

膜翅目昆虫杜氏腺形态结构、内分泌物与功能的研究进展

朱家颖, 叶恭银*, 胡 萃

(浙江大学昆虫科学研究所 杭州 310029)

摘要: 杜氏腺为膜翅目雌性昆虫生殖器官中的一外分泌腺体, 外形呈囊腔状, 内含丰富的油状分泌物。其内分泌物主要为饱和与不饱和烃类化合物, 有着辅助产卵、释放信息素及作幼虫食物等多方面的功能。本文对杜氏腺的形态结构、内分泌物合成途径、化学组分及其生理和生态学功能进行了综述。

关键词: 杜氏腺; 形态结构; 来源; 化学成分; 信息素

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)06-0616-05

Research progress on morphology, secretion and function of Dufour gland in Hymenoptera

ZHU Jia-Ying, YE Gong-Yin*, HU Cui (Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Dufour gland is an abdominal exocrine gland associated to the reproductive apparatus in all aculeate hymenopteran females. It is morphologically similar and of tubular shape with numerous oily secrete contents. Most of the secretions are blends of saturated and unsaturated hydrocarbons. A broad array of these chemicals were involved in a number of physiological and semiochemical functions, such as assisting reproduction as lubricant to fast the egg laid, playing intricate roles in communication and defense as pheromone, serving as larval food, etc. In this article, the morphology and chemical composition of Dufour gland were introduced, the ways that the secretions are synthesized were discussed, and the functions of the secretions were reviewed.

Key words: Dufour gland; morphology; source; chemical component; pheromone

膜翅目昆虫雌性生殖器官中有两类特殊的腺体: 杜氏腺(Dufour gland)和毒腺(poison gland), 也叫碱腺(alkaline gland)和酸腺(acid gland)。杜氏腺和毒腺具有分泌、贮藏和排泄特殊化学物质的功能, 附着于产卵器, 一般开口于阴道背部或输卵管, 由产卵针将分泌物排出体外。杜氏腺系外分泌腺体, 于1835年由Dufour最先进行描述并以其名命名, 存在于所有膜翅目针尾部昆虫中。从命名至今, 一直备受学者关注, 并开展了大量研究, 这些研究主要集中于形态结构、内分泌物化学组成、内分泌物的功能及其合成途径, 主要研究对象为蚂蚁、蜜蜂、胡蜂和寄生蜂(Abdalla and Cruz-Landim, 2000; Abdalla, 2006)。因杜氏腺分泌物拥有许多特殊功能, 其功能研究及功能物质鉴定、分离, 在行为学和生态学上具

有很大的理论意义和实践价值。为此, 本文就杜氏腺形态结构和内含物化学组成及功能的研究动态作一概述。

1 形态结构

杜氏腺大小因昆虫个体大小存在差异, 大多数蚂蚁和寄生蜂的杜氏腺一般长度在1 mm左右, 而蜜蜂总科中某些蜜蜂的杜氏腺一般长为十几毫米, 甚至几十毫米(Attygalle *et al.*, 1990; Bart and Farley, 1990; Billen, 1990; Howard and Baker, 2003; Gnatzy *et al.*, 2004)。杜氏腺大小不仅因昆虫种类不同存在差异, 也因社会等级、年龄以及分工不同存在较大差异, 此外还与分泌活性有关(Billen *et al.*,

基金项目: 国家自然科学基金项目(30170626)

作者简介: 朱家颖, 男, 1984年10月生, 云南人, 博士研究生, 从事昆虫生理生化与分子生物学研究

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: chu@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2006-12-13; 接受日期 Accepted: 2007-05-24

