Zur Feinstruktur der Bienenantenne

Autor(en): **Foelix, Rainer / Erb, Bruno / Kaufmann, Peter**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **36 (2005)**

PDF erstellt am: **26.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-173112

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

RAINER FOELIX, BRUNO ERB & PETER KAUFMANN †

Zur Feinstruktur der Bienenantenne

Fine structural aspects of the bee antenna

The fact that insects have a well developed sense of smell has been known for a long time. However, the location of this sense was disputed until the famous experiments of KARL VON FRISCH (1919). He could prove that the antennae of a bee correspond to our nose, and that bees can distinguish odours about as well as we do.

Basically, two types of olfactory organs occur on the distal part of a bee's antenna, i.e. thin-walled hair sensilla and small plate organs (sensilla placodea). A single antenna of a worker bee bears about 2'500 plate organs and about the same number of different sensory hairs. Since most of these sense organs are multiply innervated, the number of sensory nerve fibers is much higher, about 65'000 in one antenna. The plate organs are typical for hymenopterans and have received special attention from both morphologists and physiologists. Especially puzzling was the question of how odours could pass through the antennal cuticle and stimulate the fine nerve endings of the sensory cells. Only with very high magnifications of electron microscopes was it possible to demonstrate thousands of minute pores (15-30 nm), which probably provide a pathway for the odour molecules.

The internal organization of the bee's antenna shows a solid cuticle wall (15 µm thick) which is perforated by thousands of sensilla, an underlying epithelium containing the sensory cell bodies, and a central hemolymph space that is traversed by two sensory nerves, branching tracheae and a single artery. Muscle cells occur only in the proximal part of the antenna (scapus), but are lacking in the distal segments (flagellum).

1. Einleitung

Dass Bienen riechen können, weiss man seit langem. Wo aber haben die Bienen ihre ‚Nase'? Obwohl MCINDOO (1914) hierzu viele aussagekräftige Experimente gemacht hatte, kam er doch nicht auf die richtige Antwort. Erst als einige Jahre später KARL VON FRISCH (1919, 1921) seine mittlerweilen klassischen Arbeiten zum Geruchssinn der Biene veröffentlichte, war es klar, dass Bienen mit ihren Fühlern (Antennen) riechen. VON FRISCH hatte Honigbienen auf verschiedene Düfte dressiert und folgendes festgestellt: (1) Bienen besitzen ein gutes Riechvermögen, allerdings nur im Nahbereich von wenigen cm; (2) Bienen können verschiedene Düfte gut unterscheiden, und (3) die Geruchsorgane müssen auf den Antennen liegen, denn eine Amputation der Antennen führte zu einem Verlust des Geruchssinnes. Tatsächlich genügte es, nur die acht distalen Antennensegmente abzuschneiden, um den vollständigen Ausfall des Geruchssinnes zu erreichen; wurden dagegen nur die letzten vier Segmente amputiert, war noch ein gewisses Riechvermögen vorhanden. Eine mikroskopische Untersuchung der Antenne zeigte, dass die distalen acht Segmente dicht mit Sinnesorganen besetzt sind, nämlich mit vielen Härchen und mit winzigen ‚Porenplatten' (Abb.1). Die flach in der Antennenwand versenkten Porenplatten von ca. 12 µm

