeley, 1995).

## 2. ΚΟΙΝΩΝΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ

### 2.1 ΚΟΙΝΩΝΙΚΟΤΗΤΑ ΚΑΙ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΣ

Η κοινωνικότητα των μελισσών εμφανίζει μεγάλη παραλλακτικότητα σε επίπεδο συμπεριφοράς, οικολογίας και φυσιολογίας. Γενικότερα, κοινωνικές μέλισσες συναντώνται σε όλες τις ομάδες μελισσών, ενώ η συνύπαρξη θηλυκών μελισσών σε κοινή φωλιά, ως χαρακτηριστικό κοινωνικής συμπεριφοράς, έχει παρατηρηθεί στις οικογένειες *Apis* και *Halictidae*, σε επτά ομοιογένειες (tribes) και σε γένη που περιλαμβάνουν πάνω από 2000 είδη. Επιπροσθέτως, οι μέλισσες των πιο εξελιγμένων κοινωνικά ομοιογενειών *Apis* και *Meliponini* της οικογένειας *Apis*, επιδεικνύουν αξιοσημείωτες συμπεριφορές, όπως η ικανότητα επιστράτευσης των μελών της αποικίας προς αναζήτηση τροφής, γεγονός άμεσα συνδεδεμένο με την παραγωγή μελιού, που εκφράζει το αποτελεσματικότερο μέσο αποθήκευσης της απαραίτητης ενέργειας για την επιβίωση της αποικίας και αποτελεί το επιστέγασμα της έκφρασης της κοινωνικότητας των μελισσών (Roubik, 2012). Οι μελιτοφόρες μέλισσες συγκεντρώνουν τα κύρια χαρακτηριστικά των ευκοινωνικών εντόμων, που είναι η αναπαραγωγική βάση κατανομή των εργασιών, η συνεργασία των εργατριών για την ανατροφή του γόνου και η συνύπαρξη τουλάχιστον δύο γενεών ενήλικων ατόμων στην ίδια αποικία (Mortensen et al., 2015). Οι μορφολογικά και φυσιολογικά διαφορετικές μορφές ή κάστες, θεωρούνται ως το καταληκτικό στάδιο στην εξέλιξη της κοινωνίας των εντόμων και η μεταξύ των καστών αλληλεξάρτηση, θεωρείται ότι αντιπροσωπεύει το καθοριστικό, απόλυτο και μη αντιστρέψιμο σημείο της εξελικτικής πορείας (Roubik, 2012).

Οντογενετικά, αυτές οι διαφοροποιήσεις μεταξύ των δύο χαρακτηριστικών φαινοτύπων των θηλυκών, φανερώνουν κυρίως τη διαφορετική θρέψη των προνυμφικών τους σταδίων, γεγονός που αποτελεί εξέχον χαρακτηριστικό του

γένους *Apis mellifera*. Κατά τη διάρκεια θρέψης των προνυμφικών σταδίων του ολομετάβολου εντόμου, οι προνύμφες που προορίζονται για βασίλισσες τρέφονται αποκλειστικά με μείγμα δυο εκκρίσεων γαλακτώδους και διάφανου τύπου, που παράγονται από τους υποφαρυγγικούς και τους σιαγονικούς αδένες, γνωστό και ως βασιλικός πολτός (εικόνα 1). Οι προνύμφες που προορίζονται για εργάτριες εκτρέφονται αρχικά με μείγμα εκκρίσεων διαφορετικής αναλογίας γαλακτωδών προς διάφανων περιεχομένων, ενώ από το τέταρτο προνυμφικό στάδιο ακολουθούν μια τροποποιημένη δίαιτα που ενσωματώνει κόκκους γύρης στο προηγούμενο μείγμα εκκρίσεων. Επιπλέον, το ποσοστό των σακχάρων της τροποποιημένης διαίτας των μεγαλύτερης ηλικίας προνυμφών, αυξάνεται από το αρχικό 12% σε 50% επί ξηρής ουσίας. Αντίστοιχες μεταβολές στη σύσταση της διαίτας, παρατηρούνται και στη θρέψη των κηφήνων (Hartfelder et al., 2015).



Εικόνα 1. Σε αντίθεση με τις προνύμφες εργατριών και κηφήνων, οι προνύμφες που αναπτύσσονται σε βασίλισσες, τρέφονται αποκλειστικά με βασιλικό πολτό. Το άνοιγμα βρίσκεται στην κάτω μεριά του βασιλικού κελιού (η φωτογραφία πάρθηκε κάτω από το κελί, κοιτώντας προς τα πάνω), ωστόσο ο κολλώδης βασιλικός πολτός εμποδίζει την πτώση της προνύμφης. Πηγή: Tautz, 2008.

Παράλληλα, ο τύπος του κελιού στο οποίο εναποτίθεται το αυγό αποτελεί σημαντικό παράγοντα του διμορφισμού των θηλυκών ατόμων. Συνεπώς, ένα αυγό που γεννιέται σε εργατικό κελί δύναται να αναπτυχθεί σε βασίλισσα, αν μεταφερθεί σε βασιλικό και αντιθέτως, αυγό που γεννήθηκε σε βασιλικό κελί να μεταφερθεί σε εργατικό και να αναπτυχθεί σε εργάτρια. Προνύμφες που μεταφέρονται σε ηλικία τριών έως τεσσάρων ημερών, από ένα κελί σε άλλο, αναπτύσσονται σε ένα ενδιάμεσο στάδιο μεταξύ βασίλισσας και εργάτριας (intercast) (Χαριζάνης, 1998). Τόσο ο τύπος της διατροφής όσο και το μέγεθος του κελιού ανάπτυξης των νεαρών προνυμφών, συμβάλλουν στη διαφοροποίηση των βιολογικών μορφών, μέσω ρύθμισης της δράσης του ενζύμου μεθυλοτρανσφεράση, της έκφρασης του γονιδίου του ενζύμου και του ρυθμού μεθυλίωσης του γονιδίου *dynactin p62* (Shi et al., 2011).

Επιπλέον, η διαφορετική θρέψη των προνυμφών επιδρά στο ενδοκρινικό σύστημα του εντόμου ρυθμίζοντας κομμάτια του μηχανισμού του, όπως οι μεταμορφωτικές ορμόνες, νεανική ορμόνη (Juvenile hormone - JH) και τα εκδυστεροειδή, των οποίων η αλληλεπίδραση επάγει και συγχρονίζει την έκδυση και μεταμόρφωση σε όλα τα έντομα. Η νεανική ορμόνη συντίθεται και απελευθερώνεται από ενδοκρινείς αδένες όπως τα αδενικά σωματίδια *corpora allata* (CA) στην κεφαλή των μελισσών, ενώ αντίστοιχα τα εκδυστεροειδή από τον προθωρακικό αδένα. Οι συγκεντρώσεις της JH στην αιμολέμφο των προνυμφών των βασιλισσών, αγγίζουν την μέγιστη συγκέντρωσή τους κατά το τρίτο προνυμφικό στάδιο και βαθμιαία μειώνονται μέχρι το πέμπτο στάδιο, όπου και παρατηρείται η χαμηλότερη συγκέντρωσή τους. Αντίστοιχα στις προνύμφες εργατριών, τα ποσοστά της νεανικής ορμόνης είναι αρκετά χαμηλότερα για την ίδια περίοδο ανάπτυξης. Κατά το πέμπτο στάδιο, παρατηρούνται πολύ υψηλοί ρυθμοί ανάπτυξης και των δύο μορφών προνυμφών, ενώ χαρακτηριστική είναι η διαφορά στα ποσοστά σύνθεσης της JH, όπου στις προνύμφες βασιλισσών παραμένουν υψηλά έως το τέλος της φάσης διατροφής των προνυμφών και μειώνονται μετά το σφράγισμα των κελιών και την απαρχή της δημιουργίας του κουκουλιού. Η συγκέντρωση της νεανικής ορμόνης στην αιμολέμφο των μελιτοφόρων μελισσών, είναι ενδεικτική του ρυθμού σύνθεσής, καθώς και του ρυθμού μεταβολισμού της από αποδομητικά ένζυμα όπως εστεράσες και

υδρολάσες, στους διάφορους ιστούς. Οι διαφορές μεταξύ προνυμφών βασιλισσών και εργατριών είναι περισσότερο αισθητές κατά την σύνθεση της νεανικής ορμόνης, αφού οι αδένες των προνυμφών των βασιλισσών συνθέτουν νεανική ορμόνη χρησιμοποιώντας πρόδρομες ουσίες, σε μεγαλύτερους ρυθμούς συγκριτικά με τις προνύμφες των εργατριών. Ωστόσο, πέρα από την σημασία της επίδρασης της νεανικής ορμόνης στη διαφοροποίηση των φαινοτύπων των θηλυκών μελιτοφόρων μελισσών, μια από τις κύριες επιδράσεις των υψηλών συγκεντρώσεων της ορμόνης στις βασιλικές προνύμφες, είναι η αποτροπή του αυτοφαγικού κυτταρικού θανάτου στις ωοθήκες τους, που οδηγεί στη διατήρηση της αναπαραγωγικής ικανότητάς τους. Σε αντιδιαστολή, το φαινόμενο αυτό αποτελεί τον εξελικτικό μηχανισμό στον οποίο οφείλεται η χαμηλή αναπαραγωγική ικανότητα των εργατριών μελισσών, αφού οι χαμηλές συγκεντρώσεις νεανικής ορμόνης στην αιμολέμφο των προνυμφών τους, επάγουν την αποδόμηση και απομάκρυνση του 95% των καταβολιτών των ωοθηκάρων των ωοθηκών τους. Συμπερασματικά, ο ρόλος του ενδοκρινικού συστήματος στη διαμόρφωση των καστών των μελιτοφόρων μελισσών, συνίσταται γενικότερα στον καθορισμό και ρύθμιση του χρόνου έκδυσης και μεταμόρφωσης και ειδικότερα σε συγκεκριμένες διαφοροποιήσεις σε επίπεδο ιστών, όπως διαφορές στην έκφραση γονιδίων που επάγουν το φαινόμενο της αυτοφαγίας στις ωοθήκες ή την διαφοροποίηση της διάταξης των τριχών στην corbicula των πίσω ποδιών των εργατριών. Γενικότερα τα δίκτυα ρύθμισης των γονιδίων σχετικών με την ανάπτυξη των καστών, εμφανίζουν μεγάλες διαφορές υπερέκφρασης διαφορεικά εκφραζόμενων γονιδίων. Στις προνύμφες βασιλισσών παρατηρείται υπερέκφραση γονιδίων σχετιζόμενων με φυσιο-μεταβολικές διεργασίες όπως γονίδια που κωδικοποιούν μεταβολικά ένζυμα και προϊόντα γονιδίων που ρυθμίζουν τη γενικότερη ανάπτυξη του εντόμου. Στις προνύμφες εργατριών, επικρατεί υπερέκφραση γονιδίων σχετιζόμενων με αναπτυξιακές διεργασίες μορφογενετικής διαφοροποίησης οργάνων συνδεόμενων με τη συλλογή γύρης, του νευρικού συστήματος, των κηρωδών αδένων και του αδένου Nasonov (Cristino et al., 2006; Hartfelder et al., 2015).



## **2.2 ΚΑΣΤΕΣ ΜΕΛΙΣΣΩΝ**

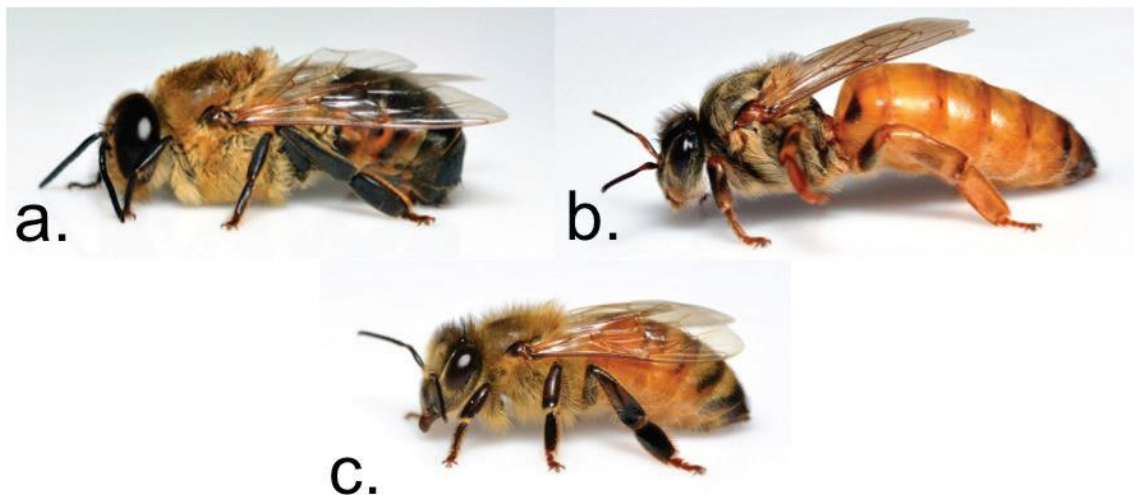
Μια αποικία μελισσών απαρτίζεται από τρεις βιολογικές μορφές ή κάστες, το αναπαραγωγικό θηλυκό βασίλισσα, αρκετές δεκάδες χιλιάδες εργάτριες και μερικές χιλιάδες κηφήνες (εικόνα 2).

Η βασίλισσα είναι πιο μεγάλη σε μέγεθος από την εργάτρια και μακρύτερη από τον κηφήνα, με μικρότερα όμως φτερά σε σχέση με τις άλλες δύο κάστες. Με την ολοκλήρωση της ανάπτυξής της μετά από 16 ημέρες, εξέρχεται από το βασιλικό κελί και καταστρέφει τα υπόλοιπα βασιλικά κελιά, θανατώνοντας συγχρόνως με το κεντρί της τις άλλες βασίλισσες. Μετά από μια εβδομάδα, πετάει και συζεύγνυται με 8-10 κηφήνες κατά μέσο όρο. Είναι δυνατόν να γεμίσει την σπερματοθήκη της με σπέρμα κηφήνων σε μία γαμήλια πτήση, ωστόσο μπορεί να χρειαστεί δεύτερο ή και τρίτο γαμήλιο ταξίδι. Μετά τη σύζευξη και την έναρξη της ωοτοκίας, η φροντίδα της βασίλισσας αποτελεί αποκλειστική ευθύνη των εργατριών. Είναι το μόνο αναπαραγωγικό θηλυκό της αποικίας, με τουλάχιστον 200 ωοθηκάρια ανά ωοθήκη και είναι ικανή να παράγει αρκετές εκατοντάδες αυγά ανά ημέρα. Ωοτοκεί σε βασιλικά κελιά και σε κελιά εργατριών ή κηφήνων, όπου τα αγονιμοποίητα αυγά αναπτύσσονται σε κηφήνες ενώ τα γονιμοποιημένα σε εργάτριες ή βασίλισσες. Όταν ωοτοκεί, τοποθετεί το κεφάλι της σε κάθε κελί και αν το κελί είναι άδειο γυρίζει την κοιλιά της και εναποθέτει ένα αυγό. Ο αριθμός ωοτοκίας ανά μέρα εξαρτάται από την κληρονομικότητα και την ηλικία της βασίλισσας, τις καιρικές συνθήκες, τη μελιτοφορία, τον αριθμό και την ηλικία των μελισσών και το διαθέσιμο χώρο της κυψέλης (Χαριζάνης, 1998).

Οι κηφήνες είναι τα αρσενικά άτομα του μελισσιού, με μεγαλύτερο κεφάλι και θώρακα από τις εργάτριες και τη βασίλισσα (εικόνα 2). Η απόληξη της κοιλιάς τους είναι αμβλεία σε σχέση με την αιχμηρή των θηλυκών και έχουν μικρή προβοσκίδα και μεγάλα μάτια στην κορυφή του κεφαλιού τους. Δεν έχουν κεντρί, κηρογόνους αδένες και υποφαρυγγικούς αδένες, επομένως δεν παράγουν κεριά και βασιλικό πολτό ούτε συμμετέχουν στη συλλογή τροφής και στο τάισμα του γόνου. Ζουν 21-32 ημέρες κατά μέσο όρο και στις πρώτες ημέρες της ζωής τους εκτρέφονται αποκλειστικά από τις εργάτριες, ενώ μετά το πέρας μίας εβδομάδας, τρέφονται μόνοι τους με μέλι από τα κελιά. Ωριμάζουν αναπαραγωγικά την δωδέκατη ημέρα μετά από την έξοδο τους από το κελί. Η σύζευξη με τη

βασίλισσα, λαμβάνει χώρα σε συγκεκριμένες περιοχές και πάντα σε ανοιχτό χώρο, ενώ πεθαίνουν αμέσως μετά την ολοκλήρωσή της (Χαριζάνης, 1998; Mortensen et al., 2015).

Οι εργάτριες είναι οι μικρότερες σε μέγεθος ανάμεσα στις τρεις κάστες, ενώ τα μορφολογικά τους χαρακτηριστικά είναι διαμορφωμένα για την συλλογή νέκταροά και γύρης (εικόνα 2). Έχουν 2-12 ωοθηκάρια ανά ωοθήκη και δεν εμφανίζουν σημάδια ωογένεσης όσο υπάρχει βασίλισσα στην κυψέλη. Αν η βασίλισσα χαθεί, ορισμένες εργάτριες ενεργοποιούν τις ωοθήκες τους και παράγουν απλοειδή αυγά που εξελίσσονται σε κηφήνες. Εκτός από τις διαφορές στη μορφολογία, διαφοροποιούνται από τη βασίλισσα και ως προς τη συμπεριφορά, φυσιολογία και μακροβιότητα. Έχουν κοντή κοιλιά, μακριά φτερά και προβοσκίδα και φέρουν κεντρί, ενώ έχουν καλά ανεπτυγμένους κηρογόνους αδένες και αδένες παραγωγής βασιλικού πολτού. Τα καθήκοντά τους περιλαμβάνουν τη φροντίδα του γόνου, τη συντήρηση της κυψέλης και την άμυνα της αποικίας, ενώ το ρεπερτόριο των εργασιών που διεκπεραιώνουν, καθορίζεται ισχυρά από την ηλικία τους, φαινόμενο γνωστό και ως ηλικιακός πολυεθισμός (temporal polyethism) (Christino et al., 2006), (Παπαδόπουλος, 2014).



Εικόνα 2. Κάστες μελιτοφόρων μελισσών: α) κηφήνας (αρσενικό), β) βασίλισσα (αναπαραγωγικό θηλυκό, γ) εργάτρια (μη αναπαραγωγικό θηλυκό). Πηγή: Mortensen et al., 2015.

### **2.3 ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΕΡΓΑΣΙΩΝ - ΗΛΙΚΙΑΚΟΣ ΠΟΛΥΕΘΙΣΜΟΣ**

Η ευκοινωνικότητα, θεωρείται ως ένας από τους βασικούς νεωτερισμούς που επέτρεψαν στα έντομα να εξελιχθούν σε κυρίαρχα είδη των χερσαίων

οικοσυστημάτων. Οι κοινωνίες των ευκοινωνικών εντόμων, αποτελούν πολύπλοκα συστήματα με χαρακτηριστικές κινητήριες δυνάμεις τη συνεργασία και την κατανομή εργασιών μεταξύ των επιμέρους μελών τους, με σκοπό τη βελτιστοποίηση της άμυνας, την εξεύρεση τροφής και τη φροντίδα των νεαρών σταδίων του εντόμου (Cardinal & Danforth, 2011). Η δομή της χωρικής και κοινωνικής οργάνωσης, διέπεται από την αλληλεπίδραση διαφόρων εξελικτικών πιέσεων. Καθοριστικής σημασίας παράγοντα πίεσης, αποτελεί η βελτιστοποίηση της εργονομικότητας της αποικίας. Ως εκ τούτου, μεταξύ των μελών της πραγματοποιείται καθημερινά ένα τεράστιο δίκτυο αλληλεπιδράσεων, με απώτερο σκοπό τη διατήρηση της συνοχής, της ακεραιότητας και της ομοιόστασης της αποικίας. Παράλληλα, συντελείται συνεχής επικοινωνία που καθορίζει τον καταμερισμό των εργασιών για τη διευκόλυνση της οργάνωσης των ομαδικών δραστηριοτήτων. Εξίσου σημαντικός παράγοντας οργάνωσης της αποικίας, είναι η πίεση μετάδοσης ασθενειών που αποτελεί μεγάλη πρόκληση για την επιβίωση της κοινωνίας των μελισσών. Τα παθογόνα μεταδίδονται άμεσα, αξιοποιώντας τις συνθήκες χωρικής εγγύτητας μεταξύ των ατόμων της αποικίας και την τροφάλλαξη, ή έμμεσα, μέσω των επιφανειών της κυψέλης. Αναμφίβολα, η οργάνωση της κοινωνίας των μελισσών θα πρέπει να δομείται κατά τέτοιο τρόπο ώστε, ο ρυθμός των επαφών μεταξύ των μελών της, να περιορίζεται και να ρυθμίζεται βάσει συμπεριφορικών και χωρικών παραμέτρων, προωθώντας έτσι τη δημιουργία καλά διαρθρωμένων κοινωνικών και χωρικών δικτύων (Nayg, 2008; Baracchi & Cini, 2014).

Στις μελιτοφόρες μέλισσες παρατηρούνται δύο επίπεδα διαχωρισμού της κατανομής των εργασιών (DOL). Το πρώτο σχετίζεται με την αναπαραγωγή, όπου μοναδική υπεύθυνη είναι η βασίλισσα ενώ οι εργάτριες ασχολούνται με την ανάπτυξη και εξέλιξη της αποικίας. Το δεύτερο επίπεδο χαρακτηρίζει την οργάνωση των εργασιών που δεν σχετίζονται με την αναπαραγωγή, όπου διαφορετικές εργασίες πραγματοποιούνται ταυτόχρονα από ομάδες ατόμων της αποικίας. Γενικότερα παρατηρούνται τέσσερις κάστες ηλικιακού πολυεθισμού την άνοιξη και το καλοκαίρι, αυτές των καθαριστριών κελιών, των φροντιστών του γόνου, των μέσης ηλικίας μελισσών (Middle Aged Bees - MAB) και των τροφосуλλεκτριών (Johnson, 2010). Οι νεογέννητες μέλισσες όταν δεν

αδρανούν, είναι καθαρίστριες κελιών ενώ οι μέλισσες ηλικίας 4-12 ημερών είναι σημαντικές για τη συντήρηση της κυψέλης και τη φυσική εξέλιξη του μελισσιού. Οι τελευταίες λόγω του ρόλου τους, ανέπτυξαν φυσιολογικές προσαρμογές όπως οι υποφαρυγγικοί αδένες της κεφαλής (Hypopharyngeal Glands), καθώς και οι χώροι αποθήκευσης πρωτεϊνών και λιπιδίων στο λιπώδη ιστό της κοιλιάς τους, που αποτελεί λειτουργικό ανάλογο του συκωτιού των θηλαστικών. Οι υποφαρυγγικοί αδένες, εφοδιάζονται με τα θρεπτικά συστατικά που παράγονται στον λιπώδη ιστό και τα χρησιμοποιούν για την παραγωγή ενός πρωτεϊνούχου εκκρίματος. Στη συνέχεια, η ουσία αυτή αναμειγνύεται με άλλα συστατικά όπως η ζάχαρη, ώστε να παραχθεί ένας πολτός που παρέχεται ως τροφή στο γόνο και στις μέλισσες όλων των ηλικιών. Για να τροφοδοτήσουν την παραγωγή πρωτεϊνών και πολτού, οι εργάτριες τρέφονται με γύρη που αποτελεί την κύρια πηγή αμινοξέων των μελιτοφόρων μελισσών (Munch & Amdam, 2010). Εκτός από την κύρια δραστηριότητά τους ως φροντιστές του γόνου, σχηματίζουν επίσης την ακολουθία της βασίλισσας και είναι υπεύθυνες για την επικοινωνία της με το μελίσσι. Οι μέλισσες μέσης ηλικίας 12-21 ημερών είναι υπεύθυνες για τη διατήρηση, παραλαβή και μετατροπή του νέκταρος σε μέλι, ωστόσο εκτελούν διάφορα άλλα καθήκοντα όπως το χτίσιμο των κελιών, φροντίζουν για την άμυνα της αποικίας, τη ρύθμιση της θερμοκρασίας και τον αερισμό της κυψέλης. Το τελευταίο στάδιο του ηλικιακού πολυεθισμού αποτελούν οι μεγαλύτερης ηλικίας μέλισσες-τροφοσυλλέκτριες, που αποτελούν το πιο βραχυχρόνιο στάδιο των εργατριών μελισσών με μέσο όρο 7-10 ημέρες ζωής. Είναι υπεύθυνες για τη συλλογή νερού, γύρης, νέκταρος και ρετσινιού δένδρων για πρόπολη, σύμφωνα με τις ανάγκες της αποικίας. Η συλλογή των απαραίτητων πόρων αποτελεί αποκλειστική αρμοδιότητα των τροφοσυλλεκτριών, που συνήθως ειδικεύονται στη συλλογή είτε γύρης είτε νέκταρος, ωστόσο κάποιες εργάτριες δύνανται να συλλέγουν και τα δύο ταυτόχρονα. Η συλλογή γύρης γίνεται σε ειδικές μορφολογικές κατασκευές των πίσω ποδιών τους (corbiculae), ενώ συνήθως οι εργάτριες προτιμούν να συλλέγουν γύρη ενός είδους λουλουδιού. Ωστόσο, σε επίπεδο αποικίας, η γύρη που συλλέγεται προέρχεται από πολλά διαφορετικά είδη λουλουδιών, ενώ σε μια υγιή αποικία, η αποθηκευμένη γύρη ανέρχεται περίπου σε 1kg κατά μέσο όρο. Οι εργάτριες επικοινωνούν μεταξύ τους με

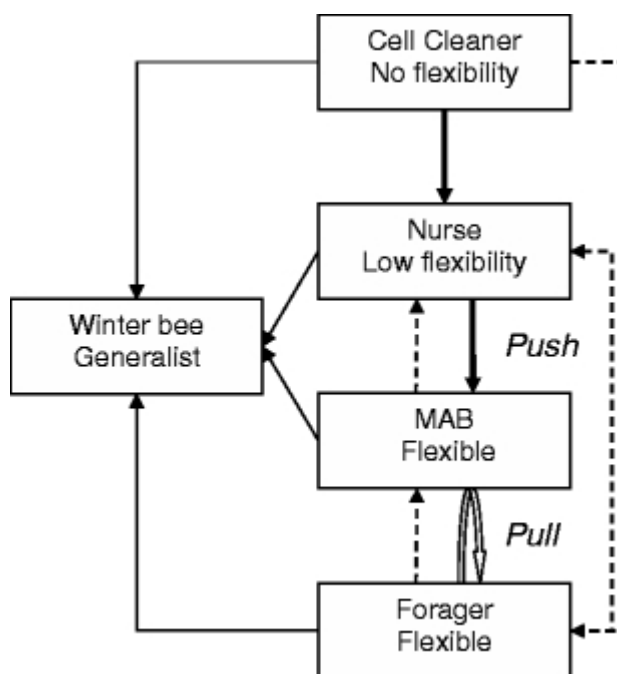
χορούς και φερομόνες και μεταφέρουν τους συλλεγόμενους πόρους με άμεση απόθεσή τους στην κυψέλη (γύρη), ή μέσω τροφάλλαξης (νέκταρ, νερό) σε μέλισσες-αποθηκευτές (Johnson, 2010; Wright et al., 2017).

Σε υγιείς αποικίες, παρατηρούνται τρεις μεταβάσεις μεταξύ των ηλικιακών καστών, από καθαρίστρια σε τροφό/φροντιστή, από τροφό/φροντιστή σε μέσης ηλικίας και από μέσης ηλικίας σε τροφοσυλλέκτρια (εικόνα 3). Ωστόσο, αυτή η κατανομή εργασιών σύμφωνα με την ηλικία, δύναται να τροποποιηθεί σημαντικά και να προσαρμοστεί στις εκάστοτε συνθήκες της αποικίας. Αν όλες οι εργάτριες-φροντιστές απομακρυνθούν από την αποικία σε πειραματικές συνθήκες, τότε πολλές μέλισσες μεγαλύτερης ηλικίας αλλάζουν την διατροφή τους και ενεργοποιούν τους υποφαρυγγικούς αδένες τους για να υποκαταστήσουν τις εργάτριες τροφούς. Ομοίως, αν απομακρυνθούν όλες οι τροφοσυλλέκτριες, τότε νεαρές εργάτριες ηλικίας 5-10 ημερών αναλαμβάνουν τη συλλογή των απαραίτητων πόρων για την επιβίωση της αποικίας (εικόνα 3) (Lindauer, 1985; Johnson, 2010). Επιπλέον, οι αλλαγές των συνθηκών που επικρατούν σε μία αποικία, επιδρούν στο ενδοκρινικό σύστημα των μελισσών τροποποιώντας τον ηλικιακό πολυεθισμό. Όπως προαναφέρθηκε, τα επίπεδα της νεανικής ορμόνης στην αιμολέμφο των μελισσών, αυξάνονται ανάλογα με την ηλικία τους, συνεπώς εμφανίζονται υψηλά στις τροφοσυλλέκτριες και χαμηλά στις εργάτριες τροφούς. Η παρατηρούμενη πλαστικότητα στην ανάπτυξη των συμπεριφορών των εργατριών, θεωρείται ότι ρυθμίζεται από τις συγκεντρώσεις της νεανικής ορμόνης, αφού στις πρώιμες τροφοσυλλέκτριες παρατηρούνται υψηλές συγκεντρώσεις, στις τροφούς οι συγκεντρώσεις είναι αισθητά χαμηλότερες, ενώ στις μέλισσες που επανέρχονται στο στάδιο της φροντίδας του γόνου από το στάδιο της τροφοσυλλογής, παρατηρείται αισθητή μείωση της συγκέντρωσης της νεανικής ορμόνης στην αιμολέμφο τους (Huang & Robinson, 1996).

Η χειμερινή περίοδος χαρακτηρίζεται από ένα γενικότερο ρεπερτόριο εργασιών, όπου οι μέλισσες συμμετέχουν κυρίως στη θερμορύθμιση του μελισσιού, ενώ από τα μέσα έως το τέλος του χειμώνα στη φροντίδα του γόνου. Οι χειμερινές μέλισσες αναπτύσσουν περίσσιο λιπώδες σώμα για την αποθήκευση ενεργειακών αποθεμάτων και επιδεικνύουν το μεγαλύτερο μήκος ζωής ανάμεσα στις εργάτριες, που μπορεί να διαρκέσει έως 10 μήνες χωρίς

εμφανή σημάδια γηρασμού (Johnson, 2010).

Εξελικτικά, η διαφοροποίηση των αντικειμένων των εργασιών που συντελούνται σε μία αποικία, έγκειται στους διαφορετικούς απώτερους στόχους της κάθε περιόδου. Την άνοιξη και καλοκαίρι, στόχος είναι η γρήγορη αύξηση του μελισσιού και η αποθήκευση μελιού, συνεπώς για την επίτευξή του απαιτείται η μέγιστη εργασιακή απόδοση σε επίπεδο αποικίας που επιτυγχάνεται μέσω της κατανομής των εργασιών. Κατά τους χειμερινούς μήνες όπου το ενδιαφέρον επικεντρώνεται στην επιβίωση, είναι προτιμότερη μια γενικευμένη στρατηγική που αποσκοπεί στη μακροβιότητα και την ικανότητα των ατόμων να επιτελούν οποιαδήποτε εργασία (Johnson, 2010; Munch & Amdam, 2010).



Εικόνα 3. Τα συστήματα κοινωνικής οργάνωσης της *Apis mellifera*: α) Ηλικιακός πολυεθισμός (Καθαρίστρια = Cell Cleaner, Τροφός/Φροντιστής = Nurse, MAB = Μέσης.Ηλικίας.Μέλισσες., Forager = Τροφοσυλλέκτρια) και β) Χειμερινό στάδιο γενικευμένων αρμοδιοτήτων (Winter bee - Generalist). Τα συνεχή βέλη υποδεικνύουν τις φυσικές μεταβάσεις μεταξύ ηλικιακών εργασιακών καθηκόντων, ενώ τα διακεκομμένα άτυπες, που εισάγονται πειραματικά ή λόγω σημιουργίας. Σε κατάλληλες συνθήκες, μέλη απ' όλες τις «κάστες» θεωρείται ότι μεταβαίνουν στο γενικευμένης εργασίας στάδιο (Generalists) των χειμερινών μηνών. Πηγή: Johnson, 2010.

Στο πλαίσιο της κατανομής των εργασιών, παρατηρείται η ικανότητα εργατριών μελισσών στην προτίμηση εκτέλεσης συγκεκριμένων εργασιών. Το φαινόμενο εξηγείται από το διαφορετικό όριο ανταπόκρισης κάθε εργάτριας σε ερεθίσματα που προκαλούν την πραγματοποίηση συγκεκριμένων εργασιών, καθώς και από τον γενότυπό τους. Κάποιες εργάτριες ανταποκρίνονται σε

χαμηλά επίπεδα του ερεθίσματος και θεωρούνται ειδικευμένες στην αντίστοιχη εργασία, ενώ άλλες απαιτούν υψηλότερα επίπεδα για να ανταποκριθούν. Επιπροσθέτως, αυτή η ειδίκευση σε συγκεκριμένες εργασίες διαφοροποιείται με την εμπειρία, συνεπώς οι εργάτριες δύνανται να ειδικευτούν σε μια εργασία όσο πιο συχνά την επιτελούν. Η κατανομή των εργασιών επηρεάζει επίσης, τη χωρική οργάνωση της αποικίας. Η κυψέλη χαρακτηρίζεται από διακριτή χωρική δομή, με το χώρο του μελιού στην κορυφή, το χώρο φροντίδας του γόνου στο κέντρο και το χώρο των χορών στο κάτω μέρος. Μέσα σε αυτή τη δομή, οι εργάτριες εναλλάσσονται μεταξύ περιόδων εργασίας, περιόδων απραξίας και περιόδων περιφρούρησης. Σε αυτό το πλαίσιο, οι εργάτριες έχουν πεπερασμένες πιθανότητες να δεχθούν ερέθισμα για την ίδια εργασία, αφού είτε επιστρέφουν στην ίδια ζώνη μετά την τέλεση μιας εργασίας, είτε παραμένουν στην ίδια ζώνη σε περιόδους απραξίας. Οι παράγοντες που επιδρούν στην επαφή των εργατριών με επαναλαμβανόμενα ερεθίσματα συγκεκριμένων εργασιών, είναι η ζώνη εργασιών, η διαθεσιμότητα εργασιών μέσα στη ζώνη και το πόσο γρήγορα απομακρύνονται οι εργάτριες από τις ζώνες εργασίας (Johnson, 2010).

## **3. ΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ**

### **3.1 ΣΗΜΑΤΑ ΚΑΙ ΡΟΗ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΩΝ ΣΤΗΝ ΑΠΟΙΚΙΑ**

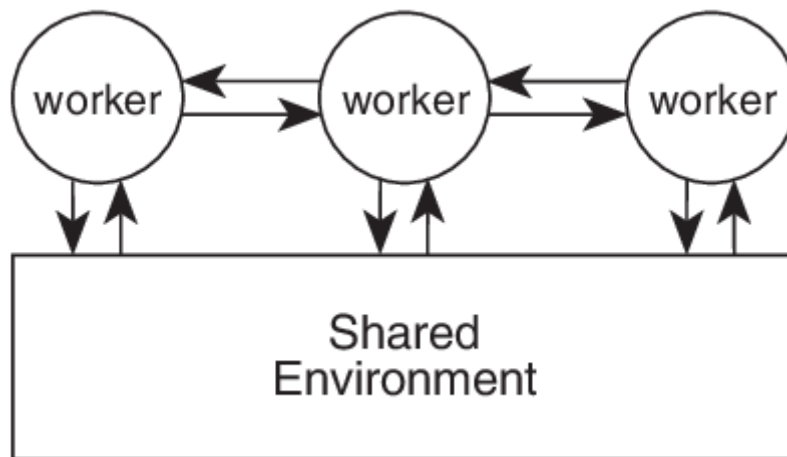
Η επιτυχής κοινωνική ενσωμάτωση των μελών μιας αποικίας, συνίσταται στην ορθή κατανομή των απαιτούμενων ατόμων για την πραγματοποίηση των διαφόρων εργασιών μιας αποικίας και στην επίτευξη του συγχρονισμού των ατόμων που πραγματοποιούν κάθε εργασία. Για τις εργάτριες μιας αποικίας μελισσών αυτό σημαίνει ότι, η απόκτηση και η επεξεργασία των απαραίτητων και επαρκών πληροφοριών, διαμορφώνει την επιλογή της δράσης τους καθώς και τον τρόπο που αυτή θα επιτευχθεί, φανερώνοντας την άρρηκτη σχέση μεταξύ επικοινωνίας και κοινωνικής ενσωμάτωσης σε μία αποικία (Seeley, 1998).

Η επικοινωνία μεταξύ των μελιτοφόρων μελισσών, βασίζεται κυρίως στη διάδοση και μετάδοση χημικών και μηχανικών ερεθισμάτων στο σκοτεινό

εσωτερικό της κυψέλης, όπου η ροή των πληροφοριών πραγματοποιείται με δύο τρόπους άμεσα και έμμεσα. Ο έμμεσος τρόπος, βασίζεται σε κάποιο στοιχείο του κοινού περιβάλλοντος της αποικίας (εικόνα 4), όπου κάθε μέλισσα μπορεί να επηρεάζει και να επηρεάζεται από το πολυστοιχειακό περιβάλλον της κυψέλης και συντελείται σχεδόν εξολοκλήρου μέσω μεταβλητών πληροφορίας που χαρακτηρίζονται ως cues (σήματα) που αποτελούν συμπτωματικές εναλλακτικές πηγές πληροφοριών. Είναι συνήθως υποπροϊόντα συμπεριφορών των μελισσών που δεν έχουν καθοριστεί από τη φυσική επιλογή για τη μετάδοση πληροφοριών και ουσιαστικά περιλαμβάνουν οτιδήποτε μπορεί να γίνει αντιληπτό από τη μέλισσα. Αυτές οι μεταβλητές εκφράζουν πληροφορίες σχεδόν ανεπαίσθητα, αφού οι αποδέκτες σε αυτή την περίπτωση αντιδρούν σε ερεθίσματα που αποτελούν στοιχεία του περιβάλλοντός τους. Παράδειγμα της έμμεσης ροής αποτελούν οι οικοδομικές δραστηριότητες της κυψέλης που συντονίζονται και συντελούνται αποτελεσματικά, χάρη στην πληροφορία που αντιπροσωπεύει ή εμπεριέχεται στη δομή ενός μερικώς χτισμένου κελιού. Συνεπώς μια μέλισσα μπορεί να ξεκινήσει το χτίσιμο ενός τοίχου κελιού εναποθέτοντας μια ποσότητα κεριού και αργότερα μια δεύτερη μέλισσα να ολοκληρώσει το χτίσιμο καθοδηγούμενη από το σχήμα του κεριού που εναπόθεσε η πρώτη μέλισσα. Ομοίως, η θέρμανση ή ψύξη κατά τη θερμορύθμιση της κυψέλης, συμβαίνει αυτόματα καθώς η θερμοκρασία του αέρα της κυψέλης παρέχει ένα δίκτυο πληροφοριών σχετικά με τις ανάγκες της αποικίας. Έτσι κάθε μέλισσα, ανταποκρίνεται στη θερμοκρασία του άμεσου περιβάλλοντος της, θερμαίνοντας ή ψύχοντας αυτό. Στους άμεσους διαύλους επικοινωνίας, επικρατεί μια συγκεκριμένη μεταβλητή πληροφορίας, τα σήματα ή όπως αναφέρονται στην ξένη βιβλιογραφία signals. Τα ερεθίσματα μηχανικά ή χημικά που χαρακτηρίζονται ως σήματα (signals), επί της ουσίας αποτελούν τα μέσα διάδοσης των πληροφοριών σε επίπεδο συνεργατικών ομάδων της αποικίας και έχουν αναπτυχθεί μέσω φυσικής επιλογής ώστε να παρέχουν σαφή και ευδιάκριτα μηνύματα στους αποδέκτες, ενώ συνοδεύονται σχεδόν πάντα από μια εμφανή συμπεριφορική επίδειξη του αποστολέα. Συνεπώς, πρόκειται για μια προσαρμοσμένη τροποποίηση που περιλαμβάνει ένα ερέθισμα (signal) και μια απόκριση. Η διαφορά signals και cues σχετικά με την ολοφάνερη μεταφορά της



πληροφορίας, διαφαίνεται στη σύγκριση του μικτού/κουνιστού χορού που αποτελεί ένα signal και στο χρόνο που απαιτείται για την εύρεση μέλισσας εκφορτωτή των πόρων, που αποτελεί ένα cue. Και τα δύο χρησιμοποιούνται από τροφосуλλέκτες, ωστόσο το πρώτο χαρακτηρίζεται από μια εξέχουσα ακουστική και οπτική συμπεριφορά, ενώ το δεύτερο αποτελεί μία άηχη και αόρατη μεταβλητή που προκαλεί σιωπηλά την προσαρμογή των εσωτερικών κατωφλίων των μελισσών στην απόκριση στους χορούς. Συνεπώς, η θερμοκρασία, τα επίπεδα του ατμοσφαιρικού διοξειδίου του άνθρακα της κυψέλης, καθώς και τα μισοτελειωμένα κελιά εμπίπτουν στην κατηγορία σημάτων (cues), ενώ ο μικτός χορός, ο χορός των δονήσεων και η φερομόνη του αδένου Nasonov αποτελούν σήματα-ερεθίσματα (signals) (Seeley, 1989; Seeley, 1995).