2001)。在蚂蚁中,工蚁杜氏腺较防卫蚁大,年轻个体大于老年个体,处女蚁后大于交配蚁后(Billen, 1990)。在蜜蜂总科中,杜氏腺的发育程度在不同科间存在较大差异,分舌蜂科(Colletidae)、隧蜂科(Halictidae)和地蜂科(Andrenidae)杜氏腺较大,切叶蜂科(Megachilidae)杜氏腺在直径和长度上都有缩短趋势,条蜂科(Anthophoridae)杜氏腺在长度和宽度上都有所退化,蜜蜂科(Apidae)杜氏腺很小或发育不全,麦蜂亚科(Meliponinae)杜氏腺甚至消失(Abdalla and Cruz-Landim, 2000)。在社会性有刺蜜蜂中,蜂王和工蜂都有杜氏腺,蜂王的较大,而无刺蜜蜂中工蜂一般不存在此腺体,且其大小与卵巢发育及生殖状况密切相关(Cruz-Landim *et al.*, 2005)。在寄生蜂中,杜氏腺的长度随日龄增加而增长,发育到一定程度后就保持稳定(张忠, 2005)。

在所有膜翅目昆虫中,杜氏腺外形相似,通常呈管状或囊状,不分叉;基部较细,一般呈柄状;外有肌肉和微气管包围,并有神经纤维分布(Gantzy *et al.*, 2004; Grasso *et al.*, 2005; Billen, 2006)。杜氏腺内部为囊腔,有丰富的油状内含物。腔体由一层上皮细胞和外表皮包裹而成。腔体内侧,有上皮细胞紧密排列,靠血淋巴一面紧粘附在基膜上。上皮细胞圆柱形,细胞膜顶端呈不规则状,细胞核单核或多核,卵圆形或多角形,位于细胞中央或下部(Billen *et al.*, 2001; Gnatzy *et al.*, 2004)。上皮细胞细胞质中具有丰富的光滑型内质网、线粒体和高尔基体,还存在大量自由核糖体,有时也存在粗糙型内质网,内质网上有少许囊泡(Billen, 1990, 2006; Billen *et al.*, 2001; Gnatzy *et al.*, 2004)。根据Noirot和Quennedey(1974)提出的昆虫上皮细胞区分标准,有的膜翅目昆虫杜氏腺中只有Ⅰ型细胞,如意大利蜜蜂*Apis mellifera*和*Liris niger*,而有的兼有Ⅰ和Ⅱ型细胞(Gnatzy *et al.*, 2004)。

2 内分泌物来源

杜氏腺作为一特殊的分泌器官,其内分泌物的合成和排泄有着独特的机制,主要由自身腺体细胞合成,成分丰富的虫体血淋巴也是其组分的重要来源。杜氏腺上皮细胞细胞质中发达的线粒体、光滑型内质网和高尔基体因有很强的物质合成和运输功能,它们为杜氏腺提供了大量的碳氢化合物和酯类,这些细胞器的存在也是外分泌腺体普遍具有的现象。有的昆虫杜氏腺末梢与绛血细胞相连并由分泌细胞组成,杜氏腺中的物质可能由此末梢分泌而来。

此外,杜氏腺上皮细胞细胞质中的分泌囊泡也能够分泌碳氢化合物。有的杜氏腺腺体细胞属于Noirot和Quennedey(1974)所描述的Ⅰ型细胞,该类细胞所合成的物质部分来自血淋巴,并由表皮排出。这一细胞形态结构表明,至少杜氏腺中的部分分泌物直接来自虫体血淋巴,但进入杜氏腺的途径还未完全清楚,有可能是通过细胞间隙,然后储存于角质层中,但并没有通过上皮细胞(Abdalla and Cruz-Landim, 2005)。来自不同地域同种个体之间,杜氏腺内分泌物存在的差异可能是由不同地域昆虫食性及食物原料不一引起血淋巴组成不一,而杜氏腺又从血淋巴中吸取物质,最终形成连锁反应而致。Gozansky等(1997)利用同位素示踪技术发现意大利蜜蜂杜氏腺中的碳氢化合物全部来自于血淋巴。Howard等(2003)对一蜚蜂杜氏腺分泌物及血淋巴化学组成关系的研究也证实了此观点。其他一些杜氏腺内分泌物种内地域差异性的研究同样也证实了此观点(Gökcen *et al.*, 2002)。还有一些学者认为杜氏腺内分泌物来自于虫体表皮,熊蜂杜氏腺内分泌化学物质的研究表明,其虫体表皮和杜氏腺分泌物具有相同的碳氢化合物(Tengö *et al.*, 1991; Oldham *et al.*, 1994)。