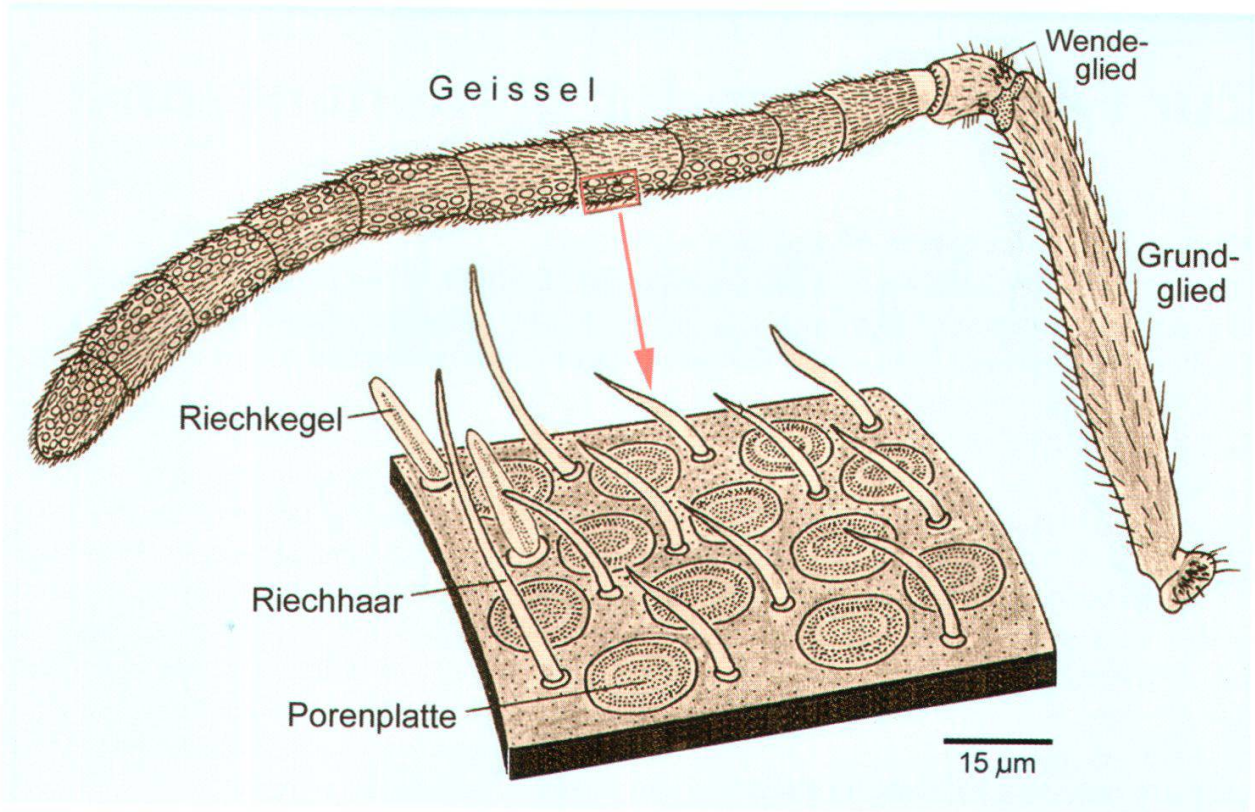


Abb. 1: Gliederung einer Bienenantenne (Arbeiterin) in Grundglied, Wendeglied und 10-gliedrige Geissel. Das heraus vergrösserte Blockdiagramm zeigt verschiedene Riechhaare und Porenplatten. Nach SNODGRASS (1925, 1956), verändert.

Durchmesser bezeichnete VON FRISCH (1927) als „Riechporen". Er erkannte auch, dass diese ‚Poren' nicht offen, sondern „durch ein dünnes Panzerhäutchen abgeschlossen sind ... so zart, dass sie Riechstoffe aus der umgebenden Luft durchtreten lassen und doch fest genug, um die zarten Nervenendigungen vor dem Austrocknen zu schützen." Dass diese Porenplatten tatsächlich geruchsempfindlich sind, wurde erst viel später mit elektrophysiologischen Ableitungen nachgewiesen (LACHER & SCHNEIDER 1963, KAISSLING& RENNER 1968). Aus etwa der gleichen Zeit stammen auch die ersten elektronenmikroskopischen Untersuchungen der Porenplatten und bereits 1952 konnte A. G. RICHARDS winzige Poren (im Nanometerbereich!) demonstrieren, die vermutlich den Eingang für Duftstoffe darstellen.

Die andere Gruppe von antennalen Sinnesorganen, nämlich die feinen, dünnwandigen Härchen, hielt VON FRISCH für einfache Tasthaare. Von ihrer Feinstruktur her weisen die meisten allerdings die typischen Merkmale von Riechhaaren auf, nämlich eine sehr dünne Wand mit Poren (SLIFER & SEKHON 1961). Im Gegensatz zu den Porenplatten blieben aber alle Versuche erfolglos, an diesen Haaren mit elektrophysiologischer Methodik eine Riechfunktion nachzuweisen.