Εικόνα 4. Άμεση (οριζόντια βέλη) και έμμεση (κάθετα βέλη) ροή πληροφοριών μεταξύ των εργατριών (workers) μιας αποικίας. Η έμμεση ροή επιτυγχάνεται επειδή κάθε μέλος της αποικίας επηρεάζει και επηρεάζεται από το κοινό πολυστοιχειακό περιβάλλον (shared environment) μέσα στην κυψέλη (οι κηρήθρες και τα περιεχόμενά τους, η τροφή και η ατμόσφαιρα της κυψέλης). Επί παραδείγματι, κάθε τροφός μέλισσα επηρεάζει τη θερμοκρασία των διαμερισμάτων του γόνου, με τις θερμαντικές και ψυκτικές της δραστηριότητες και με τη σειρά της ανταποκρίνεται σε αυτές τις εναλλαγές θερμοκρασίας με την προσαρμογή των θερμορυθμιστικών της δραστηριοτήτων. Πηγή: Seeley, 1995.

Οι εργάτριες επεξεργάζονται τις πληροφορίες του λαμβανόμενου σήματος (signal), υπό το πρίσμα ενός ευρύτερου περιεχόμενου πλαισίου, εμπλέου πληροφοριών που εμπεριέχονται σε σήματα τύπου cues. Το περιεχόμενο πλαίσιο, επηρεάζει εν συνεχεία τη συμπεριφορική αντίδραση κάθε μέλισσας στο σήμα. Ως εκ τούτου, παρατηρούνται διαφορετικές αντιδράσεις των εργατριών στους μικτούς (waggle) χορούς των τροφосуλλεκτριών ή διαφορετικές επιλογές δράσεων ως ανταπόκριση στις φερομόνες των σιαγονικών αδένων της

βασίλισσας (Queen Mandibular Pheromones - QMP). Πιο συγκεκριμένα, εργάτριες που ακολουθούν πιστά τους χορούς είναι συλλέκτριες εργάτριες που αναζητούν νέα πηγή συλλογής τροφής, αυτές που ακολουθούν για μικρό χρονικό διάστημα και μετέπειτα εγκαταλείπουν είναι συλλέκτριες που εξακολουθούν να έχουν πηγή τροφής, ενώ αυτές που αγνοούν τους χορούς δεν έχουν καμία τροφосуλλεκτική εμπειρία. Αντιστοίχως, οι εργάτριες ανταποκρίνονται συνήθως στην πληροφορία της QMP, σταματώντας την εκτροφή άλλων βασιλισσών. Ωστόσο, ανάλογα με την εποχή, με την αφθονία του γόνου ή το συνωστισμό στην κυψέλη, η ανταπόκριση στο ίδιο χημικό ερέθισμα δύναται να αποκλίνει από την κλασική λήψη δράσης, οδηγώντας τις εργάτριες στην εκτροφή βασιλισσών, ενδεχομένως κατά την προετοιμασία για σμηνουργία. Και στις δύο περιπτώσεις, οι εργάτριες λαμβάνουν το ίδιο χημικό ερέθισμα που υποδεικνύει ότι η βασίλισσα τους είναι παρούσα στην κυψέλη, όμως η ενσωμάτωση της πληροφορίας καθώς και η επεξεργασία της, πάντοτε σε συνδυασμό με το ξεχωριστό για κάθε εργάτρια περικείμενο περιεχόμενο πληροφοριών, διαμορφώνει μια ευελιξία ως προς την ανταπόκρισή τους στο σήμα. Συνεπώς, παρατηρούνται διαφορετικές συμπεριφορικές ανταποκρίσεις των εργατριών στο ίδιο σήμα (signal), ως απόρροια του διαφορετικού εννοιολογικού πλαισίου (context) στο οποίο εντάσσεται η πληροφορία του σήματος (Seeley, 1998).

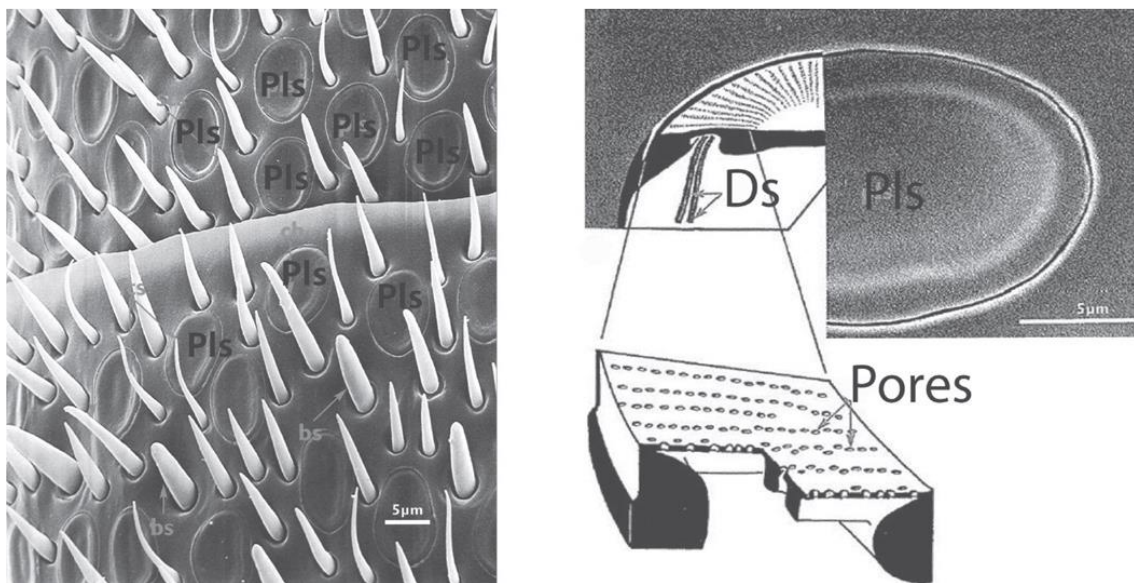
### **3.2 ΧΗΜΙΚΑ ΣΗΜΑΤΑ ΣΤΗΝ ΑΠΟΙΚΙΑ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ**

#### **3.2.1 ΟΣΦΡΗΤΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ - ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ ΑΝΙΧΝΕΥΣΗΣ ΟΣΜΩΝ**

Ανάμεσα στα έντομα, οι μελιτοφόρες μέλισσες διακρίνονται για την εκλεπτυσμένη όσφρησή τους και την ικανότητά τους να ξεχωρίζουν μεταξύ διαφορετικών οσμών με ιδιαίτερη ευαισθησία και ακρίβεια. Τα οσμογόνα μόρια με τα οποία έρχονται σε επαφή και από όπου λαμβάνουν πληροφορίες οι εργάτριες, παρουσιάζουν εκτεταμένη ποικιλομορφία χημικών συνθέσεων, τρισδιάστατων σχημάτων και παλμικών ιδιοτήτων. Οι οσμές με τις οποίες έρχονται σε επαφή, είτε δημιουργούνται από άλλες μέλισσες, όπως συμβαίνει στην περίπτωση των φερομονών ή προέρχονται από το περιβάλλον της

μέλισσας, όπως οι τροφές στο εσωτερικό της κυψέλης και τα άνθη που αποτελούν πηγή τροφής (Sandoz, 2012).

Στις μέλισσες, η περιφερειακή ανίχνευση των οσμών εντοπίζεται στο επίπεδο των οσφρητικών υποδοχέων (Olfactory Receptor Neurons, ORNs), που βρίσκονται κάτω από επιδερμικούς αισθητήρες (sensilla) των κεραιών τους, τις οσφρητικές πλάκες (PIs, Pore plates-sensilla placodea). Κάθε οσφρητική πλάκα είναι μία λεπτή, οβάλ επιδερμική πλάκα, μεγέθους 9X6 μm, με πολυάριθμους μικροσκοπικούς πόρους που εννευρώνονται από 5 έως 35 οσφρητικούς υποδοχείς (ORNs) (εικόνα 5) (Sandoz, 2012).

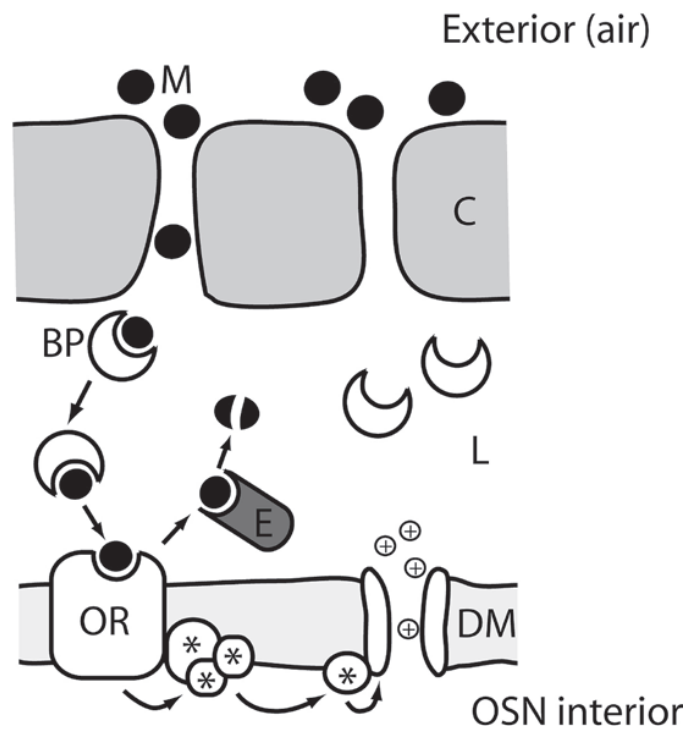


Εικόνα 5. Αριστερά: Μεγέθυνση περιοχής της κεραίας μελιτοφόρας εργάτριας που παρουσιάζει τις οσφρητικές πλάκες (PIs). Δεξιά: Άκρη της οσφρητικής πλάκας (PIs) όπου διαφαίνονται οι πόροι (pores) και από κάτω οι δένδριτες (Ds) των οσφρητικών υποδοχέων (ORNs). Πηγή: Reinhard & Srinivasan, 2009.

Συνολικά, περίπου σαράντα οκτώ χιλιάδες αισθητήριοι νευρώνες διατρέχουν την κεραία και εκτείνουν τους νευράξονές τους κατά μήκος της έως το πρώτο οσφρητικό κέντρο επεξεργασίας του νευρικού συστήματος του εντόμου, το λοβό (antennal lobe, AL). Ο λοβός των μελιτοφόρων μελισσών χωρίζεται σε 165 ανατομικές και λειτουργικές μονάδες που αναγνωρίζονται βάσει της θέσης, του μεγέθους και του σχήματός τους, τα σπειράματα (glomeruli). Εκεί καταλήγουν οι ORNs αφού υποστούν μια διαδικασία διαχωρισμού κατά την είσοδο στον λοβό (AL). Κάθε οσφρητική πληροφορία μεταφέρεται μέσω νευρώνων προβολής, από τον λοβό της κεφαλής, στα ανώτερα οσφρητικά κέντρα του εγκεφάλου, τα

μανιταροειδή σωμάτια (mushroom bodies, MB) που σχετίζονται με τη συσχέτιση των οσφρητικών σημάτων, τον προσανατολισμό, τη μνήμη και μάθηση των μελιτοφόρων μελισσών (Reinhard & Srinivasan, 2009).

Τα οσμογόνα μόρια, διαπερνούν τους πόρους των οσφρητικών πλακών και διαχέονται μέσα στην αιμολέμφο φτάνοντας στους δενδρίτες των οσφρητικών υποδοχέων (ORNs), πιθανώς συνδεδεμένα σε πρωτεΐνες δέσμησης οσμογόνων μορίων (Odorant Binding Proteins, OBP). Αφού φτάσουν στην επιφανειακή δενδριτική μεμβράνη (DM), απελευθερώνονται και αντιδρούν με πρωτεϊνικά μόρια-υποδοχείς οσμογόνων μορίων (Olfactory Receptor Proteins, ORs) (εικόνα 6), πυροδοτώντας την έναρξη της σηματοδοτικής πορείας του οσφρητικού σήματος με το άνοιγμα των ιοντικών διαύλων και καταλήγοντας στη δημιουργία δυναμικού ενέργειας που μεταβιβάζεται ως ηλεκτρική διέγερση προς τα επίπεδα ανώτερων λειτουργιών του εγκεφάλου.



Εικόνα 6. Ανίχνευση και μεταγωγή οσμογόνων μορίων. Ένα οσμογόνο μόριο (M) διαπερνά τους πόρους των οσφρητικών πλακών (C) και εισέρχεται στην αιμολέμφο (L), όπου δεσμεύεται από πρωτεΐνες (BP). Στη συνέχεια, μεταφέρεται σε πρωτεΐνες υποδοχείς οσμογόνων μορίων (OR) που αποτελούν διαμεμβρανικές πρωτεΐνες της δενδριτικής μεμβράνης (DM) ενός οσφρητικού νευρώνα (ORN ή OSN). Έτσι επάγεται η μεταγωγή του οσφρητικού σήματος στον οσφρητικό νευρώνα, που καταλήγει στο άνοιγμα ιοντικών διαύλων και στην παραγωγή δυναμικού ενέργειας. Το οσμογόνο μόριο αποδομείται από συγκεκριμένο ένζυμο (E), ελευθερώνοντας τον υποδοχέα για το επόμενο μόριο. Πηγή: Reinhard & Srinivasan, 2009.

Ορισμένοι πρωτεϊνικοί υποδοχείς (OR), δύνανται να εμφανίζουν μεγάλη εξειδίκευση ώστε να αντιδρούν με ένα συγκεκριμένο οσμογόνο μόριο, όπως παρατηρείται συνήθως στους υποδοχείς φερομόνης, ενώ αυτοί που ανιχνεύουν οσμές λουλουδιών, αντιδρούν με μια πληθώρα, χημικά παρόμοιων μορίων (Reinhard & Srinivasan, 2009; Sandoz, 2012).

### **3.2.2 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΗΣ ΚΑΙ ΑΜΕΣΗΣ ΔΡΑΣΗΣ**

Η κοινωνική συνοχή και η αποδοτικότητα της αποικίας στηρίζεται σε μεγάλο βαθμό στις φερομόνες, που σηματοδοτούν διαφορετικά γεγονότα σε ποικίλες συμπεριφορικές συνθήκες.

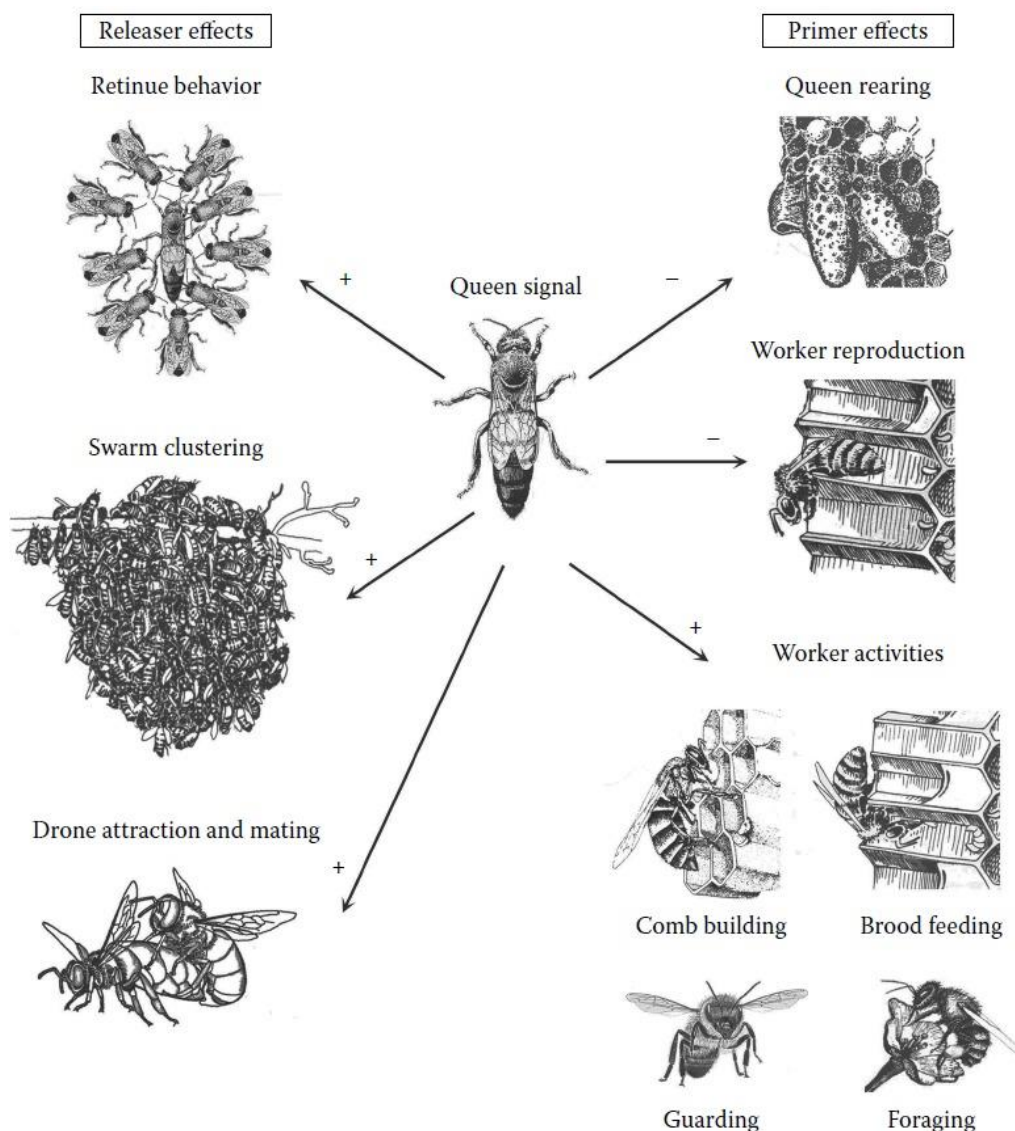
Οι φερομόνες είναι χημικές ουσίες που εκκρίνονται από τους εξωκρινείς αδένες του εντόμου και προκαλούν αλλαγές στη συμπεριφορά και στη φυσιολογία εντόμων της ίδιας αποικίας. Σχετίζονται με διάφορες πλευρές της ζωής των μελιτοφόρων μελισσών στην αποικία, όπως την ανάπτυξη και αναπαραγωγή, τη συλλογή τροφής, με άμυνα και προσανατολισμό και αποτελούν μια επικοινωνιακή μέθοδο μεταξύ των διαφορετικών καστών της αποικίας. Διακρίνονται σε φερομόνες φυσιολογικής δράσης (primer pheromones) και σε άμεσης δράσης (releaser pheromones). Οι φερομόνες φυσιολογικής δράσης προκαλούν μακροχρόνιες αλλαγές στη φυσιολογία του εντόμου αποδέκτη, τροποποιώντας το αναπαραγωγικό, το ενδοκρινικό και το νευροαισθητήριο σύστημα, καθώς και τις σχετιζόμενες με αυτά συμπεριφορές. Πρόκειται για σχετικά μη πτητικές ουσίες, που μεταδίδονται στην αποικία κυρίως μέσω διαφορετικών τύπων επαφής μεταξύ των μελών της αποικίας. Αποτελούν παράγοντα θεμελιώδους σημασίας στον καθορισμό των σχέσεων μεταξύ βασίλισσας και εργατριών, όσο και μεταξύ των εργατριών μιας αποικίας και είναι ουσιαστικά υπεύθυνες για τη διατήρηση της κοινωνικής αρμονίας και ομοιοστάσης της αποικίας. Οι φερομόνες άμεσης δράσης, προκαλούν ακαριαίες και παροδικές αλλαγές στην συμπεριφορά του αποδέκτη και βάσει της λειτουργίας τους κατατάσσονται ανάμεσα σε άλλες, σε φερομόνες συνάθροισης, διασποράς, συναγερμού, αναγνώρισης και στρατολόγησης (Pankiw, 2004; Slessor et al., 2005; Le Conte & Hefetz, 2008).

### 3.2.3 ΒΑΣΙΛΙΚΟ ΣΗΜΑ

Μια από τις σημαντικότερες φερομόνες, αποτελεί ένα πολύπλοκο χημικό σήμα διττής δράσης, γνωστό ως «βασιλικό σήμα». Ως φυσιολογικής δράσης φερομόνη (primer), διατηρεί την αναπαραγωγική υπεροχή της βασίλισσας κυρίως μέσω της QMP, παρεμποδίζοντας την ανάπτυξη των ωοθηκών των εργατριών. Αναστέλλει επίσης, την εκτροφή των άλλων βασίλισσών και προωθεί δραστηριότητες των εργατριών όπως το καθάρισμα, τη φροντίδα του γόνου, την συλλογή τροφής και το χτίσιμο των κελιών (εικόνα 7). Επιπροσθέτως, λειτουργεί και ως φερομόνη άμεσης δράσης (releaser), προκαλώντας την έλξη των εργατριών που καθαρίζουν και περιποιούνται την βασίλισσα και αποτελούν την λεγόμενη «ακολουθία» της (εικόνα 7). Κατόπιν, εξαιτίας της αλληλεπίδρασης της ακολουθίας με άλλες εργάτριες, διαμέσου της επαφής των εξωσκελετών τους, της τροφάλλαξης ή με το άγγιγμα των κεραιών τους, μεταδίδεται το σήμα στην υπόλοιπη αποικία (εικόνα 8). Επίσης, σε νεαρές βασίλισσες πριν τη σύζευξη, λειτουργεί ως ελκυστικό των κηφήνων κατά τις γαμήλιες πτήσεις, ενώ κατά τη σμηνουργία διατηρεί την ενότητα του σμήνους (εικόνα 7) (Trhlin & Rajchard, 2011).

Το κύριο δομικό στοιχείο του βασιλικού σήματος είναι η φερομόνη των σιαγονικών αδένων της βασίλισσας (QMP), που εμπεριέχει πέντε χημικές ουσίες, το (E)-9-οξο-2-δεκενοϊκό οξύ ή 9-ODA, δύο εναντιομερή του 9-υδροξυ-2-δεκενοϊκού οξέος (9-HDA), τον υδροξυβενζοϊκό μεθυλεστέρα (HOB) και την 4-υδροξυ-3-μεθοξυ-φαινυλαιθανόλη (HVA). Όλες οι χημικές ουσίες όταν συνδυαστούν μεταξύ τους λειτουργούν ως φερομόνη άμεσης δράσης προσελκύοντας την «ακολουθία» της βασίλισσας. Στην ελκυστική δράση της QMP, βρέθηκε ότι εμπλέκονται επιπλέον χημικές ουσίες, όπως η κονιφεριλική αλκοόλη (CA), που εκκρίνεται από τους σιαγονικούς αδένες της βασίλισσας, ενώ ο ελαϊκός μεθυλεστέρας (MO), το λινολεϊκό οξύ (LA) και η παλμιτική αλκοόλη (PA) εκκρίνονται από άλλα σημεία του σώματος της. Συνεπώς, περισσότερο αντιπροσωπευτική θεωρείται η ονομασία φερομόνη ακολουθίας της βασίλισσας QRP (Queen Retinue Pheromone) (Slessor et al., 2005). Ωστόσο απουσία των σιαγονικών αδένων της, η βασίλισσα αδυνατεί να παράγει και να αποθηκεύει 9-ODA στους αδένες της και χρησιμοποιεί άλλες ισχυρές φερομόνες για τον έλεγχο

της αποικίας στο επίπεδο της φυσιολογίας και της συμπεριφοράς των εργατριών, καταδεικνύοντας ότι υπάρχει ποικιλία σημειοχημικών ουσιών με παρόμοιες λειτουργίες (Maisonnasse et al, 2010). Επιπλέον, οι τεργίτικοί ή Renner και Bumann αδένες που βρίσκονται κάτω από τους τεργίτες III έως V της κοιλίας, οι ταρσικοί ή αδένες Arnhart, καθώς και οι αδένες Dufour και Koschevnikov αποτελούν εναλλακτικές πηγές του βασιλικού σήματος. Οι εκκρίσεις τους είτε συμμετέχουν με την QMP στη σύνθεση του σήματος, είτε είναι υπεύθυνες για μια ή κάποιες από τις ρυθμιστικές λειτουργίες του (Bortolotti & Costa, 2014).



Εικόνα 7. Οι φυσιολογικές (primer) και άμεσης δράσης (releaser) συνέπειες του βασιλικού σήματος που ρυθμίζει την ανάπτυξη και τις λειτουργίες της αποικίας. Οι προωθητικές δράσεις πάνω προς τα κάτω :προσέλκυση ακολουθίας της βασίλισσας (queen retinue), συνοχή σμήνους (swarm clustering), προσέλκυση κηφήνων για αναπαραγωγή (drone attraction & mating) και

προώθηση εργασιών στην κυψέλη (*worker activities*) συμβολίζονται με "+", ενώ οι περιοριστικές παρεμπόδιση εκτροφής βασιλισσών (*queen rearing*), περιορισμό αναπαραγωγικής ικανότητας εργατριών (*worker reproduction*) με "-". Πηγή: Bortolotti & Costa, 2014.



Εικόνα 8. Εργάτριες που αποτελούν την «ακολουθία» της βασίλισσας, γλύφουν το σώμα και προσλαμβάνουν τη φερομόνη. Μέσω τροφάλλαξης ή αγγίγματος των εξωσκελετών και των κεραιών, διαδίδεται το βασιλικό σήμα στην αποικία. Πηγή: Tautz, 2008.

### 3.2.4 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΤΟΥ ΓΟΝΟΥ

Εκτός από την επίδραση της QMP της βασίλισσας, οι εργάτριες απέχουν από την αναπαραγωγική διαδικασία ως ανταπόκριση στα φερομονικά σήματα του γόνου. Οι προνύμφες της *A. mellifera*, παράγουν ένα πολύπλοκο μείγμα δέκα εστέρων λιπαρών οξέων που συνιστούν τη φερομόνη του γόνου. Ανάμεσα στους δέκα εστέρες ο παλμιτικός αιθυλεστέρας και ο μεθυλεστέρας του λινολεϊκού οξέος λειτουργούν ως primer φερομόνες που σε συνεργασία με την QMP παρεμποδίζουν την ανάπτυξη των ωοθηκών των εργατριών και μειώνουν τις



συγκεντρώσεις της νεανικής ορμόνης τους (JH). Επίσης, η φερομόνη του γόνου επιδρά στη μεταφορά της βιτελογενίνης, αλλάζοντας τη φορά της κατεύθυνσής της από τις ωθήκες προς τους υποφαρυγγικούς αδένες, ανακατευθύνοντας έτσι το μεταβολισμό των εργατριών από την αναπαραγωγή προς τη φροντίδα του γόνου (Le Conte & Hefetz, 2008). Επιπροσθέτως, ως φυσιολογικής δράσης φερομόνη επιδρά στη συμπεριφορική ωρίμανση των εργατριών, ωστόσο η δράση της εξαρτάται ισχυρά από τη συγκέντρωσή της. Έτσι, σε μικρές συγκεντρώσεις μειώνει το όριο ηλικίας τροφосуλλογής αυξάνοντας τον αριθμό των τροφосуλλεκτριών, ενώ σε μεγάλες συγκεντρώσεις μειώνει την ανάπτυξη των νεαρών προνυμφών, παρατείνοντας το ηλικιακό στάδιο της εργάτριας τροφού.

Οι εστέρες των λιπαρών οξέων είναι μη πτητικές ουσίες που πιθανώς μεταδίδονται μέσω επαφής των εργατριών, ωστόσο μια άλλη ουσία του γόνου που ανήκει στην οικογένεια των τερπενοειδών, το E-β-ocimene διαδίδεται με εναέρια διασπορά και θεωρείται ότι λειτουργεί ως φερόμονη φυσιολογικής δράσης. Προκαλεί παρεμπόδιση της ανάπτυξης των ωθηκών των εργατριών και προωθεί την συμπεριφορική ωρίμανσή τους, ενώ πιθανά αποτελεί το σήμα για τη μετάβασή τους από το στάδιο της μέσης ηλικίας στο στάδιο των τροφосуλλεκτριών (Maisonasse et al, 2010). Σε συνδυασμό με τη φερομόνη του γόνου, ευθύνεται για τη διατήρηση της ομοιόστασης της κυψέλης, διατηρώντας τη σωστή αναλογία τροφών και τροφосуλλεκτριών εργατριών ανάλογα με τις ανάγκες της αποικίας. Η ουσία εκκρίνεται πρωτίστως από μικρής ηλικίας προνύμφες με ελάχιστες ανάγκες φροντίδας, συνεπώς κατευθύνει την ανάπτυξη των εργατριών προς τροφосуλλεκτικές δραστηριότητες και συλλογή γύρης. Η φερομόνη του γόνου εκκρίνεται κυρίως από μεγάλης ηλικίας προνύμφες με αυξημένες ανάγκες φροντίδας, καθυστερώντας έτσι την τροφосуλλογή και διατηρώντας υψηλά τα επίπεδα των τροφών εργατριών (Bortolotti & Costa, 2014).

Η επιμέρους δραστηριότητα των δέκα εστέρων των λιπαρών οξέων της φερομόνης του γόνου ποικίλλει, ενώ μεμονωμένα ή και σε συνδυασμό οι δέκα εστέρες επιδρούν στις ενήλικες μέλισσες ως φερομόνες άμεσης δράσης. Συγκεκριμένα, ο μεθυλεστέρας του λινολενικού οξέος, ο λινελαϊκός

μεθυλεστέρας, ο ελαϊκός μεθυλεστέρας και ο παλμιτικός μεθυλεστέρας επάγουν την κάλυψη των κελιών με λεπτό στρώμα κεριού από τις εργάτριες, ο μεθυλεστέρας του στεατικού οξέος αυξάνει την αποδοχή των βασιλικών κελιών, ο μεθυλεστέρας του λινελαϊκού οξέος προάγει την ποσότητα του βασιλικού πολτού που παράγεται και χορηγείται και ο παλμιτικός μεθυλεστέρας αυξάνει το βάρος των βασιλικών προνυμφών. Η ποσότητα καθώς και οι επιδράσεις των επιμέρους εστέρων του φερομονικού σήματος του γόνου, εξαρτώνται από την κάστα και το αναπτυξιακό στάδιο, ώστε οι εργάτριες τροφοί να αναγνωρίζουν τις ξεχωριστές ανάγκες των προνυμφών και να τους παρέχουν την βέλτιστη φροντίδα (Trhlin & Rajchard, 2011).

### **3.2.5 ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ ΕΡΓΑΤΡΙΩΝ**

Οι εκκρίσεις βάσει κάστας αποτελούν ένα σημαντικό χαρακτηριστικό του φερομονικού συστήματος των μελιτοφόρων μελισσών. Ορισμένοι αδένες αναπτύσσονται τυπικά σε μια από τις δύο κάστες, όπως ο Nasonov (Nasonov's gland) στις εργάτριες ή οι τεργίτικοί αδένες της βασίλισσας, ωστόσο οι περισσότεροι, όπως ο αδένας Dufour, οι σιαγονικοί αδένες ή ο αδένας Koschevnikov, είναι κοινοί και για τις δύο κάστες και οι εκκρίσεις τους είναι χαρακτηριστικές της κάστας προέλευσης. Η πλαστικότητα που παρατηρείται σχετικά με τους αδένες των μελισσών, σχετίζεται με τον καθορισμό των καστών και τον ηλικιακό πολυεθισμό, συνεπώς οι εκκρίσεις των εξωκρινών αδένων φανερώνουν τη σχέση μεταξύ ηλικίας και εργασίας στην αποικία. Οι υποφαρυγγικοί και κηρογόνοι αδένες είναι ιδιαίτερα αναπτυγμένοι στις νεαρές εργάτριες, ενώ μειώνονται σε μέγεθος και εκροές κατά την μετάβαση των εργατριών από το στάδιο της τροφού σε μετέπειτα στάδια. Αντιθέτως, οι φερομόνες του κεντριού των σιαγονικών και χειλικών αδένων αυξάνονται παράλληλα με την ηλικία των εργατριών (Katzav-Gozansky et al., 2002).

Η φερομόνη του αδένα Nasonov είναι η πιο γνωστή φερομόνη των εργατριών μελισσών και η προσελκυστική δράση της, ευνοεί τον προσανατολισμό και τη στρατολόγηση εργατριών σε συγκεκριμένες συνθήκες. Ο αδένας αποτελείται από μία μάζα κυττάρων κάτω από τη διαγαγγλιακή μεμβράνη, μεταξύ του έκτου και έβδομου τεργίτη, ενώ η φερομόνη εκκρίνεται από το οπίσθιο

μέρος του έκτου τεργίτη, γεγονός που επιτυγχάνεται με κάμψη της άκρης της κοιλίας της εργάτριας προς τα κάτω, επιτρέποντας την εμφάνιση του αδένα. Περιλαμβάνει επτά πτητικές χημικές ουσίες όπως, γερανιόλη, νερολικό οξύ, γερανικό οξύ, (E)-κιτράλη, (Z)-κιτράλη, (E-E)-φαρνεσόλη και νερόλη. Η φερομόνη έχει ελκυστική δράση και χρησιμοποιείται από τις εργάτριες για σήμανση της εισόδου της κυψέλης, ενώ λόγω της πτητικής της φύσης είναι αποτελεσματική σε μεγάλες αποστάσεις (εικόνα 9c). Την ίδια λειτουργία επιτελεί το σήμα των τεργιτικών αδένων ή φερομονικό «αποτύπωμα του ποδιού» των εργατριών μελισσών, που σαν σήμα εγγύτητας είναι αποτελεσματικό σε κοντινές αποστάσεις και θεωρείται ότι δρα βοηθητικά ενισχύοντας το φερομονικό σήμα Nasonon (εικόνα 9a). Η φερομόνη Nasonon δρα ως παράγοντας συνοχής, για το σχηματισμό και τη σταθερότητα του σμήνους κατά τη σμηνοουργία σε συνδυασμό με την QMP της βασίλισσας, καθώς και για τη σήμανση κυρίως πηγών νερού ώστε να διευκολύνει τον προσανατολισμό των άλλων τροφосуλλεκτριών προς αυτές (εικόνα 9). Η σήμανση πηγών νέκταρος, γίνεται μόνο σε περιπτώσεις που τα οφέλη σε πόρους είναι υψηλά ή σε περιπτώσεις δραματικής μείωσης των αποθεμάτων της κυψέλης. Επίσης, πιθανά εμπλέκεται στην προσέλκυση εργατριών για την ανατροφή νέων βασιλισσών στην κυψέλη, αφού εργάτριες εκθέτουν τον αδένα Nasonon σε άλλες εργάτριες για τη στρατολόγησή τους στη φροντίδα των προνυμφών νέων βασιλισσών (Bortolotti & Costa, 2014).

Στην κοινωνία των μελισσών, οι φερομόνες συναγερμού αποτελούν ένα πολύ αποτελεσματικό τρόπο ειδοποίησης και στρατολόγησης για την άμυνα της αποικίας. Οι εργάτριες που φυλάσσουν την είσοδο απελευθερώνουν φερομόνη σε περίπτωση κινδύνου, επάγοντας τη δημιουργία μιας κατάστασης συναγερμού σε άλλες εργάτριες από το εσωτερικό της κυψέλης, που τις καθιστά επιθετικές και έτοιμες για άμυνα. Στο γένος *Apis*, οι σιαγονικοί και οι αδένες Koschevnikov που σχετίζονται με το σύστημα του κεντριού, αποτελούν τα κύρια όργανα που παράγουν φερομόνες συναγερμού. Οι εκκρίσεις των αδένων Koschevnikov και των αδενωδών περιοχών της θήκης/κολεού (sheath) του κεντριού (εικόνα 9), εξατμίζονται στις τρίχες της μεμβράνης, στη βάση του σάκου (bulb) του κεντριού των εργατριών φρουρών. Οι εργάτριες ανασηκώνουν την κοιλία τους, εκθέτοντας έτσι το θάλαμο του κεντριού και απελευθερώνοντας τη φερομόνη, ενώ

ταυτόχρονα κουνούν τα φτερά τους για να τη διασπείρουν στην αποικία (εικόνα 9). Το κύριο συστατικό της φερομόνης που είναι κοινό σε όλα τα είδη του γένους, αποτελεί ο οξικός εστέρας της ισοαμυλικής αλκοόλης. Στην *Apis mellifera* επάγει το κέντρισμα του εισβολέα, την προσέλκυση άλλων εργατριών για συμμετοχή στην άμυνα της αποικίας και την απώθηση άλλων τροφосуλλεκτριών στα λουλούδια ή σε πηγές τροφών. Επιπλέον, περισσότερες από είκοσι πτητικές αρωματικές και αλειφατικές ενεργές χημικές ουσίες χαμηλού μοριακού βάρους, έχουν απομονωθεί και αναγνωρισθεί στο μείγμα της φερομόνης συναγερμού. Διαφορετικά συστατικά του μείγματος επάγουν διαφορετικές δράσεις όπως, συναγερμό (οξικός ισοαμυλεστέρας (IPA), (Z)-11-eicosen-1-ol), φυγή (οξικός βενζυλεστέρας), στρατολόγηση (1-βουτανόλη, 1-οκτανόλη, οξικός διμεθυλοβουτυλεστέρας), ενώ ενδεχομένως κάποιες από αυτές τις χημικές ουσίες να εμφανίζουν πολλαπλές δράσεις (Pankiw, 2004; Wang & Tan, 2020). Οι σιαγονικοί αδένες των φρουρών και τροφосуλλεκτριών εργατριών (εικόνα 9) παράγουν τη 2-επτανόνη, ένα συστατικό που επάγει συμπεριφορές συναγερμού, ωστόσο σε πολύ μικρότερο βαθμό σε σχέση με τον οξικό ισοαμυλεστέρα. Η ποσότητα της 2-επτανόνης καθώς και το μέγεθος των σιαγονικών αδένων, αυξάνονται με την ηλικία των εργατριών μελισσών, συνεπώς οι τροφосуλλέκτριες εμφανίζουν μεγαλύτερες συγκεντρώσεις της ουσίας σε σχέση με τις εργάτριες φρουρούς της κυψέλης. Επομένως, είναι πιθανό η 2-επτανόνη να εμφανίζει δράσεις σχετικές με την συλλογή τροφής και συγκεκριμένα ως απωθητική ουσία για τη σήμανση λουλουδιών με εξαντλημένα αποθέματα νέκταρος ή γύρης (Trhlin & Rajchard, 2011).

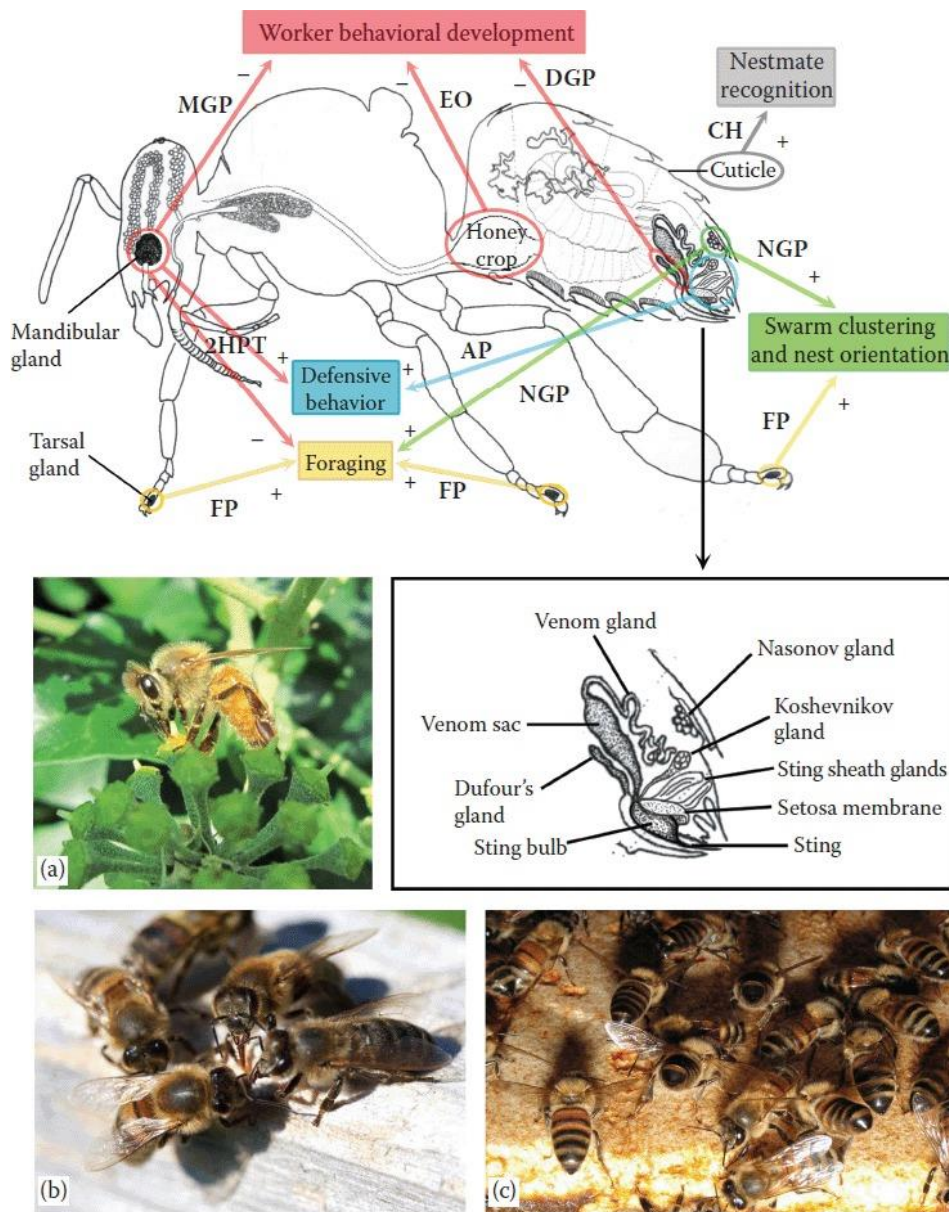
Επιπλέον, οι εκκρίσεις των σιαγονικών αδένων των εργατριών σε ορφανές αποικίες εμπλέκονται στην καθιέρωση της αναπαραγωγικής κυριαρχίας. Σε αποικίες όπου η βασίλισσα είναι παρούσα το βασιλικό σήμα εμποδίζει την ανάπτυξη ωθηκών των εργατριών, περιορίζοντας την αναπαραγωγική τους ικανότητα. Σε αποικίες όπου η βασίλισσα δεν είναι παρούσα, κάποιες εργάτριες που ονομάζονται ψευδο-βασίλισσες, αναπτύσσουν την ικανότητα να γεννούν αυγά και εν συνεχεία μέσω φερομονικών εκκρίσεων παρόμοιας δράσης με την QMP, να καταστέλλουν την αναπαραγωγική ικανότητα των υπολοίπων εργατριών. Επίδραση στην αναπαραγωγική ικανότητα των εργατριών

εμφανίζουν και οι εκκρίσεις του αδένου Dufour, ωστόσο δρουν ξεχωριστά, περισσότερο ως σήμα γονιμότητας και όχι κυριαρχίας, αφού συσχετίζονται άμεσα με την ανάπτυξη των ωοθηκών των εργατριών (Bortolotti & Costa, 2014).