3 内分泌物组分及功能

杜氏腺主要内分泌物为碳氢化合物、酯类及挥发性含氧化合物,这些物质有各种各样的功能,其最原始的功能主要与雌性生殖有关。杜氏腺在进化中,不仅形态学上发生了改变,其内分泌物的功能也发生了进化,有脱离与雌性繁殖相关的倾向,这一改变是伴随昆虫信息交流和防御功能的需要而产生的,这些功能在昆虫行为和化学生态方面起重要作用。

在蚂蚁中,杜氏腺最主要的功能是释放踪迹信息素、警戒信息素和召集素,同时也产生性信息素及蚁后控制信息素等(Grasso *et al.*, 1998; Kohl *et al.*, 2001; Blatrix *et al.*, 2002; Schulz *et al.*, 2002; Ruano *et al.*, 2005; Witte *et al.*, 2007)。蚂蚁杜氏腺中发现的碳氢化合物主要为饱和直链烷烃,烯烃和炔烃不是很常见,其次还有帖类、酮类、醇类和酯类,其中绝大部分碳氢化合物为短链烷烃。蚂蚁杜氏腺还能分泌蚁酸,蚁酸是最简单的一种有机酸,为蚂蚁所特有的一种分泌物。其分泌的蚁酸、十一碳烷、十三碳烷、乙酸癸酯和醋酸十二酯具有防御作用,以短链烷烃为熔剂,通过气管系统注射入昆虫体内产生致死

作用。十一碳烷、乙酸癸酯和醋酸十二酯还是信息化合物(Löfqvist, 1977)。蚂蚁杜氏腺中最常见的酯类为长链酯类(Attygalle *et al.*, 1990), 蚁后中的含量较工蚁的高(Maile *et al.*, 2000)。法尼烯的异构体和同系物也普遍存在于蚂蚁杜氏腺中, 但 16, 17 和 18 个碳原子的法尼烯异构体至今都没有发现(Attygalle and Morgan, 1984)。在澳大利亚大眼响蚁 *Nothomyrmecia macrops* 和 *Aenictus rotundatus* 防卫蚁中还发现了 springene (Oldham *et al.*, 1994); *Zacryptocerus pusillus* 中首次发现了醛类(Morgan *et al.*, 2006); 盘腹蚁属 *Aphaenogaster* 中发现烟碱(如毒藜碱和 anabaseine)(Leclercq *et al.*, 2001); *Crematogaster brevispinosa rochai* 中鉴定出 furanocembrenoid 类二萜, 该萜类物质具有很强的毒性, 起到很好的防卫作用(Leclercq *et al.*, 2000); *Camponotus socius* 中发现(2S, 4R, 5S)-2, 4-dimethyl-5-hexanolide 和 2, 3-dihydro-3, 5-dihydroxy-6-methylpyran-4-one 两种具有方向定位作用的化合物(Kohl *et al.*, 2001); *Gnamptogenys striatula* 中 4-methylgeranyl ester 的混合物和弓背蚁属 *Camponotus* 中的 3, 5-dimethyl-6-(1'-methylpropyl)-tetrahydro-2H-pyran-2-one 及 3, 4-dihydro-8-hydroxy-3, 5, 7-trimethyliso-coumarin 可作为踪迹信息素(Blatrix *et al.*, 2002; Kohl *et al.*, 2003)。此外, 蚂蚁杜氏腺内分泌物组分, 因昆虫年龄而变化, 还因社会分工不同而存在差异。工蚁幼蚁杜氏腺内含物组分简单, 仅由几个类型的碳氢化合物组成, 年龄较大工蚁杜氏腺则能够分泌许多信息化合物。