Wir wollen im folgenden auf den Feinbau der Porenplatten näher eingehen, aber die Haarsensillen weitgehend ausklammern. Ausserdem wollen wir uns mit der inneren Organisation der Bienenantenne befassen, denn uns war aufgefallen, dass zwar einzelne Sinnesorgane seit Jahren genauer untersucht werden, das ganze „Innenleben" einer Bienenantenne aber nur in groben Zügen bekannt ist. Wir haben deshalb Semi-Dünnschnitte von verschiedenen Abschnitten des Bienenfühlers angefertigt,

um heraus zu finden, welche anderen Strukturen (ausser Sinneszellen und -nerven) im Lumen einer Antenne anzutreffen sind.

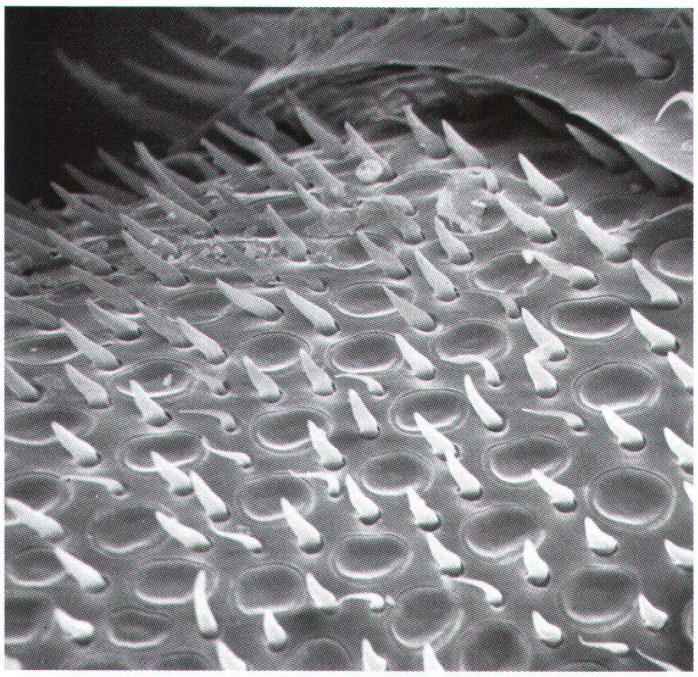
2. Gliederung der Bienenantenne

Im Vergleich zu vielen anderen Insektenfühlern sind Bienenantennen nicht gerade auffallend: sie sind nur etwa 4 mm lang und ca. 0,2 mm dick. Makroskopisch gliedert sich eine Bienenantenne in drei Teile:

1. ein schlankes Grundglied (Scapus), das mit einem Kugelgelenk in der Kopfkapsel eingebettet ist,
2. ein kurzes, knieartiges Wendeglied (Pedicellus) und
3. eine längere Geissel (Flagellum), die aus 10 Segmenten bei einer Bienenarbeiterin und aus 11 Segmenten bei einer Drohne besteht.

Das Grundglied besitzt an seiner Basis ein markantes Sinnesfeld kurzer Härchen, welche Bewegungen im Kugelgelenk registrieren; der übrige Schaft des Grundgliedes ist aussen mit feinen Tasthaaren besetzt, im Inneren liegen zwei Muskeln (Beuger und Strecker), welche Wendeglied und Geissel bewegen können (ERBER et al. 2000). Das kurze Wendeglied besitzt proximal zwei Sinnesfelder, eines dorsal, das andere ventral, welche ebenfalls Gelenkbewegungen messen; im Inneren liegt das sog. Johnstonsche Organ, ein komplexer Gelenkrezeptor.

Der sensorisch relevante Teil der Antenne liegt auf der Geissel, besonders auf den distalen 8 Segmenten, denn nur dort sind die Geruchsrezeptoren konzentriert und