Γενικότερα χαρακτηριστικά του περιβάλλοντος της μέλισσας όπως οι οσμές της κυψέλης, η διαίτά τους και τα συστατικά του κεριού, καθορίζουν ως ένα βαθμό το συγκεκριμένο χημικό μοτίβο που χαρακτηρίζει τα άτομα της ίδιας αποικίας και αποτελεί χαρακτηριστικό αναγνώρισής τους και διαχωρισμού από άτομα διαφορετικών αποικιών. Η ικανότητα αναγνώρισης μεταξύ των μελών μιας αποικίας αποτελεί την απόλυτη άμυνα έναντι παρασίτων και εισβολέων. Συνεπώς, σημαντική είναι η επίδραση των επιδερμικών υδρογονανθράκων ως φερομόνες αναγνώρισης. Οι επιδερμικοί υδρογονάνθρακες είναι αλειφατικές ενώσεις, κυρίως αλκένια και αλκάνια με διαφορετική σπουδαιότητα και συνεισφορά στο σήμα αναγνώρισης. Η συνεισφορά τους έγκειται στο γεγονός ότι, η σύστασή τους δεν ποικίλλει σημαντικά ανάμεσα στα άτομα της ίδιας φωλιάς, ενώ διαφέρει αισθητά από άτομα άλλων αποικιών (εικόνα 9b). Οι νεαρές μέλισσες που εμφανίζουν λιγότερους υδρογονάνθρακες στον εξωσκελετό τους, γίνονται πιο εύκολα αποδεκτές από μια άλλη αποικία, ενώ η αφαίρεση των υδρογονανθράκων από μεγαλύτερης ηλικίας μέλισσες βελτιώνει την αποδοχή (LeConte & Hefetz, 2008).

Τέλος, μια ουσία με δράση φυσιολογικής φερομόνης αποτελεί ο ελαϊκός αιθυλεστέρας που βρίσκεται στον εξωσκελετό των εργατριών και ως σχετικά μη πτητική ουσία μεταδίδεται σε μικρή απόσταση ή διασπείρεται στην αποικία μέσω της επαφής των εργατριών. Απαντάται σε υψηλές συγκεντρώσεις σε μεγάλης ηλικίας τροφосуλλέκτριες και αποτελεί τον τρόπο με τον οποίο οι εργάτριες ρυθμίζουν την κατανομή των εργασιών τους. Έτσι, όταν ο αριθμός των τροφосуλλεκτριών είναι αρκετός ή υπερβαίνει τις ανάγκες της αποικίας, η ουσία παρεμποδίζει την ανάπτυξη των νεαρών εργατριών, αυξάνοντας τους πληθυσμούς των εργατριών που απασχολούνται με εργασίες εντός της κυψέλης. Όταν ο αριθμός των τροφосуλλεκτριών φθίνει λόγω απωλειών, τότε η παρεμπόδιση χάνεται και οι νεαρές μέλισσες δύνανται να εξελιχθούν σε νέες

τροφοσυλλέκτριες (Bortolotti & Costa, 2014).



Εικόνα 9. Οι φερομονικοί αδένες και όργανα των εργατριών μελισσών και τα κύρια προϊόντα και επιδράσεις τους στις διάφορες δραστηριότητες τους. Οι προωθητικές δράσεις συμβολίζονται με "+", ενώ οι περιοριστικές με "-". (a) Εργάτρια τροφοσυλλέκτρια σε *Hedera helix* (κισσός), σημαδεύει το λουλούδι με εκκρίσεις των σιαγονικών και ταρσικών (Arnhart) αδένων (b) Αναγνώριση μελισσών της ίδιας κυψέλης στην είσοδο της. Για την αναγνώριση οι εργάτριες χρησιμοποιούν επιδερμικούς/εξωσκελετικούς υδρογονάνθρακες, οι οποίοι γίνονται αντιληπτοί με επαφή στοματικών μορίων και σωμάτων (c) Μελιτοφόρες μέλισσες αποκαλύπτουν τον αδένα Nasonov στην είσοδο της κυψέλης για να απελευθερώσουν τη φερομόνη προσανατολισμού. *Worker Behavioral Development* = Συμπεριφορική ωρίμανση εργατριάς, *Defence Behaviour* = Συμπεριφορά άμυνας, *Foraging* = Τροφοσυλλογή, *Nestmate Recognition* = Αναγνώριση ατόμων ίδιας αποικίας, *Swarm Clustering and Nest Orientation* = Συνοχή σμήνους και Προσανατολισμός φωλιάς 2HPT = 2-heptanone; AP = Alarm pheromone; CH = cuticular hydrocarbons; DGP = Dufour's gland pheromone; EO = ethyl oleate; FP = Footprint pheromone; MGP = mandibular gland pheromone; NGP = Nasonov gland pheromone. Πηγή: Bortolotti & Costa, 2014.

## 4. ΔΟΝΗΤΙΚΗ-ΑΚΟΥΣΤΙΚΗ ΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΑ

Οι μελιτοφόρες μέλισσες παράγουν και αξιοποιούν πληθώρα μηχανικών σημάτων στη μεταξύ τους επικοινωνία, που ομοίως με τα χημικά σήματα, έχουν ως απώτερο σκοπό την οργάνωση των εργασιών της αποικίας. Συνεπώς, οι ήχοι και οι δονήσεις παίζουν πολύ σημαντικό ρόλο στη ζωή της αποικίας των κοινωνικών εντόμων και η επικοινωνία που συντελείται από κοινού, μέσω αυτών των μεθόδων, καλείται δονητική-ακουστική.

Ανάμεσά τους, κυριαρχούν τα δονητικά σήματα που μεταδίδονται μέσω φυσικής επαφής των μελισσών ή μέσω του υποστρώματος της κυψέλης, δονήσεις που σχετίζονται με τους χορούς των μελισσών και αερομεταφερόμενα σήματα που ιστορικά ονομάζονται «ήχοι» αφού εμπεριέχουν στοιχεία αντιληπτά από το ανθρώπινο ακουστικό σύστημα.

### 4.1 ΗΧΟΣ ΚΑΙ ΔΟΝΗΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ

Οι ομοιότητες ήχων και δονήσεων είναι πολλαπλές και εμφανείς. Και οι δύο διαδίδονται με μηχανικά κύματα μέσω κάποιου μέσου, ώστε βάσει των αρχών της Φυσικής, αμφότερα τα κύματα θεωρούνται τόσο ακουστικά όσο και δονήσεις. Ωστόσο, παρατηρούνται κάποιες διαφορές. Ο ήχος, μεταφέρεται μέσω διαμηκών κυμάτων συμπίεσης (P-waves) ή πίεσης και ανιχνεύεται από όργανα ανίχνευσης πίεσης ή διαφοράς πίεσης όπως το ανθρώπινο αυτί, ενώ όπου το μέσο διασποράς είναι αέριο (ατμόσφαιρα) ή υγρό (νερό), το αντιλαμβανόμενο φυσικό ερέθισμα και στις δύο περιπτώσεις είναι της ίδιας κυματομορφής. Μια πηγή δόνησης που εκπέμπει μηχανικά κύματα, δημιουργεί ταυτόχρονα αερομεταφερόμενα και μεταφερόμενα μέσω υποστρώματος στοιχεία, τα οποία ακολουθούν διαφορετικές διαδρομές μέχρι την αντίληψή τους. Τα αερομεταφερόμενα στοιχεία μεταφέρονται μέσα σε σχετικά ομοιογενές μέσο, ενώ τα φυσικά υποστρώματα λόγω της αστάθειας και ετερογένειας που τα χαρακτηρίζει, περιορίζουν το εύρος επίδρασης των δονήσεων μέσω φαινομένων απόσβεσης ή υποβάθμισης (degradation) του σήματος. Επιπλέον, οι πληροφορίες που μεταφέρονται δια μέσου αυτών των διαφορετικών οδών, επεξεργάζονται σε διαφορετικά λειτουργικά τμήματα του νευρικού συστήματος,

ενώ πιθανότατα, ακολουθούν διαφορετικά εξελικτικά μονοπάτια καθώς η αντίληψη και επικοινωνία μέσω δονήσεων, προϋπήρχε της ακοής και των αερομεταφερόμενων ήχων (Hill et al., 2019).

Γενικότερα με τον όρο δόνηση, αναφερόμαστε σε διαμήκη κύματα σε ένα αγωγό-μέσο διάδοσης όπως οι αερομεταφερόμενοι ήχοι, στις δονήσεις μέσω άμεσης επαφής δυο ατόμων, στην κοντινού πεδίου κίνηση του αγωγού-μέσου όπου οι ρυθμικές κινήσεις του αποστολέα προκαλούν εναλλαγές στη ροή της μάζας του αέριου ή υγρού και στη δόνηση συνόρου/ορίου που προκύπτει στη διεπιφάνεια των δύο διαφορετικών μέσων διάδοσης της δόνησης (Markl, 1983).

Ένα μηχανικό ερέθισμα που προκαλεί δονήσεις σε κάποιο υπόστρωμα, μπορεί να παράγει διαφορετικούς τύπους κυμάτων που χαρακτηρίζονται από διαφορετικές ταχύτητες και κατευθύνσεις διάδοσης της ενέργειας, καθώς και διαφορετικές ιδιότητες εξασθένισης του κύματος. Τέτοιοι τύποι είναι τα διαμήκη και ημι-διαμήκη κύματα, τα εγκάρσια, τα στρεπτικά κύματα, τα καμππικά κύματα (flexural/bending) και τα κύματα επιφάνειας όπως Raleigh και Love. Οι κύριοι παράγοντες που καθορίζουν τον τύπο του κύματος που μπορεί να διαδοθεί, είναι η γεωμετρία και οι ιδιότητες της ύλης του αγωγού υποστρώματος καθώς και το είδος του σημείου σύζευξης (coupling) πηγής-υποστρώματος, δηλαδή αν αυτό είναι επιφανειακό ή περιβάλλεται από το υπόστρωμα. Γενικότερα, έχουν μελετηθεί τέσσερις ευρύτερες κατηγορίες υποστρωμάτων και περιλαμβάνουν τις μικρής διαμέτρου ραβδόμορφες κατασκευές με διάδοση κύματος προς μία διάσταση όπως τα κλαδιά και βλαστοί φυτών, τις λεπτές πλακοειδείς κατασκευές όπως τα φύλλα φυτών με διάδοση προς δυο διαστάσεις, τα υποστρώματα όπως το έδαφος ή οι κορμοί δένδρων όπου η διάδοση πραγματοποιείται προς τρεις διαστάσεις και τέλος τα υποστρώματα-κατασκευές οργανισμών όπως οι κυψέλες μελισσών και οι ιστοί των αραχνών, που συνδυάζουν χαρακτηριστικά των δύο πρώτων κατηγοριών (Hill, 2009), (Elias & Mason, 2014).

Η επιτυχής αποκωδικοποίηση των σημάτων από τα έντομα, προϋποθέτει τη σωστή αντίληψη των εμπεριεχόμενων πληροφοριών. Στα αερομεταφερόμενα σήματα, η ομοιογένεια του μέσου καθιστά την αντίληψη των σημάτων ευκολότερη, παρά τα πιθανά φαινόμενα αλλοίωσης του σήματος, π.χ. λόγω περιβαλλοντικού θορύβου. Στις δονήσεις υποστρωμάτων κατασκευών των



εντόμων, η διάδοση των δονήσεων πραγματοποιείται μη γραμμικά, εξαιτίας της ανομοιογένειας των ιδιοτήτων του μέσου, συνεπώς τα φαινόμενα αλλοίωσης είναι συχνότερα και συνεισφέρουν σε ανακλάσεις ήχων ή δονήσεων και διαφορετικούς ρυθμούς εξασθένησης και απορρόφησης των σημάτων. Τα έντομα που επικοινωνούν με αυτόν τον τρόπο, καλούνται να προσαρμόσουν την επικοινωνιακή τους μέθοδο, τροποποιώντας συχνότητες, σχέσεις φάσεων και πλάτη δονήσεων ή και χρησιμοποιώντας διαφορετικές κυματομορφές για να υπερκεράσουν τις προκύπτουσες δυσκολίες. Επιπροσθέτως, τροποποιούν και χρησιμοποιούν τα κατασκευασμένα υποστρώματα ανάλογα με το επικρατούν περικείμενο πλαίσιο συνθηκών (Hill et al., 2019). Έτσι, οι μέλισσες πιθανώς εκμεταλλεύονται συγκεκριμένα χαρακτηριστικά της κηρήθρας, που προσφέρουν πλεονεκτήματα σχετικά με τη δημιουργία και διάδοση των δονήσεων του υποστρώματος. Επιλέγουν συγκεκριμένες περιοχές στην κυψέλη για να πραγματοποιούν τους χορούς τους, όπως άδεια, μικρά κελιά, προσελκύοντας έτσι, το διπλάσιο αριθμό ακολούθων απ' ό τι όταν χορεύουν σε κλειστά κελιά γόνου (brood cells) (Tautz, 1996). Επίσης, οι δονήσεις στα όρια των ανοιχτών κελιών εφαρμοζόμενες στο επίπεδο της πρόσοψης της κυψέλης, ενισχύονται ή εξασθενίζουν, ανάλογα με τη συχνότητά τους και το είδος της κηρήθρας, ενώ μεταδίδονται σε όλη την επιφάνεια του «νοητού» δικτύου ως μετατοπίσεις των πυκνών ορίων (rims) των κελιών. Αυτές οι δονήσεις δεν έχουν εγκάρσιες ή διαμήκεις κυματομορφές και προσομοιάζουν περισσότερο, μεγάλης ταχύτητας παραμορφώσεις. Οι πλαισιωμένες κηρήθρες (framed) εξασθενούν σημαντικά τις μεγαλύτερες συχνότητες, οι οποίες ενισχύονται σε μικρές ανοιχτές κηρήθρες. Οι ανεπαρκείς ικανότητες μετάδοσης των δονήσεων στις πλαισιωμένες εμπορικές κηρήθρες, πιθανώς οδηγούν τις μέλισσες στο φαινόμενο της καταστροφής αυτών στην περιοχή των ορίων τους και απελευθέρωσης του χώρου όπου πραγματοποιούνται οι χοροί για τη διευκόλυνση μετάδοσης του σήματος (Sandeman et al., 1996).

Ένα εξίσου σημαντικό χαρακτηριστικό του υποστρώματος της κυψέλης που εμπλέκεται στη διάδοση των δονήσεων στα όρια των 200Hz που προκαλούνται κατά τους χορούς, είναι η απότομη αντιστροφή φάσης της μετατόπισης των τειχών ενός κελιού, σε συγκεκριμένη απόσταση από την πηγή

της δόνησης. Πιθανώς η ελαστικότητα του κεριού των κελιών της κυψέλης, υποδεικνύει ότι τα τείχη των κελιών δεν αντιδρούν στην επίδραση των δονήσεων ως μία άκαμπτη κατασκευή όπου η μετατόπισή τους κατευθύνεται προς μία κατεύθυνση με απεριόριστη ταχύτητα, αλλά κάποια καθυστέρηση ή διαφορά φάσης προκύπτει στη μετατόπιση του ενός τοιχώματος του κελιού σε σχέση με το άλλο. Η ενίσχυση του σήματος από αυτή τη διαφορά φάσης πραγματοποιείται αποτελεσματικά, όταν τα πόδια των μελισσών, αγγίζουν εκατέρωθεν τα τοιχώματα του κελιού όπου συμβαίνει η διαφορά φάσης, με αποτέλεσμα να κινούνται σε αντίθετες κατευθύνσεις το ένα με το άλλο, διπλασιάζοντας το μέγεθος του σήματος και ειδοποιώντας έτσι, απομακρυσμένες εργάτριες-ακόλουθους για την τέλεση χορού στην εμβέλειά τους (Tautz et al., 2001).

Μια συνήθης πρακτική στη μελέτη των επιδράσεων των δονήσεων των υποστρωμάτων στις μέλισσες, αποτελεί η αναπαραγωγή σημάτων δόνησης στις κηρήθρες και η μελέτη των συμπεριφορών των μελισσών ως απόρροια αυτών. Κάποιες φορές αυτά τα σήματα είναι πολύπλοκης δομής και αποτελούνται από πολλές συχνότητες, ενώ άλλες φορές χρησιμοποιούνται καθαροί τόνοι (pure tones) για την εξαγωγή συμπερασμάτων. Γενικότερα, τεχνητά παραγόμενες δονήσεις επηρεάζουν την κινητική συμπεριφορά των μελισσών και όταν οι παρατηρήσεις βασίζονται σε αξιολόγηση αυτής της συμπεριφοράς, βάσει ενός ποσοτικού ευρετηρίου μέτρησης της κίνησης στηριζόμενου στην επακόλουθη, παρατηρούμενη οπτική ροή, επιτρέπουν την πρόβλεψη των αντιδράσεων των μελισσών σε συγκεκριμένες συχνότητες, χωρίς ωστόσο να συνδέουν αυστηρά το ερέθισμα με την αντίδραση, ενώ μπορούν πιθανώς να χρησιμοποιηθούν σε τεχνολογικές εφαρμογές όπως οι «έξυπνες κυψέλες» (Stefanec et al., 2021).

## **4.2 ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΔΟΝΗΣΕΩΝ ΚΑΙ ΗΧΩΝ**

Οι διαφορετικές μέθοδοι της δονητικής-ακουστικής επικοινωνίας των μελιτοφόρων μελισσών, περιλαμβάνουν αδρές κινήσεις ολόκληρου του σώματος όπως οι κινήσεις απότομου τινάγματος (jerking) ή κουνήματος (wagging) κατά την διάρκεια χορών όπως του μικτού (waggle) ή του χορού των δονήσεων (tremble). Κατά το μικτό χορό, οι συχνότητες των κινήσεων του σώματος της μέλισσας είναι 12-15Hz το οποίο πρακτικά σημαίνει ότι η μέλισσα κουνάει το

σώμα της 12 με 15 φορές το δευτερόλεπτο στην ευθύγραμμη διαδρομή του χορού, παράγοντας αέρια ρεύματα με την ταλάντωση της κοιλιάς της. Επιπλέον, εκπέμπει κοντινού πεδίου αερομεταφερόμενα στοιχεία και ριπές αέρα μέσω δονήσεων των φτερών της, που προκαλούνται από τις ρυθμικές ταλαντώσεις των πτητικών μυών, ενώ οι κινήσεις της κοιλιάς κατά τον μικτό/κουνιστό χορό ενισχύουν την μετάδοση των δονήσεων των θωρακικών μυών στο υπόστρωμα (Tautz, 1996), (Hunt & Richard, 2013).

Στην ευθύγραμμη διαδρομή του χορού, κάθε ταρσός της χορεύτριας πραγματοποιεί 1 έως 3 γρήγορα βήματα. Ωστόσο τον περισσότερο χρόνο αγγίζουν σταθερά το υπόστρωμα, γεγονός που επιτρέπει στη μέλισσα να επιτυγχάνει το έντονο κούνημα της κοιλιάς της (wagging). Η ευθύγραμμη διαδρομή ολοκληρώνεται σε μία δρασκειλιά, αφού το ένα από τα έξι πόδια έχει κινηθεί προς τα εμπρός, μόνο μία φορά (Tautz et al., 1996; Michelsen, 2003). Επιπροσθέτως, οι δονήσεις που προκαλούνται από το χορό, συμβαίνουν στην περιοχή της κυψέλης πλησίον της χορεύτριας μέλισσας, όπου οι περισσότερες ακόλουθοι του χορού έρχονται σε επαφή με την χορεύτρια μέσω αγγίγματος μίας ή και των δύο κεραιών στη φάση του κουνήματος της κοιλιάς της. Ωστόσο, θεωρείται πως ο ρόλος των δονήσεων του υποστρώματος κατά το χορό είναι η προσέλκυση των ακολούθων μελισσών, αφού δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι κωδικοποιούν στοιχεία προσανατολισμού και απόστασης της πηγής τροφής (Michelsen, 2014).

Στην παραγωγή σημάτων με κινήσεις ολοκλήρου του σώματος συγκαταλέγεται και το σήμα-δόνησης (vibration signal ή shaking signal) των εργατριών, που ρυθμίζει διεργασίες της αποικίας όπως η σημουργία και η συλλογή τροφής. Κατά τη διενέργεια του σήματος, η μέλισσα κρατάει σφιχτά με το τελευταίο ζεύγος ποδιών της την κυψέλη, ενώ με τα προθωρακικά και μεσοθωρακικά πόδια κρατάει το σώμα της μέλισσας αποδέκτη, κουνώντας ρυθμικά και δυναμικά την κοιλιά της κάθετα στο επίπεδο της επιφάνειας της κυψέλης, παράγοντας δονήσεις 10 έως 22Hz. Το σήμα δόνησης μπορεί να μεταδίδεται κάθε φορά σε πολλές άλλες εργάτριες ή κατευθείαν στο υπόστρωμα της κυψέλης (Ramsey et al., 2018).

Οι δραστηριότητες λεπτής κινητικότητας περιλαμβάνουν τις, υψηλής

συχνότητας, ρυθμικές συστολές του θώρακα, χωρίς ταυτόχρονη κίνηση των φτερών, όπως κατά την παραγωγή των σημάτων του σαλπίσματος (ripping) των εργατριών και βασιλισσών μελισσών (Hunt & Richard, 2013). Παρόλο που το σήμα του σαλπίσματος είναι αντιληπτό από το ανθρώπινο αυτί και μπορεί να μετρηθεί ως αερομεταφερόμενος ήχος, ωστόσο μεταδίδεται και γίνεται αντιληπτό από τις μέλισσες ως δόνηση του υποστρώματος της κυψέλης, καθώς και μέσω φυσικής επαφής των μελισσών (Michelsen, 2014).

Όπως και με τους «ήχους» των σημάτων, οι ρυθμικές ταλαντώσεις των πτητικών μυών του θώρακα δημιουργούν ένα ήχο που μπορεί να ακουστεί, ενώ η ίδια δραστηριότητα των μυών προκαλεί δονήσεις στα φτερά και στα πόδια των μελισσών, μεταμορφώνοντας τις θωρακικές ταλαντώσεις σε δονήσεις υποστρώματος, αερομεταφερόμενους ήχους και ροές πίδακα αερίων (jets of air). Επιπλέον, οι πτητικοί θωρακικοί μύες είναι υπεύθυνοι για την πάνω-κάτω κίνηση των πρόσθιων φτερών που διατηρείται με ταυτόχρονη έκταση των έμμεσων μυών πτήσης, ωστόσο αυτό επιτυγχάνεται σε συχνότητες πολύ μικρότερες από των θωρακικών δονήσεων. Συνεπώς το κινητικό μοτίβο των έμμεσων πτητικών μυών όταν παράγει ήχους, διαφέρει σημαντικά από το μοτίβο κατά τη διάρκεια πτήσης. Το σφίξιμο του θώρακα εξαιτίας της αύξησης της συστολής των μυών οδηγεί σε θωρακικές ταλαντώσεις μεγαλύτερων συχνοτήτων, ενώ η μείωση των φαινομένων απόσβεσης των ταλαντώσεων επιτυγχάνεται μέσω μείωσης της επιφάνειας των φτερών και του εύρους φτερουγίσματος, ώστε συνεπάγεται ότι οι μέλισσες μπορούν να ρυθμίζουν τις δομικές συχνότητες των ήχων που παράγουν, ανοιγοκλείνοντας τα φτερά τους παράλληλα με το σήμα. Επιπλέον, παρόλο που τα φτερά δεν είναι απαραίτητα για την παραγωγή των ήχων, είναι ουσιώδους σημασίας για τη μεταμόρφωση των θωρακικών ταλαντώσεων σε αερομεταφερόμενους ήχους. Κατά την διάρκεια των χορών συνδέονται ανεπαίσθητα με τους πτητικούς μύες, οπότε δονούνται ελάχιστα παράγοντας ασθενή ρεύματα αέρα αντιλαμβανόμενα από μέλισσες που βρίσκονται μόνο σε πολύ κοντινή απόσταση. Οι ταλαντώσεις του θώρακα εξαιτίας της συστολής των έμμεσων πτητικών μυών μεταδίδονται και μέσω του υποστρώματος, όπως κατά την «κουνιστή» (wagging) φάση του χορού, όπου τα πόδια της μέλισσας είναι κολλημένα στην κηρήθρα. Οι δονήσεις του υποστρώματος μεταδίδονται ως

μετατοπίσεις, με τη μορφή μετατόπισης του νοητού δικτύου που σχηματίζεται από τα όρια των κελιών (Barth et al., 2005; Tautz & Bujok, 2006).

### **4.3 ΟΡΓΑΝΑ ΔΟΝΗΤΙΚΗΣ-ΑΚΟΥΣΤΙΚΗΣ ΑΝΤΙΛΗΨΗΣ – ΧΟΡΔΟΤΟΝΙΚΑ ΟΡΓΑΝΑ**

Τα χορδοτονικά ή σκολοποφόρα όργανα αποτελούν μια κατηγορία μηχανοδεκτικών αισθητήρων που ανταποκρίνονται σε εύρος ερεθισμάτων, όπως ερεθίσματα αδρής κινητικότητας ή ηχητικά ερεθίσματα, τα οποία μετατρέπουν σε νευρικά. Είναι υποδερμικά και αποτελούνται από μία ή ομάδες όμοιων μονάδων, τα σκολοπίδια που αποτελούν τις δομικές μονάδες των μηχανοδεκτικών αισθητήριων οργάνων. Κάθε σκολοπίδιο αποτελείται από το αισθητήριο κύτταρο με το νευρώνα, το μικρογλοιακό (glial) κύτταρο που περιβάλλει το αισθητήριο, το scolopale κύτταρο που περιβάλλει το νευρώνα και το κύτταρο σύνδεσης με την επιδερμίδα, ενώ κάποια σκολοπίδια περιλαμβάνουν περισσότερους από ένα νευρώνες. Βάσει της δομής τους, πρόκειται για εξαιρετικά ευαίσθητους μηχανικούς μετατροπείς ενέργειας, ωστόσο ο τύπος του μηχανικού σήματος στον οποίο ανταποκρίνονται δεν αποσαφηνίζεται πλήρως. Έτσι, η μηχανική ενέργεια μπορεί να είναι στατικής φύσης όπως στην περίπτωση της συστροφής, της συμπίεσης ή του τεντώματος ή κινητικής φύσης που σχετίζεται με τη μετατόπιση, όπως η κατεύθυνση ή κίνηση και επιτάχυνση. Ωστόσο, δεν είναι όλες οι μορφές μηχανικής ενέργειας αντιληπτές, όπως η στατική πίεση που δεν επηρεάζει την ασυμπίεστη επιδερμίδα, συνεπώς η μηχανική ενέργεια στην οποία εμφανίζουν ευαισθησία τα χορδοτονικά όργανα, σχετίζεται με τη σταθερή θέση ή την αλλαγή θέσης των τμημάτων της επιδερμίδας, συνεπώς ανιχνεύουν μετατόπιση (Chapman, 1998; Field & Matheson, 1998; Lakes–Harlan & Straub, 2014).

Στα έντομα, τα χορδοτονικά όργανα κατανέμονται σε όλο το σώμα και αξιοποιούνται σε διάφορες αισθητήριες λειτουργίες του. Εντοπίζονται μέσα σε συγκεκριμένα τμήματα του σώματος ή συνδέουν δυο διαφορετικά τμήματά του, ενώ η θέση τους συνήθως υποδεικνύει τη φυσιολογική λειτουργία και ευαισθησία τους. Σε συνεργασία με εσωτερικούς ιστούς και επιδερμικές δομές, δύνανται να λειτουργούν ως υποδοχείς ιδιοδεκτικότητας (κιναισθησίας) των αρθρώσεων σε πόδια, κεραίες, φτερά και κοιλιά, ως ανιχνευτές των δονήσεων του

υποστρώματος (subgenual organ) ή αερομεταφερόμενων δονήσεων (tympanal organ), ως ανιχνευτές μετατοπίσεων της κεραίας οφειλόμενες σε αέρα, βαρυτικές δυνάμεις ή χαμηλής συχνότητας αερομεταφερόμενες δονήσεις (Johnston's) και ως παρακολουθητής (monitor) της παραμόρφωσης της επιδερμίδας, της κάμψης των φτερών και των στοματικών μορίων. Ειδικά τα χορδοτονικά όργανα του ποδιού των εντόμων χωρίζονται σε τρεις τάξεις: α) τα συνδετικά, όπου εκτείνονται στους συνδέσμους του ποδιού και λειτουργούν κυρίως ως υποδοχείς ιδιοδεκτικότητας, β) το μη συνδετικού τύπου μηριαίο χορδοτονικό όργανο (Femoral Chordotonal - FeCO) και γ) το κνημιαίο όργανο που περιλαμβάνει τα subgenual και tympanal όργανα που ανιχνεύουν δονήσεις ή ήχους. Η ανίχνευση των δονήσεων στα έντομα μελετάται συμπεριφορικά και νευρο-φυσιολογικά και ο καθορισμός του κατωφλίου δόνησης, δηλαδή το ερέθισμα ελάχιστης μετατόπισης ή επιτάχυνσης που προκαλεί μια νευρική ανταπόκριση του αισθητήριου νευρώνα, αποτελεί ίσως τον σημαντικότερο παράγοντα χαρακτηρισμού της φυσιολογικής αντίδρασης του οργάνου ανίχνευσης. Οι ηλεκτρο-φυσιολογικές μετρήσεις συμβάλλουν στον καθορισμό της μετατόπισης που δρα στους μηχανικούς υποδοχείς, ωστόσο όταν η ευαισθησία του αισθητήριου οργάνου στις δονήσεις καθορίζεται βάσει ηλεκτρο-φυσιολογικών μετρήσεων, επηρεάζεται από παράγοντες όπως η θέση του ποδιού, η κατεύθυνση της δόνησης, η σύνδεσή του με την πηγή ερεθίσματος και οι τεχνικές καταγραφής, που επιδρούν στη μηχανική ενέργεια που φτάνει στους υποδοχείς (Field & Matheson, 1998; Lakes-Harlan & Straub, 2014; Straub et al., 2019).

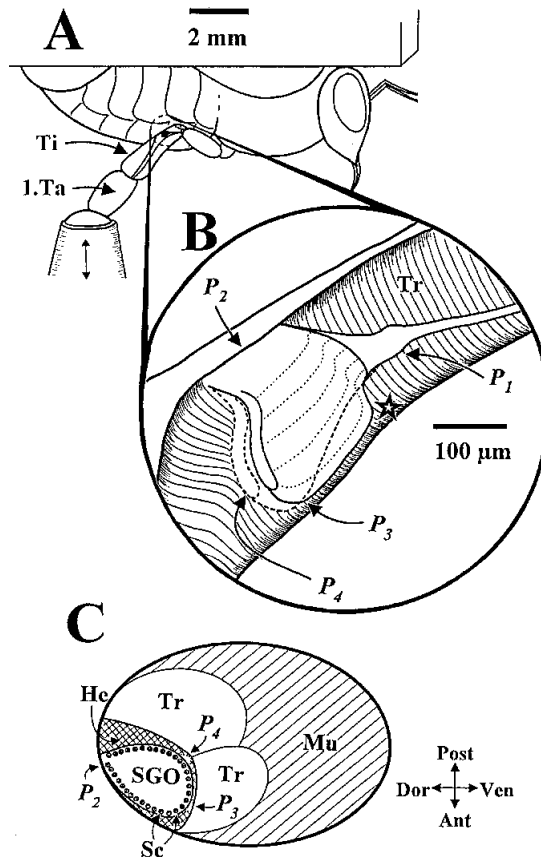
#### **4.3.1 SUBGENUAL ORGAN**

Η αίσθηση των δονήσεων, δηλαδή των ταλαντώσεων κάποιου στερεού υποστρώματος, είναι ιδιαίτερα αναπτυγμένη στα έντομα, εξαιτίας του subgenual organ (SGO) των ποδιών. Όλα τα SGO, περιέχουν τύπου I σκολοπίδια με έναν αισθητηριακό νευρώνα ανά σκολοπίδιο, ωστόσο η οργάνωση του κάθε οργάνου διαφέρει σημαντικά ανάμεσα στις τάξεις των εντόμων. Συνήθως τα σκολοπίδια, ανταποκρίνονται καλύτερα σε χαμηλών συχνοτήτων ερεθίσματα της τάξεως των μερικών kHz και σε σχετικά μικρές αποστάσεις από την πηγή του ερεθίσματος λόγω της απόσβεσής τους από το υπόστρωμα. Το SGO είναι μη συνδετικού

τύπου χορδοτονικό, ενώ ανταποκρίνεται και ανιχνεύει δονήσεις υποστρωμάτων (Hunt & Richard, 2013; Lakes-Harlan & Straub, 2014).

Στις μελιτοφόρες μέλισσες, το SGO βρίσκεται στις κνήμες (tibiae) των ποδιών, πλησίον του συνδέσμου μηρού και κνήμης. Αιωρείται μέσα σε κανάλι (channel) ή κοιλότητα αιμολέμφου, ανάμεσα στο σημείο σύνδεσής του με τη δερμίδα της κνήμης και την τραχεία, η οποία διακλαδίζεται σε δύο μέρη όταν εισέρχεται στην κνήμη από το μηρό. Το κανάλι της αιμολέμφου, απομονώνεται από το υπόλοιπο τμήμα της κνήμης με μία διαχωριστική μεμβράνη που επενδύει τα τοιχώματα της τραχείας. Ουσιαστικά, παρατηρούνται δύο σημεία σύνδεσης του οργάνου με την επιδερμίδα της κνήμης και άλλα δύο με την εσωτερική μεμβράνη της τραχείας. Το SGO έχει μορφή κενού κώνου και ο άξονάς του εκτείνεται σχεδόν παράλληλα με το αυλάκι της αιμολέμφου, ενώ αποτελείται από περίπου 40 σκολοπίδια, που λειτουργούν ως υποδοχείς και μεταγωγείς των δονήσεων του υποστρώματος, ενώ θεωρείται ότι, η ευαισθησία τους έγκειται στη μετατόπιση του οργάνου. Οι δενδρίτες των αισθητήριων νευρώνων που περικλείονται από τα scolopale κύτταρα, εντοπίζονται στην περιφέρεια του κώνου

(εικόνα 10) (Kilpinen & Storm, 1997; Eskov, 2013).



Εικόνα 10 Α. Ο ταρσός του μετα-θωρακικού ποδιού της μέλισσας, στερεωμένος σε κώνο που βρίσκεται πάνω από *mini-shaker*. Β. Απεικονίζονται οι δύο ακραίες θέσεις του SGO κατά τη διάρκεια εφαρμογής δόνησης 300Hz και 300mm/s *p-r*. Οι διακεκομμένες γραμμές απεικονίζουν το όργανο όταν το πόδι ανεβαίνει και οι συνεχείς γραμμές όταν κατεβαίνει (οι γραμμές με τελείες, απεικονίζουν την παραμόρφωση του οργάνου). P1-P4 τα σημεία σύνδεσης του οργάνου. Το αστέρι υποδεικνύει την περιοχή με τη μεγαλύτερη παραμόρφωση του οργάνου, όταν το πόδι αναγκάζεται σε άνοδο C) Σχηματική απεικόνιση τομής στο επίπεδο των  $P2 \pm P3$  της Β, φανερώνει τη θέση του SGO στο κανάλι της αιμολέμφου. Ti = κνήμη, Ta= τμήμα ταρσού, He=αιμολέμφος; Mu= μυς, Sc= αισθητηριακά κύτταρα, Tr=τραχεία. Πηγή: Kilpinen & Storm, 1997.

Η κίνηση του SGO, επηρεάζεται τόσο από το ερέθισμα (δόνηση), όσο και από την κίνηση του υγρού εξαιτίας του ερεθίσματος. Υπό την επήρεια των δονήσεων του ποδιού, το πιο μακρινό τμήμα του SGO ταλαντώνεται μέσα στην κοιλότητα της αιμολέμφου, με την ίδια συχνότητα των ταλαντώσεων του ποδιού. Επίσης, η μόνη δίοδος της αιμολέμφου σε κανονικές συνθήκες, εντοπίζεται στο πίσω μέρος του οργάνου, όπου κινείται αργά με κατεύθυνση προς το θώρακα, αφού το SGO σχεδόν σφραγίζει την κοιλότητα της αιμολέμφου. Κατά τη διάρκεια των δονήσεων ωστόσο, εξαναγκάζεται σε γρήγορη κίνηση αμφίπλευρα του οργάνου, καθώς η ταχύτητα του υγρού στα σημεία αυτά, ξεπερνάει τη ταχύτητα του στην υπόλοιπη κοιλότητα. Κατά τη δόνηση, η αιμολέμφος και το όργανο



ακολουθούν την κίνηση της δόνησης με κάποια καθυστέρηση, εξαιτίας της αδράνειάς τους. Αυτή η καθυστέρηση επιφέρει τη μετατόπιση του οργάνου σε σχέση με το πόδι (Kilpinen & Storm, 1997).

Η διέγερση του SGO οφείλεται στην ενέργεια που μεταφέρει το κύμα της δόνησης. Αυτή η ενέργεια εξαρτάται από το πλάτος του κύματος σε συνδυασμό με τη συχνότητά του, ενώ επιπλέον, επηρεάζεται από τις ιδιότητες του υποστρώματος μέσω του οποίου μεταφέρεται καθώς και από επιδράσεις σχετιζόμενες με το κύμα όπως τα μοτίβα παρεμβολής, η γεωμετρία του υποστρώματος, οι αρμονικές ταλαντώσεις και τα φαινόμενα απόσβεσης. Επίσης, η συμπεριφορά του εντόμου ως αντίδραση στο ερέθισμα της δόνησης, εξαρτάται από το συνδυασμό πλάτους-συχνότητας δόνησης και το σημείο μέτρησης στην κηρήθρα (Stefanec et al., 2021).

Η μέγιστη μετατόπιση του SGO σε σχέση με το πόδι, παρατηρείται σε δονήσεις με συχνότητες που κυμαίνονται ανάμεσα σε 300 έως 600Hz (Sandeman et al., 1996). Η μεγαλύτερη ευαισθησία των αισθητήριων κυττάρων παρατηρείται σε δονήσεις με κάθετη κατεύθυνση, συχνοτήτων 150 έως 900Hz, ενώ το ηλεκτροφυσιολογικό κατώφλι απόκρισης είναι 0,06-0,15 mm/s p-p (Kilpinen & Storm, 1997). Τόσο οι κύριες συχνότητες των μελισσών από 200 έως 500Hz, όσο και τα πλάτη των δονήσεων του υποστρώματος που προκαλούνται από μελιτοφόρες μέλισσες (0,08mm/sec έως 6mm/sec peak-peak), εμπίπτουν στο βέλτιστο εύρος του οργάνου (Barth et al., 2005).