在蜜蜂中, 杜氏腺也有许多功能。它能够分泌非亲水性胶状物, 用于筑巢, 同时还产生性引诱剂、巢穴标记物、卵识别物、踪迹信息素及卵包被物, 甚至为幼蜂提供食物及作为食物源标记信息素(Hefetz, 1990; Martin *et al.*, 2002; Katzav-Gozansky *et al.*, 2006; Malka *et al.*, 2007)。蜜蜂杜氏腺分泌物主要为饱和与不饱和的大环内酯、碳氢化合物、类萜、酮类和酯类等。酯类一般具有双重功能, 首先能够用来筑巢和作为食物, 其次是作信息素。蜜蜂杜氏腺分泌物组成在不同种间存在较大差异, 独居蜂(solitary bee) 中, 分舌蜂科为饱和与不饱和大环内酯类及碳氢化合物, 隧蜂科为大环内酯类和少量酯类, 地蜂科为萜烯碳氢化合物和萜烯酯类, 准蜂科(Melittidae) 为烷基酯类, 条蜂科为萜烯、三脂酰甘油及饱和与不饱和的碳氢化合物, 切叶蜂科为内酯类、酯类、spiroacetal、酮类、乙醇及碳氢化合物(Cruz-López *et al.*, 2001)。蜜蜂杜氏腺分泌物还因社会阶

层不同而存在差异, 蜂王中一般由碳氢化合物和酯类组成, 而工蜂中只有碳氢化合物, 酯类是工蜂进行卵识别和亲缘识别的信息物质(Abdalla *et al.*, 2006)。有时碳氢化合物也用于亲缘识别, 但只存在于支链烷烃(Martin *et al.*, 2004)。酯类还能调节工蜂的卵搬运及卵食行为, 以维持自身种群稳定(Martin *et al.*, 2005)。

在社会性胡蜂中, Biller(1987) 认为杜氏腺内分泌物在雌蜂产卵过程中起润滑阴道的作用, 当卵产出后, 这些物质还能把卵粘附在支持物上。非寄生性胡蜂杜氏腺分泌物有利于亲缘识别和卵附着于蜂巢, 寄生性胡蜂蜂王杜氏腺分泌物还具有刺激作用, 能扰乱或改变其他蜂王识别自我巢穴, 也可能有改变工蜂行为促使其侵占其他巢穴, 利于侵占行为进行(Schmidt *et al.*, 1984)。马蜂属 *Polistes* 胡蜂杜氏腺分泌物还有卵标记信息素和踪迹信息素的作用(Dowing, 1991; Clarke *et al.*, 1999)。胡蜂杜氏腺分泌物也可作幼蜂食物, 筑巢和维持种群稳定, 防卫巢穴受蚂蚁侵犯(Sledge *et al.*, 2000)。现已对 *Parishnogaster jacobsoni*、*Liostenogaster flavolineata* (Keegans *et al.*, 1993)、柞蚕马蜂 *Polistes dominulus* (Dani *et al.*, 1996)、*Polybia sericea* (Clarke *et al.*, 1999)、*Eustenogaster fraterna*、*E. hauxwellii*、*Liostenogaster tutua*、*Parishnogaster* sp. (sim. *jacobsoni*) (Sledge *et al.*, 2000)、*Liris niger* (Gnatzy *et al.*, 2004) 等胡蜂杜氏腺化学组分进行了分析, 它们主要由 21 到 35 个碳原子的长链烷烃组成, 一般和外骨骼中的相似, 其中甲基支链烷烃有亲缘识别作用。除烷烃外, *P. jacobsoni* 和 *L. flavolineata* 中存在香烷氧基乙醇和棕榈酸; *E. fraterna*、*E. hauxwellii*、*L. tutua* 和 *Parishnogaster* sp. (sim. *jacobsoni*) 中存在醇类; *Polybia sericea* 中存在烷基醛类及芳香醛类、酮类、3-苯基丙酸、脂肪酸类、橙花叔醇、macrolactone 和 pyranone; *L. niger* 中还存在胆固醇、蜡酯和醋酸酯。