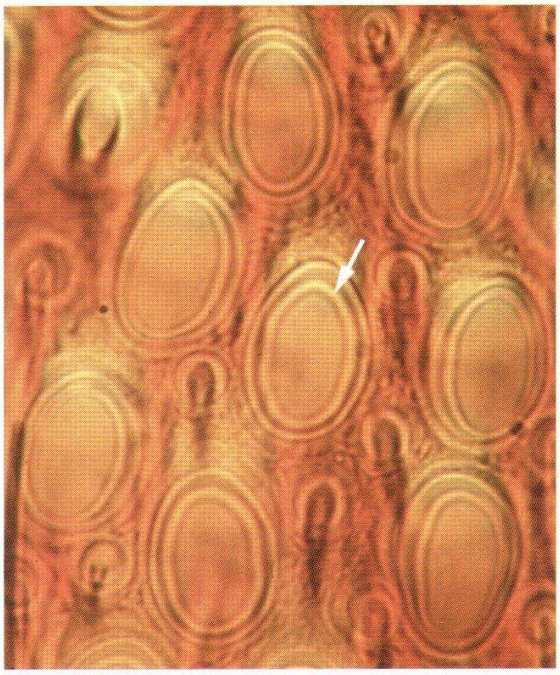


Abb. 2: Ausschnitt eines Geisselglieds (Aussenseite) nahe einer Segmentgrenze: Die gesamte Oberfläche ist dicht bestückt mit Porenplatten und verschiedenen Typen von Haarsensillen. REM, 700x.

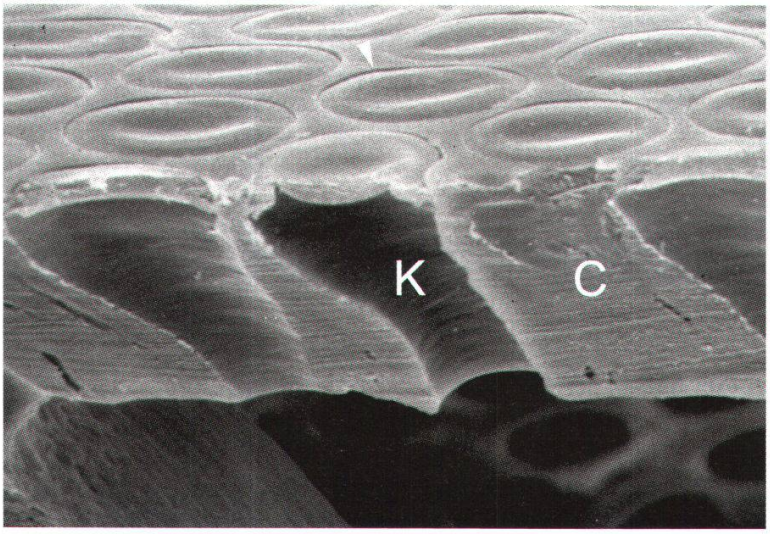
Abb. 3: Flachschnitt eines Geisselglieds im Durchlicht. Der Deckel jeder Porenplatte zeigt einen hellen Ring (Pfeil); dort ist die Cuticula-Wandung extrem dünn (ca. 0,1 µm) und für Geruchsstoffe durchlässig. 1'200x.

zwar in sog. Porenplatten (Abb. 2). Bei der Arbeiterin nehmen die Porenplatten vor allem die Vorderseite der Antennengeissel ein. Jedes Segment trägt zwischen 300 und 400 Porenplatten, das ergibt für die ganze Antenne über 2'500 (ESSLEN & KAISSLING 1976). Bei den etwas grösseren Antennen der Drohnen liegt die Anzahl der Porenplatten noch wesentlich höher, nämlich über 20'000 (SCHENK 1903, VOGEL 1923). Allerdings beträgt dort die Zahl der Haarsensillen nur etwa 1'100, im Vergleich zu ca. 3'500 auf der Antenne der Arbeiterin.
Unter den Haarsensillen unterscheidet man vier verschiedene Typen von dünnwandigen ‚Riechhaaren' (Sensilla ampullacea, S. basiconica, S. coeloconica und S. trichodea) von dickwandigeren Tasthaaren und Geschmackshaaren. Letztere treten nur in geringer Zahl auf und sind vor allem auf der Antennenspitze konzentriert (HAUPT 2005, persönl. Mitt.)