Η ευαισθησία των χορδοτονικών οργάνων του ποδιού εξαρτάται σημαντικά από τη θέση τους κατά την επίδραση των δονήσεων. Οι αισθητήριοι νευρώνες των μελιτοφόρων μελισσών με μεγαλύτερη ευαισθησία στην ανίχνευση συχνοτήτων περίπου έως 100Hz, εμφανίζουν μικρότερη ευαισθησία στο σήμα κατά 10dB όταν η κνήμη κάμπτεται, παρά όταν βρίσκεται σε έκταση ή σε ορθή γωνία σε σχέση με τον μηρό. Δεδομένου του εύρους συχνοτήτων βέλτισ ευαισθησίας του SGO και των χαμηλότερων τιμών συχνοτήτων ευαισθησίας που επιδεικνύουν οι παραπάνω αισθητήριοι νευρώνες σε ερεθίσματα ημιτονοειδούς μορφής, εικάζεται ότι πρόκειται για χορδοτονικά όργανα στους συνδέσμους μηρού-κνήμης και κνήμης-ταρσού με μεγαλύτερη ευαισθησία σε συχνότητες

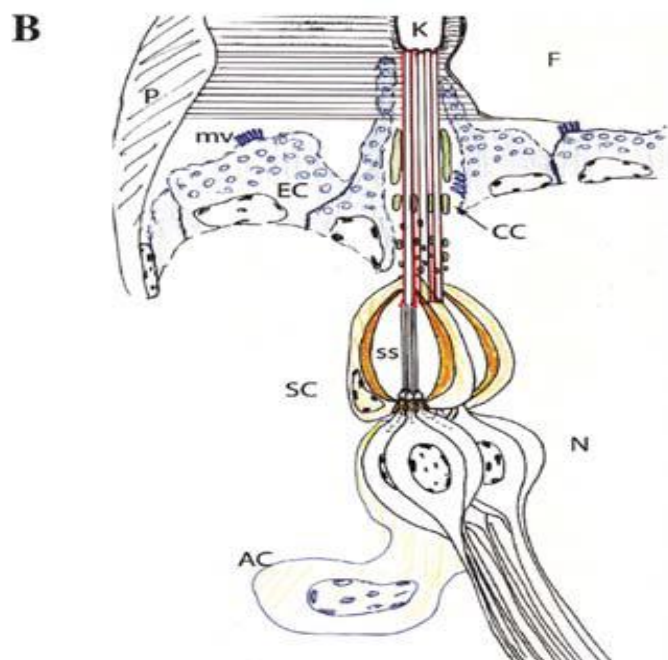
μεταξύ 30 έως 100Hz, πιθανά το FeCO, το προ-ταρσικό ή το ταρσικό όργανο (Sandeman et al., 1996).

Εξίσου σημαντική, εμφανίζεται η κατεύθυνση του σήματος δόνησης σε σχέση με τη θέση του ποδιού, σύμφωνα με μελέτη των Rohrseitz & Kilpinen (1997), αφού ελεύθερα κινούμενες μέλισσες *Apis mellifera* εμφάνισαν χαμηλότερο κατώφλι φυσιολογικής απόκρισης κατά 10dB, άρα μεγαλύτερη ευαισθησία του subgenual organ των μεσαίων ποδιών τους, σε κάθετης κατεύθυνσης δονήσεις που εφαρμόστηκαν σε όλο το μήκος του κύριου άξονα της κνήμης, συγκρινόμενες με οριζόντιας κατεύθυνσης δονήσεις εφαρμοζόμενες παράλληλα προς τον άξονα του μηρού ή κάθετα σε αυτόν. Επιπροσθέτως, οι μέλισσες εμφάνισαν μεγαλύτερους ρυθμούς ανταπόκρισης του «παγώματος» όταν δέχθηκαν δονήσεις κάθετης κατεύθυνσης. Συνεπώς, η θέση του ποδιού και συγκεκριμένα της κνήμης, επηρεάζει σημαντικά την ευαισθησία του εντόμου στις δονήσεις του υποστρώματος (Rohrseitz & Kilpinen, 1997; Straus et al., 2019).

#### **4.3.2 JOHNSTON'S ORGAN**

Άλλο ένα χορδοτονικό όργανο που απαντάται σε όλα τα ενήλικα έντομα είναι το όργανο Johnston's, που βρίσκεται στο μίσχο (pedicel) της κεραίας των μελισσών και εμφανίζει ευαισθησία στις δονήσεις του μαστίγιου (flagellum) της κεραίας, ενώ ανιχνεύει την κίνηση των σωματιδίων του μέσου διάδοσης, διακρίνοντας ήχους κοντινού πεδίου (Kirchner, 1993; Charman, 1998). Όπως όλα τα χορδοτονικά όργανα αποτελείται από πολυκύτταρες δομικές μονάδες, τα σκολοπίδια. Ο αριθμός των σκολοπιδίων του JO ποικίλει ανάμεσα στις τάξεις των εντόμων, με τις μελιτοφόρες μέλισσες να αριθμούν 230 έως 240 στο JO τους. Τυπικά, κάθε σκολοπίδιο περιέχει 2-3 βασικούς μηχανοδεκτικούς νευρώνες, ένα κύτταρο καλύπτρας (cup cell), ένα scolorale κύτταρο και ένα συνδετικό κύτταρο (ligament cell). Οι αισθητήριοι νευρώνες είναι διπολικοί και φέρουν έναν κεντρικό άξονα και έναν ακραίο δενδρίτη του οποίου το εξωτερικό μέρος αποτελεί τον κροσσό (cilium) με 9X2 αξονικά νημάτια (axonemes) (εικόνα 11). Το scolorale κύτταρο δημιουργεί έναν χώρο ενδολέμφου γύρω από τον κροσσό, ενώ το κύτταρο καλύπτρας μία εξωκυττάρια καλύπτρα που περιβάλλει τις άκρες των κροσσών και τους συνδέει με το τρίτο κομμάτι της κεραίας. Επειδή οι νευρώνες

είναι συνδεδεμένοι με τη δερμίδα του μίσχου με το κύτταρο σύνδεσης, μπορούν να εκτείνονται και να συμπιέζονται όταν το μαστίγιο δονείται σε σχέση με αυτόν. Τα δύο τμήματα της κεραίας συνδέονται με έναν σύνδεσμο που επιτρέπει στο ακραίο κομμάτι της κεραίας να αιωρείται και να κινείται ανταποκρινόμενο σε εξωτερικά ερεθίσματα (Nadrowski et al., 2010).



Εικόνα 11. Λεπτή δομή του Johnston's organ των μελιτοφόρων μελισσών. Στο σύνδεσμο του μίσχου (P) και του μαστίγιου (F) η δερμίδα οργανώνεται σε μία σύνθετη διάταξη ακτινωτών ινιδίων (οριζόντιες γραμμές) που περιβάλλουν το εξόγκωμα (K) όπου προσκολλώνται τα σκολοπίδια. Επιθηλιακά κύτταρα (EC- μπλε) συνεισφέρουν στη συνεχή έκκριση πρωτεϊνών της δερμίδας. Κάθε εξόγκωμα, αποτελεί το χώρο προσκόλλησης 3-10 σκολοπιδίων. Κάθε σκολοπίδιο σχηματίζει ένα ανεξάρτητο δενδριτικό άκρο (κόκκινο), τα οποία περιβάλλονται από κύτταρα καλύπτρας (CC). Το scolopale κύτταρο (SC) κάθε σκολοπιδίου, σχηματίζει μια άτρακτο από ράβδους σκολοπιδίου (πορτοκαλί) και περικλείει ένα χώρο εκτός του κυττάρου (ss) όπου απλώνονται οι δενδριτικοί κροσσοί τριών νευρώνων. Τροποποιημένο από Tsujich et al, 2007.

Το JO ενεργοποιείται από τις αντηχήσεις των δονήσεων του μαστίγιου που προκαλούνται εξαιτίας της κίνησης των σωματιδίων του μέσου, συνεπώς λειτουργεί ως ανιχνευτής ταχυτήτων των σωματιδίων του αέρα. Στις μέλισσες, ο μίσχος δρα ως κέντρο στήριξης και κάθε ελαφρά μετατόπιση στην άκρη του μαστίγιου, προκαλεί παραμορφώσεις στη βάση του. Τα εκατοντάδες scolopale κύτταρα του JO που βρίσκονται προσκολλημένα γύρω από τη βάση του μαστίγιου μέσω συνδετικών κυττάρων του μίσχου, ανιχνεύουν την παραμόρφωση που προκύπτει στο κομμάτι μεταξύ ποδίσκου και μαστίγιου, ενώ λόγω του μεγάλου αριθμού τους καθίσταται δυνατή η αντίληψη

αερομεταφερόμενων στοιχείων από όλες τις κατευθύνσεις γύρω από τον κεντρικό άξονα της κεραίας (Ai, 2013).

Το JO των μελιτοφόρων μελισσών περιέχει περίπου 1000 αισθητήριους νευρώνες που μπορούν να ανιχνεύσουν εκτροπή (deflection) της άκρης του μαστίγιου έως 20nm. Το μεγάλο μέγεθος των κεραιών, προϋποθέτει την ύπαρξη ερεθισμάτων με υψηλότερα πλάτη για να επιτευχθεί η δόνησή τους και να παραχθούν σύνθετα δυναμικά ενέργειας στους νευρώνες τους. Συνεπώς, η ταχύτητα δόνησης της κεραίας δεν ξεπερνά ποτέ την ταχύτητα των σωματιδίων του αέρα. Η ταχύτητα των σωματιδίων του αέρα σε ήχους 250 έως 300Hz που προκαλούνται από δονήσεις των φτερών των χορευτριών μελισσών, είναι 0,4-0,5m/s σε απόσταση 2mm μακριά από την κοιλία της μέλισσας και κατακόρυφα στο επίπεδο των φτερών. Τα δυναμικά ενέργειας των νευρώνων του JO, φτάνουν σε κορεσμό σε ταχύτητες σωματιδίων πάνω από 7mm/s στα 265Hz, ώστε οι κεραίες των ακολούθων μελισσών μπορούν να διακρίνουν ήχους 265 Hz όταν βρίσκονται κοντά στα φτερά των χορευτριών. Επίσης, οι εντάσεις των ρευμάτων αέρα, που προκαλούνται από τις δονήσεις των φτερών καθώς οι εντάσεις των αερομεταφερόμενων δονήσεων των θωρακικών μυών που παράγονται κατά τους μικτούς χορούς, είναι ικανές να παράγουν μετατόπιση των αέριων σωματιδίων έως 5μm, που αποτελεί το κατώφλι κορεσμού των δυναμικών ενέργειας του οργάνου. Συνεπώς τα αερομεταφερόμενα σήματα που προκαλούνται κατά τους μικτούς χορούς των μελισσών, οδηγούν στη μέγιστη ανταπόκριση των νευρώνων του JO (Tsujich et al, 2007).

Η μηχανική ευαισθησία του οργάνου ανταποκρίνεται περισσότερο σε ερεθίσματα των 265 έως 350 Hz χαμηλής και όχι υψηλής έντασης, που συμβαίνουν κατά τη μικτή/κουνιστή (waggle) διαδρομή των μελισσών. Αν η ένταση δονήσεων των 265 Hz αυξηθεί πάνω από μια τιμή, τότε το μαστίγιο δεν ακολουθεί το ερέθισμα, πιθανώς για να αποφεύγεται η παρατεταμένη υπερδιέγερση των νευρώνων (Ai, 2013).

## **4.4 ΑΚΟΥΣΤΙΚΑ-ΔΟΝΗΤΙΚΑ ΣΗΜΑΤΑ**

### **4.4.1 ΧΟΡΟΙ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ**

Στα πλαίσια της προσπάθειας διατήρησης της αποικίας, οι μελιτοφόρες

μέλισσες έχουν αναπτύξει μηχανισμούς με αντικειμενικούς σκοπούς, τον προσανατολισμό τους ανάμεσα στην κυψέλη και στα σημεία τροφής, καθώς και τη μεταξύ τους επικοινωνία για τη στρατολόγηση εργατριών σε εργασίες που απαιτούν μεγάλο αριθμό ατόμων για την εκπλήρωσή τους. Τέτοιοι φυσιολογικοί και συμπεριφορικοί μηχανισμοί είναι οι χοροί των μελισσών, που αποτελούν μοναδικό χαρακτηριστικό του γένους *Apis* και εκτελούνται από εργάτριες κατά την επιστροφή τους στην κυψέλη μετά από την τυχαία ανακάλυψη ενός σημείου τροφής ή μίας νέας τοποθεσίας για τη φωλιά της αποικίας κατά τη σμηνουργία. Οι χοροί ακολουθούνται από έναν αριθμό μελισσών, ωστόσο δεν έχει ακόμη διευκρινιστεί το πώς η μέλισσα μετατρέπει την πτήση για συλλογή τροφής σε ένα λειτουργικά αναφορικό σήμα ή πώς εκλαμβάνει το χορό ως μέσο ταύτισης με ένα σημείο συλλογής τροφής (Tautz & Bujok, 2006; Barron & Aino-Plath, 2017).

Ο χορός των *Apis mellifera*, πραγματοποιείται στην επιφάνεια των κάθετων κηρηθρών από μέλισσες τροφοσυλλέκτριες, όταν απώτερο σκοπό της αποικίας αποτελεί η εύρεση νέων πηγών τροφής και στην επιφάνεια κάθετης στήριξης που σχηματίζεται από τα σώματα των μελισσών που απαρτίζουν το σύμπλεγμα γύρω από τη βασίλισσα, από μέλισσες ανιχνευτές που προβάλλουν τα πιθανά σημεία ίδρυσης της νέας αποικίας (Tautz & Bujok, 2006).

Οι χοροί των μελισσών θεωρούνται ως μια μορφή «συμβολικής επικοινωνίας» αφού εμπεριέχουν ποσοτικά στοιχεία πληροφοριών, για τη θέση των νέων τοποθεσιών τροφής ή τις θέσεις ίδρυσης νέων αποικιών, κωδικοποιημένα σε νέες μορφές σε σχέση με τη μορφή της αρχικής πληροφορίας. Ωστόσο εξαιρώντας την ανθρώπινη γλώσσα, αποτελούν το μοναδικό και καλύτερο δείγμα συμβολικής επικοινωνίας μεταξύ μη-ανθρώπινων οργανισμών. Επιβεβαιώνεται συνεπώς, η πολυπλοκότητα της συμπεριφοράς τους που μέχρι πρότινος αποδίδονταν σχεδόν αποκλειστικά σε αντανακλαστικές και ενστικτώδεις αυτοματοποιημένες συμπεριφορές, λόγω του περιορισμένου νευρικού συστήματός τους. Επιπροσθέτως, η μελέτη της συμβολικής γλώσσας των μελισσών, επέτρεψε τη διεύρυνση του γνωστικού πεδίου σχετικά με τις αντιληπτικές τους ικανότητες, αποκαλύπτοντας κρίσιμες πληροφορίες για την όραση, την όσφρηση, τη μνήμη, τον προσανατολισμό, τη μάθηση και την

κοινωνική οργάνωση, τόσο αυτών όσο και άλλων εντόμων (Visscher, 2009).

Έχει προταθεί ότι, οι πρόγονοι των μελιτοφόρων μελισσών επικοινωνούσαν μέσω διεγερτικών χορών που περιλάμβαναν κούνημα του σώματος και ευθυγράμμισή του προς το σημείο τροφής. Με τα χρόνια αυτή η αρχική μορφή χορού, εξελίχθηκε στην πιο στερεοτυπική μορφή του σχήματος οκτώ του μικτού χορού. Η πιο πρωτόγονη μορφή του χορού, απαντάται στην κόκκινη μέλισσα νάνο *Apis florea* που πιθανά μοιάζει περισσότερο με τον κοινό πρόγονο των μελιτοφόρων μελισσών. Η οριοθέτηση του χορού βάσει της βαρύτητας σε κάθετες κηρήθρες με ταυτόχρονη χρήση ακουστικών σημάτων στην ευθύγραμμη διαδρομή του, αναπτύχθηκε από είδη που χτίζουν κυψέλες σε κοιλότητες όπως τα *Apis mellifera* και *Apis cerana* ή κάτω από προεξοχές όπως τα *Apis dorsata* και *Apis laboriosa*. Οι ρυθμικοί ήχοι και τα κύματα αέρα αποτελούν επιπρόσθετες προσαρμογές, ώστε να ενισχύσουν την αντίληψη των χορών από άλλα μέλη της αποικίας, στο σκοτεινό εσωτερικό των κυψελών (Preece & Beekman, 2014; Barron & Aino-Plath, 2017).

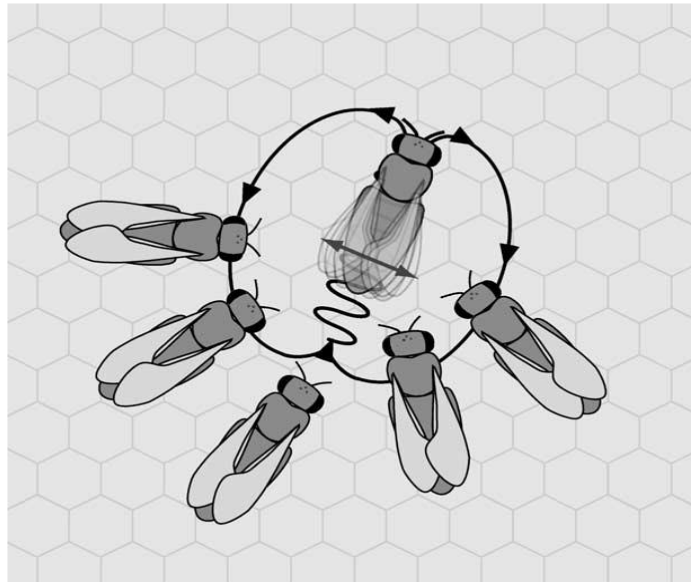
#### **4.4.2 ΕΙΔΗ ΧΟΡΩΝ**

Γενικότερα διακρίνονται τρεις ευρείες κατηγορίες χορών που διαφέρουν μεταξύ τους ως προς το μοτίβο κινήσεων, όπου ο τύπος του χορού που εκτελείται εξαρτάται από την απόσταση της τροφικής πηγής. Έτσι, όταν η πηγή βρίσκεται έως 50m από την αποικία, πραγματοποιείται η πιο απλή μορφή του μικτού χορού. Είναι ένας απλός κυκλικός χορός (round dance), όπου η τροφοσυλλέκτρια κινείται σχηματίζοντας κύκλο τόσο μικρής διαμέτρου σχεδόν όσο είναι το άνοιγμα ενός κελιού. Η μέλισσα διατρέχει την επιφάνεια των έξι γειτονικών κελιών, αλλάζει ξαφνικά κατεύθυνση και συνεχίζει την κυκλική της πορεία. Μεταξύ δύο εναλλαγών, ολοκληρώνονται ένας έως δύο κύκλοι, ωστόσο συχνότερο φαινόμενο αποτελεί η ολοκλήρωση μισού ή  $\frac{3}{4}$  κύκλου, ενώ ολόκληρος ο χορός μπορεί να περιλαμβάνει από δύο έως είκοσι εναλλαγές κατεύθυνσης (Von Frisch, 1967).

Άλλη μια απλουστευμένη μορφή του μικτού χορού που γνωστοποιεί πηγές τροφής που βρίσκονται σε αποστάσεις μεταξύ 50 έως 150m από την αποικία, αποτελεί ο δρεπανοειδής χορός (sickle dance). Παρατηρείται σχεδόν σε όλα τα είδη των μελισσών και αποτελεί ένα μεταβατικό στάδιο μεταξύ του κυκλικού και

του μικτού/κουνιστού χορού. Το άνοιγμα του σχήματος του δρεπανιού που αποτελεί το μοτίβο του χορού, υποδηλώνει την κατεύθυνση της τροφικής πηγής (Witzany, 2009; Singla, 2020).

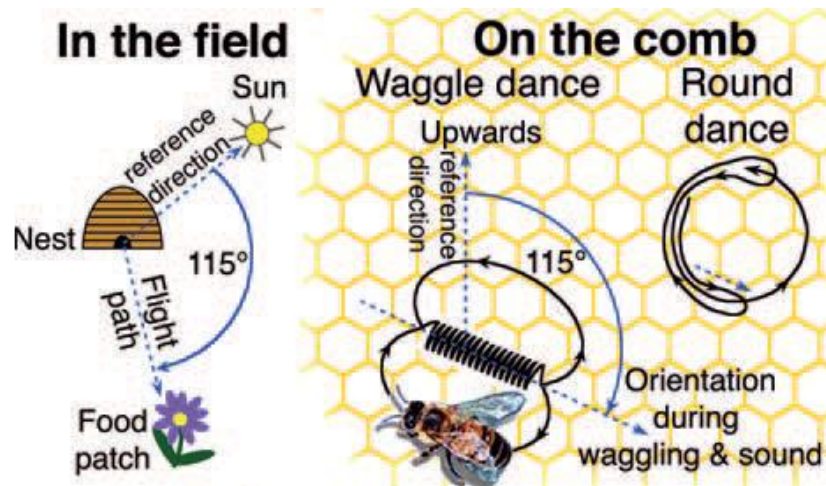
Το μοτίβο των κινήσεων του μικτού ή κουνιστού χορού των μελισσών περιλαμβάνει ξεχωριστά τμήματα ή φάσεις (εικόνα 12). Ένα τμήμα αποτελεί η ευθύγραμμη διαδρομή (waggle phase) κατά την οποία η μέλισσα κουνά την κοιλιά της από πλευρά σε πλευρά, με συχνότητα 15 φορές ανά λεπτό. Η φάση επιστροφής, περιλαμβάνει τη διαδρομή που διανύεται από το τέλος της ευθύγραμμης διαδρομής μέχρι το σημείο έναρξής της. Οι φάσεις επιστροφής, εναλλάσσονται αμφίπλευρα της ευθύγραμμης διαδρομής, ενώ κάθε ολοκληρωμένη αλληλουχία διαδρομών πραγματοποιείται αρκετές φορές (Tautz & Bujok, 2006).



Εικόνα 12. Το στερεοτυπικό σχήμα οκτώ του χορού των μελισσών. Η θέση της μέλισσας ιχνηλατεί την ευθύγραμμη διαδρομή του χορού που παρακολουθείται από ακόλουθους. Το βέλος στην κοιλιά υποδεικνύει την κίνηση του σώματος (wagging). Τα βέλη δεξιά και αριστερά υποδεικνύουν την κατεύθυνση των εναλλάξ διαδρομών επιστροφής. Πηγή: Tautz & Bujok, 2006.

Κατά την εκτέλεση του χορού, η χορεύτρια κυκλώνεται από μια έως έξι μέλισσες που την παρακολουθούν και ακολουθούν τις κινήσεις της. Οι ακόλουθοι παρατηρούν μερικές μικτές φάσεις (wagging runs) και μετά απομακρύνονται από την κυψέλη προς αναζήτηση του προβαλλόμενου σημείου. Η διάρκεια του χορού και ο προσανατολισμός της μέλισσας κατά τη διάρκειά του, φανερώνουν την απόσταση και κατεύθυνση του σημείου τροφής. Η γωνία που σχηματίζει η

κουνιστή διαδρομή με τον άξονα της βαρύτητας, φανερώνει την κατεύθυνση της πτήσης όταν οι χοροί εκτελούνται στο εσωτερικό της κυψέλης. Σε περίπτωση σμηνουργίας, όπου ο χορός εκτελείται σε εξωτερικό χώρο, η κατεύθυνση της πτήσης κωδικοποιείται σε σχέση με το ηλιακό αζιμούθιο (εικόνα 13). Η διάρκεια της κουνιστής φάσης αυξάνεται ανάλογα με την απόσταση του σημείου τροφής, ενώ η «ζωηρότητα» της και η ταχύτητα με την οποία εκτελούνται οι κυκλικές στροφές, υποδηλώνουν την ποιότητα του τροφικού σημείου όπως την αντιλαμβάνεται η τροφοσυλλέκτρια. Συνεπώς οι χοροί για καλύτερους πόρους, διαρκούν περισσότερο και χαρακτηρίζονται ως περισσότερο ενθουσιώδεις (Dyer, 2002).

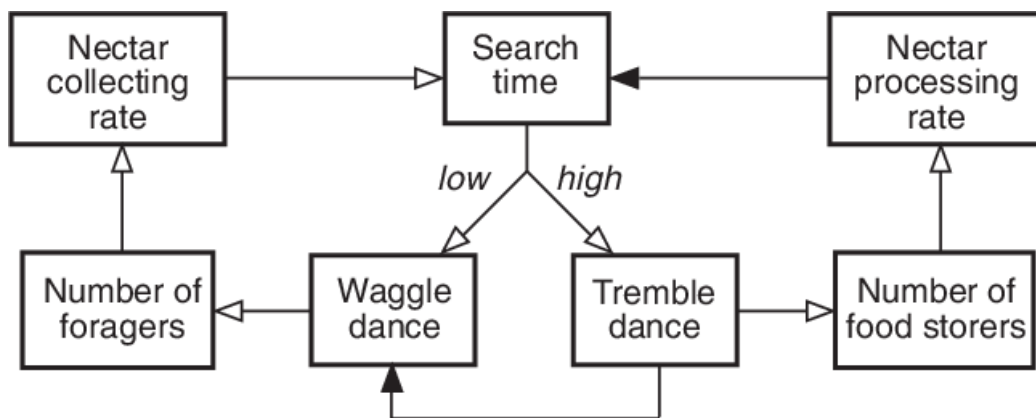


Εικόνα 13. Η κωδικοποίηση της κατεύθυνσης προς την πηγή τροφής στο χορό των μελιτοφόρων μελισσών. Κατά την πτήση της προς το τμήμα με τα λουλούδια (food patch) (αριστερά), μαθαίνει την κατεύθυνση (direction) σε σχέση με μια αναφορική κατεύθυνση (reference direction) του αζιμούθιου του ήλιου (εδώ η τροφή βρίσκεται 115° δεξιά του ήλιου). Όταν χορεύει στις κάθετες κηρήθρες της σκοτεινής κυψέλης, χρησιμοποιεί ως σημείο αναφοράς την ανοδική (upwards) κατεύθυνση και εκτελεί την ευθύγραμμη (wagging) διαδρομή του χορού με την ίδια γωνία (115°), ώστε να δείξει που βρίσκεται η τροφή σχετικά με την κατεύθυνση του ήλιου στο τοπίο. Πηγή: Visscher, 2009.

Ο χορός των δονήσεων (tremble dance), εκτελείται από τροφοσυλλέκτριες αφού έχουν επισκεφθεί μια πηγή με νέκταρ μεγάλης αποδοτικότητας και κατά την επιστροφή τους στην κυψέλη, αντιμετωπίζουν πρόβλημα εύρεσης μελισσών – αποδεκτών για να βοηθήσουν στην εκφόρτωση του νέκταρος. Οι μέλισσες κουνούν το σώμα τους μπρος-πίσω, με ταυτόχρονη στροφή του άξονά τους κατά 50° ανά δευτερόλεπτο, ενώ προχωρούν αργά κατά μήκος της κυψέλης. Ο χορός έχει πολλαπλή σημασία, όμως ουσιαστικά σε περιόδους υψηλής εισροής νέκταρος, αποτελεί ένα μηχανισμό που διατηρεί το ρυθμό επεξεργασίας του σε

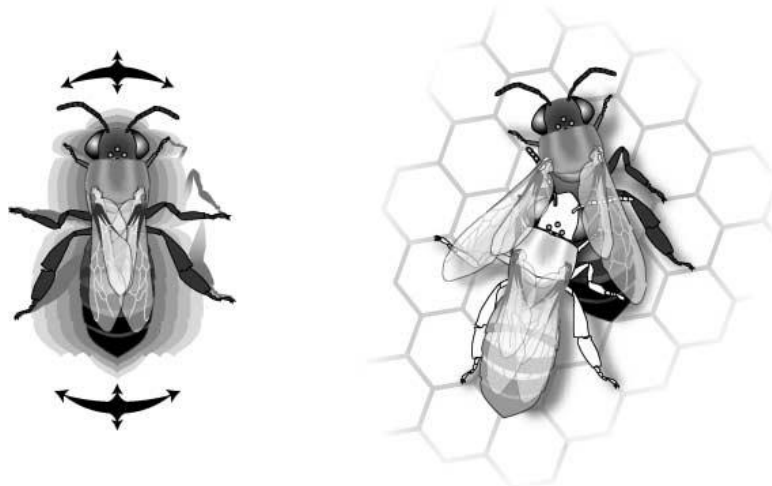


ίδια επίπεδα με το ρυθμό συλλογής του (εικόνα 14) (Seeley et al., 1996). Για τις εργάτριες της κυψέλης και κυρίως γι 'αυτές της νεαρής και μέσης ηλικίας, η σημασία του χορού μεταφράζεται σε έκκληση για αλλαγή των καθηκόντων τους, δίνοντας έμφαση στη λήψη και επεξεργασία του νέκταρος, ενώ για τις τροφосуλλέκτριες που βρίσκονται εκτός της κυψέλης, σημαίνει την παρεμπόδιση στρατολόγησης επιπλέον εργατριών για να συλλέξουν νέκταρ από τη νέα πηγή (Seeley, 1992).



Εικόνα 14. Οι συμπληρωματικές συνέπειες του μικτού (waggle) και του χορού των δονήσεων (tremble) όπου η αποικία ρυθμίζει την ισορροπία μεταξύ της συλλογής (nectar collecting rate) και επεξεργασίας νέκταρ (nectar processing rate). Μέλισσες τροφосуλλέκτριες που γυρίζουν από μια πλούσια σε νέκταρ πηγή, διαλέγουν μεταξύ των δύο χορών βάσει του χρόνου που δαπάνησαν για να βρουν μια μέλισσα αποθηκευτή (search time low/high). Κάθε χορός έχει ένα διεγερτικό αποτέλεσμα σε έναν αριθμό μελισσών τροφосуλλεκτών (number of foragers) ή αποθηκευτών (number of food storers), ενώ ο χορός των δονήσεων λειτουργεί επιπροσθέτως ανασταλτικά στο μικτό χορό. Πηγή: Seeley, 1995.

Άλλη μια μορφή χορού, ελάχιστα μελετημένη, είναι ο χορός περιποίησης (grooming). Εκτελείται από εργάτριες που εκπέμπουν ένα σήμα πρόσκλησης σε άλλες εργάτριες, για τον καθαρισμό και την περιποίησή τους. Ο χορός διαρκεί 8-10sec, με συχνότητα κινήσεων 4,2Hz, ενώ ο συνολικός αριθμός των κινήσεων ανά χορό είναι  $23.6 \pm 3.3$ . Κατά την παραγωγή του σήματος, η μέλισσα κάθετη ακίνητη με τα πόδια της ανοιχτά και κρατώντας την κηρήθρα σφιχτά, κουνά το σώμα της από άκρη σε άκρη παράλληλα στην πρόσοψη της κηρήθρας. Το εύρος των κινήσεων είναι μεγαλύτερο στην περιοχή της κοιλιάς σε σχέση με το κεφάλι ή τον θώρακα (εικόνα 15) (Land & Seeley, 2004).



Εικόνα 15. Ο χορός περιποίησης (αριστερά) και η ανταπόκριση που επιφέρει στις εργάτριες μέλισσες (δεξιά). Πηγή: Land & Seeley, 2004.

Πιθανά αιτία του χορού είναι η μόλυνση της τραχείας από ακάρεα *Acarapis woodi* (Tarsonemidae) ή ο εγκλωβισμός μικρών υπολειμμάτων, στις τρίχες της βάσης των φτερών τα οποία μπορεί να προκαλούν μηχανικά προβλήματα στη λειτουργία τους κατά την πτήση ή κατά τον αερισμό της κυψέλης (Pettis & Pankiw, 1998; Land & Seeley, 2004).

#### **4.4.2.1 ΚΥΚΛΙΚΟΣ ΧΟΡΟΣ (ROUND DANCE)**

Στην περιγραφή του φαινομένου των χορών των μελισσών, ο Von Frisch (1967), αντιλαμβάνονταν τον κυκλικό και μικτό χορό ως δύο ξεχωριστά είδη, ενώ θεωρούσε ότι ο κυκλικός χορός δεν εμπεριέχει πληροφορίες σχετικά με την κατεύθυνση του σημείου τροφής, αφού οι τροφосуλλέκτριες που επιστρατεύονται από τους κυκλικούς χορούς, δεν επικεντρώνουν την αναζήτησή τους προς μια συγκεκριμένη κατεύθυνση (Von Frisch, 1967). Αργότερα διαπιστώθηκε ότι, κατά τη διάρκεια των κυκλικών χορών εκπέμπονται παρόμοιοι ήχοι και παρατηρούνται ανάλογες διαβαθμίσεις πίεσης όπως και στην περίπτωση των μικτών χορών. Οι ήχοι κυμαίνονται στις συχνότητες των 250 έως 300Hz, ενώ η διάρκεια των παλμών/ρυθμών (pulse duration) στα 20ms. Επίσης, παρατηρείται η ίδια διαφορά φάσης ( $180^\circ$  των ακουστικών πιέσεων άνω και κάτω των φτερών, παρόμοιες ταχύτητες του αέρα, καθώς και οι χαρακτηριστικές κινήσεις ταλάντωσης του σώματος (wagging) που συνοδεύουν την εκπομπή των ήχων,

όπως και στους μικτούς χορούς. Επιπλέον, η απόσταση του σημείου τροφής, διέπεται από την ίδια γραμμική σχέση μεταξύ της διάρκειας της κουνιστής διαδρομής και της απόστασης της τροφικής πηγής, ενώ κωδικοποιείται με τον ίδιο τρόπο όπως και στους μικτούς χορούς. Ωστόσο, σε χορούς για κοντινότερες αποστάσεις της τροφικής πηγής όπου ο θόρυβος είναι περισσότερος, παρατηρείται σκέδαση των πληροφοριών της ευθύγραμμης διαδρομής, ενώ γενικότερα στατιστικά σημαντικές πληροφορίες κατεύθυνσης και απόστασης παρατηρούνται μόνο για τροφικές πηγές άνω των 10m (Kirchner et al., 1988; Jensen et al., 1997; Griffin et al., 2012). Συνεπώς, αναγνωρίζεται ως πιθανότερη η άποψη ότι, αντί για εντελώς ξεχωριστούς χορούς, τόσο ο κυκλικός όσο και ο δρεπανοειδής χορός αποτελούν μορφές του μικτού και κωδικοποιούν πληροφορίες τόσο απόστασης όσο και κατεύθυνσης με τον ίδιο τρόπο, ενώ η διάρκεια της κουνιστής φάσης του χορού αυξάνεται όσο αυξάνεται η απόσταση του σημείου τροφής από την κυψέλη. Επομένως, πρόκειται για έναν ενιαίο, ρυθμιζόμενο χορό, του οποίου η ακρίβεια εκτέλεσης μεταβάλλεται ανάλογα με την απόσταση της πηγής τροφής. Σε μακρινές αποστάσεις άνω των 150m, επικρατεί ένα μοτίβο χορού με ξεκάθαρες εναλλαγές δεξιών και αριστερών στροφών, ενώ για πηγές τροφής πιο κοντά στην κυψέλη το μοτίβο δεν είναι τόσο εμφανές και η μέλισσα αλλάζει ξαφνικά κατεύθυνση διαγράφοντας ένα δρεπανοειδές σχέδιο. Όσο η απόσταση της πηγής τροφής μειώνεται, η μέλισσα δεν εκτελεί εναλλαγές παραποιώντας εντελώς την κουνιστή φάση του χορού που χάνει το χαρακτηριστικό σχήμα οκτώ και καταλήγει σε κυκλικό χορό (Gardner et al., 2007).

#### **4.4.2.2 ΜΙΚΤΟΣ – ΚΟΥΝΙΣΤΟΣ ΧΟΡΟΣ (WAGGLE DANCE)**

Μια αποικία μελισσών αποτελείται από αρκετές χιλιάδες μέλη διασκορπισμένα στις διάφορες κηρήθρες. Από αυτές, μόνο το 25% αφήνει τη φωλιά προς αναζήτηση τροφής, ενώ στη συνέχεια οι τροφοσυλλέκτριες συναντώνται σε συγκεκριμένα μέρη της κυψέλης για την ανταλλαγή πληροφοριών σχετικά με τις πηγές τροφής, χορεύοντας τον πιο μελετημένο χορό των μελισσών, το μικτό ή κουνιστό χορό.

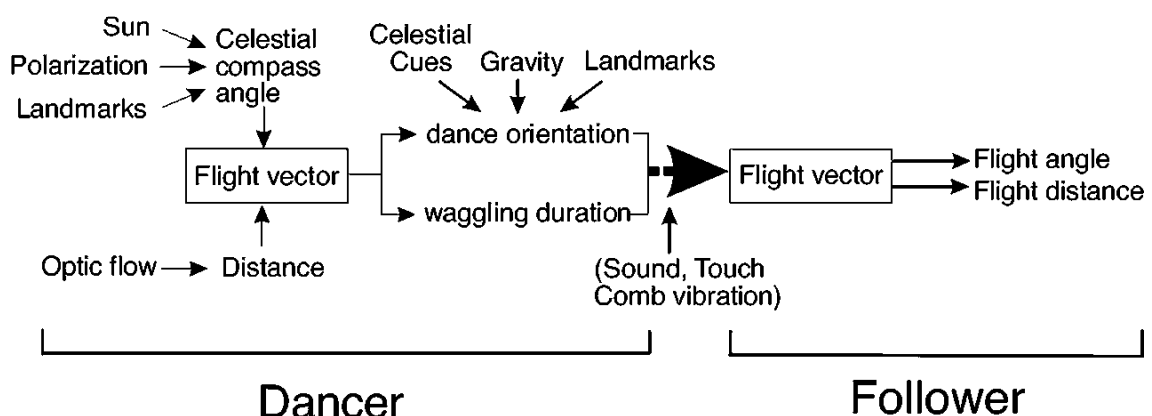
Κατά την ευθύγραμμη φάση του χορού, η μέλισσα κουνά το σώμα της σε

κινήσεις των 15Hz, ενώ ταυτόχρονα δονεί τα φτερά της σε συχνότητες των 200 έως 300Hz, με μικρής διάρκειας παλμούς των 20ms και ρυθμό 30παλμούς/sec, κατά την 1-2 sec κουνιστή διαδρομή του χορού. Αυτές οι δονήσεις των φτερών, δημιουργούν ασθενείς ήχους κοντινού πεδίου, τους οποίους πιθανώς αντιλαμβάνονται οι μέλισσες που βρίσκονται πλησίον της χορεύτριας. Το κοντινό πεδίο είναι μια ζώνη πλησίον της πηγής ήχου, όπου η ακουστική πίεση είναι πολύ μεγαλύτερη και όπου τα σωματίδια του αέρα κινούνται με μεγαλύτερες ταχύτητες σε σχέση με τα σωματίδια που βρίσκονται μακρύτερα. Οι δονήσεις των φτερών, υπερθέτουν ένα σήμα δόνησης 200-300Hz στις δονήσεις των 15Hz από τις κινήσεις του σώματος της μέλισσας (Michelsen et al., 1986; Michelsen, 2003). Οι δονήσεις των 15Hz μεταδίδονται στην κηρήθρα ως δονήσεις υποστρώματος σε απόσταση μερικών χιλιοστών από την χορεύτρια μέλισσα. Δεδομένου του ότι, οι σιωπηροί χοροί που εμπεριέχουν μόνο το σήμα των 15Hz δεν προσελκύουν ακόλουθους, βρέθηκε ότι ασθενείς δονήσεις στο εύρος των 200-300Hz επίσης μεταδίδονται ως δονήσεις υποστρωμάτων. Ωστόσο, το σήμα είναι μικρό και διαλείπον και δεν γίνεται αντιληπτό εξαιτίας του θορυβώδους περιβάλλοντος της κυψέλης (Nieh & Tautz, 2000).

Γενικότερα, οι μέλισσες μπορούν να εντοπίζουν ήχους συχνοτήτων 250 - 265Hz, ενώ προτιμούν ήχους γύρω στα 265Hz. Επίσης, διακρίνουν και επιδεικνύουν προτίμηση προς τα ρυθμικά στοιχεία των ήχων, δηλαδή τις επαναλαμβανόμενες αλληλουχίες παλμών και πιθανώς προσελκύουν ακόλουθους βάσει των συχνοτήτων και ρυθμικών στοιχείων των ήχων των χορών (Hasegawa & Ikeno, 2011).

Θεωρείται ότι, ο χορός αποτελεί μια μικροσκοπική αναπαράσταση της πτήσης της τροφосуλλέκτριας προς την πηγή τροφής. Στα πλαίσια της ροής των χωρικών πληροφοριών (εικόνα 16), η μέλισσα θα πρέπει αφενός να μετρήσει την απόσταση και κατεύθυνση της τροφικής πηγής σε σχέση με τον ήλιο, ώστε να αποθηκεύσει το διάνυσμα (vector) που οδηγεί σε αυτή. Οι μέλισσες χρησιμοποιούν την ολοκλήρωση διαδρομής (path integration) για να λύσουν περίπλοκες καταστάσεις προσανατολισμού. Έτσι, κατά τη διάρκεια μίας διαδρομής, μετρούν συνεχώς τις αποστάσεις και τις κατευθύνσεις από ένα συγκεκριμένο σημείο και καθορίζουν παγκόσμια/συνολικά διανύσματα (global

vectors) για να υπολογίζουν την τρέχουσα θέση. Για να ενσωματώσουν το δάνυσμα ολοκλήρωσης διαδρομής στο χορό, θα πρέπει να μετρήσουν/αναγάγουν τον προσανατολισμό των σωμάτων τους σε συνάρτηση με χαρακτηριστικά που κυριαρχούν στην κυψέλη όπως η βαρύτητα, καθώς και να μεταφράσουν την απόσταση που έχει διανυθεί από την κυψέλη έως την τροφική πηγή (Dyer, 2002). Ο προσανατολισμός των μελισσών κατά τη διάρκεια της πτήσης, βασίζεται κυρίως στον ήλιο ή στα μοτίβα πόλωσης του αίθριου ουρανού. Σε περίπτωση απουσίας αυτών, ο προσανατολισμός βασίζεται σε έναν εφεδρικό μηχανισμό που στηρίζεται στη γνώση και μνήμη της κίνησης του ήλιου κατά την διάρκεια της ημέρας όπως αυτή έχει αποκτηθεί από προηγούμενη τροφосуλλεκτική εμπειρία, καθώς και από τη σύνδεση κάποιων σημείων αναφοράς (landmarks), που συναντούν στις πτήσεις τους έως την τροφική πηγή, με το ηλιακό ημερολόγιο (ephemeris) (Dyer & Gould, 1981; Dovey et al., 2013) ή γνωρίζουν την κίνηση του ήλιου σε σχέση με μια συλλογική, πανοραμική αναπαράσταση του τοπίου και όχι μόνο των γνωστών διαδρομών (Towne & Moscrip, 2008). Η απόσταση καθορίζεται από το οδόμετρο των μελισσών που βασίζεται στην οπτική ροή (optic flow). Οι μέλισσες υπολογίζουν την απόσταση, μετρώντας το εύρος της κίνησης των αντικειμένων του οπτικού τους πεδίου που διασχίζουν τον αμφιβληστροειδή τους, δηλαδή την κίνηση των αντικειμένων του υπαίθριου τοπίου από το οπτικό τους πεδίο (Esch & Burns, 1996; Esch et al., 2001; Sen Sarma, 2001).