在寄生蜂中, 仅对姬蜂科(Ichneumonidae)、茧蜂科(Braconidae)、肿腿蜂科(Bethyridae) 和金小蜂科(Pteromalidae) 中为数不多的几种寄生蜂进行过研究。寄生蜂杜氏腺分泌物能促进交配和抑制重寄生发生, 同时含有性信息素、寄主标记物及其他一些寄主与寄生蜂之间的通信物质(Guillot *et al.*, 1974; Weseloh, 1976; Hubbard *et al.*, 1987; Syvertsen *et al.*, 1995; Marris *et al.*, 1996)。对仓蛾姬蜂 *Venturia canescens* (Marris *et al.*, 1996)、黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* (Syvertsen *et al.*, 1995)、烟仓麦

蛾茧蜂 *Habrobracon hebetor* (Howard *et al.* , 2003) 小茧蜂 *Bracon cephi*、*B. lissogaster* (Baker *et al.* , 2005) 红跗头甲肿腿蜂 *Cephalonomia tarsalis*、瓦氏肿腿蜂 *C. waterstoni*、米象金小蜂 *Anisopteromalus calandrae* 和 *Pteromalus cerealellae*(Howard and Baker , 2003) 的杜氏腺内分泌物化学组分进行分析 ,发现这些寄生蜂杜氏腺内分泌物主要由丰富的饱和和不饱和烷烃组成 ,同时烯烃类物质也很多 ,在烟仓麦蛾茧蜂中还鉴定出二萜、香叶基芳樟醇和 β 法尼烯及其类似物。

除以上所提到的化学成分外 ,杜氏腺中还有丰富的可溶性蛋白质 ,现只对 *L. niger* 作过分析 (Gnatzy *et al.* , 2004)。 *L. niger* 杜氏腺中具有许多多肽 ,分子量范围在 14 ~ 200 kD 之间 ,其中以 34 , 36 39 41 和 46 kD 蛋白为高丰度蛋白 ,但可能还有很多低丰度蛋白未检测到。

4 展望

自 19 世纪 30 年代 ,国外就对杜氏腺的形态学、内分泌物的生理功能及其活性成分的分离鉴定等方面进行了大量的研究 ,而国内罕见有相关的研究报道。到目前为止 ,有关杜氏腺的研究尚待解决的问题仍很多 ,主要包括 : (1)杜氏腺内分泌物有着复杂的来源途径 ,其完善的合成机制及来源方式尚不清楚 ,需深入的探究阐释 ; (2)杜氏腺内存在丰富的蛋白质 ,但未有功能研究报道 ,这些蛋白质有可能有着和毒液蛋白一样独特而多样的生理功能 ,蕴涵着很好的研究价值 ; (3)虽已明确了杜氏腺内分泌物的许多生理和生态学功能 ,但对究竟是哪些化合物在起这些功能的了解还很少 ,功能物质的分离鉴定有待进一步深入。

参 考 文 献 (References)

Abdalla FC , 2006. Morphological , chemical and developmental aspects of the Dufour gland in some eusocial bees (Hymenoptera , Apidae) : a review. *Rev. Bras. Entomol.* , 50 : 153 – 162.

Abdalla FC , Cruz-Landim CD , 2000. Dufour glands in the hymenopterans (Apidae , Formicidae , Vespidae) : a review. *Rev. Brasil. Biol.* , 61 : 95 – 106.