3. Feinbau der Porenplatten

3.1 Cuticulärer Aufbau

Porenplatten sind zwar typisch für Bienen- und Wespenfühler (VOGEL 1923), kommen aber in ähnlicher Ausbildung auch bei anderen Insekten vor, z. B. bei Käfern (MEINECKE 1975). Im Lichtmikroskop erscheinen die Porenplatten als flache, längsovale Strukturen von ca. 14 µm Länge und 10 µm Breite (Abb. 3). Von aussen sieht man nur den flachen ‚Deckel', darunter liegt ein Kanal, der leicht schräg durch die ca. 15 µm dicke Antennenwand zieht (Abb. 4). Randlich wird die Porenplatte durch eine schmale Furche begrenzt, an welcher der dünne Deckel mit der umgebenden Cuticula verbunden ist (Abb. 5). Die Dicke des Deckels beträgt nur 0,5-1 µm, wobei



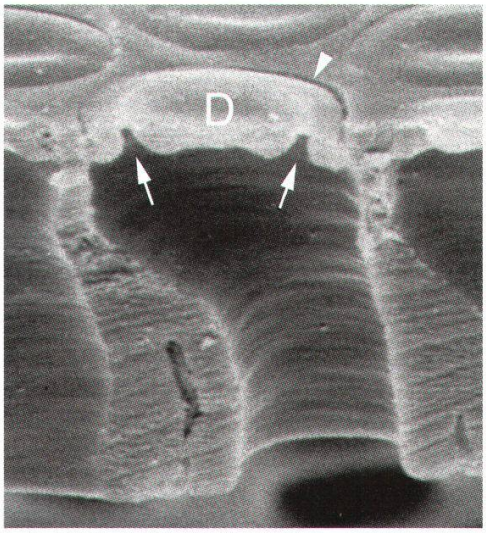
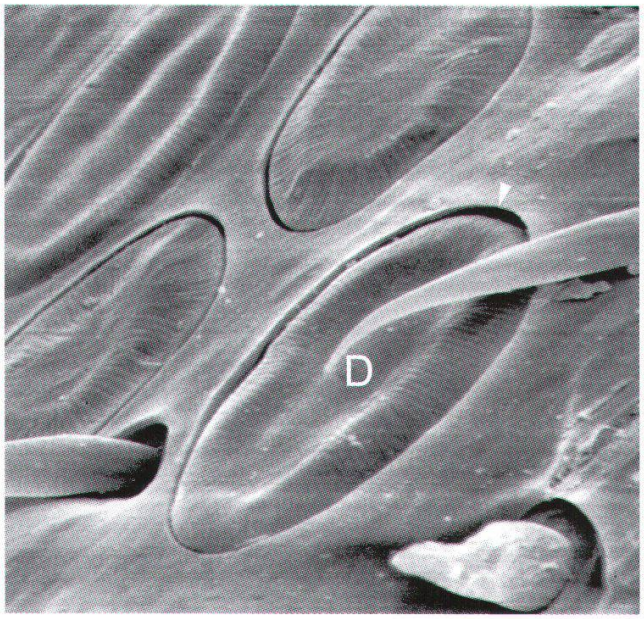


Abb. 4: Längsschnitt durch die Wand der Antennengeissel. Die ca. 15 µm dicke Cuticulawand (C) wird von den Kanälen (K) der Porenplatten durchbohrt. Das Ende jedes Kanals wird von einem dünnen Deckel verschlossen. 1'600x.
Abb. 5: Einzelnes Plattenorgan, längs angeschnitten. Am Deckel (D) ist die eingesenkte Ringfurche (Pfeile) erkennbar sowie eine schmale Randfurche (Pfeilspitze), über die der Deckel an der Cuticula-Oberfläche befestigt ist. 2'300x.