Εικόνα 16. Απεικόνιση ροής πληροφοριών μεταξύ χορεύτριας και ακόλουθου μέλισσας, κατά την εκτέλεση του μικτού χορού των μελιτοφόρων μελισσών. Πηγή: Dyer, 2002.

Παρόλη την εκτεταμένη έρευνα σχετικά με τους χορούς των μελιτοφόρων μελισσών, παραμένει άγνωστος ο τρόπος που η πληροφορία μεταφέρεται στην ακόλουθο, δηλαδή ποια χαρακτηριστικά του χορού κωδικοποιούν τις χωρικές πληροφορίες και πώς αυτά μεταφράζονται από την ακόλουθο. Οι χοροί παρέχουν πλούσια ποικιλία επικοινωνιακών ερεθισμάτων, ωστόσο δεν έχει διευκρινιστεί ποια ακριβώς χρησιμοποιούνται για την μεταφορά των πληροφοριών. Από αυτά, οι αερομεταφερόμενοι ήχοι και τα απτικά σήματα κυριαρχούν ως πιο πιθανά (Dyer, 2002). Η πιθανότητα της ακουστικής μεταφοράς των πληροφοριών, ίσως διαφαίνεται στο χαμηλό αριθμό στρατολόγησης που παρατηρείται σε σιωπηρούς χορούς ή εξαιτίας των αλλαγών, σε συχνότητα και πλάτος, των ήχων που προκαλούνται από το μειωμένο μήκος των φτερών, χωρίς ωστόσο να αποκλείεται να μην κωδικοποιούν χωρικές πληροφορίες και να λειτουργούν μόνο ως μέσο προσέλκυσης (Kirchner, 1993). Αρκετές παράμετροι των χορών, ποικίλουν ανάλογα με την απόσταση και κατεύθυνση της τροφής, ωστόσο, το κομμάτι του χορού που αντιλαμβάνονται οι ακόλουθες μέλισσες είναι η ευθύγραμμη διαδρομή (Michelsen et al, 1992). Επίσης, τα φτερά των μελιτοφόρων μελισσών κατά την παραγωγή ήχων, λειτουργούν ως ασύμμετρα δίπολα, όπου μαζί με τις κινήσεις της κοιλιάς της μέλισσας, παράγουν δύο τρισδιάστατες, κοντινού πεδίου, ισχυρά ταλαντούμενες ροές αέρα γύρω από τη χορεύτρια. Έτσι, οι ακόλουθοι που βρίσκονται σε κοντινή απόσταση από τη χορεύτρια μπορούν να προσδιορίζουν την ευθύγραμμη διαδρομή μέσω οργάνων υποδοχέων ευαίσθητων σε αέριες ροές (Michelsen et al., 1987; Michelsen, 2003). Όπως διαπιστώθηκε στην πορεία, οι ροές του αέρα που προκαλούνται εκατέρωθεν του σώματος της μέλισσας κατά την ευθύγραμμη κίνηση, συγκρούονται προκαλώντας δίνες και ουσιαστικά αλληλοεξουδετερώνονται, φαινόμενο που ισχύει και για τις ροές του αέρα που προκαλούνται από την κίνηση των φτερών. Ωστόσο, δημιουργούνται στην άκρη των φτερών δύο ειδών ροές αέρα, πλατιές και πιο περιορισμένου εύρους, με τη μορφή πίδακα και με κατεύθυνση προς τα πίσω και μακριά από την χορεύτρια, που πιθανά υποδεικνύουν τη θέση πίσω από τη χορεύτρια όπου η ακόλουθος μπορεί να αποκτήσει συγκεκριμένες πληροφορίες (Michelsen, 2014). Παραμένει αδιευκρίνιστο ωστόσο, αν όντως οι αέριες ροές λειτουργούν ως μεταφορείς

πληροφοριών ή απλώς βοηθούν στον προσανατολισμό της ακολούθου πίσω από τη χορεύτρια.

Η διάρκεια και ο αριθμός των ηχητικών παλμών των παραγόμενων ήχων κατά τη διάρκεια των κουνιστών χορών, συνδέεται ισχυρά με τη μετάδοση πληροφοριών απόστασης και κατεύθυνσης της τροφικής πηγής. Αυτοί οι ήχοι παράγονται από τις ταλαντώσεις των θωρακικών πτητικών μυών, που στη συνέχεια μεταφέρονται στα φτερά, παράγοντας αερομεταφερόμενους ήχους. Συνεπώς, οι κινήσεις των φτερών πιθανολογούνται ως πιθανός φορέας ενίσχυσης της μεταφοράς πληροφοριών για την απόσταση, αφού παρατηρείται θετική συσχέτιση μεταξύ του αριθμού των παλμών και της διάρκειας του φτερουγίσματος, με τη διάρκεια της ευθύγραμμης φάσης καθώς και με τον αριθμό των κουνημάτων του σώματος της μέλισσας (Loruch & Tofilski, 2017).

Κατά τη διάρκεια της κουνιστής διαδρομής του χορού, παρατηρείται σημαντική φυσική επαφή μεταξύ της χορεύτριας και των ακόλουθων. Η επαφή των κεραιών των ακόλουθων με το κινούμενο σώμα της χορεύτριας παρατηρείται τουλάχιστον κατά το 60% της διάρκειας του χορού. Οι ακόλουθοι αγγίζουν το σώμα της χορεύτριας με μία ή και τις δύο κεραίες στην ευθύγραμμη φάση και το επακόλουθο μοτίβο των αγγιγμάτων εξαρτάται από τη θέση της ακόλουθου σε σχέση με τη χορεύτρια. Συνεπώς, οι ακόλουθοι δύνανται να συμπεραίνουν τον προσανατολισμό της ευθύγραμμης φάσης της χορεύτριας, βάσει των απτικών ερεθισμάτων που δέχονται (Rohrseitz & Tautz, 1999). Αυτά τα απτικά ερεθίσματα, δύνανται να μεταφέρουν πληροφορίες σχετικά με την κατεύθυνση και απόσταση της τροφικής πηγής, αφού όσο αυξάνεται ο αριθμός των κινήσεων ταλάντωσης του σώματος, μεγαλώνει ο αριθμός των μετατοπίσεων των κεραιών των ακόλουθων καθώς και ο αριθμός των αγγιγμάτων, ταυτόχρονων ή εναλλασσόμενων, μεταξύ των ακόλουθων και της χορεύτριας μέλισσας. Η αξιοπιστία των απτικών ερεθισμάτων εξαρτάται από τη θέση των ακόλουθων σε σχέση με τη χορεύτρια, αφού οι ακόλουθοι που παρακολουθούν το χορό από τα πλάγια της χορεύτριας, αγγίζουν το σώμα της και με τις δυο κεραίες ταυτόχρονα, περισσότερες φορές από ακόλουθους σε άλλες θέσεις. Δεδομένου ότι, ο αριθμός των κουνημάτων της χορεύτριας κατά την αντίστοιχη φάση του χορού συσχετίζεται θετικά με το επαναλαμβανόμενο μοτίβο των μετατοπίσεων των

κεραιών, εικάζεται ότι η συνεισφορά τέτοιων ερεθισμάτων οδηγεί τις ακόλουθους στην εκτίμηση της διάρκειας της ευθύγραμμης φάσης, γεγονός που αν συνδυαστεί με τον προσανατολισμό τους στο χώρο, πιθανώς παρέχει στοιχεία για τον προσανατολισμό της ευθύγραμμης κουνιστής φάσης σε σχέση με τη βαρύτητα (Gil & DeMarco, 2010).

Ωστόσο, ο ακριβής μηχανισμός βάσει του οποίου οι μέλισσες εκτιμούν την απόσταση και κατεύθυνση που κωδικοποιούνται στους χορούς δεν είναι πλήρως κατανοητός. Παραμένει ασαφές αν ευθύνεται κάποιο από τα σήματα που σχετίζονται με τους χορούς, είτε πρόκειται για τρισδιάστατου πεδίου ταλαντώσεις των σωματιδίων του αέρα και για στενές και πλατιές ροές αέρα με την μορφή πίδακα, για τα απτικά ερεθίσματα που λαμβάνουν χώρα κατά την διάρκεια της κουνιστής φάσης του χορού ή αν υπάρχει συμμετοχή πέραν του ενός είδους σήματος στην κωδικοποίηση των ενσωματωμένων πληροφοριών.

#### **4.4.2.3 ΧΟΡΟΣ ΔΟΝΗΣΕΩΝ (TREMBLE DANCE)**

Κατά την εκτέλεση του χορού των δονήσεων, οι μέλισσες κινούνται στην κυψέλη χωρίς συγκεκριμένο προσανατολισμό, με τρεμάμενες κινήσεις, ενώ οι περισσότερες αφού τελειώσουν τον χορό, σταματούν και εξεμούν το φορτίο νέκταρ που κουβαλούν σε άλλη μέλισσα. Στη συνέχεια, καθαρίζονται και περιπτοιούνται, ενίοτε παρακαλούν για τροφή και φεύγουν εκτός κυψέλης συνεχίζοντας την τροφοσυλλεκτική τους δραστηριότητα. Ο χορός περιλαμβάνει τρεις διακριτές φάσεις, όπως η φάση της δόνησης όπου κυριαρχεί το από άκρη σε άκρη και πολλές φορές μπρος-πίσω κούνημα του σώματος, η φάση της περιστροφής, όπου ο άξονας του σώματος αλλάζει συνεχώς κατεύθυνση και τέλος, η μεταβατική φάση όπου η μέλισσα κινείται μέσα στην κυψέλη (Seeley, 1992). Το κομμάτι της δόνησης περιλαμβάνει κινήσεις συχνότητας 10-15Hz όπως και στους μικτούς χορούς, ωστόσο έχει διαφορετική μορφή. Τυπικά οι τροφοσυλλέκτριες ξεκινούν το χορό στην περιοχή της εισόδου της κυψέλης όπου αναζητούν εργάτριες για την εκφόρτωση του φορτίου από νέκταρ και συνεχίζουν προχωρώντας βαθιά προς το εσωτερικό της, αντίθετα από τους χορευτές των μικτών χορών που μένουν στην είσοδο (Seeley, 1995). Οι μέλισσες που βρίσκονται πλησίον των χορευτριών μελισσών, συχνά γυρίζουν το σώμα τους



ώστε να τις αντικρίζουν, ενώ τις αγγίζουν με τις κεραίες τους για λίγα δευτερόλεπτα περπατώντας πίσω από αυτές (Seeley, 1992).

Το αίτιο του χορού αποδίδεται στην καθυστέρηση εκφόρτωσης του νέκταρος που αντιμετωπίζουν κάποιες μέλισσες κατά την επιστροφή τους στην κυψέλη (Seeley, 1992).

Ωστόσο σε κάποιες συνθήκες, τα αίτια του χορού συνδέονται με ερεθίσματα που λαμβάνουν χώρα εκτός της κυψέλης. Σε συνθήκες τροφосуλλογής σε φυσικές πηγές (natural sources), παρατηρούνται χοροί που εκτελούνται ως αποτέλεσμα καθυστέρησης εκφόρτωσης του νέκταρος και σχεδόν ισάριθμα παραδείγματα χορών που δεν σχετίζονται με τους χρόνους εκφόρτωσης, αλλά σχετίζονται με την ημερήσια επιτυχία, καθώς και με τις καλές συνθήκες τροφосуλλογής δεδομένου ότι, μεγάλο ποσοστό μελισσών συνεχίζει τη δραστηριότητα του μετά την εκτέλεση των χορών (Biesmeijer, 2003). Επίσης, σε συνθήκες όπου ο αριθμός των μελισσών – αποδεκτών του νέκταρος είναι αρκετός, ως αίτιο του χορού πιθανολογείται η εμπειρία των τροφосуλλεκτριών εκτός της κυψέλης και συγκεκριμένα όταν παρατηρούνται φαινόμενα συμφόρησης τους σε τροφικές πηγές. Σ' αυτό το πλαίσιο, ο χορός αποτελεί μια αντίδραση προσαρμογής σε ένα εκτός της κυψέλης ερέθισμα που σχετίζεται με την αποδοτικότητα της τροφосуλλογικής δραστηριότητας (Thom, 2003).

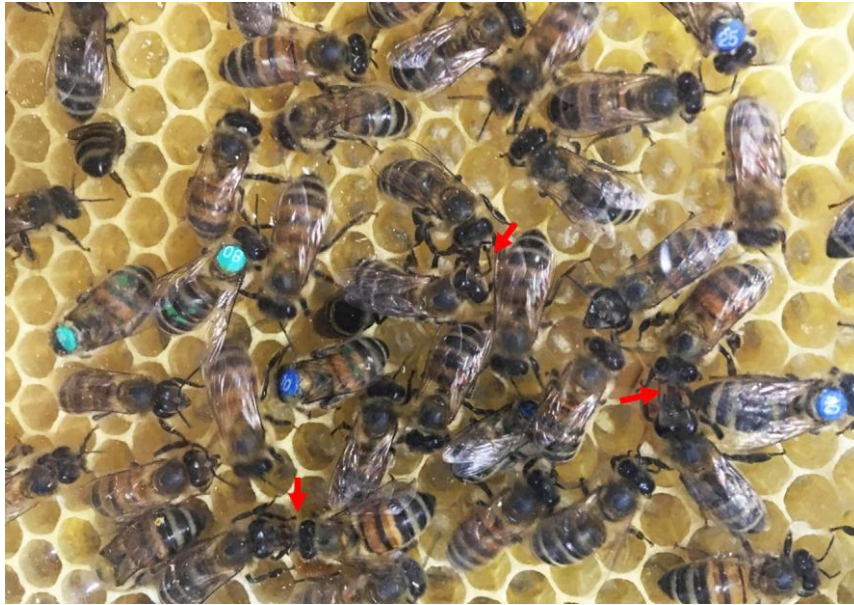
Οι μέλισσες που εκτελούν τον χορό των δονήσεων ορμούν εμπρός και χτυπούν το κεφάλι τους σε μια άλλη μέλισσα. Επιπροσθέτως της επίδειξης της χαρακτηριστικής δονητικής κίνησης του χορού σε συχνότητες των 10-15Hz, παράγουν και ακουστικά σήματα. Οι θεμελιώδεις συχνότητες των «beeping» ήχων κυμαίνονται μεταξύ 300 έως 450Hz, με διάρκεια μεταξύ 50 έως 200ms, ενώ το πλάτος του αερομεταφερόμενου ήχου μετρημένο με μικρόφωνο σε απόσταση 1cm από την πηγή φτάνει τα 80dB. Ταυτόχρονα δημιουργούνται δονήσεις του υποστρώματος από τις χορεύτριες, με πλάτη που ποικίλλουν και με τα μεγαλύτερα να παρατηρούνται πλησίον της πηγής του ήχου, σε τιμές ταχύτητας δόνησης του 1mm/s που αντιστοιχεί σε 1μm μετατόπιση του υποστρώματος της κηρήθρας (Kirchner, 1993). Τα δονητικά σήματα που παράγουν οι χορεύτριες των χορών tremble όπως περιγράφηκαν από τον Nieh (1993), είναι συχνότητας 320Hz και διάρκειας 100ms και αποτελούν το γνωστό σήμα παύσης (stop signal)

(Nieh, 1993).

#### **4.4.2.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΙΚΟΤΗΤΑ ΧΟΡΩΝ ΚΑΙ ΤΡΟΦΟΣΥΛΛΟΓΗ**

Οι μελέτες των τελευταίων χρόνων υποδεικνύουν ότι, ο χορός των μελισσών αποτελεί μόνο έναν και συχνά τον λιγότερο ενδεδειγμένο, από τους μηχανισμούς παρακίνησης των μελισσών προς τη δραστηριότητα της συλλογής πόρων. Η ικανότητα της αποικίας να βελτιώνει την τροφοσυλλεκτική της αποτελεσματικότητα φαίνεται να έχει νόημα σε τροπικά περιβάλλοντα, σε περιπτώσεις όπου η τροφή είναι εφήμερη και συγκεντρωμένη σε κομμάτια γης (Dornhaus & Chittka, 2004). Όταν η τροφή βρίσκεται σε αφθονία και είναι επαρκώς κατανομημένη προς όλες τις κατευθύνσεις, τότε αυξάνονται οι πιθανότητες κάθε τροφοσυλλέκτριας να βρει λουλούδια με υψηλά αποθέματα νέκταρος χωρίς να ανταλλάξει πληροφορίες με άλλες τροφοσυλλέκτριες μέσω χορών. Επίσης, παραμένει ανεξακρίβωτη η αιτία της επιτυχίας ορισμένων τροφοσυλλεκτριών εργατριών στην εύρεση της τροφικής πηγής μετά από παρακολούθηση μόνο μερικών ευθύγραμμων διαδρομών του μικτού χορού, ενώ άλλες παρακολουθούν δεκάδες διαδρομές χωρίς καμία μετέπειτα επιτυχία. Ωστόσο, θα πρέπει να σημειωθεί ότι κάθε μέλισσα που παρακολουθεί τους χορούς, χρειάζεται τουλάχιστον τέσσερις δοκιμαστικές πτήσεις μέχρι να επιτύχει να βρει τη προβαλλόμενη από τους χορούς, τροφική πηγή. Επιπλέον, η κωδικοποίηση της αποδοτικότητας των πηγών στους χορούς, διεξάγεται σε ισχυρά θορυβώδες περιβάλλον, ενώ συνήθως η μέλισσα δεν παρακολουθεί καθ' όλη τη διάρκεια της κουνιστής διαδρομής, συνεπώς αποκτά μόνο ελλιπείς και γενικές πληροφορίες (Seeley, 1995).

Επιπλέον παράγοντα επιρροής στην επιτυχία και αποδοτικότητα της τροφοσυλλογής, αποτελούν οι οσμές των λουλουδιών που μεταδίδονται ως πληροφορίες στις μέλισσες όλων των ηλικιών μέσω της τροφάλλαξης και συνειρμικής μάθησης (εικόνα 17), καθώς και μέσω αγγίγματος των σωμάτων και συγκεκριμένα των κεραιών, ενισχύοντας με αυτόν τον τρόπο τις προτιμήσεις για συγκεκριμένα λουλούδια, ακόμα και αν δεν έχουν φύγει ποτέ από την κυψέλη (Gruter et al., 2006; Chole et al, 2019).



Εικόνα 17. Οι μέλισσες μαθαίνουν τις οσμές λουλουδιών υψηλής αποδοτικότητας μέσω τροφάλλαξης (κόκκινα βέλη). Πηγή: Leadbeater & Hasenjaeger, 2019.

Όταν μια τροφοσυλλέκτρια ακολουθεί τους χορούς, προκειμένου να καθορίσει αν θα ξεκινήσει ξανά τη δραστηριότητα συλλογής σε γνωστή πηγή, ωθείται από τις οσμές που κουβαλά η χορεύτρια ή από κάποιο δείγμα τροφής που λαμβάνει από αυτή, ενώ μόνο το 20% των χορών εκτελείται για τη στρατολόγηση τροφοσυλλεκτριών σε καινούργια σημεία. Το υπόλοιπο 80% αφορά την επανέναρξη της δραστηριότητας σε ήδη γνωστές τροφικές πηγές, συνεπώς όταν μια μέλισσα ακολουθεί χορούς για την επαναενεργοποίηση της δραστηριότητας σε γνωστό σημείο, λαμβάνει οσφρητικές πληροφορίες και όχι πληροφορίες τοποθεσίας από την χορεύτρια (Beismeiijer & Seeley, 2005; Gil & Farina, 2002; Gruter et al., 2008). Όταν η πηγή τροφής είναι καινούργια, τότε η επιστρατευμένη μέλισσα ακολουθεί τις πληροφορίες τοποθεσίας του χορού ώστε να βρεθεί στην ευρύτερη επικράτεια και στη συνέχεια χρησιμοποιεί τις οσμές που απέκτησε από τη χορεύτρια για να βρει τη συγκεκριμένη πηγή (Riley et al., 2005).

Δεν είναι γνωστός ο μηχανισμός με τον οποίο επιλέγουν οι μέλισσες να δώσουν βαρύτητα στις εκάστοτε διαθέσιμες πηγές πληροφορίας για τη διεξαγωγή της τροφοσυλλεκτικής τους δραστηριότητας στο φυσικό περιβάλλον. Γενικότερα θεωρείται ότι η ποιότητα και αποδοτικότητα της νέας τροφικής πηγής, υπερέχουν σημαντικά έναντι του κόστους εύρεσής της βάσει των πληροφοριών των χορών.

Πιθανώς οι χοροί να αποτελούν ένα μηχανισμό προσαρμογής, που βελτιστοποιεί την κατανομή των τροφοσυλλεκτριών πάνω από ένα ολοένα ευμετάβλητο και διασκορπισμένο δίκτυο λουλουδιών.

### **4.4.3 ΗΧΟΙ ΤΩΝ ΜΕΛΙΣΣΩΝ**

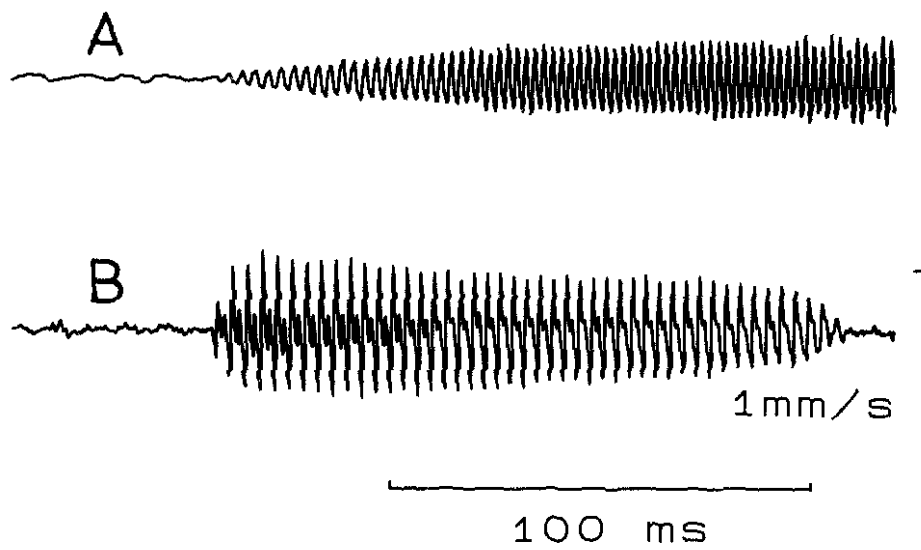
#### **4.4.3.1 ΣΗΜΑΤΑ ΒΑΣΙΛΙΣΣΑΣ**

Το φαινόμενο της σμηνουργίας στις αποικίες των μελιτοφόρων μελισσών αποτελεί ένα μηχανισμό αναπαραγωγής και συνίσταται σε μία διαδικασία πολλαπλών βημάτων που ρυθμίζεται βάσει βιολογικών, περιβαλλοντικών, χημικών και κοινωνικών παραμέτρων. Λαμβάνει χώρα σε περιόδους που οι τροφικοί πόροι είναι άφθονοι, ώστε να στηρίξουν τη ραγδαία αύξηση του πληθυσμού των μελισσών. Χαρακτηρίζεται από τέσσερα στάδια, που θεωρητικά αποτελούν έναυσμα για την έναρξη της διαδικασίας, όπως η αύξηση της αποικίας σε αριθμό εργατριών και κηρηθρών, ροπή του πληθυσμού προς μικρότερο ηλικιακό στάδιο, συμφόρηση στην περιοχή του γόνου και μείωση της διάδοσης φερομονών της βασίλισσας (Grozinger et al., 2013). Στην αρχική σμηνουργία, η βασίλισσα αποχωρεί από την κυψέλη συνοδευόμενη από το μισό πληθυσμό των εργατριών όλων των ηλικιών, αφήνοντας τη γονική αποικία προς το σχηματισμό μιας νέας. Πίσω στην αποικία παραμένουν μέσα στα κελιά τους νέες βασίλισσες, που συχνά ακολουθούν σε επερχόμενες σμηνουργίες μαζί με μεγάλο ποσοστό μελισσών που παρέμειναν στη γονική αποικία μετά την αρχική σμηνουργία (Ramsey et al., 2020). Η μονογαμία της αποικίας διατηρείται μέσω της εξόντωσης, καθώς όταν η νέα βασίλισσα εξέρχεται από το κελί της, καταστρέφει τα κελιά και μάχεται με τις έγκλειστες βασίλισσες μέχρι να μείνει μόνο μία. Ωστόσο όταν η αποικία ετοιμάζεται για επερχόμενη σμηνουργία, η εξόντωση των βασιλισσών αποτρέπεται με την καθυστέρηση της εξόδου των άλλων βασιλισσών από τα κελιά τους, που επιτυγχάνεται με το σήμα *tooting* της ελεύθερης βασίλισσας και τη συνδρομή των εργατριών στο σφράγισμα των κελιών των ανταγωνιστριών. Η καθυστέρηση της σύγκρουσης της *tooting* βασίλισσας με τις ανταγωνίστριές της, ίσως εξυπηρετεί στην ενίσχυση των πιθανοτήτων μιας επιτυχούς επερχόμενης επίθεσης στα κελιά των ανταγωνιστριών, ενώ η καθυστέρηση εξόδου των έγκλειστων βασιλισσών ενισχύει τη δυνατότητα εξόδου

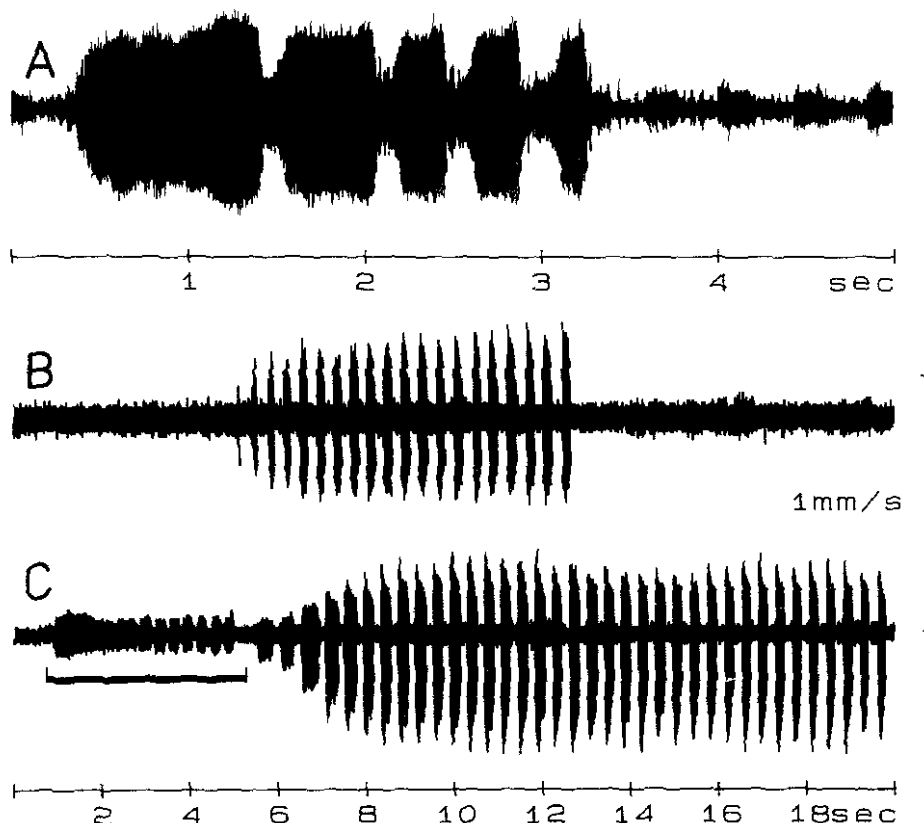
τους σε επόμενη σμηνουργία (Grooters, 1987; Giley, 2001).

Η νέα βασίλισσα που εξήλθε από το κελί της παράγει μια σειρά σταθερών ηχητικών παλμών που αποτελούν το γνωστό ακουστικό σήμα του σαλπίσματος (ripping), το οποίο μεταδίδεται όταν πιέζει το θώρακά της στο υπόστρωμα, συνεπώς γίνεται αντιληπτό ως δόνηση του υποστρώματος. Παράγεται με τη δόνηση του θώρακα, λόγω συστολής των έμμεσων πτητικών μυών, ενώ τα φτερά παραμένουν διπλωμένα. Το δίπλωμα των φτερών, επιτρέπει στον κινητικό μηχανισμό του εντόμου να λειτουργεί με την ελάχιστη δυνατή κίνηση των φτερών, συνεπώς χωρίς περιορισμούς από τον αέρα, ενώ επιτρέπει την ανακατανομή της ενέργειας που θα καταναλώνονταν στην πτήση προς την παραγωγή του σήματος, γεγονός στο οποίο πιθανώς οφείλονται οι υψηλότερες θεμελιώδεις συχνότητες του σήματος σε σχέση με την πτήση (Simpson, 1964).

Το σήμα ακούγεται 4 έως 7 ημέρες μετά την αρχική σμηνουργία και αποτελείται από δύο ακουστικά στοιχεία που στη βιβλιογραφία αναφέρονται ως «tooting» και «quacking». Το πρώτο εκπέμπεται από τη νέα βασίλισσα που εξήλθε από το κελί της και το δεύτερο παράγεται από βασίλισσες που εξακολουθούν να βρίσκονται στα κελιά τους. Οι θεμελιώδεις συχνότητες των δυο ακουστικών στοιχείων μέσα στην κυψέλη δύναται να αλληλεπικαλύπτονται, ωστόσο οι χρονικές δομές των δύο σημάτων διαφέρουν, αφού οι συλλαβές/παλμοί του tooting έχουν μεγαλύτερους χρόνους ανόδου (rise time) και έχουν μεγαλύτερης διάρκειας πρώτη συλλαβή που κυμαίνεται περίπου στο 1sec (εικόνα 18, 19), σε σχέση με τις συλλαβές του quacking που κυμαίνονται κάτω από 200ms. Επιπλέον, στην αρχή της πρώτης συλλαβής του tooting παρατηρείται αύξηση του πλάτους και της συχνότητας (εικόνα 18A), ενώ ακολουθείται από μεταβαλλόμενο αριθμό επόμενων συλλαβών που διαρκούν περίπου 1/4sec και εμφανίζουν αρχικά, αντίστοιχη άνοδο πλάτους.



Εικόνα 18. Δομή συλλαβών/παλμών του tooting (A) και του quacking (B). A. Στην αρχή της συλλαβής του tooting η συχνότητα αυξάνεται (εδώ από 340 στα 500Hz). B Στη συλλαβή του quacking η συχνότητα παραμένει σχεδόν σταθερή (εδώ είναι 300Hz). Επίσης, παρατηρούνται διαφορετικοί χρόνοι ανόδου στα δύο στοιχεία του σήματος riping. Πηγή: Michelsen et al., 1986.



Εικόνα 19. A,B,C- Tooting και Quacking καταγεγραμμένα ως ταχύτητα δόνησης της επιφάνειας του υποστρώματος. A. Toot. B. Quack. C. Ένα quack μετά από ένα toot. Διακρίνονται οι διαφορετικές δομές του quack στο B και C. Η πάνω χρονική κλίμακα αντιστοιχεί στο A, ενώ η κάτω στο B και C. Πηγή: Michelsen et al., 1986.

Το quacking γενικότερα έπεται του tooting και όταν οι έγκλειστες βασίλισσες είναι αρκετές, παρατηρείται μια ροπή προς τη δημιουργία συγχορδίας σημάτων quacking με τη συμμετοχή πολλών βασιλισσών. Οι τιμές των θεμελιωδών συχνοτήτων εξαρτώνται από την ηλικία της βασίλισσας, ωστόσο οι θεμελιώδεις συχνότητες των toots τείνουν να είναι μεγαλύτερες των αντίστοιχων quacks, ενώ σε πολύ μικρής ηλικίας βασίλισσες οι θεμελιώδεις συχνότητες των δύο ακουστικών στοιχείων ουσιαστικά επικαλύπτονται. Έτσι, στο tooting κυμαίνονται από 200 έως 550Hz, ενώ συνήθως παρατηρείται μια σταδιακή αύξηση από 350 έως 500Hz, όταν η νέα αζευγάρωτη βασίλισσα εξέρχεται πρώτη από το κελί της και μέχρι να φτάσει σε ένα σταθερό στάδιο λίγο πριν την έξοδο της από την κυψέλη με την επερχόμενη σμηνουργία. Στο quacking κυμαίνονται από 200Hz έως 350Hz κατά την διάρκεια λίγων διαδοχικών ημερών. Οι μέλισσες ξεχωρίζουν το σήμα χρησιμοποιώντας τις διαφορές στη χρονική δομή των δύο στοιχείων. Επίσης, οι εργάτριες μέλισσες αντιλαμβάνονται το σήμα ως δονήσεις του υποστρώματος και ανταποκρίνονται παγώνοντας στην θέση τους, σε κοντινή απόσταση από βασίλισσες που παράγουν σήματα tooting (Michelsen et al., 1986; Kirchner, 1993; Ramsey et al, 2020).

Η αρχική σμηνουργία είναι πολύ δύσκολο να προβλεφθεί επειδή δεν σχετίζεται με την παραγωγή του σήματος. Αντιθέτως, δευτερογενείς σμηνουργίες υλοποιούνται ώρες μετά την παραγωγή του σήματος riping. Το tooting της ελεύθερης αζευγάρωτης βασίλισσας παρατηρείται 4 με 7 ημέρες μετά την αρχική σμηνουργία της αποικίας και ακολουθείται άμεσα από quacking. Συνεπώς, η βασίλισσα χρησιμοποιεί το tooting για την απόκτηση πληροφοριών για τη θέση των άλλων βασιλισσών, ενώ οι έγκλειστες βασίλισσες με το quacking αποκτούν την προστασία των εργατριών, που σχηματίζουν ομάδα γύρω από τα κελιά και διώχνουν τη βασίλισσα επιδεικνύοντας επιθετική συμπεριφορά. Το μοτίβο συνεχίζεται μέχρι την έξοδο του δεύτερου σμήνους, όπου και υποχωρεί μέχρι να καταγραφεί ξανά υποδεικνύοντας ότι, άλλη αζευγάρωτη βασίλισσα εξήλθε από το κελί της. Αυτή η αλληλουχία γεγονότων συνεχίζεται μέχρι την έξοδο του τελευταίου σμήνους από τη γονική κυψέλη. Συνεπώς δεν αποκλείεται το σήμα να λειτουργεί ως επικοινωνιακός μηχανισμός που βοηθά τις εργάτριες στην ρύθμιση των διαδοχικών εξόδων των βασιλισσών και στην αποφυγή του μεταξύ τους

ανταγωνισμού, παρέχοντας πληροφορίες για τον αριθμό των εναπομεινάντων εγκλείστων (Kirchner, 1993; Ramsey et al, 2020).

#### **4.4.3.2 ΣΗΜΑΤΑ ΕΡΓΑΤΡΙΩΝ**

Τα σήματα των εργατριών μελισσών, που καλούνται συλλογικά στην βιβλιογραφία ως σαλπίσματα (ripping), ονομάστηκαν έτσι, εξαιτίας της ηχητικής τους ομοιότητας με τα σήματα της βασίλισσας. Διακρίνονται τρία είδη, το σάλπισμα με ανοιχτά φτερά (wings apart ripping), το σάλπισμα με κλειστά φτερά (wings together ripping) και το σύντομο σάλπισμα (brief ripping) ή σήμα παύσης (stop signal). Και τα τρία προκαλούνται από συστολές των έμμεσων πτητικών μυών του θώρακα, μεταδίδονται μέσω της επαφής της μέλισσας με το υπόστρωμα και αποτελούνται από μεμονωμένους ηχητικούς παλμούς (Pastor & Seeley, 2005).

Το σήμα παρατηρήθηκε σε αποικίες με απουσία βασίλισσας, όπου οι εργάτριες που γεννούσαν αγονιμοποίητα αυγά, παρήγαγαν ήχους ripping, θεμελιώδους συχνότητας 350Hz και μέσης διάρκειας  $0,6 \pm 0,12s$ . Κατά την παραγωγή του σήματος με ρυθμό 1 έως 6 ripes/sec, η εργάτρια έχει τα φτερά, τα οποία δονούνταν σε όλο το μήκος τους, ελαφρά ανοιχτά και το κεφάλι υψωμένο για 0,4 έως 0,9s, ενώ στη συνέχεια χαμηλώνει την κοιλιά της και αγγίζει το υπόστρωμα με το μεσόσωμά της για 0,5s. Συχνά οι μέλισσες που παράγουν το σήμα γίνονται αποδέκτες επιθετικών συμπεριφορών από τις άλλες μέλισσες της κυψέλης. Επίσης, ορισμένες μέλισσες φύλακες που βρίσκονταν κοντά στην είσοδο της κυψέλης, παρήγαγαν μια άλλη μορφή του σαλπίσματος, όταν δέχθηκαν επίθεση από σφήκες (*Vespa sp.*), ωστόσο, το σήμα είχε θεμελιώδη συχνότητα 500 έως 700Hz (Ohtani & Hamada, 1980).

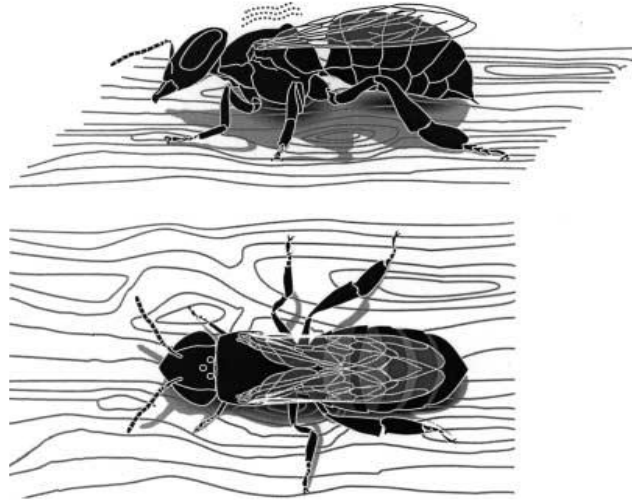
Σε αποικίες όπου η βασίλισσα ήταν παρούσα, τροφοσυλλέκτριες παρήγαγαν παρόμοιας μορφής σάλπισμα με ανυψωμένα, ελαφρώς ανοιχτά φτερά που δονούνταν κατά την διάρκεια του σήματος, επαφή του θώρακα με το υπόστρωμα και ανύψωση της κοιλιάς. Σε αυτή την περίπτωση το σήμα σχετίζεται με την τροφοσυλλεκτική δραστηριότητα, αφού το σήμα προήλθε από τις αντίστοιχες εργάτριες. Η θεμελιώδης συχνότητα του σήματος κυμάνθηκε μεταξύ 330 έως 430Hz, ενώ κάθε σάλπισμα (ripe) αποτελούταν από έναν μακρύ παλμό



με διάρκεια από 0,15 έως 2,2s (Pratt et al., 1996).

Το riping με ενωμένα φτερά των εργατριών μελισσών, παρατηρείται περίπου 60min πριν την έξοδο από την κυψέλη και πιθανώς σχετίζεται με την έναρξη της διαδικασίας θέρμανσης των πτητικών μυών ως μέρος της προετοιμασίας του σμήνους για την έξοδο (Rangel & Seeley, 2008). Επίσης παρατηρείται στη φάση της προθέρμανσης, μια έως δύο ώρες πριν την αναχώρηση του προσωρινού συμπλέγματος μελισσών ή βίνουας για την τελική κατοικία, όπου ξεκινάει ως ασθενής, διαλείπων ήχος, του οποίου η ένταση αυξάνεται σταδιακά και κορυφώνεται σε έναν δυνατό, συνεχή ήχο την τελευταία ώρα πριν την αναχώρηση. Η μέλισσα επιδεικνύει τη χαρακτηριστική συμπεριφορά του σήματος, δηλαδή κινείται ζυγρὰ πάνω από τις μέλισσες του βίνουας, σταματώντας συχνά και πιέζοντας τον θώρακά της στην ακίνητη μέλισσα που βρίσκεται από κάτω της, κλείνοντας ταυτόχρονα τα φτερά της πάνω από το σώμα της, το οποίο καμπυλώνει προς τα κάτω (εικόνα 20). Η ονομασία του σήματος σάλπισμα με ενωμένα φτερά (wings together riping) οφείλεται στη χαρακτηριστική τους θέση κατά την παραγωγή του σήματος. Ομοίως με το σάλπισμα με ανοιχτά φτερά, ο ήχος παράγεται από τους πτητικούς μύες του θώρακα, μεταδίδεται ως δόνηση μέσω του υποστρώματος, που σε αυτήν την περίπτωση είναι η άλλη μέλισσα, ενώ οι αερομεταφερόμενες δονήσεις που ακούγονται, προέρχονται είτε από την ίδια τη μέλισσα ή από τη μεταφορά των δονήσεων από το υπόστρωμα στον αέρα. Στο βίνουας, το σήμα προκαλείται στο μεγαλύτερο ποσοστό του από μέλισσες ανιχνευτές που έχουν επισκεφθεί το επιθυμητό σημείο της νέας αποικίας. Οι ανιχνευτές μετά την επίσκεψή τους στο σημείο αυτό και αφού έχουν βιώσει ένα ελάχιστο όριο απαρτίας (quorum threshold) άλλων μελισσών εκεί, επιστρέφουν στο σύμπλεγμα και συνήθως παράγουν το σήμα. Η απαρτία μελισσών στο επιθυμητό σημείο είναι απαραίτητη αλλά όχι επαρκής αιτία για την παραγωγή του σαλπίσματος. Πιθανώς η μέλισσα ανιχνευτής αξιολογεί όλες τις επικρατούσες συνθήκες, έτσι όταν παρουσιάζεται η ευκαιρία για ασφαλή πτήση, λαμβάνει την απόφαση να παράγει το σήμα (Visscher & Seeley, 2007). Ο ήχος είναι μονοπαλμικός με θεμελιώδη συχνότητα 100-200Hz στο ξεκίνημα του, που καταλήγει στα 200-250Hz προς το τέλος του, ενώ παίζει ρόλο στην προετοιμασία για την αναχώρηση, πιθανώς ειδοποιώντας

τις μέλισσες ώστε να θερμάνουν τους πτητικούς μύες και να αποκτήσουν την κατάλληλη θερμοκρασία πήξης των 35°C (Seeley & Tautz, 2001; Rangel & Seeley, 2008).