Abdalla FC , Cruz-Landim CD , 2005. Dufour gland occurrence , morphology and ultrastructure in *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera : Apidae). *Neotrop. Entomol.* , 34 : 47 – 57.

Attygalle AB , Billen JPJ , Jackson BD , Morgan ED , 1990. Morphology and chemical contents of Dufour glands of *Pseudomyrmex* ants (Hymenoptera : Formicidae). *Z. Naturforsch. C* , 45 : 691 – 697.

Attygalle AB , Morgan ED , 1984. Chemicals from the glands of ants. *Chem.*

Soc. Rev. , 13 : 245 – 278.

Baker J , Howard R , Morrill W , Meers S , Weaver D , 2005. Acetate esters of saturated and unsaturated alcohols (C₁₂ – C₂₀) are major components in Dufour glands of *Bracon cephi* and *Bracon lissogaster* (Hymenoptera : Braconidae) , parasitoids of the wheat stem sawfly , *Cephus cinctus* (Hymenoptera : Cephidae). *Biochem. Syst. Ecol.* , 33 : 757 – 769.

Bart K , Farley P , 1990. Ultrastructure of Dufour 's gland in *Formica glacialis* (Hymenoptera : Formicidae). *Trans. Am. Microsc. Soc.* , 109 : 107 – 111.

Billen J , Grasso DA , Mori A , Le Moli F , 2001. Structural and functional changes of the Dufour gland in gynes of the amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera , Formicidae). *Zoomorphology* , 121 : 55 – 61.

Billen J , 2006. Morphology and ultrastructure of the Dufour gland in workers of social wasps (Hymenoptera , Vespidae). *Arthropod Struct. Dev.* , 35 : 77 – 84.

Billen JPJ , 1987. New structural aspects of the Dufour 's gland and venom gland in social insects. *Naturwissenschaften* , 74 : 340 – 341.

Billen JPJ , 1990. Morphology and ultrastructure of the Dufour 's and venom gland in the ant *Myrmecia gulosa* (Fabr.) (Hymenoptera : Formicidae). *Aust. J. Zool.* , 38 : 305 – 315.

Blatrix R , Schulz C , Jaisson P , Francke W , Hefetz A , 2002. Trail pheromone of ponerine ant *Gnamptogenys striatula* : 4-methylgeranyl esters from Dufour 's gland. *J. Chem. Ecol.* , 28 : 2 557 – 2 567.

Clarke SR , Dani FR , Jones GR , Morgan ED , Turillazzi S , 1999. Chemical analysis of the swarming trail pheromone of the social wasp *Polybia sericea* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Insect Physiol.* , 45 : 877 – 883.

Cruz-Landim CD , Abdalla FC , Gracioli-Vitti LF , 2005. Morphological and functional aspects of volatile producing glands in bees (Hymenoptera : Apidae). *Insect Sci.* , 12 : 467 – 480.

Cruz-López L , Patricio EFLRA , Morgan ED , 2001. Secretions of stingless bees : the Dufour gland of *Nannotrigona testaceicornis*. *J. Chem. Ecol.* , 27 : 69 – 80.

Dani FR , Fratini S , Turillazzi S , 1996. Behavioural evidence for the involvement of Dufour 's gland secretion in nestmate recognition in the social wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera : Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* , 38 : 311 – 319.

Dowing HA , 1991. A role of the Dufour 's gland in the dominance interactions of the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Insect. Behav.* , 4 : 557 – 565.

Gnatzy W , Volknandt W , Schulz S , 2004. Dufour gland of the digger wasp *Liris niger* : structure and developmental and biochemical aspects. *Cell Tissue Res.* , 315 : 125 – 138.

Gökçen OA , Morgan ED , Dani FR , Agosti D , Wehner R , 2002. Dufour gland contents of ants of the *Cataglyphis bicolor* group. *J. Chem. Ecol.* , 28 : 71 – 87.