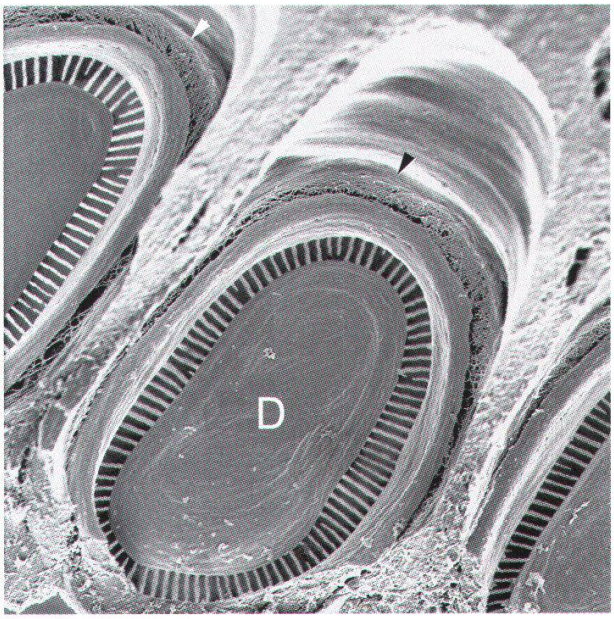


Abb. 6: Porenplatten und Riechsensillen, Aussenansicht. Die ‚Deckel' der Porenplatten zeigen feine radiale Furchen, in denen winzige Poren liegen (vgl. Abb. 8c). 3'300x.
Abb. 7: Porenplatten, Innenansicht, nach Auflösen aller zellulären Bestandteile mit Kalilauge. Der im Lichtmikroskop hell erscheinende Ring zeigt hier eine deutliche Speichenstruktur. Das zentrale Deckplättchen (D) ist ca. 0,5 µm dick, während eine Speiche ca. 0,2 µm und die dazwischen liegende Cuticula weniger als 0,1 µm misst. 3'800x. Foto: WÄGLI, KAUFMANN & FOELIX, ETH Zürich