Εικόνα 20. Μια εργάτρια κατά την παραγωγή του σήματος σάλπισμα με τα φτερά ενωμένα (*wings together riping*). Στην εικόνα το υπόστρωμα είναι ξύλο, ενώ σε πραγματικές συνθήκες σμηνουργίας το υπόστρωμα είναι σχεδόν πάντοτε μια άλλη μέλισσα. Τροποποιημένο από Seeley & Tautz, 2001.

Επιπλέον, στα πλαίσια των διαδράσεων μεταξύ εργατριών και βασίλισσας, το σάλπισμα των εργατριών παρατηρείται σε όλες τις φάσεις της σμηνουργίας. Τόσο στη φάση έναρξης όσο και στη φάση μετεγκατάστασης η βασίλισσα γίνεται αποδέκτης του σαλπίσματος των εργατριών. Στην προ-σμηνουργίας φάση δηλαδή κατά την προετοιμασία εξόδου από την κυψέλη οι εργάτριες «σαλπίζουν» τη βασίλισσα 6-10 μέρες πριν τη σμηνουργία, με την κορύφωση της παραγωγής του σήματος να παρατηρείται την ημέρα εξόδου του σμήνους από την κυψέλη όπου οι βασίλισσες δέχονται 8 έως 19 ripes/min. Στο βίνουα, παρατηρείται μείωση του ρυθμού σαλπίσματος σε βασίλισσες, ενώ η δραστηριότητα αυξάνεται 2-4 ώρες πριν την απογείωση και κορυφώνεται ακριβώς πριν την πτήση του σμήνους. Οι εργάτριες που εκπέμπουν το σήμα σάλπισμα με ενωμένα φτερά στη βασίλισσα, τείνουν να είναι μεγαλύτερης ηλικίας μέλισσες τροφосуλλέκτριες. Επιπλέον, ορισμένες εργάτριες χορεύτριες εκπέμπουν το σήμα λίγο πριν την απογείωση, ενώ ταυτόχρονα, αγγίζουν στιγμιαία τη βασίλισσα με τις κεραίες τους. Όπως και στην περίπτωση παραγωγής του σήματος μεταξύ των εργατριών, το σήμα πιθανά βοηθά στο συγχρονισμό της πτήσης της βασίλισσας μαζί με την

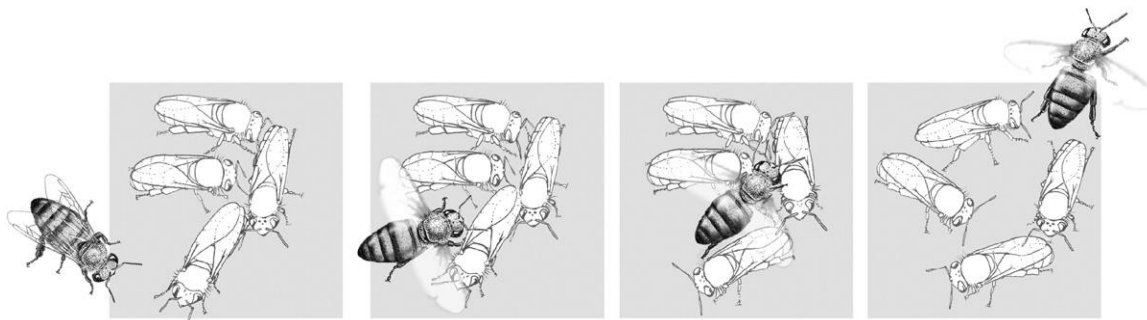
υπόλοιπη αποικία (Pierce et al., 2006).

#### **4.4.3.3 ΔΙΑΔΡΟΜΗ BUZZ (BUZZ RUN)**

Οι μελιτοφόρες μέλισσες στα πλαίσια του κοινωνικού συντονισμού, χρησιμοποιούν διάφορα μηχανικά σήματα ώστε να επιτύχουν την ταυτόχρονη και συγχρονισμένη κίνηση του σμήνους για την μετεγκατάστασή του σε μια καινούργια τοποθεσία. Συνεπώς στη σμηνουργία, ο συγχρονισμός της ομάδας των μελισσών για την αναχώρηση από την αρχική αποικία προς το προσωρινό σημείο της φάσης του βίνουας και μετέπειτα στην τελική τοποθεσία της νέας αποικίας, είναι υψίστης σημασίας για τη διατήρηση της συνοχής του σμήνους. Η διαδρομή των μελισσών γνωστή ως «buzz run», λόγω του χαρακτηριστικού μονοτονικού ήχου χαμηλής συχνότητας που παράγεται από τις δονήσεις των φτερών, αποτελεί ένα από τα κυρίαρχα μηχανικά σήματα της σμηνουργίας. Οι εργάτριες, 10min πριν την έξοδο του σμήνους από την αρχική φωλιά και 5 έως 10min πριν την απογείωση του σμήνους από τη τοποθεσία του βίνουας, σταδιακά μειώνουν το σάλπισμα που παρήγαγαν αρχικά και αυξάνουν την εκτέλεση των «buzz» διαδρομών (Rangel & Seeley, 2008).

Όπως αναφέρουν οι Rittschof και Seeley (2007), το σήμα περιγράφηκε αρχικά από τον Lindauer το 1955, ως κίνηση των μελισσών σε ζιγκ-ζαγκ διάταξη στην επιφάνεια του συμπλέγματος του βίνουας, ορμώντας στις πλάτες των άλλων μελισσών ή ανάμεσά τους, με τα φτερά ανοιχτά τα οποία δονούνταν έντονα (εικόνα 21). Νεότερες παρατηρήσεις φανερώνουν ότι, οι δονήσεις των φτερών είναι μικρές διακεκομμένες ριπές με τον χαρακτηριστικό ήχο buzzing και συχνότητα δονήσεων  $204 \pm 16\text{Hz}$ . Επίσης, κατά την εμπρόσθια κίνησή τους με ταχύτητα  $4,2 \pm 0,8\text{cm/s}$ , η διαδρομή πραγματοποιείται συχνά ανάμεσα σε άλλες μέλισσες, συνεπώς παρατηρούνται σποραδικά φαινόμενα εκτόπισης των κοντινών μελισσών για τη δημιουργία χώρου ανάμεσά τους. Η κίνηση του σώματος των μελισσών «buzz runners», περιγράφεται ως ελικοειδής ή ημιτονοειδής. Επίσης, ορισμένες φορές η κίνησή τους στο σύμπλεγμα συνοδεύεται από έναν ελιγμό του σώματος που περιλαμβάνει μικρές, σύντομες και εναλλασσόμενες δεξιές και αριστερές περιστροφές του σώματός τους. Η «buzz» διαδρομή τελειώνει με την πτήση της μέλισσας για μερικά δευτερόλεπτα

γύρω από το βίνουα, ενώ κατά την επιστροφή της στην επιφάνειά του, συνεχίζει τις διαδρομές «buzz». Η πτήση πάνω από το βίνουα, θεωρείται σημαντικό μέρος του σήματος, διότι το σήμα πιθανώς αποτελεί μια χαρακτηριστική τελετουργική αναπαράσταση της συμπεριφοράς της μέλισσας κατά την πτήση αναχώρησης (Rittschof & Seeley, 2008).



Εικόνα 21. Μια εργάτρια εκτελεί μια διαδρομή buzz run. Μια μέλισσα ανιχνευτής συναντά ληθαργικές μέλισσες συγκεντρωμένες στη βάση του συμπλέγματος, όταν οι περισσότερες συγκεντρώνονται γύρω από την βασίλισσα στην κορυφή του. Στο πρώτο πλάνο, η μέλισσα πλησιάζει σε ζιγκ-ζαγκ διάταξη κίνησης τις ήσυχες μέλισσες. Στο 2<sup>ο</sup> πλάνο (1sec αργότερα) η μέλισσα έρχεται σε επαφή με τις άλλες, με ανοιχτά φτερά που δονούνται. Στο 3<sup>ο</sup> πλάνο (1sec μετά την αρχική επαφή) η μέλισσα προχωρά μέσα από το σύμπλεγμα διατηρώντας το buzzing των φτερών της. Στο 4<sup>ο</sup> πλάνο (1sec μετά) χάνει την επαφή με τις άλλες μέλισσες του συμπλέγματος και συνεχίζει την κίνηση των φτερών της καθώς απομακρύνεται. Πηγή: Rittschof & Seeley, 2008.

Η συχνότητα των δονήσεων των φτερών πλησιάζει πολύ τη συχνότητα πτήσης και κυμαίνεται από 180 έως 250Hz. Οι θεμελιώδεις συχνότητες των σημάτων του σαλπίσματος και των διαδρομών «buzz» είναι σχεδόν ίδιες, ωστόσο λόγω των ισχυρών αρμονικών των σαλπισμάτων, αυτά ακούγονται σαν οξείς ήχοι (high pitched) συγκρινόμενα με τους βαρείς (low pitched) ήχους των σημάτων «buzz». Όταν η μέλισσα που εκτελεί μια «buzz» διαδρομή αγγίξει εσκεμμένα μια άλλη μέλισσα, η συχνότητα των δονήσεων των φτερών της αυξάνεται σε επίπεδα των 400 έως 500Hz και το «buzzing» γίνεται μόνιμο καθ' όλη τη διάρκεια της επαφής, η οποία μπορεί να διαρκέσει έως 5sec. Όταν οι δύο μέλισσες απομακρυνθούν, η συχνότητα των φτερών μειώνεται στα 200Hz (Esch, 1967).

Κατά την τελευταία ώρα πριν την αναχώρηση του συμπλέγματος των μελισσών για τη νέα τοποθεσία της αποικίας, παρατηρούνται υπερδιεγερμένες μέλισσες ανιχνευτές να τρέχουν στην επιφάνειά του με μεγάλη ταχύτητα. Ορισμένες από αυτές εκπέμπουν το σήμα riping με κλειστά φτερά (wings together riping), άλλες πραγματοποιούν «buzz» διαδρομές, ενώ άλλες και τα δύο

σήματα. Τα τελευταία 40min παρατηρείται μια αλλαγή στα ποσοστά της παραγωγής των δύο σημάτων. Αρχικά το μεγαλύτερο ποσοστό των μελισσών παράγει σαλπίσματα, όμως σταδιακά αυξάνεται η παραγωγή ήχων «buzzing» ώστε στα τελευταία 5min πριν την αναχώρηση, το 80% των μελισσών εκτελεί διαδρομές «buzz». Η άμεση συνέπεια του σήματος είναι η διάλυση της συνεκτικότητας και η δραστηριοποίηση των ληθαργικών μελισσών του συμπλέγματος, ενώ μακροπρόθεσμα κινητοποιεί τους αποδέκτες ώστε να αναχωρήσουν σε πτήση (Rittschof & Seeley, 2008).

#### **4.4.4.4 ΣΗΜΑ ΠΑΥΣΗΣ (STOP SIGNAL)**

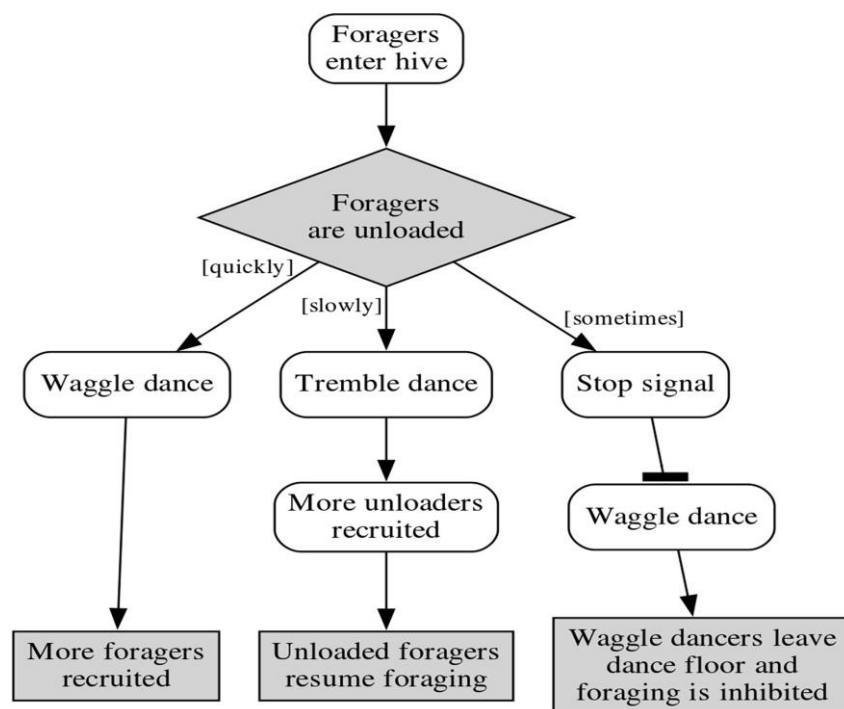
Το ακουστικό σήμα παρατηρήθηκε αρχικά από ακόλουθους των μικτών χορών και θεωρήθηκε ως σήμα παράκλησης (begging signal) για δείγμα νέκταρ από τις μέλισσες τροφοσυλλέκτριες που εκτελούν το μικτό χορό, μετά από την επιστροφή τους από μια πηγή τροφής (Pastor & Seeley, 2005). Ωστόσο, το σήμα σπάνια προκαλεί φαινόμενα τροφάλλαξης, ενώ προκαλεί τη στιγμιαία ακινησία (freezing) του αποδέκτη. Το σήμα προκαλείται από την ενεργοποίηση των πτητικών μυών του αποστολέα χωρίς ταυτόχρονη κίνηση των φτερών και συνοδεύεται πάντα από τη χαρακτηριστική συμπεριφορά του χτυπήματος του κεφαλιού σε μια χορεύτρια μέλισσα ή στο υπόστρωμα, μεταδίδοντας έτσι τις δονήσεις του. Το σήμα χαρακτηρίστηκε επίσης, ως σύντομο σάλπισμα (brief riping signal) γιατί είναι μικρότερο σε διάρκεια σε σχέση με τα άλλα δύο σαλπίσματα των εργατριών μελισσών, το σάλπισμα με τα φτερά ανοιχτά (wings apart riping) και το σάλπισμα με τα φτερά κλειστά (wings together riping). Διαρκεί από 0,05-0,2s, ενώ τα άλλα δύο διαρκούν από 0,5 έως 2s και ο ήχος του περιγράφεται στη βιβλιογραφία ως «beeps» ή «squeaks». Το σήμα παύσης και τα σαλπίσματα (ripping) των εργατριών, διαφέρουν ως προς τρεις παραμέτρους: διάρκεια  $174 \pm 64$  έναντι  $602 \pm 377$ ms, θεμελιώδη συχνότητα 407Hz έναντι 451Hz και ικανότητα ρύθμισης της συχνότητας που παρατηρείται μόνο στα σαλπίσματα των εργατριών (Kirchner, 1993; Schlegel et al., 2012). Ωστόσο σε άλλες μελέτες, θεμελιώδεις συχνότητες του σήματος παρατηρήθηκαν στα 320Hz και μέση διάρκεια 0,10sec (Michelsen et al., 1986), στα 270Hz, 380Hz και 540Hz σε διαφορετικές χρονικές στιγμές του σήματος μέσης διάρκειας 0,23sec (Thom et

al., 2002), στα  $328,3 \pm 58\text{Hz}$ , με μέση διάρκεια  $0,17\text{s}$  (Lau & Nieh, 2009) που συμπίπτουν με τις μετρήσεις των  $320\text{Hz}$  και  $380\text{Hz}$  αντίστοιχα, που παρατηρήθηκαν σε δύο διαφορετικές κυψέλες κατά τη διάρκεια 9 μηνών (Ramsey et al., 2017).

Το σήμα όταν παράγεται στην περιοχή των χορών, παράγεται κυρίως από χορεύτριες χορού δονήσεων (tremble dancers) και προκαλεί την αποχώρηση των μικτών χορευτριών από το σημείο χορού, λειτουργώντας ως σήμα παύσης (stop signal) της στρατολόγησης τροφοσυλλεκτριών μέσω του μικτού χορού. Σε μικρότερα ποσοστά εκτελείται από ακόλουθους και χορεύτριες μικτών (waggle) χορών. Γενικότερη αντίδραση των αποδεκτών στο σήμα αποτελεί το φαινόμενο της στιγμιαίας ακινησίας (freezing), ωστόσο όταν το σήμα είναι αδύναμο, αυτοί δύνανται να συνεχίζουν αμετάβλητοι τη δραστηριότητά τους. Κύριοι αποδέκτες του σήματος που παράγεται στο μεγαλύτερο ποσοστό του από tremble χορεύτριες, είναι χορεύτριες μικτών (waggle dancers) και χορεύτριες των χορών των δονήσεων, ακόλουθοι των μικτών χορών και μέλισσες ανταλλαγής τροφής (Nieh, 1993). Συνεπώς, μέσω αναστολής των μικτών χορών μειώνεται η επιστράτευση περισσότερων τροφοσυλλεκτριών, ενώ ενισχύεται εμμέσως η επίδραση του χορού των δονήσεων στην αύξηση του αριθμού των μελισσών αποδεκτών νέκταρος (εικόνα 22) (Kietzman & Visscher, 2015).

Το μεγαλύτερο ποσοστό των μελισσών που παρήγαγαν το σήμα εκτελεί επίσης το χορό των δονήσεων αποδεικνύοντας την ισχυρή σύνδεση του χορού με το σήμα. Ωστόσο το σήμα δεν αποτελεί αναπόσπαστο μέρος του χορού αφού μόνο ένα ποσοστό των χορευτριών εκπέμπει το σήμα. Εκτός από την συσχέτιση του σήματος με τη μείωση της επιστράτευσης περισσότερων τροφοσυλλεκτριών προς όφελος της επιστράτευσης αποδεκτών νέκταρ, οι χορεύτριες του χορού των δονήσεων που παράγουν το σήμα δύνανται να μην προσφέρουν σταγόνες νέκταρ προσελκύοντας αποδέκτες του ή να μην έρχονται καθόλου σε επαφή με εργάτριες αποδέκτες νέκταρ, παρά να ξεφορτώνουν το φορτίο τους απευθείας σε κελιά. Η παραγωγή του σήματος σε αυτές τις περιπτώσεις, δεν αποδίδεται στο ερέθισμα της καθυστέρησης της παρουσίας αποδεκτών νέκταρ κατά την επιστροφή στην κυψέλη, αλλά θεωρείται ως απόρροια επίδρασης εξωτερικών ερεθισμάτων, όπως επίσκεψη σε πηγές τροφής χαμηλής ποιότητας, σε τροφικές

πηγές όπου παρατηρείται συμφόρηση επισκεπτών ή σε προηγούμενη εμπειρία καθυστέρησης κατά την επιστροφή στην κυψέλη. Συνεπώς η παραγωγή του σήματος αναστέλλει την επιστράτευση μελισσών τροφосуλλεκτριών σε αυτά τα σημεία. Επιπλέον, επειδή το σήμα παράγεται από τις χορεύτριες του χορού των δονήσεων (tremble dancers) και εκτός της περιοχής των μικτών χορών, στοχεύοντας σε μέλισσες αποδέκτες νέκταρ που βρίσκονται σε αυτούς τους χώρους, πιθανά λειτουργεί ως ρυθμιστικό σήμα, μειώνοντας τα όρια ανταπόκρισης των αποδεκτών του στην επίδραση του χορού των δονήσεων, συνεισφέροντας έτσι στην επιστράτευση περισσότερων αποδεκτών νέκταρ. Η υπόθεση αυτή στηρίζεται από το γεγονός ότι το σήμα παύσης σπάνια παρατηρείται χωρίς τον χορό των δονήσεων, ενώ η πληθώρα των σημάτων παύσης απευθύνεται σε μη τροφосуλλέκτριες αλλά σε εργάτριες που αποτελούν δυνητικούς αποδέκτες νέκταρ (Thom et al., 2003).



Εικόνα 22. Κύκλοι ανάδρασης σε μία αποικία τροφосуλλογής που απεικονίζουν την επίδραση του σήματος πάυσης (stop signal) στους μικτούς χορούς (waggle dances) και στην επιστράτευση μελισσών τροφосуλλεκτριών (forager recruitment). Πηγή: Kietzman & Visscher, 2015.

Τα παραπάνω στοιχεία όπου η παραγωγή του σήματος αποδίδεται κυρίως σε χορεύτριες tremble χορών, προκύπτουν από μελέτες όπου οι αποικίες βίωναν

ιδιαίτερες συνθήκες τροφосуλλογής με μαζική εισροή νέκταρος, γεγονός που μεγιστοποιεί τις πιθανότητες εκτέλεσης του χορού των δονήσεων. Έτσι, σε περιπτώσεις φυσιολογικών συνθηκών μιας αδιατάρακτης αποικίας το σήμα δεν σχετίζεται με τον χορό των δονήσεων, αφού παράγεται σε συντριπτικό ποσοστό από ακόλουθους των μικτών χορών και απευθύνεται αδιακρίτως, σε χορεύτριες μικτών χορών που δραστηριοποιούνται σε τροφосуλλογή γύρης ή νέκταρος. Επίσης, το σήμα προκαλεί την παύση των μικτών χορών, χωρίς ωστόσο να παρατηρούνται φαινόμενα προσφοράς νέκταρ στις μέλισσες που εκπέμπουν το σήμα. Σε συνθήκες επαρκούς εισροής νέκταρ στην αποικία, η χρήση του σήματος ως ανασταλτικού μέσου στρατολόγησης περισσότερων τροφосуλλεκτριών αποτελεί μια λειτουργικά λογική αντίδραση. Ωστόσο σε κανονικές συνθήκες τροφосуλλογής, εγείρονται ερωτηματικά ως προς τη σκοπιμότητα του σήματος ως μέσου αναστολής των μικτών χορών, που συνεπώς παραμένει αδιευκρίνιστη και χρήζει περαιτέρω έρευνας (Pastor & Seeley, 2005).

Στα πλαίσια του ενδοειδικού ανταγωνισμού για θρεπτικούς πόρους, το σήμα λειτουργεί αντισταθμιστικά στην άμεση επιστράτευση τροφосуλλεκτριών μέσω των μικτών χορών. Όταν οι χοροί διαδραματίζονται στα πλαίσια τροφосуλλογής, το κόστος λάθους σε επίπεδο αποικίας είναι αμελητέο διότι αφενός ελάχιστες τροφосуλλέκτριες στρατολογούνται και αφετέρου η ενέργεια που καταναλώνεται από την τροφосуλλέκτρια στην ανεπιτυχή πτήση για την ανεύρεση της διαφημιζόμενης μέσω του χορού τροφικής πηγής, είναι ελάχιστη. Στα πλαίσια διαμάχης μεταξύ αποικιών, το κίνητρο μιας τροφосуλλέκτριας για διεξαγωγή μικτών χορών κατόπιν της επιτυχούς εισβολής και κλοπής μελιού από μια άλλη αποικία, αυξάνεται κατακόρυφα. Ωστόσο, κατά την άφιξη των στρατολογημένων τροφосуλλεκτριών στη νέα αποικία, αυτές αντιμετωπίζουν την άμυνα των εργατριών που τη φυλάσσουν, γεγονός που μεγιστοποιεί τον κίνδυνο των απωλειών τους. Συνήθως οι απώλειες λόγω συμπλοκών, υπερτερούν των ωφελειών από την κλοπή τροφής κατά την εισβολή σε ξένη αποικία, συνεπώς το σήμα παύσης χρησιμοποιείται για να επάγει τη διστακτικότητα των τροφосуλλεκτριών στη συμμετοχή σε επιθέσεις σε άλλες αποικίες και επιτρέπει την άμεση ανάκληση των εισβολών σε αποικίες που προβάλλουν ισχυρή άμυνα



(Johnson & Nieh, 2010).

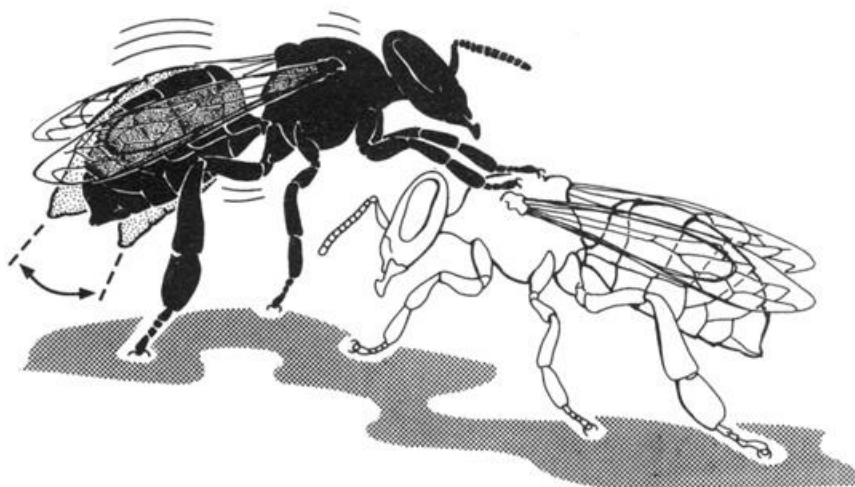
Το σήμα έχει σχετιστεί με τις συνθήκες συμφόρησης των τροφосуλλεκτριών στις τροφικές πηγές, που αυξάνει τον χρόνο παραμονής τους σε αυτές. Ωστόσο, τροφосуλλέκτριες που δεν έχουν συναντήσει φαινόμενα συμφόρησης επίσης εκπέμπουν το σήμα και ο αριθμός των σημάτων που παράγουν είναι ανάλογος της διάρκειας παραμονής τους στη φωλιά. Παρόλα αυτά, η παραγωγή του σήματος εμφανίζει τάσεις ελάττωσης, γεγονός που πιθανά αποδίδεται σε μείωση του κινήτρου για την παραγωγή του σήματος όσο η διάρκεια παραμονής τους στη φωλιά αυξάνεται. Επίσης, τροφосуλλέκτριες που βίωσαν αυξημένους χρόνους παραμονής σε τροφικές πηγές, γίνονται αποδέκτες μεγαλύτερου αριθμού σημάτων παύσης. Συνεπώς, εφόσον το σήμα δύναται να παράγεται απουσία προφανών αιτιών για τη μείωση της τροφосуλλογής και η αντίδραση των αποδεκτών χορευτριών των μικτών χορών στο σήμα δεν είναι άμεση, είναι πιθανό να υπάρχει ένα στοιχειώδες επίπεδο παραγωγής του σήματος μέσα στην αποικία, το οποίο δίνει τη δυνατότητα στις μέλισσες να συγκεντρώνουν πληροφορίες ως προς τις συνθήκες τροφосуλλογής από διαφορετικούς παραγωγούς του σήματος και να αντιδρούν συμπεριφορικά, ανάλογα με το κατώφλι ανταπόκρισης του κάθε αποδέκτη. Όταν τα επίπεδα του σήματος αυξάνονται σημαντικά όπως συμβαίνει όταν επικρατούν συνθήκες συμφόρησης στις τροφικές πηγές, τότε τα σήματα παύσης επιφέρουν αποτελέσματα σε ολόκληρη την αποικία (Lau & Nieh, 2009).

Στο πλαίσιο της σμηνουργίας το σήμα αποτελεί αναπόσπαστο κομμάτι της διαδικασίας λήψης αποφάσεων για την τοποθεσία της νέας αποικίας. Οι διαφορετικές πιθανές νέες τοποθεσίες, προβάλλονται από μέλισσες ανιχνευτές μέσω εκτέλεσης μικτών χορών, όπου κάθε ανιχνευτής προσπαθεί να επιστρατεύσει περισσότερους ανιχνευτές για το προβαλλόμενο σημείο. Όταν επιτευχθεί ένα κατώφλι απαρτίας ανιχνευτών σε ένα σημείο, η επιστράτευση μειώνεται και το σμήνος μετακινείται εν τέλει στο νέο σημείο της αποικίας. Στην αρχική φάση λήψης της απόφασης για το νέο σημείο, το σήμα παύσης διεξάγει ανασταλτικό ρόλο στην εκτέλεση των μικτών χορών μεταξύ μελισσών-ανιχνευτών που προβάλλουν διαφορετικά σημεία, ουσιαστικά αλλήλο-ακυρώνοντας την επιστράτευση ανιχνευτών για το κάθε ανταγωνιστικό σημείο. Επίσης,

σταματώντας γενικότερα την εκτέλεση των χορών κατά το στάδιο της υλοποίησης μέσω του σήματος παύσης, εξασφαλίζεται η παρουσία όλων των ανιχνευτών μελισσών στο σύμπλεγμα όταν το σμήνος αποχωρήσει για την τελική αποικία (Seeley et al, 2012; Kietzman & Visscher, 2015).

#### **4.4.4.5 ΣΗΜΑ ΔΟΝΗΣΗΣ (VIBRATION SIGNAL)**

Το σήμα του κουνήματος ή δόνησης (shaking signal/vibration signal) εκτελείται από τις εργάτριες προς όλες τις κάστες των μελιτοφόρων μελισσών. Η εργάτρια δονεί το σώμα της πάνω-κάτω σε συχνότητα 10-22Hz για 0,9 έως 2sec μέσω συσπάσεων των μυών των ποδιών (Ramsey et al., 2018), ενώ έρχεται σε επαφή με άλλη μέλισσα, συνήθως μέσω των μπροστινών ποδιών της. Ωστόσο, η επαφή μπορεί να πραγματοποιείται μέσω αγγίγματος της μέλισσας αποδέκτη με τα τρία ζεύγη ποδιών ή απλώς με εναπόθεση του κεφαλιού της στην ακίνητη μέλισσα. Η μέλισσα αποδέκτης του σήματος παραμένει ακίνητη καθ' όλη τη διάρκεια του, ενώ επανέρχεται στη δραστηριότητά της μετά το πέρας αυτού (εικόνα 23). Ορισμένες φορές το σήμα περιγράφεται στη βιβλιογραφία ως ραχαιοκοιλιακή δόνηση (DVAV, Dorso-Ventral Abdominal Vibration) επειδή λόγω της ταχύτητας της κίνησης του σώματος και του μήκους της κοιλιάς, φαίνεται ότι κινείται μόνο αυτή. Ωστόσο, δονείται όλο το σώμα με βάση στήριξης τα πόδια. Μόλις η μέλισσα εκτελέσει το σήμα δόνησης μία φορά, μεταφέρεται σε άλλο σημείο της κηρήθρας και επαναλαμβάνει το σήμα είτε μόνη της, είτε αγγίζοντας μία ή πολλές άλλες μέλισσες (Gahl, 1975).



Εικόνα 23. Μια εργάτρια μέλισσα που παράγει το σήμα δόνησης (shaking/vibration).

Τροποποιημένο από Seeley et al., 1998.

Το σήμα πραγματοποιείται από τις εργάτριες προς όλες τις ενήλικες κάστες μιας αποικίας δηλαδή τη βασίλισσα, άλλες εργάτριες ή τους κηφήνες. Οι εργάτριες μέλισσες που εκπέμπουν το σήμα σε άλλες εργάτριες, βασίλισσες και κελιά, μπορούν να είναι μέλισσες ηλικιών που κυμαίνονται από 2-61 ημερών (Allen, 1959; Schneider & Lewis, 2004). Από τις εργάτριες, περισσότερες πιθανότητες να αποτελέσουν αποδέκτες του σήματος φαίνεται ότι έχουν οι εργάτριες μικρών ηλικιών που κυμαίνονται μεταξύ 1-55 ημερών, ενώ οι πολύ μικρής ηλικίας μέλισσες φαίνεται να γίνονται λιγότερο συχνά αποδέκτες του σήματος σε σχέση με τις μέλισσες δύο εβδομάδων και άνω (Allen, 1959). Επίσης, ανάμεσα στις εργάτριες, παρατηρείται ένα είδος ηλικιακής διάκρισης στην επιλογή αποδεκτών του σήματος, αφού οι μέλισσες που εκπέμπουν το σήμα είναι σχεδόν πάντα μεγαλύτερης ηλικίας από τους αποδέκτες (Gahl, 1975). Σε αποικίες όπου η βασίλισσα είναι απούσα, οι εργάτριες που πραγματοποιούν το σήμα έχουν λιγότερο αναπτυγμένες ωσθήκες, συγκρινόμενες με τις εργάτριες αποδέκτες και διατρέχουν πιθανώς μεγαλύτερο κίνδυνο να δεχθούν επίθεση από άλλες εργάτριες (Schneider & McNally, 1991). Οι εργάτριες που σείουν την βασίλισσα είναι μεταξύ 3 έως 61 ημερών, ενώ τα μεγαλύτερα ποσοστά του σήματος πραγματοποιούνται από εργάτριες στην τέταρτη εβδομάδα της ζωής τους. Η βασίλισσα γίνεται αποδέκτης του σήματος όταν ξεκινά η προετοιμασία της σμηνουργίας και κορυφώνεται λίγο πριν την αποχώρηση του σμήνους, ενώ οι νεο-ζευγαρωμένες βασίλισσες σείονται σε κάποιο βαθμό, όταν ξεκινούν να γεννούν αυγά (Allen, 1959).

Στις εργάτριες, τα σήματα δόνησης στο μεγαλύτερο ποσοστό τους παράγονται από μεγάλης ηλικίας τροφосуλλέκτριες, που είτε εγκαταλείπουν την κυψέλη για τροφосуλλογή, είτε επιδεικνύουν συμπεριφορές που σχετίζονται με τη συγκεκριμένη δραστηριότητα. Επίσης, μέλισσες προ-τροφосуλλεκτικής ηλικίας παράγουν περιστασιακά το σήμα μετά από αναγνωριστικές πτήσεις ή επίσκεψή τους στην περιοχή εξόδου της κυψέλης χωρίς να εγκαταλείπουν την φωλιά, γεγονός που υποδηλώνει ότι το σήμα που προορίζεται για τις εργάτριες, ενεργοποιείται από διαφορετικά ερεθίσματα ανά ηλικιακή ομάδα (Biesmeijer,

2003; Schneider & Lewis, 2004).

Η παραγωγή του σήματος μεταξύ των εργατριών παρουσιάζεται μεγαλύτερη την άνοιξη και το καλοκαίρι σε σχέση με το χειμώνα, ενώ τα περισσότερα σήματα πραγματοποιούνται τις πρωινές ώρες, πριν την κορύφωση της εκτέλεσης των μικτών χορών (Allen, 1959; Nieh, 1998). Τις πολύ πρωινές ώρες, το σήμα παράγεται στην περιοχή των μικτών χορών όπου ελάχιστες μέλισσες εκτελούν τον χορό. Με την πάροδο του χρόνου όταν το ποσοστό της εκτέλεσης των χορών αυξάνεται, η δραστηριότητα του σήματος των δονήσεων μετατίθεται στην περιοχή της κυψέλης που βρίσκεται πάνω από τους χορούς (Schneider et al., 1986a; Nieh, 1998). Στις εργάτριες, μικρές κορυφώσεις της παραγωγής των σημάτων παρατηρούνται όλο το χρόνο και συμπίπτουν με κορυφώσεις στην τροφосуλλεκτική δραστηριότητα. Ωστόσο, οι πρωινές κορυφώσεις της παραγωγής του σήματος κατά τους θερινούς μήνες, προηγούνται της τροφосуλλεκτικής δραστηριότητας και αποτελούν μια καθυστερημένη αντίδραση στις διακυμάνσεις της τροφосуλλεκτικής επιτυχίας των προηγούμενων 3-4 ημερών (Schneider et al., 1986b). Επιπλέον, πιθανώς επηρεάζουν τη τροφосуλλογή μακροπρόθεσμα, μέσω της κινητοποίησης των αποδεκτών του σήματος και συνάθροισής τους στην περιοχή των χορών, αυξάνοντας τις πιθανότητες επιστράτευσης τροφосуλλεκτριών αργότερα την ίδια μέρα. Το φθινόπωρο και το χειμώνα οι πρωινές κορυφώσεις παραγωγής του σήματος είναι λιγότερο συχνές, μικρότερης διάρκειας και παρατηρούνται ταυτόχρονα με την κορύφωση της τροφосуλλογής (Allen, 1959; Schneider et al., 1986a; Nieh, 1998).

Το σήμα με αποδέκτη τη βασίλισσα σχετίζεται με τις πτήσεις της, είτε στα πλαίσια της αναπαραγωγικής σύζευξης είτε στα πλαίσια της σμηνουργίας, διότι παρατηρείται μόνο πριν από αυτές τις δύο δραστηριότητες και αποτελεί ένα μηχανισμό προετοιμασίας της βασίλισσας για πτήση. Στη σμηνουργία, μετά την αποχώρηση της μητέρας βασίλισσας και του σμήνους κατά την αρχική έξοδο, οι εναπομείνουσες εργάτριες της αποικίας μένουν χωρίς βασίλισσα. Αν η πρωταρχική σμηνουργία έχει αποδυναμώσει αισθητά το δυναμικό της αποικίας, οι εργάτριες επιτρέπουν στην πρώτη εξερχόμενη παρθένα βασίλισσα να βρει και να θανατώσει τις υπόλοιπες στα κελιά τους. Συχνά όμως, μέχρι την έξοδο της

πρώτης νέας βασίλισσας έχει εξέλθει ταυτοχρόνως, αρκετός γόνος εργατριών για την αναπλήρωση του χαμένου δυναμικού, συνεπώς οι εργάτριες εμποδίζουν τη θανάτωση των έγκλειστων βασιλισσών και σείουν τη βασίλισσα ώστε να την προετοιμάσουν για τη δευτερεύουσα σμηνουργία. Η διαδικασία επαναλαμβάνεται μέχρι την αποδυνάμωση του δυναμικού της αποικίας σε σημείο που να μη μπορεί να στηρίξει άλλη σμηνουργία (Seeley, 1995). Το σήμα εκτελείται στη βασίλισσα, 2 έως 3 εβδομάδες πριν την αποχώρηση του σμήνους από την αποικία, ενώ δεν είναι ασύνηθες να επεκτείνεται η εκτέλεση του σήματος σε νεαρές αζευγάρωτες βασίλισσες μέχρι να αποχωρήσουν σε επόμενη σμηνουργία ή να ανταγωνιστούν μεταξύ τους μέχρι να επιζήσει μόνο η επόμενη βασίλισσα της αποικίας. Οι βασίλισσες που κυοφορούν/γεννούν αυγά και οι αζευγάρωτες βασίλισσες, δονούνται με διπλάσια συχνότητα όταν είναι αδρανείς, όπου ανταποκρίνονται στο σήμα εντείνοντας γενικότερα την κινητικότητά τους, οι μεν αυξάνοντας την επιθεώρηση και τη γέννηση αυγών οι δε, εντείνοντας την παραγωγή του σήματος σαλπίσματος (Allen, 1959; Schneider, 1991). Επιπλέον, σε καταστάσεις προσωρινής πολυγυνίας όταν βασίλισσες συνυπάρχουν προσωρινά στην ίδια αποικία, παρατηρείται εκτέλεση του σήματος από τις εργάτριες σε σφραγισμένα κελιά βασιλισσών ή σε νέες εξερχόμενες βασίλισσες, συνεπώς το σήμα ενδέχεται να επηρεάζει την επιλογή της νέας βασίλισσας της αποικίας. Ωστόσο, δεν φαίνεται να επιδρά στο ποσοστό των εξερχόμενων βασιλισσών όταν πραγματοποιείται στα κελιά, επιτρέποντας πιθανώς στις εργάτριες να ρυθμίζουν τις αλληλεπιδράσεις των βασιλισσών αφότου εξέλθουν από τα κελιά. Κατά την φάση της εξάλειψης των βασιλισσών, οι νέες αζευγάρωτες βασίλισσες που γίνονται αποδέκτες μεγαλύτερων ποσοστών του σήματος σε σχέση με τις ανταγωνίστριές τους, επέζησαν περισσότερο, πιθανώς λόγω της καθυστέρησης των συμπλοκών μέχρι να ωριμάσουν και να αποκτήσουν καλύτερες μαχητικές ικανότητες. Επίσης, παράγουν περισσότερα σαλπίσματα και έχουν μεγαλύτερη επιτυχία στις μάχες μεταξύ ανταγωνιστών, συνεπώς μεγαλύτερες πιθανότητες να γίνουν οι νέες βασίλισσες της αποικίας. Ωστόσο, επειδή οι αζευγάρωτες βασίλισσες σείονται σχεδόν συνεχώς κατά την διάρκεια πολλών ημερών και όχι πριν την αλληλεπίδρασή τους με ανταγωνίστριες, πιθανώς το σήμα λειτουργεί ρυθμιστικά, επηρεάζοντας περισσότερες δραστηριότητες του αποδέκτη, όπως τις

πτήσεις σύζευξης και την έναρξη της εναπόθεσης αυγών (Schneider et al., 2001).