Gozansky TK , Soroker V , Hefetz A , 1997. The biosynthesis of Dufour 's gland constituents in queens of the honeybee (*Apis mellifera*). *Invertebr. Neurosci.* , 3 : 239 – 243.

Grasso DA , Mori A , Le Moli F , 1998. Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera , Formicidae). *Insectes Soc.* , 45 : 85 – 96.

Grasso DA , Mori A , Le Moli F , Billen J , 2005. Morpho-functional comparison of the Dufour gland in the female castes of the Amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera , Formicidae). *Zoomorphology* ,

- 124 : 149 – 153.
- Guillot FS , Joiner RL , Vinson SB , 1974. Host discrimination : isolation of hydrocarbons from Dufour 's gland of a braconid parasitoid. *Ann. Entomol. Soc. Am.* , 67 : 720 – 721.
- Hefetz A , 1990. Individual badges and specific messages in multicomponent pheromones of bees (Hymenoptera : Apidae). *Entomol. Gener.* , 15 : 103 – 113.
- Howard RW , Baker JE , 2003. Morphology and chemistry of Dufour glands in four ectoparasitoids : *Cephalonomia tarsalis* , *C. waterstoni* (Hymenoptera : Bethyidae) , *Anisopteromalus calandrae* , and *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Comp. Biochem. Physiol. B* , 135 : 153 – 167.
- Howard RW , Baker JE , Morgan ED , 2003. Novel diterpenoids and hydrocarbons in the Dufour gland of the ectoparasitoid *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera : Braconidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 54 : 95 – 109.
- Hubbard SF , Marris GC , Reynolds AJ , Rowe GW , 1987. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *J. Anim. Ecol.* , 56 : 387 – 404.
- Katzav-Gozansky T , Boulay R , Soroker V , Hefetz A , 2006. Queen pheromones affecting the production of queen-like secretion in workers. *J. Comp. Physiol. A* , 192 : 737 – 742.
- Keegans SJ , Morgan ED , Turillazzi S , Jackson BD , Berresford G , Billen J , 1993. The Dufour gland and secretion placed on eggs of two species of social wasp , *Liostenogaster flavolineata* and *Parischnogaster jacobsoni* (Vespidae , Stenogastrinae). *J. Chem. Ecol.* , 19 : 279 – 290.
- Kohl E , Hölldobler B , Bestmann HJ , 2003. Trail pheromones and Dufour gland contents in three *Camponotus* species (*C. castaneus* , *C. balzani* , *C. sericeiventris* : Formicidae , Hymenoptera). *Chemoecology* , 13 : 113 – 122.
- Kohl E , Hölldobler B , Bestmann HJ , 2001. Trail and recruitment pheromones in *Camponotus socius* (Hymenoptera : Formicidae). *Chemoecology* , 11 : 67 – 73.
- Leclercq S , Charles S , Daloze D , Braekman JC , Aron S , Pasteels JM , 2001. Absolute configuration of anabasine from *Messor* and *Aphaenogaster* ants. *J. Chem. Ecol.* , 27 : 945 – 952.
- Leclercq S , de Biseau JC , Braekman JC , Daloze D , Quinet Y , Luhmer M , Sundine A , Pasteels JM , 2000. Furanocembranoid diterpenes as defensive compounds in the Dufour gland of the ant *Crematogaster brevispinosa rochai*. *Tetrahedron* , 56 : 2 037 – 2 042.
- Löfqvist J , 1977. Toxic properties of the chemical defence systems in the competitive ants *Formica rufa* and *F. sanguinea*. *Oikos* , 28 : 137 – 151.
- Maile R , Jungnickel H , Morgan ED , Ito F , Billen J , 2000. Secretion of venom and Dufour glands in the ant *Leptogenys diminuta*. *J. Chem. Ecol.* , 26 : 2 497 – 2 506.