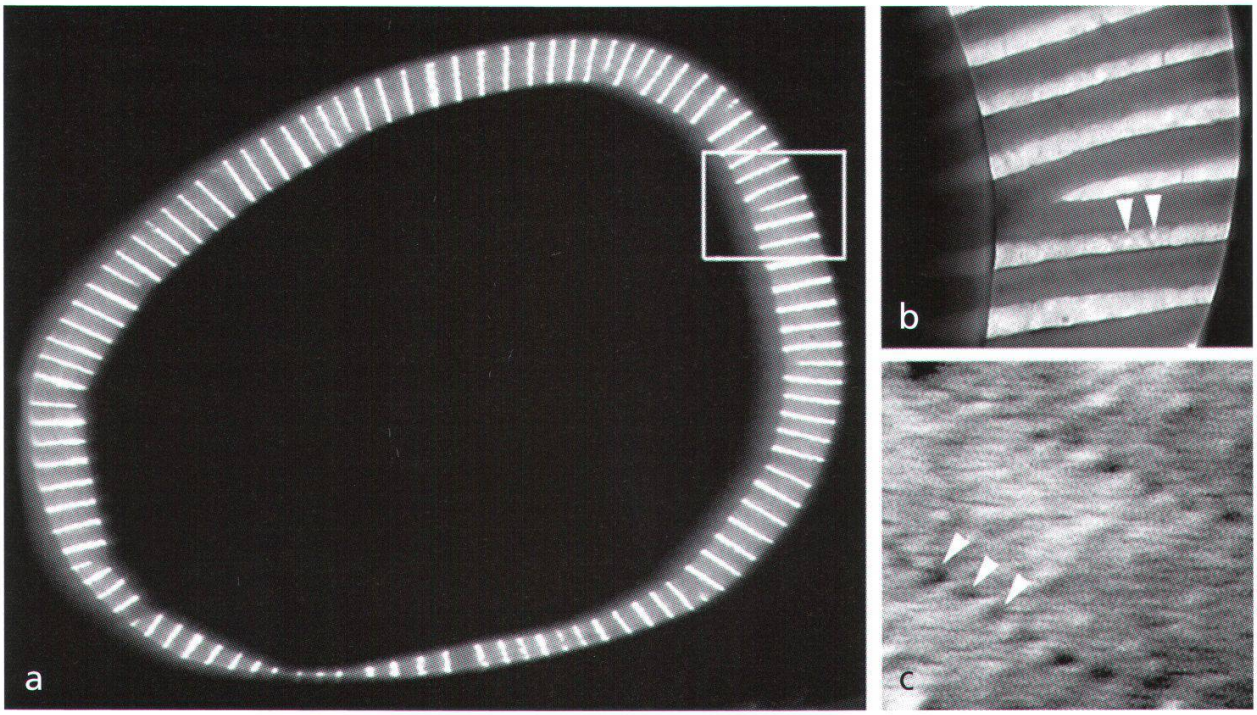


Abb. 8 a) Porenplatte mit 80 kV im Elektronenmikroskop (TEM) durchstrahlt. Nur im dünnen Ringbereich können die Elektronen passieren und geben dadurch die Speichenstruktur als ‚Schattenbild' wieder. 7'000x. – **b)** Bei stärkerer Vergrösserung des Ringbereiches lassen sich in den hellen Bereichen winzige Poren erahnen (Pfeilspitzen). 25'000x. – **c)** Wesentlich deutlicher erscheinen die Poren im hoch auflösenden Raster-Elektronenmikroskop (Aussenseite). 70'000x. Fotos: WESSICKEN, WÄGLI & FOELIX, ETH Zürich.

ein peripherer Ringbereich noch wesentlich dünner ist (Abb. 3 & 5). Vermutlich hat dieser dünne, membranöse Abschluss zu der früher geäusserten Vorstellung geführt, die Porenplatten dienten als Hörorgane (RULAND 1888).
Die etwa 1 µm breite Ringfurche ist zwar im Durchlicht relativ leicht zu sehen, im ‚Auflicht' des Raster-Elektronenmikroskopes dagegen so gut wie gar nicht; erst bei höheren Vergrösserungen lässt der Deckel randlich eine feine radiale Streifung erkennen (Abb. 6). Schneidet man mit einer Rasierklinge dünne tangentiale Scheibchen von Antennengeisseln ab, in denen man zuvor alle Zellbestandteile mit Kalilauge heraus gelöst hatte, so bekommt man reine Cuticula-Präparate, die ideal für eine Betrachtung der Antennen-Innenseite geeignet sind. Die Unterseite der Porenplattendeckel zeigen dann die Ringfurche sehr deutlich, und zwar verstärkt durch ca. 100 radial verlaufende Verstrebungen (Abb. 7). Da diese Speichen weniger als 0,2 µm stark sind, lassen sie sich auch mit dem Strahl eines Transmissions-Elektronenmikroskops ‚durchleuchten'. In der Tat hat man diese Technik bereits in den Anfängen der Elektronenmikroskopie erfolgreich angewendet (RICHARDS 1952, KRAUSE 1960). Da es damals noch kaum Ultramikrotome für Dünnschnitte gab, war der technische Aufwand beträchtlich: um nur einen einzigen brauchbaren Schnitt für das Elektronenmikroskop zu bekommen, musste man mühselig Hunderte von Handschnitten anfertigen. Umso mehr muss man die frühen Aufnahmen bewundern, welche erstmals deutliche Poren (im nm-Bereich!) zwischen den Cuticula-Speichen zeigten. In unseren eigenen Versuchen liessen sich diese Poren jedenfalls nur erahnen (Abb. 8). Erst mit einem modernen, hoch auflösenden Raster-Elektronenmikroskop der ETH Zürich konnten wir diese Poren eindeutig nachweisen (Abb. 8c).
In ganz dünnen Schnitten der Porenplattendeckel konnte man mit dem Transmissions-Elektronenmikroskop direkt unterhalb der Poren noch feine Röhrchen, sog. Porentubuli, erkennen (Abb. 9; MEINECKE 1975). Solche Porentubuli von 10-20 nm Durchmesser sind charakteristisch für dünnwandige Riechhaare und gelten als ‚Reizleitungssystem' für Duftstoffe auf ihrem Weg von der Aussenwelt zu den Nervenen-