Επιπλέον, στα πλαίσια της σμηνουργίας, το σήμα επιδρά στην προώθηση της ανίχνευσης και στρατολόγησης περισσότερων εργατριών ανιχνευτών, για τα πιθανά σημεία της τελικής αποικίας. Στο στάδιο που ακολουθεί τη λήψη της απόφασης για την τελική τοποθεσία, επιδρά στην προετοιμασία του σμήνους για την πτήση αναχώρησης και τη μετακίνησή του στο σημείο επιλογής της νέας φωλιάς. Απομάκρυνση των μελισσών παραγωγών του σήματος φαίνεται να τετραπλασιάζει το χρόνο που απαιτείται για την ολοκλήρωση των προετοιμασιών πριν την απογείωση, συμβάλει σε ματαιώσεις τέτοιων προσπαθειών, ενώ μετά την απογείωση, μειώνει την ικανότητα κάποιων σμηνών να κινηθούν προς το σημείο επιλογής. Ωστόσο, επειδή κάποιες από τις μέλισσες που παράγουν το σήμα, συμμετέχουν στην παραγωγή και άλλων σημάτων που εμπλέκονται στη σμηνουργία όπως οι μικτοί χοροί, τα σαλπίσματα και οι διαδρομές buzz. Συνεπώς, δεν είναι ξεκάθαρο αν επηρεάζουν άμεσα την απογείωση ή η απομάκρυνσή τους επηρεάζει άλλες δραστηριότητες που σχετίζονται με αυτή (Donahoe et al., 2003).

Λιγότερο μελετημένα είναι η επίδραση του σήματος στους κηφήνες της αποικίας. Οι εργάτριες συνεισφέρουν στην ανάπτυξη των κηφήνων, όταν αυτοί εξέλθουν από τα κελιά τους ως ενήλικες, επηρεάζοντας δύο φάσεις της βιολογίας τους, την αναπαραγωγική τους ωριμότητα και την πτήση. Η ηλικία της αναπαραγωγικής ωρίμανσης εξαρτάται ισχυρά από την θρέψη των κηφήνων μέσω τροφάλλαξης, ενώ η περιποίησή τους από τις εργάτριες ενισχύει περαιτέρω την υγεία και ανάπτυξή τους. Οι εργάτριες δύνανται να χρησιμοποιούν το σήμα, ώστε να επηρεάσουν τη συμπεριφορά των κηφήνων με τρόπο που βελτιώνει την απόδοσή τους στο ζευγάρι. Οι κηφήνες που είναι αναπαραγωγικά ανώριμοι, γίνονται περισσότερο αποδέκτες του σήματος και δονούνται σε μεγαλύτερα ποσοστά, ενώ αποκτούν μεγαλύτερη κινητικότητα και έρχονται περισσότερο σε επαφή με τις εργάτριες, αυξάνοντας τις πιθανότητες να δεχθούν τροφάλλαξη και περιποίηση. Συνεπώς, οι εργάτριες πιθανά χρησιμοποιούν το σήμα για να εξασφαλίσουν ότι οι κηφήνες δέχονται τη φροντίδα για σωστή αναπαραγωγική ανάπτυξη. Επιπλέον, το σήμα πιθανά χρησιμοποιείται για τη διατήρηση της καλής κατάστασης των κηφήνων, αφού ώριμοι αναπαραγωγικά αποδέκτες του

σήματος, τείνουν να περνούν περισσότερο χρόνο δεχόμενοι τροφάλλαξη και περιποίηση (Boucher & Schneider, 2009).

Στις νέο-εγκατεστημένες αποικίες, σε συνάρτηση με τους διαφορετικούς ρυθμούς ανάπτυξης και τις διαφορετικές ανάγκες σε τροφосуλλογή σε σχέση με τις υφιστάμενες, το σήμα εμφανίζει μεγαλύτερους ρυθμούς δονήσεων ανά κεφαλή αποδεκτών και μεγαλύτερα ποσοστά εργατριών που παράγουν το σήμα, που ωστόσο δεν διαφέρουν ως προς την ηλικία, τους ρυθμούς παραγωγής του σήματος και τον βαθμό συσχέτισής τους με την τροφосуλλεκτική δραστηριότητα σε σύγκριση με τις εδραιωμένες αποικίες. Οι μέλισσες που παράγουν το σήμα στις νέες αποικίες, κινούνται πιο αργά μέσα στην αποικία και έρχονται σε επαφή με λιγότερες μέλισσες ανά δευτερόλεπτο, αλλά κατευθύνουν το σήμα σε λιγότερο ενεργές μέλισσες και δονούν συνολικά το μεγαλύτερο ποσοστό των εργατριών με τις οποίες έρχονται σε επαφή. Και στους δύο τύπους αποικιών οι αποδέκτες αντιδρούν στο σήμα αυξάνοντας την εκτέλεση εργασιών (Hyland et al., 2007).

Αρκετοί παράγοντες φαίνεται να αποτελούν εναύσματα παραγωγής του σήματος. Ως απόρροια της άμεσης τροφосуλλεκτικής επιτυχίας, οι μέλισσες παράγουν το σήμα σχεδόν άμεσα με την επιστροφή τους στην κυψέλη με φορτία τροφής ή αποτελούν κάποιες από τις πρώτες μέλισσες που βρήκαν πλούσια πηγή τροφής όταν οι περισσότερες από τις υπόλοιπες μέλισσες είναι αδρανείς (Schneider et al., 1986a; Seeley et al., 1998; Nieh, 1998). Ιδιαίτερη σημασία φαίνεται να έχει η μεσολάβηση ενός διαστήματος έλλειψης τροφής που οφείλεται σε δυσμενείς καιρικές συνθήκες ή λόγω μεσολάβησης του νυχτερινού διαστήματος παύσης της δραστηριότητας, όταν ακολουθείται από εύρεση τροφής και μάλιστα μετά από τις πρώτες αρχικές πτήσεις. Συνεπώς μια κρίσιμη περίοδος έλλειψης τροφής επηρεάζει τα ποσοστά κορύφωσης του σήματος (Seeley, 1998; Nieh, 1998; Biesmeijer, 2003). Εκτός από την επιτυχή τροφосуλλεκτική δραστηριότητα της ημέρας, η παραγωγή του σήματος φαίνεται να επηρεάζεται και από προηγούμενη τροφосуλλεκτική εμπειρία, συνεπώς το σήμα φαίνεται να εξαρτάται από την τροφосуλλεκτική δραστηριότητα της αποικίας σε δύο χρονικές κλίμακες, μακροπρόθεσμα και μεσοπρόθεσμα (Schneider et al., 1986b). Παρατηρείται παραγωγή του σήματος από μέλισσες που επέστρεψαν στην κυψέλη μετά από πρωινές αναγνωριστικές πτήσεις πριν την έναρξη της

τροφοσυλλογής, που όμως βίωσαν συνθήκες επιτυχούς τροφοσυλλεκτικής δραστηριότητας την προηγούμενη ημέρα. Η προηγούμενη τροφοσυλλεκτική εμπειρία, πιθανά ευθύνεται για την κορύφωση του σήματος που παρατηρείται νωρίς το πρωί, πριν την έναρξη της δραστηριότητας, ως απόρροια της κάθε τροφοσυλλεκτικής επιτυχίας της προηγούμενης ημέρας. Επιπλέον, το φαινόμενο την κορύφωσης της παραγωγής του σήματος τις πρώτες πρωινές ώρες, σε συνθήκες απουσίας κάθε τροφοσυλλεκτικής δραστηριότητας, κυρίως τους καλοκαιρινούς και ανοιξιάτικους μήνες, αποτελεί μια καθυστερημένη αντίδραση στις αλλαγές της τροφοσυλλεκτικής επιτυχίας μιας χρονικής περιόδου ημερών και πιθανά προετοιμάζει τις μέλισσες για τροφοσυλλογή βάσει προηγούμενης εμπειρίας. Πιθανά αποτελεί έναν μακροχρόνιο ανατροφοδοτικό μηχανισμό που επιτρέπει στις μέλισσες να ιχνηλατούν τις αλλαγές στην διαθεσιμότητα των τροφών ώστε να μπορούν να αναμένουν τα μελλοντικά τροφοσυλλεκτικά κέρδη. Οι μικρότερες κορυφώσεις στην παραγωγή του σήματος αυτούς τους μήνες αποτελούν άμεσες ανταποκρίσεις των εργατριών στις αλλαγές της διαθεσιμότητας των τροφών (Schneider et al., 1986b). Σε επίπεδο αποικίας, η παραγωγή του σήματος πριν την έναρξη της τροφοσυλλογής, πιθανά αποτελεί το σήμα εκκίνησης της ημερήσιας δραστηριότητας (Nieh, 1991), ωστόσο, η κορύφωση του σήματος μετά την έναρξη της τροφοσυλλογής και πριν την έναρξη των μικτών χορών, αποτελεί μια κοινή προσπάθεια των εργατριών που ξεκινούν την ημερησία δραστηριότητα τους καθώς και των εργατριών που ανακοινώνουν την πρώτη τροφοσυλλεκτική τους επιτυχία (Biesmeijer, 2003). Συνεπώς, η πρότερη τροφοσυλλεκτική εμπειρία είναι επαρκής για να προκαλέσει την παραγωγή του σήματος που πιθανά ρυθμίζει την τροφοσυλλογή σε δύο στάδια, είτε ως άμεση ανταπόκριση σε διαθέσιμη τροφή είτε ως έκφραση της διαθεσιμότητας τροφής παλαιότερων ημερών (Nieh, 1998).

Ως ένα σήμα ρυθμιστικού χαρακτήρα που παράγεται στα πλαίσια διαφορετικών συνθηκών και περιστάσεων, προκαλεί γενικές αντιδράσεις αυξάνοντας εν μέρει, τις πιθανότητες πρόκλησης συγκεκριμένων συμπεριφορών. Ο γενικός τρόπος δράσης τους μπορεί να επηρεάσει πολλές διαφορετικές εργάτριες ταυτόχρονα, τροποποιώντας με διαφορετικό τρόπο ανά περίπτωση την αντίδραση τους στο ερέθισμα, επηρεάζοντας συνεπώς, την απόδοση πολλών



διαφορετικών εργασιών της αποικίας (Schneider & Lewis, 2004). Εκτός από την εμπλοκή του στη συμπεριφορά των βασιλισσών κατά την σύζευξη και σμηνουργία και την επίδραση στους κηφήνες της αποικίας, το σήμα της δόνησης επηρεάζει τη συλλογή τροφής και των συνδεόμενων με αυτή εργασιών όπως η φροντίδα του γόνου, η επεξεργασία της τροφής και η κατασκευή των κηρηθρών (Schneider et al., 1986a). Οι εργάτριες αποδέκτες του σήματος ανταποκρίνονται κυρίως με αύξηση της κινητικότητάς τους έως 75% και με αύξηση της εκτέλεσης καθηκόντων στην κυψέλη. Ανεξάρτητα από την ηλικία της αποδέκτριας, η επίδραση του σήματος οδηγεί σε σημαντική μείωση του χρόνου που καταναλώνουν μέσα στα κελιά, μεγαλύτερους ρυθμούς περιποίησης άλλων μελισσών, αύξηση υποδοχής και αποθήκευσης τροφής και αύξηση παρακολούθησης των μικτών χορών. Επίσης αυξάνουν τον αριθμό διαφορετικών δραστηριοτήτων που εκτελούν ανά λεπτό μετά τη δόνηση (Nieh, 1991). Το σήμα της δόνησης, όταν απευθύνεται σε εργάτριες σε κατάλληλη ηλικία τροφοσυλλογής, αυξάνει την κινητικότητά τους μέσα στην κυψέλη είτε με την μορφή της προσέγγισης της περιοχής των μικτών χορών όπου μπορούν να παρευρεθούν σε μικτούς χορούς και οσφρητικά σήματα που εντείνουν την τροφοσυλλεκτική τους δραστηριότητα, είτε ως συνολική κίνηση στη ευρύτερη κυψέλη. Σε αντίθεση η κινητικότητα και η κατεύθυνση μέσα στην κυψέλη, των εργατριών που δεν βρίσκονται σε ηλικία τροφοσυλλογής, δεν φαίνεται να επηρεάζονται από το σήμα (Schneider et al., 1986a).

Η δυσκολία στην εξακρίβωση του μηνύματος που μεταφέρεται από τις μέλισσες που παράγουν το σήμα, όσο και το νόημα που αυτό εκπροσωπεί για τους αποδέκτες του, έγκειται στην ποικιλία των περιστάσεων που αυτό χρησιμοποιείται και στις πολλαπλές προκύπτουσες αντιδράσεις των αποδεκτών. Οι βασίλισσες αποδέκτες του σήματος φαίνεται ότι ωθούνται στην προετοιμασία για γαμήλια ή πτήση σμηνουργίας (Allen, 1959), ενώ στους κηφήνες το σήμα συνεισφέρει στην αναπαραγωγική ωρίμανση προωθώντας τα φαινόμενα τροφάλλαξης και περιποίησής τους από τις εργάτριες (Boucher & Schneider, 2009). Στις εργάτριες, το σήμα θεωρείται ότι τις ενημερώνει να προετοιμαστούν γενικότερα για μεγαλύτερη δραστηριότητα ιδιαίτερα στα πλαίσια της τροφοσυλλεκτικής δραστηριότητας (Seeley et al., 1998). Ωστόσο οι κορυφώσεις

της παραγωγής του σήματος απουσία τροφосуλλογής, όπως παρατηρείται αργά το απόγευμα, φανερώνουν ένα ευρύτερο μήνυμα, αυτό της μεταστροφής των εργασιών σε διαφορετικές δραστηριότητες, ενώ οι κορυφώσεις του σήματος νωρίς το πρωί και αργά το απόγευμα, πιθανά λειτουργούν ως εργοστασιακή σφυρίχτρα που σημειώνει την έναρξη και λήξη της τροφосуλλεκτικής δραστηριότητας (Nieh, 1998). Ωστόσο, η ευρύτητα του παραπάνω πιθανού νοήματος του σήματος έχει νόημα όταν οι αποδέκτες επιλέγονται προσεκτικά και βάσει δραστηριοτήτων για τις οποίες η ζήτηση έχει αλλάξει πρόσφατα. Γενικότερα, οι αποδέκτες του σήματος είναι περισσότερο οι αδρανείς μέλισσες, ωστόσο το 40% των αποδεκτών είναι μέλισσες που δραστηριοποιούνται σε διαφορετικές δραστηριότητες και δεν ανήκουν σε ομάδα συγκεκριμένης εργασίας, συνεπώς το μήνυμα του σήματος ίσως διευρύνεται σε «επαναπροσδιορισμό των τρεχούσων δραστηριοτήτων». Προφανώς το περιεχόμενο του μηνύματος δεν εμπεριέχει τους λόγους για την αναγκαία αλλαγή στην επιτελούμενη δραστηριότητα, ούτε υποδεικνύει την κατεύθυνση της αλλαγής, ώστε η απόφαση της ανταπόκρισης στο σήμα να επαφίεται στον αποδέκτη και στις συνθήκες που χαρακτηρίζουν την κατάστασή του (Biesmeijer, 2003). Συνεπώς ένα γενικευμένο νόημα του μηνύματος του ρυθμιστικού σήματος δόνησης, πιθανά είναι η αύξηση της δραστηριότητας που ανάλογα με την ηλικία της αποδέκτριας, τη φυσιολογική της κατάσταση, το κατώφλι ανταπόκρισής της, την εμπειρία της και άλλων χαρακτηριστικών της την στιγμή της αποδοχής του σήματος, προκαλεί μια συγκεκριμένη αντίδραση. Συνεπώς κάποιοι αποδέκτες αυξάνουν την κινητικότητά τους, άλλοι τους ρυθμούς εκτέλεσης μια συγκεκριμένης εργασίας, άλλοι αλλάζουν εργασία, ενώ κάποιοι πιθανά να παραμένουν ανεπηρέαστοι από το σήμα αν οι περικείμενες συνθήκες τους δεν προξενούν την εκτέλεση συγκεκριμένων εργασιών. Έτσι, το ίδιο σήμα όταν απευθύνεται σε διάφορους αποδέκτες, αποκτά διαφορετική σημασία και προκαλεί διαφορετική αντίδραση βάσει των εκάστοτε συνθηκών του αποδέκτη (Schneider & Lewis, 2004).

## 5. ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ

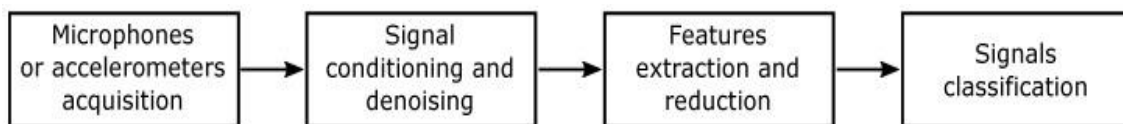
Τα τελευταία χρόνια τα ποσοστά θνησιμότητας των μελισσών έχουν

αυξηθεί δραματικά. Η σταδιακή παρακμή των αποικιών των μελισσών οφείλεται σε πολλούς παράγοντες που δρουν μεμονωμένα ή συνεργιστικά, υπονομεύοντας την υγεία τους. Φαινόμενα όπως η Διαταραχή Κατάρρευσης Αποικίας (Colony Collapse Disorder), το παράσιτο άκαρι *Varroa*, καθώς και περιβαλλοντικές επιβαρύνσεις, συμβάλλουν στην επιδείνωση της υγείας των αποικιών που σε συνδυασμό με την οικονομική και βιολογική σημασία του εντόμου για τον άνθρωπο, εγείρουν την ανάγκη για ασφαλή πρόληψη μέσω της συνεχούς παρακολούθησης των αποικιών τους.

Επιπλέον, η μελισσοκομία ακριβείας περιλαμβάνει κάθε στρατηγική διαχείρισης που σχετίζεται με την παρακολούθηση παραμέτρων της αποικίας όπως η θερμοκρασία, η υγρασία, η αύξηση του βάρους και τα δονητικο-ακουστικά σήματα, για την ελαχιστοποίηση των εισροών του μελισσοκόμου και την μεγιστοποίηση της αποδοτικότητας της αποικίας. Ειδικότερα, στα πλαίσια της σμηνοουργίας, ο μελισσοκόμος επωφελείται από την αξιοποίηση ενός συστήματος πρόβλεψής της, ώστε να διαχειριστεί κατάλληλα τις προ-απαιτούμενες και αναγκαίες δραστηριότητες, αποφεύγοντας περιττές και παρεμβατικές για την αποικία, επιθεωρήσεις (Ramsey et al, 2020).

Οι δονήσεις και οι ήχοι, χρησιμοποιούνται από τις μέλισσες της αποικίας στην μεταξύ τους επικοινωνία για την οργάνωση και ρύθμιση πολλαπλών δραστηριοτήτων. Μετρούνται συναρτήσει χώρου και χρονικής περιόδου, είτε στην επιφάνεια της κυψέλης ή στο εσωτερικό της. Από τις μετρήσεις προκύπτουν πολύπλοκα φάσματα που εμπεριέχουν πολλές επικαλυπτόμενες κυματομορφές. Αυτά τα δεδομένα απαιτούν περαιτέρω επεξεργασία για την άντληση βιολογικά ουσιωδών πληροφοριών (Meikle & Holst, 2015). Ο ήχος μπορεί να ηχογραφηθεί μέσω μικροφώνων ή επιταχυνσιόμετρων (accelerometers) που τοποθετούνται μέσα η έξω από την κυψέλη και μετά φιλτράρεται ή αλλάζει ο ρυθμός δειγματοληψίας (resampling), ώστε να αφαιρεθεί ο θόρυβος και οι ανεπιθύμητες συχνότητες. Στη συνέχεια εξάγονται ηχητικά χαρακτηριστικά του σήματος μέσω αλγορίθμων και αν κριθεί απαραίτητο γίνεται μείωση των χαρακτηριστικών, χρησιμοποιώντας τεχνικές μείωσης διαστατικότητας όπως ο αλγόριθμος Ανάλυσης Κύριων Συνιστωσών (Principal Component Analysis). Ακολουθεί η εισαγωγή των δεδομένων σε αλγόριθμους ταξινόμησης ώστε να ανιχνευτεί η

κατάσταση της υγείας της αποικίας. Οι ταξινομητές, βασίζονται σε μηχανές διανυσμάτων υποστήριξης (Support Vector Machine), στη γραμμική διακριτική ανάλυση (Linear Discriminant Analysis) και σε μηχανική μάθηση (Machine Learning) (εικόνα 24) (Terenzi et al., 2020).



Εικόνα 24. Διάγραμμα ροής ανάλυσης και κατηγοριοποίησης δονητικών-ακουστικών σημάτων. Πηγή: Terenzi et al., 2020.

Για την πρόβλεψη της σμηνουργίας αναλύθηκαν ηχητικά δεδομένα μαζί με δεδομένα θερμοκρασίας και υγρασίας, που προέκυψαν από 270 ώρες παρακολούθησης τριών κυψελών *Apis mellifera ligustica*. Για τη λήψη των ήχων χρησιμοποιήθηκαν τρία πανκατευθυντικά μικρόφωνα και για υγρασία και θερμοκρασία HOBO αισθητήρες, συνδεδεμένα σε ηλεκτρονικό υπολογιστή. Μετά το φιλτράρισμα των σημάτων για την αφαίρεση ανεπιθύμητων συχνοτήτων μικρότερων των 100Hz και μεγαλύτερων των 2000Hz, τα δεδομένα συγχρονίστηκαν και επακολούθησε διαχωρισμός των ήχων σε τάξεις με το χέρι. Τα δεδομένα αναλύθηκαν συναρτήσει συχνότητας και χρόνου, ενώ η ανάλυση της συχνότητας και πλάτους των ηχητικών δεδομένων, αποκαλύπτει την εμφανή αύξηση και των δύο παραμέτρων κατά τη σμηνουργία. Βάσει των παρατηρήσεων, οι συχνότητες της κυψέλης κατηγοριοποιούνται σε 25-150Hz για τη δραστηριότητα της νύχτας, 100/150- 300Hz για την ημέρα και κορυφώσεις 500-600Hz κατά τη σμηνουργία, λόγω της ραγδαίας αύξησης του μέγιστου ενεργειακού περιεχομένου των ηχητικών σημάτων της αποικίας από 150Hz σε 500Hz. Συνεπώς, το πεδίο των δονητικο-ακουστικών συχνοτήτων της κυψέλης αποτελεί ένα αξιόπιστο εργαλείο για την πρόβλεψη τέτοιων φαινομένων (Ferrari et al., 2008).

Η ιδέα της συλλογής και αποθήκευσης συνεχών ηχητικών και άλλων δειγμάτων σε μια κοινή τράπεζα δεδομένων, βασίζεται στην ανάλυσή τους για την ανίχνευση μοτίβων και τάσεων που προκύπτουν και σχετίζονται με την κατάσταση και τις δραστηριότητες της αποικίας μελισσών. Η ποσότητα των παραμέτρων και η ποικιλία των μοτίβων των παραμέτρων των ηχητικών

δειγμάτων, αναδεικνύουν την προοπτική του ήχου για την μελέτη φαινομένων όπως αυτό της σημιουργίας. Κάθε ηχητικό δείγμα των 8sec από τουλάχιστον 10 κυψέλες, ηχογραφείται με τη βοήθεια πανκατευθυντικών μικροφώνων, ενώ η θερμοκρασία μέσα και έξω από την κυψέλη με κατάλληλους θερμοκρασιακούς αισθητήρες. Από το ηχητικό δείγμα μετρούνται και αποθηκεύονται χαρακτηριστικά όπως η ισχύς της κυματομορφής σε watt, ένας δείκτης θορύβου (rugosity), ενώ μετά την εφαρμογή του μετασχηματισμού Fourier στα ηχητικά δείγματα για την λήψη των φασμάτων συχνοτήτων, αποθηκεύονται ο τόνος και η ένταση των πέντε κύριων ζωνών συχνοτήτων. Όλα τα δεδομένα που αποκτούνται από την ανάλυση διαφόρων ηχητικών σημάτων, αποθηκεύονται ώστε να φιλτράρονται και να ομαδοποιούνται βάσει διαφορετικών κριτηρίων ανά περίπτωση, χρησιμοποιώντας γλώσσα SQL (Mezquida & Martinez, 2009).

Εκτός από την πρόβλεψη του φαινομένου της σημιουργίας, το ακουστικό αποτύπωμα της κυψέλης μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την εξ αποστάσεως έγκαιρη ανίχνευση πιθανής προσβολής από εχθρούς των μελισσών. Το ηχητικό δείγμα συλλέγεται μέσω μικροφώνου μέσα στην κυψέλη και μέσω μετατροπέα γίνεται ψηφιακό, ενώ επεξεργάζεται με αλγορίθμους για τη διάκριση μεταξύ μολυσμένων και υγιών αποικιών. Η ακουστική ανάλυση βασίζεται στη σύγκριση δειγμάτων από υγιείς και μολυσμένες αποικίες που έχουν τροφοδοτήσει το σύστημα ως δεδομένα εκπαίδευσης, με ηχητικά δεδομένα σε πραγματικό χρόνο. Στην παρούσα μελέτη οι τεχνικές επεξεργασίας της ακουστικής ανάλυσης περιλαμβάνουν την εξαγωγή ηχητικών χαρακτηριστικών όπως το φασματικό βαρύκεντρο (spectral centroid), το εύρος ζώνης (bandwidth) και η μέγιστη συχνότητα (peak frequency). Από τις τέσσερις μεθόδους συνδυασμού ταξινομητών και αλγορίθμων μείωσης διαστατικότητας των δεδομένων που δοκιμάστηκαν για την επιλογή της κατάλληλης και ακριβέστερης ταξινόμησης, οι αλγόριθμοι των LDA και SVM απέδωσαν ικανοποιητικά στο διαχωρισμό υγιών και μολυσμένων αποικιών (Quandour et al., 2014).

Η παρουσία της βασίλισσας στην αποικία ελέγχεται συχνά από τους μελισσοκόμους, ώστε να καθοριστεί ή φυσική της κατάσταση και οι αναπαραγωγικές της επιδόσεις. Επειδή ο συνήθης έλεγχος που γίνεται με άνοιγμα της κυψέλης και εξαγωγή των κηρηθρών, αποτελεί έναν παρεμβατικό για

την αποικία τρόπο προσέγγισης, αξιολογήθηκε μια μέθοδος παρακολούθησης και ανάλυσης της συμπεριφοράς των μελισσών σε διαφορετικές συνθήκες. Στο πλαίσιο ανίχνευσης της βασίλισσας, ηχητικά δεδομένα από το εσωτερικό δύο κυψελών αποκτήθηκαν μέσω πανκατευθυντικών μικροφώνων που ενσωματώθηκαν στο κέντρο των τελάρων γόνου. Η μία αποικία περιείχε βασίλισσα ενώ η άλλη όχι. Για την αξιολόγηση της εξέλιξης των συχνοτήτων, πραγματοποιήθηκαν λήψεις τρίλεπτων ηχητικών δεδομένων, ανά 15 λεπτά για συνολική διάρκεια απόκτησης δεδομένων 45 ημέρων. Για την εξαγωγή των ηχητικών χαρακτηριστικών χρησιμοποιήθηκε η τεχνική των συντελεστών συχνοτήτων *cepstrum* του Mel (Mel Frequency Cepstrum Coefficients) που μεταμορφώνει το αρχικό σήμα σε συμπιεσμένες σειρές παραμέτρων/συντελεστών που το αντιπροσωπεύουν. Οι συντελεστές υπολογίστηκαν για 88 ηχητικές περιπτώσεις από την αποικία με βασίλισσα και 98 από την αποικία χωρίς βασίλισσα. Στη συνέχεια για να μειωθεί ο όγκος των δεδομένων και το κόστος υπολογισμού κάθε συντελεστή Mel, υπολογίστηκαν στατιστικοί περιγραφικοί δείκτες (descriptors). Η ταξινόμηση πραγματοποιήθηκε με αλγόριθμο λογιστικής παλινδρόμησης, ενώ στην αξιολόγηση του μοντέλου μόνο δύο δείκτες ήταν αρκετοί για την επίτευξη ασφαλούς πρόβλεψης. Ο ταχύς μετασχηματισμός Fourier του ηχητικού δείγματος από την κυψέλη με βασίλισσα φανερώνει ένα χαρακτηριστικό μοτίβο στα 400Hz που είναι διαφορετικό από αυτό που παρατηρείται στην κυψέλη χωρίς βασίλισσα (Robles-Guerrero et al., 2017).

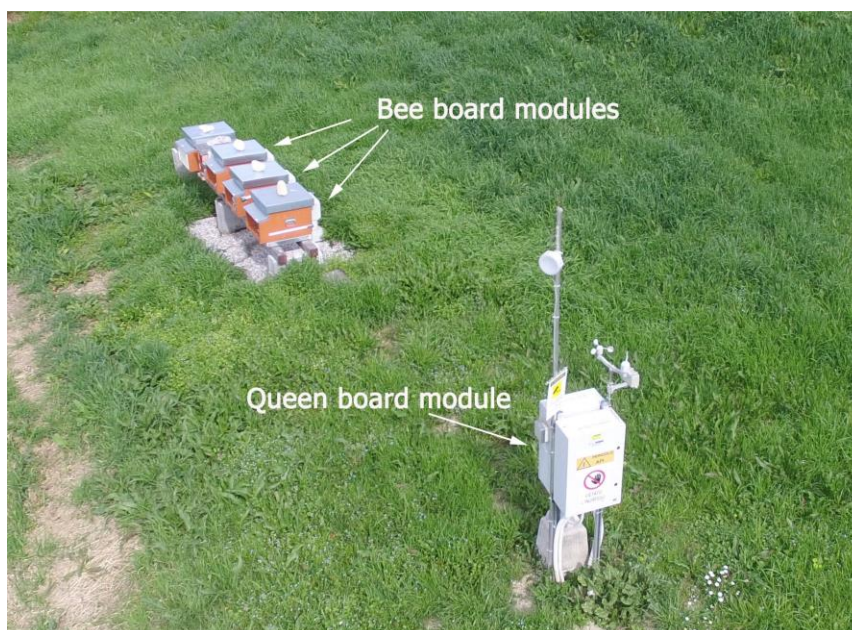
Επίσης στα πλαίσια μελέτης της παρουσίας της βασίλισσας στην αποικία, δημιουργήθηκε μια τεχνητή κατάσταση απουσίας της από την κυψέλη, που παρακολουθούνταν μέσω αισθητήρων και στη συνέχεια δημιουργήθηκε ο ταξινομητής που υποδεικνύει αν η απουσία της βασίλισσας γίνεται αντιληπτή από τις υπόλοιπες μέλισσες. Για το σκοπό αυτό συλλέχθηκαν ηχητικά δείγματα του 1sec ανά 15 λεπτά, μέσω ειδικά σχεδιασμένου μικροφώνου με φίλτρο εύρους συχνοτήτων από 20 έως 2000Hz, που τοποθετήθηκε σε ειδικά σχεδιασμένο τελάρο γόνου μέσα στην κυψέλη. Επίσης τοποθετήθηκαν αισθητήρες θερμοκρασίας και υγρασίας. Από τα δεδομένα με παρουσία της βασίλισσας στην κυψέλη και δεδομένα απουσίας της, εξήχθησαν ηχητικά χαρακτηριστικά με κωδικοποίηση γραμμικής πρόβλεψης (Linear Predictive Coding). Η μείωση της

διαστατικότητα των δεδομένων έγινε με t-distributed stochastic neighbor embedding και η ταξινόμηση με αλγόριθμο της οικογένειας μηχανών διανυσμάτων υποστήριξης. Το σύστημα μπόρεσε να διακρίνει τις αλλαγές στον ήχο της αποικίας σχετικά με την παρουσία της βασίλισσας, ωστόσο στην περίπτωση τοποθέτησης νέας βασίλισσας ο αλγόριθμος ταξινόμησης χρειάζεται νέο σύνολο δεδομένων εκπαίδευσης (Cejrowski et al., 2018).

Η ψηφιακή προσέγγιση της γεωργίας αποτελεί αντικείμενο συνεχών ερευνών την τελευταία δεκαετία. Βασίζεται γενικότερα σε μια πλατφόρμα κεντρικής διαχείρισης, διεπαφές ανθρώπου-υπολογιστή και συγκεκριμένες μονάδες Internet of Things (IoT) παρακολούθησης εντόμων και εγκαταστάσεων, συνδεδεμένες σε ένα ενιαίο σύστημα. Στα πλαίσια της ανίχνευσης της σμηνουργίας βάσει ήχου, χρησιμοποιώντας ένα σύστημα ταξινόμησης της ηχητικής δραστηριότητας των μελισσών βασιζόμενο σε IoT, αξιολογήθηκαν διάφοροι συνδυασμοί ταξινομητών και τεχνικών εξαγωγής ηχητικών χαρακτηριστικών. Τα δεδομένα εκπαίδευσης, αποκτήθηκαν από το Open Source Beehive Project που ξεκίνησε ως πρωτοβουλία ιδιωτών και επιστημόνων για την συλλογή, συγκέντρωση και αποθήκευση περιβαλλοντικών και ηχητικών δεδομένων, τοπικά ή σε cloud, διαθέσιμα στην κοινότητα. Για την εξαγωγή των ηχητικών χαρακτηριστικών χρησιμοποιήθηκαν οι τεχνικές των συντελεστών συχνοτήτων cepstrum του Mel (Mel Frequency Cepstrum Coefficients) και κωδικοποίησης γραμμικής πρόβλεψης (Linear Predictive Coding). Ως ταξινομητές χρησιμοποιήθηκαν αλγόριθμοι βασιζόμενοι σε κρυπτομακροβιανά μοντέλα (Hidden Markov Model) και Gaussian mixture models. Καλύτερη επίδοση για την παρακολούθηση της σμηνουργίας από το αρχικό ηχητικό δείγμα, παρατηρήθηκε από τον συνδυασμό των τεχνικών των συντελεστών συχνοτήτων cepstrum του Mel και κρυπτομακροβιανών μοντέλων ταξινόμησης του ηχητικού μηνύματος, γεγονός που υποδηλώνει την δυνατότητα χρησιμοποίησης του σε ένα περιβάλλον IoT (Zgank, 2019).

Ο σχεδιασμός μιας πλατφόρμα παρακολούθησης της κατάστασης των κυψελών σε κανονικό χρόνο, με πολλαπλούς αισθητήρες, αποτέλεσε το αντικείμενο προσπάθειας των Cecchi et al., (2020). Η πλατφόρμα αποτελείται από δύο τμήματα, ενώ το όλο σύστημα δύναται να λαμβάνει σε κανονικό χρόνο

δεδομένα, που σχετίζονται με την υγεία των μελισσών, όπως θερμοκρασίας, υγρασίας, CO<sub>2</sub>, ήχων και βάρους μέσα από την κυψέλη, καθώς και δεδομένα σχετιζόμενα με τις καιρικές συνθήκες έξω από αυτήν. Η ανάλυση των προαναφερόμενων δεδομένων μπορεί να βοηθήσει την πρόβλεψη κρίσιμων και δυνητικά επικίνδυνων φαινομένων. Η ηχογράφηση των ήχων επιτυγχάνεται με την χρήση δύο μικροφώνων σε κάθε κυψέλη, με εύρος συχνοτήτων από 100Hz έως 15KHz και μιας 24bit κάρτας ήχου, συνδεδεμένα με Raspberry Pi που αποκτά τα ηχητικά και άλλα δεδομένα των αισθητήρων. Μετρήσεις ελήφθησαν από 3 κυψέλες στον οποίων την εξωτερική πλευρά ενσωματώνονται οι πλατφόρμες συλλογής δεδομένων, ενώ το δεύτερο τμήμα της πλατφόρμας που συλλέγει τα καιρικά δεδομένα τοποθετείται κοντά τις κυψέλες και συνδέεται με αυτές με TCP/IP σύνδεση (εικόνα 25). Μέσω ασύρματης διαδικτυακής σύνδεσης, τα συγκεντρωμένα δεδομένα από κάθε κυψέλη καταλήγουν στον κεντρικό διακομιστή (server), όπου μπορούν να οπτικοποιηθούν μέσω ενός γραφικού περιβάλλοντος (graphical interface).



Εικόνα 25. Η παράταξη των τμημάτων της πλατφόρμας σε εξωτερικό χώρο. *Bee board module* (πρώτο τμήμα αποτελούμενο από αισθητήρες εσωτερικά της κυψέλης συνδεδεμένους με hardware μονάδα απόκτησης δεδομένων κάθε πλατφόρμας. Οι hardware μονάδες διακρίνονται από την κατεύθυνση των βελών). *Queen board module* (δεύτερο τμήμα της πλατφόρμας για συλλογή καιρικών δεδομένων και διαχείρισης των δεδομένων κάθε κυψέλης). Πηγή: Cecchi et al, 2019.

Μέσω της ανάλυσης των δεδομένων, παρατηρήθηκαν δραστηριότητες



όπως η ζωή της κυψέλης κατά τη διάρκεια της ημέρας, η διαφορά στη τροφосуλλεκτική δραστηριότητα μεταξύ χειμώνα και καλοκαιριού και η σμηνουργία. Οι μεταβολές βάρους της κυψέλης φανερώνουν τη δραστηριότητα της συλλογής τροφής σε επίπεδο μιας εβδομάδας, όπου κατά τους καλοκαιρινούς μήνες παρατηρείται αύξηση, ενώ το χειμώνα παρατηρείται σταδιακή μείωση του βάρους λόγω κατανάλωσης των αποθεμάτων της κυψέλης. Συνεπώς, η τροποποίηση του βάρους και η αύξηση της ηχητικής δραστηριότητας αποτελούν σημαντικά χαρακτηριστικά της σμηνουργίας (Cecchi et al, 2020).

## 6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η κοινωνική ενσωμάτωση και η οργάνωση των δραστηριοτήτων σε ομαδικό επίπεδο που αποτελούν χαρακτηριστικά της ευκοινωνικότητας των μελιτοφόρων μελισσών, επιτυγχάνονται μέσω αισθητήριων διαύλων επικοινωνίας. Ιδιαίτερα μέσα στο σκοτεινό περιβάλλον της κυψέλης, κυριαρχούν συστήματα αποστολέα-δέκτη που στηρίζονται στην αφή, σε φερομόνες και σε ήχους, μεμονωμένα ή και σε συνεργασία. Σε περιπτώσεις όπου η χημική επικοινωνία αποδεικνύεται ανεπαρκής, όπως σε κελιά των έγκλειστων βασιλισσών ή σε κελιά γόνου, η μεταφορά των δονήσεων είναι ακαριαία και άμεση. Επίσης, τα ακουστικά σήματα είναι σύντομα, μεταδίδονται γρήγορα και γίνονται αντιληπτά άμεσα. Ειδικότερα στα πλαίσια της δονητικής-ακουστικής επικοινωνίας των μελιτοφόρων μελισσών, η παραγωγή των μηχανικών σημάτων αποτελεί μια συμπεριφορά υψηλής ενεργητικότητας, με απόρροια τη δημιουργία αερομεταφερόμενων στοιχείων και δονήσεων του υποστρώματος πάνω στο οποίο βρίσκεται ο διαβιβαστής. Επιπλέον, οι μέλισσες εκμεταλλεύονται ιδιότητες του υποστρώματος που συμβάλλουν στη διάδοση και ενίσχυση των εκπεμπόμενων σημάτων.

Οι δονήσεις του υποστρώματος και οι αερομεταφερόμενοι ήχοι, παράγονται μέσω της φυσικής κίνησης του σώματος όπως στους χορούς και στην παραγωγή του σήματος δόνησης (vibration signal), ή βάσει δραστηριοτήτων λεπτής κινητικότητας που περιλαμβάνουν τις υψηλής συχνότητας ρυθμικές συστολές του θώρακα όπως παράγονται τα σαλπίσματα της βασίλισσας και των

εργατριών ή τις επαγόμενες δονήσεις των φτερών. Τα σήματα της δονητικής-ακουστικής επικοινωνίας γίνονται αντιληπτά από τα χορδοτονικά όργανα που αποτελούν εξειδικευμένα μηχανικά αισθητήρια όργανα.

Τα μηχανικά σήματα των μελιτοφόρων μελισσών καθορίζονται αφενός βάσει των δονητικο-ακουστικών τους παραμέτρων και αφετέρου, σύμφωνα με χαρακτηριστικές συμπεριφορές που λαμβάνουν χώρα και συνοδεύουν την παραγωγή των σημάτων. Τέτοιες συμπεριφορές αποτελούν οι «τελετουργικές» κινήσεις που θεωρείται ότι αποτελούν μια μικροσκοπική αναπαράσταση των πτήσεων συλλογής τροφής ή σμηνουργίας, γνωστοί ως χοροί των μελισσών. Συνιστούν ένα επικοινωνιακό σύστημα για τη μετάδοση πληροφοριών απόστασης και κατεύθυνσης τροφικής πηγής ή κατάλληλης τοποθεσίας για την ίδρυση της νέας αποικίας στα πλαίσια τροφοσυλλογής και σμηνουργίας, αντίστοιχα. Παρά την εκτεταμένη μελέτη των χορών, παραμένει απροσδιόριστος ο μηχανισμός μεταφοράς των χωρικών πληροφοριών.