- Malka O , Shnieor S , Hefetz A , Katzav-Gozansky T , 2007. Reversible royalty in worker honeybees (*Apis mellifera*) under the queen influence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* , 61 : 465 – 473.
- Marris GC , Hubbard SF , Scrimgeour C , 1996. The perception of genetic similarity by the solitary parthenogenetic parasitoid *Venturia canescens* , and its effects on the occurrence of superparasitism. *Entomol. Exper. Appl.* , 78 : 167 – 174.
- Martin SJ , Beekman M , Wossler TC , Ratnieks FLW , 2002. Parasitic cape honeybee workers , *Apis mellifera capensis* , evade policing. *Nature* , 415 : 163 – 165.
- Martin SJ , Chaline N , Drijfhout F , Jones GR , 2005. Role of esters in egg removal behaviour in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* , 59 : 24 – 29.
- Martin SJ , Jones GR , Chaline N , Ratnieks FW , 2004. Role of hydrocarbons in egg recognition in the honeybee. *Physiol. Entomol.* , 29 : 395 – 399.
- Morgan ED , Keegans SJ , Billen J , 2006. Exocrine chemistry of the myrmicine ant *Zacryptocerus pusillus* (Hymenoptera : Formicidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 63 : 11 – 14.
- Noirot C , Quennedey A , 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Annu. Rev. Entomol.* , 19 : 61 – 80.
- Oldham N , Billen J , Morgan ED , 1994. On the similarity of the Dufour 's gland secretion and the cuticular hydrocarbons of some bumble bees. *Physiol. Entomol.* , 19 : 115 – 123.
- Ruano F , Hefetz A , Lenoir A , Francke W , Tinaut A , 2005. Dufour 's gland secretion as a repellent used during usurpation by the slave-maker ant *Rossomyrmex minuchae*. *J. Insect Physiol.* , 51 : 1 158 – 1 164.
- Schmidt TJO , Reed HC , Akre RD , 1984. Venoms of a parasitic and two nonparasitic species of yellowjackets (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* , 57 : 316 – 322.
- Schulz CM , Lehmann L , Blatrix R , Jaisson P , Hefetz A , Francke W , 2002. Identification of new homoterpene esters from Dufour 's gland of the ponerine ant *Gnamptogenys striatula*. *J. Chem. Ecol.* , 28 : 2 541 – 2 555.
- Sledge MF , Fortunato A , Turillazzi S , Francescato E , Hashim R , Moneti G , Jones GR , 2000. Use of Dufour 's gland secretion in nest defence and brood nutrition by hover wasps (Hymenoptera , Stenogastrinae). *J. Insect Physiol.* , 46 : 753 – 761.
- Syværtsen TC , Jackson LL , Blomquist GJ , Vinson SB , 1995. Alkadienes mediating courtship in the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera : Braconidae). *J. Chem. Ecol.* , 21 : 1 971 – 1 989.
- Tengö J , Hefetz A , Bertsch A , Schmitt U , Lübke G , Franke W , 1991. Species specificity and complexity of Dufour 's gland secretion of bumble bees. *Comp. Biochem. Physiol. B* , 99 : 641 – 646.
- Weseloh RM , 1976. Dufour 's gland : source of sex pheromone in a hymenopterous parasitoid. *Science* , 193 : 695 – 697.
- Witte V , Abrell L , Attygalle AB , Wu XG , Meinwald J , 2007. Structure and function of Dufour gland pheromones from the crazy ant *Paratrechina longicornis*. *Chemoecology* , 17 : 63 – 69.
- Zhang Z , 2005. Biochemical Characters and Physiological Functions of Venoms from Two Peromalid Wasps , *Pteromalus puparum* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera : Pteromalidae). PhD Dissertation , Zhejiang University . [张忠 , 2005. 蝶蛹金小蜂和丽蝇蛹集金小蜂毒液的生化特性与生理功能. 浙江大学博士学位论文]