Η οργάνωση της τροφοσυλλεκτικής δραστηριότητας αποτελεί γεγονός υψίστης σημασίας για την αποικία των μελισσών. Οι ανάγκες της αποικίας σε τροφικούς πόρους δεν παραμένουν σταθερές στο χρόνο, αλλά μεταβάλλονται όπως μεταβάλλονται και τα ποιοτικά και ποσοτικά χαρακτηριστικά των τροφικών πηγών, ενώ η επίτευξη της εξισορρόπησης μεταξύ αναγκών και συλλογής πόρων, επιτυγχάνεται μέσω της κατανομής των εργασιών. Η αποικία προσαρμόζεται στα εκάστοτε δεδομένα διαθεσιμότητας τροφής και όταν η παροχή αυτών αυξάνεται, επιστρατεύεται ο απαραίτητος αριθμός τροφοσυλλεκτριών. Αυτό επιτυγχάνεται άμεσα με την εκτέλεση δύο χορών. Ο κυκλικός και ο μικτός χορός κωδικοποιούν πληροφορίες απόστασης και κατεύθυνσης με τον ίδιο τρόπο, όπου η διάρκεια της ευθύγραμμης διαδρομής του χορού, αυξάνεται όσο αυξάνεται η απόσταση του σημείου τροφής από την κυψέλη. Συνεπώς, αντί για δύο εντελώς ξεχωριστούς χορούς, πρόκειται για έναν ενιαίο ρυθμιζόμενο χορό, του οποίου η ακρίβεια εκτέλεσης μεταβάλλεται ανάλογα με την απόσταση της πηγής τροφής

Η αποτελεσματικότητα των χορών σε σχέση με τη δραστηριότητα της τροφοσυλλογής είναι διφορούμενη. Φαίνεται ότι επηρεάζεται ισχυρά από την χωρική και χρονική κατανομή των τροφικών πόρων, έτσι σε τροπικά κλίματα όταν

οι πόροι είναι εφήμεροι και συγκεντρωμένοι σε σημεία, οι χοροί συμβάλλουν θετικά στην αποτελεσματική τροφοσυλλογή. Επίσης, η ικανότητα μιας αποικίας να κινητοποιήσει και επιστρατεύσει μέλισσες τροφοσυλλέκτες σε πηγές υψηλής αποδοτικότητας, έχει νόημα σε ένα περιβάλλον μεγάλης χωροταξικής ποικιλίας όπου οι καλές πηγές βρίσκονται αρκετά διεσπαρμένες και αλλάζουν γρήγορα με το χρόνο. Ωστόσο, εκτός των πληροφοριών που αναμφίβολα μεταδίδονται με τους χορούς δεν είναι αμελητέα η επιρροή άλλων παραμέτρων, κυρίως οπτικών και οσφρητικών, στην αποδοτικότητα της τροφοσυλλογής. Δεν είναι σαφές το πώς επιλέγουν οι μέλισσες να δώσουν βαρύτητα στις εκάστοτε διαθέσιμες πηγές πληροφορίας για την διεξαγωγή της τροφοσυλλεκτικής τους δραστηριότητας. Γενικότερα, η ποιότητα και αποδοτικότητα της νέας τροφικής πηγής φαίνεται να υπερτερεί του υψηλού ενεργειακού κόστους εύρεσής της, βάσει των πληροφοριών των χορών. Συνεπώς, οι χοροί αποτελούν έναν μηχανισμό προσαρμογής, που βελτιστοποιεί την κατανομή των τροφοσυλλεκτριών σε ένα ευμετάβλητο τοπίο τροφικών πηγών.

Επιπλέον στα πλαίσια της τροφοσυλλεκτικής δραστηριότητας, η παραγωγή του σήματος δόνησης (vibration/shaking signal), αποτελεί έναν έμμεσο μηχανισμό επιστράτευσης περισσότερων τροφοσυλλεκτριών σε περιόδους υψηλών εισροών νέктar στην αποικία. Με αποδέκτες κυρίως τροφοσυλλέκτριες μεγάλης ηλικίας, αυξάνει τη διεξαγωγή δραστηριοτήτων που σχετίζονται με τη τροφοσυλλογή και την κινητικότητά τους, συνεπώς και τις πιθανότητες να βρεθούν στην περιοχή που διεξάγονται οι χοροί. Ωστόσο, το σήμα δόνησης είναι γενικότερα, ένα σήμα ρυθμιστικού χαρακτήρα, όπου η αντίληψη του καθώς και οι επαγόμενες αντιδράσεις σε αυτό, εξαρτώνται ισχυρά από την εκάστοτε εργάτρια και τις συνθήκες που επικρατούν κατά την λήψη του.

Ο ρυθμός της συλλογής και επεξεργασίας της τροφής καθορίζεται μέσω του μικτού (waggle) χορού και του χορού των δονήσεων (tremble). Οι δύο χοροί έχουν συμπληρωματικούς ρόλους, ώστε οι τροφοσυλλέκτριες που γυρίζουν από μια πλούσια σε νέκταρ πηγή, διαλέγουν μεταξύ των δύο χορών βάσει του χρόνου που δαπάνησαν για να βρουν μια μέλισσα αποθηκευτή. Αν το χρονικό διάστημα είναι μικρό άρα τα ποσοστά επεξεργασίας της τροφής είναι υψηλά, η τροφοσυλλέκτρια εκτελεί μικτούς χορούς. Σε αντίθετη περίπτωση, εκτελεί το χορό

των δονήσεων για να αυξήσει τον αριθμό των μελισσών αποδεκτών τροφής. Συνεπώς, κάθε χορός έχει ένα διεγερτικό αποτέλεσμα σε έναν αριθμό μελισσών τροφοσυλλεκτριών ή αποθηκευτών ενώ ο χορός των δονήσεων λειτουργεί επιπροσθέτως ανασταλτικά στην εκτέλεση των μικτών χορών. Σε συνθήκες όπου η ροή νέκταρος μιας αποικίας διατηρείται σε υψηλά επίπεδα, οι τροφοσυλλέκτριες εκτελούν το χορό δονήσεων για να σταματήσουν τη τροφοσυλλογή αφού υπερβαίνει την δυνατότητα επεξεργασίας, ενώ επιπλέον, χρησιμοποιούν και το σήμα παύσης (stop signal) για τη μείωση της επιστράτευσης επιπρόσθετων τροφοσυλλεκτριών. Οι αποδέκτες αυτού του σήματος όταν πρόκειται για χορεύτριες μικτών χορών, αποχωρούν από την περιοχή των χορών, ενισχύοντας έμμεσα τη δράση του χορού των δονήσεων στην επιστράτευση μελισσών αποδεκτών τροφής. Επιπλέον, το σήμα μπορεί να λειτουργήσει ανασταλτικά στην επιστράτευση τροφοσυλλεκτριών μέσω μικτών χορών, σε περιπτώσεις κινδύνου που προκύπτουν από τον ανταγωνισμό αποικιών για την ίδια τροφική πηγή.

Ένα ακόμα παράδειγμα συμπεριφοράς των μελισσών, αντιπροσωπευτικό της κατανομής και συντονισμού των δραστηριοτήτων εργατριών και βασίλισσας, αποτελεί το φαινόμενο της σμηνουργίας. Τόσο η προετοιμασία, η έξοδος, η αναζήτηση νέας τοποθεσίας και η επακόλουθη μετεγκατάσταση σε αυτή, επιτυγχάνονται μέσω πληθώρας επικοινωνιακών σημάτων. Μέσα στην κυψέλη πριν την αρχική πτήση, καθώς και στην φάση του bivouac, κυριαρχούν αρχικά τα σαλπίσματα με κλειστά φτερά (wings together) και αργότερα η εκτέλεση της buzz διαδρομής, με σκοπό αντιστοίχως, την προετοιμασία των μελισσών για την πτήση με θέρμανση των πτητικών μυών στους 35°C, καθώς και τη δραστηριοποίηση και κινητοποίηση ληθαργικών μελισσών, ώστε να αναχωρήσουν σε πτήση. Επιπλέον, εμπλέκεται το σήμα δόνησης (shaking signal). Αποτελεί σήμα ρυθμιστικού χαρακτήρα που προκαλεί ποικίλες αντιδράσεις ανάλογα με τον αποδέκτη και τις περιρρέουσες συνθήκες όπου χρησιμοποιείται. Το ποσοστό συμβολής του στη συμπεριφορά των μελισσών, κατά την έξοδο από την αποικία παραμένει αδιευκρίνιστο.

Επιπλέον, στη φάση του bivouac μέσω των μικτών χορών προβάλλονται οι πιθανές νέες θέσεις της αποικίας, ενώ το σήμα παύσης (stop signal) αναστέλλει τους χορούς για ανταγωνιστικά σημεία. Όταν ληφθεί η απόφαση για το νέο σημείο

της αποικίας, μέσω σαλπίσματος προετοιμάζονται οι μέλισσες για την τελική πτήση και μέσω διαδρομής buzz μειώνεται η συνεκτικότητα του συμπλέγματος, αφού έχει επιτευχθεί η δραστηριοποίηση των μελισσών μέσω του σήματος δόνησης (shaking signal).

Σε περιπτώσεις όπου το δυναμικό μιας αποικίας επιτρέπει επερχόμενες σμηνουργίες, οι σχέσεις της εξερχόμενης βασίλισσας και των υπολοίπων έγκλειστων βασιλισσών, ρυθμίζεται μέσω των tooting και quaking βασιλικών σημάτων. Το πρώτου τύπου σήμα εκπέμπεται από την νέα βασίλισσα που εξήλθε από το κελί της και το δεύτερο παράγεται από βασίλισσες που εξακολουθούν να βρίσκονται στα κελιά τους. Οι χρονικές δομές των δύο σημάτων διαφέρουν και αποτελούν σημείο αναφοράς για τον διαχωρισμό τους, ενώ τα σήματα γίνονται αντιληπτά ως δονήσεις του υποστρώματος. Η βασίλισσα χρησιμοποιεί το tooting για την απόκτηση πληροφοριών για τη θέση των άλλων βασιλισσών, ενώ οι έγκλειστες βασίλισσες αποκτούν την προστασία των εργατριών που διώχνουν τη βασίλισσα επιδεικνύοντας επιθετική συμπεριφορά, δίνοντας τους τη δυνατότητα να ρυθμίζουν τις διαδοχικές εξόδους των βασιλισσών, αποφεύγοντας τον μεταξύ τους ανταγωνισμό και παρέχοντας πληροφορίες για τον αριθμό των εναπομεινασών.

Καθίσταται προφανής η συμβολή των μηχανικών σημάτων της δονητικής-ακουστικής επικοινωνίας των μελισσών, στην οργάνωση και ρύθμιση σημαντικών διεργασιών για την επιβίωση, ανάπτυξη και πολλαπλασιασμό της αποικίας των μελιτοφόρων μελισσών. Οι ήχοι και οι τεχνικές επεξεργασίας τους δύνανται να χρησιμοποιηθούν για την αξιολόγηση της συμπεριφοράς των μελισσών, καθώς και για την πρόβλεψη σημαντικών φαινομένων. Αποτελούν μια μη επεμβατική μέθοδο παρακολούθησης, με κάποιους ωστόσο περιορισμούς στην εφαρμογή της σε εμπορικό επίπεδο, που οφείλονται κυρίως σε υψηλά κόστη εξοπλισμού και εγκατάστασης του συστήματος, ενώ η επεξεργασία των ηχητικών σημάτων απαιτεί σημαντική υπολογιστική δύναμη. Εξίσου σημαντική είναι η εύρεση των κατάλληλων συνδυασμών τεχνικών επεξεργασίας και ταξινομητών των δειγμάτων ανά περίπτωση εφαρμογής. Επιπλέον, η ταξινόμηση των ηχητικών δειγμάτων με αλγορίθμους deep learning και machine learning για την εξαγωγή ουσιαστικών βιολογικών πληροφοριών, αποτελεί μέχρι σήμερα ένα πεδίο

συνεχούς έρευνας.

## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

### ΞΕΝΟΓΛΩΣΣΗ

- Ai, H. (2013). Sensors and sensory processing for airborne vibrations in silk moths and honeybees. *Sensors*, 13(7), 9344–9363. <https://doi.org/10.3390/s130709344>
- Allen, M. D. (1959). The occurrence and possible significance of the “shaking” of honeybee queens by the workers. *Animal Behaviour*, 7(1–2), 66–69. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(59\)90032-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(59)90032-6)
- Allen, M. D. (1959). The “shaking” of worker honeybees by other workers. *Animal Behaviour*, 7(3–4), 233–240. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(59\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(59)90013-2)
- Baracchi, D., & Cini, A. (2014). A Socio-spatial combined approach confirms a highly compartmentalised structure in honeybees. *Ethology*, 120(12), 1167–1176. <https://doi.org/10.1111/eth.12290>
- Barron, A. B., & Plath, J. A. (2017). The evolution of honey bee dance communication: A mechanistic perspective. *Journal of Experimental Biology*, 220(23), 4339–4346. <https://doi.org/10.1242/jeb.142778>
- Barth, F., Hrnčir, M., & Tautz, J. (2005). Vibratory and airborne-sound signals in bee communication (Hymenoptera). In S. Drosopoulos, & M. F. Claridge (Eds), *Insect sound and communication: Physiology, Behaviour, ecology and evolution* (pp. 421–436). CRC Press-Taylor&Francis. <https://doi.org/10.1201/9781420039337.ch32>
- Biesmeijer, J. C. (2003). The occurrence and context of tremble dancing in free-foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(6), 411–416. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0597-0>
- Biesmeijer, J. C. (2003). The occurrence and context of the shaking signal in honey bees (*Apis mellifera*) exploiting natural food sources. *Ethology*, 109(12), 1009–1020. <https://doi.org/10.1046/j.0179-1613.2003.00939.x>
- Biesmeijer, J. C., & Seeley, T. D. (2005). The use of waggle dance information by honey bees throughout their foraging careers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(1), 133–142. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0019-6>
- Bortolotti, L., & Costa, C. (2014). Chemical communication in the honey bee society. In C. Mucignat-Caretta (Ed.), *Neurobiology of chemical*

communication. CRC Press/Taylor & Francis.  
<https://doi.org/10.1201/b16511>.

- Boucher, M., & Schneider, S. S. (2009). Communication signals used in worker-drone interactions in the honeybee, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, *78*(2), 247–254. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.04.019>
- Cardinal, S., & Danforth, B. N. (2011). The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees. *PLoS ONE*, *6*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021086>
- Cecchi, S., Terenzi, A., Orcioni, S., Spinsante, S., Mariani Primiani, V., Moglie, F., Ruschioni, S., Mattei, C., Riolo, P., & Isidoro, N. (2019). Multi-sensor platform for real time measurements of honey bee hive parameters. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, *275*(1). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/275/1/012016>
- Cecchi, S., Spinsante, S., Terenzi, A., & Orcioni, S. (2020). A smart sensor-based measurement system for advanced bee hive monitoring. *Sensors (Switzerland)*, *20*(9). <https://doi.org/10.3390/s20092726>
- Cejrowski, T., Szymański, J., Mora, H., & Gil, D. (2018). Detection of the bee queen presence using sound analysis. In N. T. Nguyen, D. H. Hoang, T.P. Hong, H. Pham, & B. Trawiński (Eds), *10<sup>th</sup> Asian conference in intelligent information and database systems-ACIIDS* (pp. 297–306). Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-75420-8>
- Chapman, R. (1998). Mechanoreception. In *The insects: Structure and function* (pp. 610-635). Cambridge University Press. Doi:10.1017/CBO9780511818202.024
- Cholé, H., Carcaud, J., Mazeau, H., Famié, S., Arnold, G., & Sandoz, J. C. (2019). Social contact acts as appetitive reinforcement and supports associative learning in honeybees. *Current Biology*, *29*(8), 1407-1413.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.025>
- Cristino, A. S., Nunes, F. M. F., Lobo, C. H., Bitondi, M. M. G., Simões, Z. L. P., Da Fontoura Costa, L., Lattorff, H. M. G., Moritz, R. F. A., Evans, J. D. & Hartfelder, K. (2006). Caste development and reproduction: A genome-wide analysis of hallmarks of insect eusociality. *Insect Molecular Biology*, *15*(5), 703–714. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2006.00696.x>
- Donahoe, K., Lewis, L. A., & Schneider, S. S. (2003). The role of the vibration signal in the house-hunting process of honey bee (*Apis mellifera*) swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *54*(6), 593–600. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0660-x>



- Dornhaus, A., & Chittka, L. (2004). Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(4), 395–401. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0726-9>
- Dovey, K. M., Kemfort, J. R., & Towne, W. F. (2013). The depth of the honeybee's backup sun-compass systems. *Journal of Experimental Biology*, 216(11), 2129–2139. <https://doi.org/10.1242/jeb.084160>
- Dyer, F. C. (2002). The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology*, 47, 917–949. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145306>
- Dyer, F. C., & Gould, J. L. (1981). Honey bee orientation: A backup system for cloudy days. *Science*, 214(4524), 1041–1042. <https://doi.org/10.1126/science.214.4524.1041>
- Elias, D. O., & Mason, A. C. (2014). The role of wave and substrate heterogeneity in vibratory communication: Practical issues in studying the effect of vibratory environments in communication. In R. B. Cocroft, M. Gogala, P. S. M. Hill, & A. Wessel (Eds), *Studying vibrational communication* (pp. 215–247). Springer Berlin-Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3_12)
- Esch, H. E. (1967). The sounds produced by swarming honey bees. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 56, 408–411.
- Esch, H. E., & Burns, J. E. (1996). Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 155–162. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.155>
- Esch, H. E., Zhang, S., Srinivasan, M. V., & Tautz, J. (2001). Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature*, 411(6837), 581–583. <https://doi.org/10.1038/35079072>
- Eskov, E. K. (2013). Generation, perception, and use of acoustic and electric fields in honeybee communication. *Biophysics*, 58(6), 827–836. <https://doi.org/10.1134/S0006350913060067>
- Ferrari, S., Silva, M., Guarino, M., & Berckmans, D. (2008). Monitoring of swarming sounds in bee hives for early detection of the swarming period. *Computers and Electronics in Agriculture*, 64(1), 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2008.05.010>
- Field, L. H., & Matheson, T. (1998). Chordotonal organs of insects. *Advances in Insect Physiology*, 27(C). [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60013-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60013-2)

- Gahl, R. A. (1975). The shaking dance of honey bee workers: Evidence for age discrimination. *Animal Behaviour*, 23(PART 1), 230–232. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90068-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90068-8)
- Gardner, K. E., Seeley, T. D., & Calderone, N. W. (2008). Do honeybees have two discrete dances to advertise food sources? *Animal Behaviour*, 75(4), 1291–1300. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.032>
- Gil, M., & De Marco, R. J. (2010). Decoding information in the honeybee dance: Revisiting the tactile hypothesis. *Animal Behaviour*, 80(5), 887–894. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.08.012>
- Gil, M., & Farina, W. (2002). Foraging reactivation in the honeybee *Apis mellifera* L.: Factors affecting the return to known nectar sources. *Naturwissenschaften*, 89(7), 322–325. <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0323-1>
- Gilley, D. C. (2001). The behavior of honey bees (*Apis mellifera ligustica*) during queen duels. *Ethology*, 107(7), 601–622. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00692.x>
- Griffin, S. R., Smith, M. L., & Seeley, T. D. (2012). Do honeybees use the directional information in round dances to find nearby food sources? *Animal Behaviour*, 83(6), 1319–1324. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.003>
- Grooters, H. J. (1987). Influences of queen piping and worker behaviour on the timing of emergence of honey bee queens. *Insectes Sociaux*, 34(3), 181–193. <https://doi.org/10.1007/BF02224083>
- Grozinger, C. M., Richards, J., & Mattila, H. R. (2014). From molecules to societies: Mechanisms regulating swarming behavior in honey bees (*Apis* spp.). *Apidologie*, 45(3), 327–346. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0253-2>
- Grüter, C., Acosta, L. E., & Farina, W. M. (2006). Propagation of olfactory information within the honeybee hive. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(5), 707–715. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0214-0>
- Grüter, C., Balbuena, M. S., & Farina, W. M. (2008). Informational conflicts created by the waggle dance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1640), 1321–1327. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0186>
- Hartfelder, K., Guidugli-Lazzarini, K. R., Cervoni, M. S., Santos, D. E., & Humann, F. C. (2015). Old threads make new tapestry—rewiring of signalling pathways underlies caste phenotypic plasticity in the honey bee, *Apis mellifera* L. In

*Advances in insect physiology* (Vol. 48).  
<https://doi.org/10.1016/bs.aiip.2014.12.001>

- Hasegawa, Y., & Ikeno, H. (2011). How do honeybees attract nestmates using waggle dances in dark and noisy hives? *PLoS ONE*, 6(5).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019619>
- Hill, P. S. M. (2009). How do animals use substrate-borne vibrations as an information source? *Naturwissenschaften*, 96(12), 1355–1371.  
<https://doi.org/10.1007/s00114-009-0588-8>
- Hill, P. S. M., Virant-Doberlet, M., & Wessel, A. (2019). What is biotremology? In P. S. M. Hill, R. Lakes-Harlan, V. Mazzoni, P. M. Narins, M. Virant-Doberlet, & A. Wessel (Eds.), *Biotremology: Studying vibrational behavior* (pp. 15–25). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_2)
- Huang, Z. Y., & Robinson, G. E. (1996). Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(3), 147–158. <https://doi.org/10.1007/s002650050276>
- Hunt, J. H., & Richard, F. J. (2013). Intracolony vibroacoustic communication in social insects. *Insectes Sociaux*, 60(4), 403–417.  
<https://doi.org/10.1007/s00040-013-0311-9>
- Hyland, K. M., Cao, T. T., Malechuk, A. M., Lewis, L. A., & Schneider, S. S. (2007). Vibration signal behaviour and the use of modulatory communication in established and newly founded honeybee colonies. *Animal Behaviour*, 73(3), 541–551.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.006>
- Jensen, I. L., Michelsen, A., & Lindauer, M. (1997). On the directional indications in the round dances of honeybees. *Naturwissenschaften*, 84(10), 452–454.  
<https://doi.org/10.1007/s001140050426>
- Johnson, B. R. (2010). Spatial effects, sampling errors, and task specialization in the honey bee. *Insectes Sociaux*, 57(2), 239–248.  
<https://doi.org/10.1007/s00040-010-0077-2>
- Johnson, B. R. (2010). Division of labor in honeybees: Form, function, and proximate mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3), 305–316. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0874-7>
- Johnson, B. R. (2010). Task partitioning in honey bees: The roles of signals and cues in group-level coordination of action. *Behavioral Ecology*, 21(6), 1373–1379. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq138>

- Johnson, B. R., & Nieh, J. C. (2010). Modeling the adaptive role of negative signaling in honey bee intraspecific competition. *Journal of Insect Behavior*, 23(6), 459–471. <https://doi.org/10.1007/s10905-010-9229-5>
- Katzav-Gozansky, T., Soroker, V., & Hefetz, A. (2002). Honeybees Dufour's gland - Idiosyncrasy of a new queen signal, *Apidologie* 33 (6), 525-537. DOI: 10.1051/apido:2002035
- Kietzman, P. M., & Visscher, P. K. (2015). The anti-waggle dance: Use of the stop signal as negative feedback. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(FEB), 1–5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00014>
- Kilpinen, O., & Storm, J. (1997). Biophysics of the subgenual organ of the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 181(4), 309–318. <https://doi.org/10.1007/s003590050117>
- Kirchner, W. H. (1993). Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24(3), 297–307.
- Kirchner, W. H. (1993). Vibrational signals in the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(3), 169–172. <https://doi.org/10.1007/BF00216597>
- Kirchner, W. H., Lindauer, M., & Michelsen, A. (1988). Honeybee dance communication. *Naturwissenschaften*, 75(12), 629–630. <https://doi.org/10.1007/bf00366482>
- Lakes-Harlan, R., & Strauß, J. (2014). Functional morphology and evolutionary diversity of vibration receptors in insects. In R. B. Cocroft, M. Gogala, P. S. M. Hill, & A. Wessel (Eds), *Studying vibrational communication* (pp. 277–302). Springer-Verlag Berlin-Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3_14)
- Land, B. B., & Seeley, T. D. (2004). The grooming invitation dance of the honey bee. *Ethology*, 110(1), 1–10. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00947.x>
- Lau, C. W., & Nieh, J. C. (2010). Honey bee stop-signal production: Temporal distribution and effect of feeder crowding. *Apidologie*, 41(1), 87–95. <https://doi.org/10.1051/apido/2009052>
- Le Conte, Y., & Hefetz, A. (2008). Primer pheromones in social hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, 523–542. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091434>

- Leadbeater, E., & Hasenjager, M. J. (2019). Honeybee communication: There's more on the dancefloor. *Current Biology*, 29(8), R285–R287. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.009>
- Lindauer, M. (1986). Communication and orientation in honeybees. *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology*, 20(4), 371-379. <https://dx.doi.org/10.1080/00269786.1986.10736508>
- Łopuch, S., & Tofilski, A. (2017). Importance of wing movements for information transfer during honey bee waggle dance. *Ethology*, 123(12), 974–980. <https://doi.org/10.1111/eth.12703>
- Markl, H. (1983). Vibrational communication. In F. Huber & H. Markl. (Eds), *Neuroethology and behavioral physiology* (pp. 332–353). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Doi:10.1007/978-3-642-69271-0\_24
- Maisonnasse, A., Alaux, C., Beslay, D., Crauser, D., Gines, C., Plettner, E., & Le Conte, Y. (2010). New insights into honey bee (*Apis mellifera*) pheromone communication. Is the queen mandibular pheromone alone in colony regulation? *Frontiers in Zoology*, 7, 1–8. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-18>
- Meikle, W. G., & Holst, N. (2015). Application of continuous monitoring of honeybee colonies. *Apidologie*, 46(1), 10–22. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0298-x>
- Mezquida, D.A., & Martínez, J.L. (2009). Platform for beehives monitoring based on sound analysis. A perpetual warehouse for swarm's daily activity. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 7(4), 824-828. <https://doi.org/10.5424/sjar/2009074-1109>
- Michelsen, A. (2003). Signals and flexibility in the dance communication of honeybees. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 189(3), 165–174. <https://doi.org/10.1007/s00359-003-0398-y>
- Michelsen, A. (2014). Mechanical signals in honeybee communication. In R. B. Cocroft, M. Gogala, P. S. M. Hill, & A. Wessel (Eds), *Studying vibrational communication* (pp. 333–347). Springer Berlin-Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3\\_17](https://doi.org/10.1007/978-3-662-43607-3_17)
- Michelsen, A., Andersen, B. B., Storm, J., Kirchner, W. H., & Lindauer, M. (1992). How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(3–4), 143–150. <https://doi.org/10.1007/BF00166696>
- Michelsen, A., Kirchner, W. H., & Lindauer, M. (1986). Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral*

- Ecology and Sociobiology*, 18(3), 207–212.  
<https://doi.org/10.1007/BF00290824>
- Michelsen, A., Kirchner, W. H., Andersen, B. B., & Lindauer, M. (1986). The tooting and quacking of honeybee queens : A quantitative analysis. *Journal of Comparative Physiology*, 158, 605–611.  
<https://doi.org/10.1007/BF00603817>
- Michelsen, A., Towne, W. F., Kirchner, W. H., & Kryger, P. (1987). The acoustic near field of a dancing honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 161(5), 633–643. <https://doi.org/10.1007/BF00605005>
- Mortensen, A., Smith, B., & Ellis, J. D. (2015). The social organization of bees. <https://edis.ifas.ufl.edu/pdf/IN/IN110200.pdf>
- Münch, D., & Amdam, G. V. (2010). The curious case of aging plasticity in honey bees. *FEBS Letters*, 584(12), 2496–2503.  
<https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.04.007>
- Nadrowski, B., Effertz, T., Senthilan, P. R., & Göpfert, M. C. (2011). Antennal hearing in insects - New findings, new questions. *Hearing Research*, 273(1–2), 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.03.092>
- Naug, D. (2008). Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(11), 1719–1725. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0600-x>
- Nieh, J. C. (1993). The stop signal of honey bees: reconsidering its message. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(1), 51–56.  
<https://doi.org/10.1007/BF00164346>
- Nieh, J. C. (1998). The honey bee shaking signal: Function and design of a modulatory communication signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(1), 23–36. <https://doi.org/10.1007/s002650050408>
- Nieh, J. C., & Tautz, J. (2000). Behaviour-locked signal analysis reveals weak 200-300 Hz comb vibrations during the honeybee waggle dance. *Journal of Experimental Biology*, 203(10), 1573–1579.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.203.10.1573>
- Ohtani, T., & Kamada, T. (1980). ‘Worker piping’: The piping sounds produced by laying and guarding worker honeybees. *Journal of Apicultural Research*, 19(3), 154–163. <https://doi.org/10.1080/00218839.1980.11100016>
- Pankiw, T. (2004). Cued in: honey bee pheromones as information flow and collective decision-making. *Apidologie* 35 (2) 217-226. DOI: 10.1051/apido:2004009

- Pastor, K. A., & Seeley, T. D. (2005). The brief piping signal of the honey bee: Begging call or stop signal? *Ethology*, 111(8), 775–784. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01116.x>
- Pettis, J. S., & Pankiw, T. (1998). Grooming behavior by *Apis mellifera* L. in the presence of *Acarapis woodi* (Rennie) (Acari: Tarsonemidae). *Apidologie*, 29(3), 241–253. <https://doi.org/10.1051/apido:19980304>
- Pierce, A. L., Lewis, L. A., & Schneider, S. S. (2007). The use of the vibration signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, *Apis mellifera*. *Ethology*, 113(3), 267–275. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01314.x>
- Pratt, S. C., Kühnholz, S., Seeley, T. D., & Weidenmüller, A. (1996). Worker piping associated with foraging in undisturbed queenright colonies of honey bees. *Apidologie*, 27(1), 13–20. <https://doi.org/10.1051/apido:19960102>
- Preece, K., & Beekman, M. (2014). Honeybee waggle dance error: Adaption or constraint? Unravelling the complex dance language of honeybees. *Animal Behaviour*, 94, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.016>
- Qandour, A., Ahmad, I., Habibi, D., & Leppard, M. (2014). Remote beehive monitoring using acoustic signals. *Acoustics Australia*, 42(3), 204–209. <https://doi.org/10.1007/s40857-015-0016-5>
- Ramsey, M., Bencsik, M., & Newton, M. I. (2017). Long-term trends in the honeybee whooping signal' revealed by automated detection. *PLoS ONE*, 12(2), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171162>
- Ramsey, M., Bencsik, M., & Newton, M. I. (2018). Extensive Vibrational Characterisation and Long-Term Monitoring of Honeybee Dorso-Ventral Abdominal Vibration signals. *Scientific Reports*, 8(1), 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32931-z>
- Ramsey, M. T., Bencsik, M., Newton, M. I., Reyes, M., Pioz, M., Crauser, D., Delso, N. S., & Le Conte, Y. (2020). The prediction of swarming in honeybee colonies using vibrational spectra. *Scientific Reports*, 10(1), 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66115-5>
- Rangel, J., & Seeley, T. D. (2008). The signals initiating the mass exodus of a honeybee swarm from its nest. *Animal Behaviour*, 76(6), 1943–1952. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.004>
- Riley, J. R., Greggers, U., Smith, A. D., Reynolds, D. R., & Menzel, R. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature*, 435(7039), 205–207. <https://doi.org/10.1038/nature03526>

- Rittschof, C. C., & Seeley, T. D. (2008). The buzz-run: how honeybees signal "Time to go!" *Animal Behaviour*, 75(1), 189–197. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.04.026>
- Robles-Guerrero, A., Saucedo-Anaya, T., González-Ramírez, E., & Galván-Tejada, C. E. (2017). Frequency analysis of honey bee buzz for automatic recognition of health status: A preliminary study. *Research in Computing Science*, 142(1), 89–98. <https://doi.org/10.13053/racs-142-1-9>
- Rohrseitz K, & Kilpinen O. (1997) Vibration transmission characteristics of the legs of freely standing honeybees. *Zoology* 100, 80–84.
- Rohrseitz, K., & Tautz, J. (1999). Honey bee dance communication: Waggle run direction coded in antennal contacts? *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 184(4), 463–470. <https://doi.org/10.1007/s003590050346>
- Roubik, D. W. (2012). Ecology and social organization of bees. *ELS*, (June 2012). <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023596>
- Sandeman, D. C., Tautz, J., & Lindauer, M. (1996). Transmission of vibration across honeycombs and its detection by bee leg receptors. *Journal of Experimental Biology*, 199(12), 2585–2594. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.12.2585>
- Sandoz, J. C., Deisig, N., de Brito Sanchez, M. G., & Giurfa, M. (2007). Understanding the logics of pheromone processing in the honeybee brain: From labeled-lines to across-fiber patterns. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 1(DEC), 1–12. <https://doi.org/10.3389/neuro.08.005.2007>
- Schlegel, T., Visscher, P. K., & Seeley, T. D. (2012). Beeping and piping: Characterization of two mechano-acoustic signals used by honey bees in swarming. *Naturwissenschaften*, 99(12), 1067–1071. <https://doi.org/10.1007/s00114-012-0990-5>
- Schneider, S. (1991). Modulation of queen activity by the vibration dance in swarming colonies of the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64(3), 269–278.
- Schneider, S. S. & Lewis, A. L. (2004). The vibration signal, modulatory communication and the organization of labor in honey bees, *Apis mellifera*. *Apidologie*, 35 (2), 117-131. DOI: 10.1051/apido:2004006
- Schneider, S. S., & McNally, L. C. (1991). The vibration dance behavior of queenless workers of the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Behavior*, 4(3), 319–332. <https://doi.org/10.1007/BF01048281>



- Schneider, S. S., Painter-Kurt, S., & Degrandi-Hoffman, G. (2001). The role of the vibration signal during queen competition in colonies of the honeybee, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, 61(6), 1173–1180. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1689>
- Schneider, S. S., Stamps, J. A., & Gary, N. E. (1986a). The vibration dance of the honey bee. I. Communication regulating foraging on two time scales. *Animal Behaviour*, 34(2), 377–385. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80105-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80105-1)
- Schneider, S. S., Stamps, J. A., & Gary, N. E. (1986b). The vibration dance of the honey bee. II. The effects of foraging success on daily patterns of vibration activity. *Animal Behaviour*, 34(2), 386–391. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80106-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80106-3)
- Seeley, T. (1989). The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist*, 77(6), 546-553.
- Seeley, T. D. (1992). The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(6), 375–383. <https://doi.org/10.1007/BF00170604>
- Seeley, T.D. (1995). *The wisdom of the hive*. Harvard University Press.
- Seeley, T.D. (1998). Thoughts on information and integration in honey bee colonies. *Apidologie*, 29 (1-2), 67-80. DOI: 10.1051/apido:19980104
- Seeley, T. D. (2010). *Honeybee democracy*. Princeton University Press. Doi: 10.1515/9781400835959.
- Seeley, T. D., Kühnholz, S., & Weidenmüller, A. (1996). The honey bee's tremble dance stimulates additional bees to function as nectar receivers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(6), 419–427. <https://doi.org/10.1007/s002650050309>
- Seeley, T. D., & Tautz, J. (2001). Worker piping in honey bee swarms and its role in preparing for liftoff. *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 187(8), 667–676. <https://doi.org/10.1007/s00359-001-0243-0>
- Seeley, T. D., Visscher, P. K., Schlegel, T., Hogan, P. M., Franks, N. R., Marshall, J. A. R. (2012). Stop signals provide cross inhibition in collective decision-making by honeybee swarms. *Science*, 335(6064), 108–111. Doi:10.1126/science.1210361

- Seeley, T. D., Weidenmüller, A., & Kühnholz, S. (1998). The shaking signal of the honey bee informs workers to prepare for greater activity. *Ethology*, *104*(1), 10–26. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00026.x>
- Sen Sarma, M. (2001). Honeybees use a 'Speedometer' to navigate successfully. *Resonance*, *6*(6), 82–86. <https://doi.org/10.1007/bf02907369>
- Shi, Y. Y., Huang, Z. Y., Zeng, Z. J., Wang, Z. L., Wu, X. B., & Yan, W. Y. (2011). Diet and cell size both affect queen-worker differentiation through DNA methylation in honey bees (*Apis mellifera*, Apidae). *PLoS ONE*, *6*(4), 2–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018808>
- Simpson, J. (1964). The mechanism of honey-bee queen piping. *Zeitschrift für vergleichende physiologie*, *48*, 277–282. <https://doi.org/10.1007/BF00339456>
- Singla, A. (2020). Dancing bees speak in a code-A Review. *Emergent Life Sciences Research*, *06*(02), 44–53. <https://doi.org/10.31783/elsr.2020.624453>
- Slessor, K. N., Winston, M. L., & Le Conte, Y. (2005). Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Chemical Ecology*, *31*(11), 2731–2745. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-7623-9>
- Srinivasan, M., & Reinhard, J. (2009). The role of scents in honey bee foraging and recruitment. In S. Jarau & M. Hrncir (Eds.), *Food exploitation by social insects: An ecological, behavioral, and theoretical approach* (pp. 165–182). CRC-Press. <https://doi.org/10.1201/9781420075618.ch9>
- Stefanec, M., Oberreiter, H., Becher, M. A., Haase, G., & Schmickl, T. (2021). Effects of sinusoidal vibrations on the motion response of honeybees. *Frontiers in Physics*, *9*(June), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fphy.2021.670555>
- Strauß, J., Stritih-Peljhan, N., & Lakes-Harlan, R. (2019). Determining vibroreceptor sensitivity in insects: The influence of experimental parameters and recording techniques. In P. S. M. Hill, R. Lakes-Harlan, V. Mazzoni, P. M. Narins, M. Virant-Doberlet, & A. Wessel (Eds.), *Biotremology: Studying vibrational behavior* (pp. 209–233). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_11)
- Tautz, J. (1996). Honeybee waggle dance: Recruitment success depends on the dance floor. *Journal of Experimental Biology*, *199*(6), 1375–1381. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.6.1375>
- Tautz, J., (2008). *The buzz about bees: Biology of a superorganism*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. DOI 10.1007/978-3-540-78729-7

- Tautz, J., & Bujok, B. (2006). Bee dance. *Encyclopedia of Language & Linguistics*, 710–714. <https://doi.org/10.1016/b0-08-044854-2/00826-9>
- Tautz, J., Casas, J., & Sandeman, D. (2001). Phase reversal of vibratory signals in honeycomb may assist dancing honeybees to attract their audience. *Journal of Experimental Biology*, 204(21), 3737–3746. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.21.3737>
- Tautz, J., & Lindauer, M. (1997). Honeybees establish specific sites on the comb for their waggle dances. *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 180(5), 537–539. <https://doi.org/10.1007/s003590050070>
- Tautz, J., Rohrseltz, K., & Sandeman, D. C. (1996). One-strided waggle dance in bees. *Nature*, 382(6586), 32. <https://doi.org/10.1038/382032a0>
- Terenzi, A., Cecchi, S., & Spinsante, S. (2020). On the importance of the sound emitted by honey bee hives. *Veterinary Sciences*, 7(4), 1–14. <https://doi.org/10.3390/vetsci7040168>
- Thom, C. (2003). The tremble dance of honey bees can be caused by hive-external foraging experience. *Journal of Experimental Biology*, 206(13), 2111–2116. <https://doi.org/10.1242/jeb.00398>
- Thom, C., Gilley, D. C., & Tautz, J. (2003). Worker piping in honey bees (*Apis mellifera*): The behavior of piping nectar foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(4), 199–205. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0567-y>
- Towne, W. F., & Moscrip, H. (2008). The connection between landscapes and the solar ephemeris in honeybees. *Journal of Experimental Biology*, 211(23), 3729–3736. <https://doi.org/10.1242/jeb.022970>
- Trhlin, M., & Rajchard, J. (2011). Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.): A review. *Veterinarni Medicina*, 56(6), 265–273. <https://doi.org/10.17221/1543-VETMED>
- Tsujuchi, S., Sivan-Loukianova, E., Eberl, D. F., Kitagawa, Y., & Kadowaki, T. (2007). Dynamic range compression in the honey bee auditory system toward waggle dance sounds. *PLoS ONE*, 2(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000234>
- Visscher, K. K. (2009). Dance language. In V. Rech, & R. Carde (Eds), *Encyclopedia of Insects* (2nd ed., pp. 248-251). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00075-8>
- Visscher, P. K., & Seeley, T. D. (2007). Coordinating a group departure: Who produces the piping signals on honeybee swarms? *Behavioral Ecology and*

*Sociobiology*, 61(10), 1615–1621. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0393-3>

Von Frisch, K. (1967). *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press.

Wang, Z., & Tan, K. (2019). Honey bee alarm pheromone mediates communication in plant-pollinator-predator interactions. *Insects*, 10(10). <https://doi.org/10.3390/insects10100366>

Witzany, G. (2010). *Biocommunication and natural genome editing*. Springer Dordrecht. DOI 10.1007/978-90-481-3319-2

Wright, G. A., Nicolson, S. W., & Shafir, S. (2018). Nutritional physiology and ecology of honey bees. *Annual Review of Entomology*, 63(October), 327–344. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043423>

Tautz, J. (2008). *The buzz about bees*. Springer. Doi: 10.1007/978-3-540-78729-7

Zgank, A. (2020). Bee swarm activity acoustic classification for an iot-based farm service. *Sensors (Switzerland)*, 20(1). <https://doi.org/10.3390/s20010021>

## **ΕΛΛΗΝΙΚΗ**

Παπαδόπουλος, Η. (2014). *Μέλισσα: Εκτροφή και νοσήματα*. Εκδόσεις Κορδάλη. Χ. & Β. Ο.Ε.

Χαριζάνης, Π. (1996). *Μέλισσα και μελισσοκομική τεχνική*. Εκδόσεις Μελισσοκομική Επιθεώρηση Ν. Παππάς.