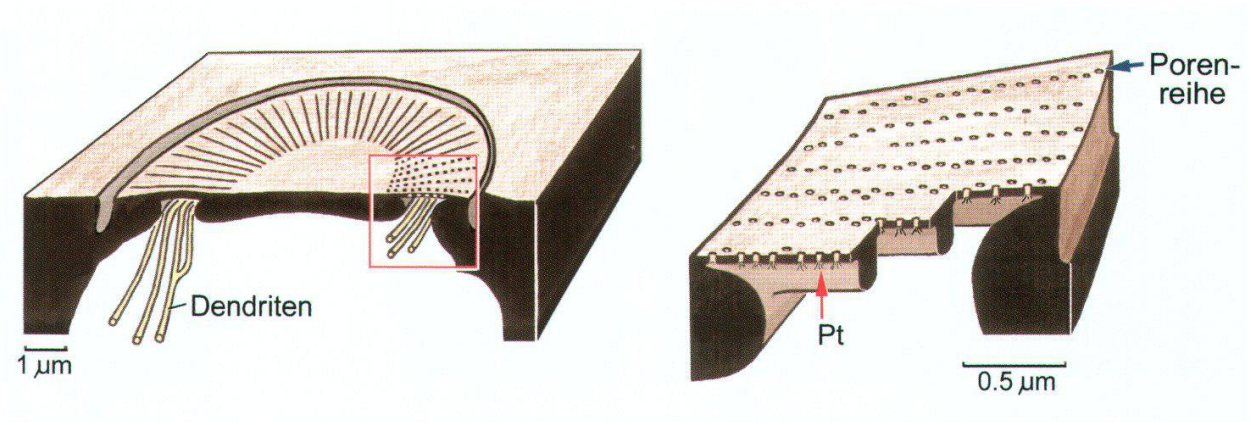


Abb. 9: Schematisches Blockdiagramm einer Porenplatte. – links: Feine dendritische Nervenendigungen liegen dicht unter dem dünnen Ringbereich der Porenplatte. – rechts: Ausschnitt des Ringbereichs. Zwischen den radialen Cuticula-Speichen verlaufen Reihen kleinster Poren; auf der Innenseite besitzen die Einzelporen mehrere winzige Röhrchen, sog. Porentubuli (Pt). Nach KAISSLING (1971), verändert.

digungen im Inneren. Anfänglich hielt man diese Porentubuli für feinste dendritische Nervenverzweigungen (SLIFER et al. 1959), aber später konnte eindeutig nachgewiesen werden, dass es sich hier um extrazelluläres Material der Cuticula handelt (ERNST 1969). Sehr wahrscheinlich sind die Porentubuli mit Lipoidsubstanz gefüllt, in der sich die Duftmoleküle lösen können, um dann ins Haarlumen hinein zu diffundieren. Dort werden sie vermutlich an spezielle Proteine gebunden und via Haemolymphe zur Dendritenmembran gebracht, wo die eigentliche Erregung (Signaltransduktion) ausgelöst wird (KEIL et al. 2001). Die Porentubuli könnten auch eine zusätzliche Funktion bei der Bildung der äussersten Cuticulaschicht spielen, nämlich beim Transport von Lipoidmolekülen von innen nach aussen (‚Docht-Hypothese', STEINBRECHT 1997). Die komplexen Vorgänge bei der Duftwahrnehmung sind zwar bis heute noch nicht vollständig geklärt, doch verspricht eine Kombination von elektrophysiologischen, biochemischen und molekularbiologischen Methoden hierzu neue Einsichten.

3.2 Innervierung

Über die zellulären Bestandteile der Porenplatten gibt es verhältnismässig wenige Angaben. Zwar hatte schon VOGEL (1923) festgestellt, dass jede Porenplatte mit vielen Sinneszellen verbunden ist und aus den elektronenmikroskopischen Untersuchungen von SLIFER et al. (1961) war ersichtlich, dass es sich um etwa 16 Sinneszellen handeln muss. Weiterhin konnte festgestellt werden, dass die feinen dendritischen Endigungen der Sinneszellen bis dicht unter die Ringfurche der Porenplatte vordringen. Ausserdem wurde erstmals ein ciliärer Ursprung des Dendritenendes (Aussensegment) nachgewiesen, was eventuell mit einer aktiven Bewegung der Dendritenspitzen korreliert werden kann (KEIL 1993). Weitere cytologische Details waren aber auf Grund schlechter Gewebserhaltung nicht auszumachen und unseres Wissens wurden seither auch keine besseren Bilder veröffentlicht.
Wenn man davon ausgeht, dass jede Porenplatte 16 Sinneszellfasern besitzt, so ergibt das bei ca. 2'600 Porenplatten/Antenne insgesamt einen Sinnesnerven mit 41'600 olfaktorischen Nervenfasern (Axonen). Dieser Wert gilt für die Antenne einer Arbeiterin – für die Drohnen mit etwa 18'500 Porenplatten/Antenne wären es fast 300'000 Axone (ESSLEN & KAISSLING 1976)!

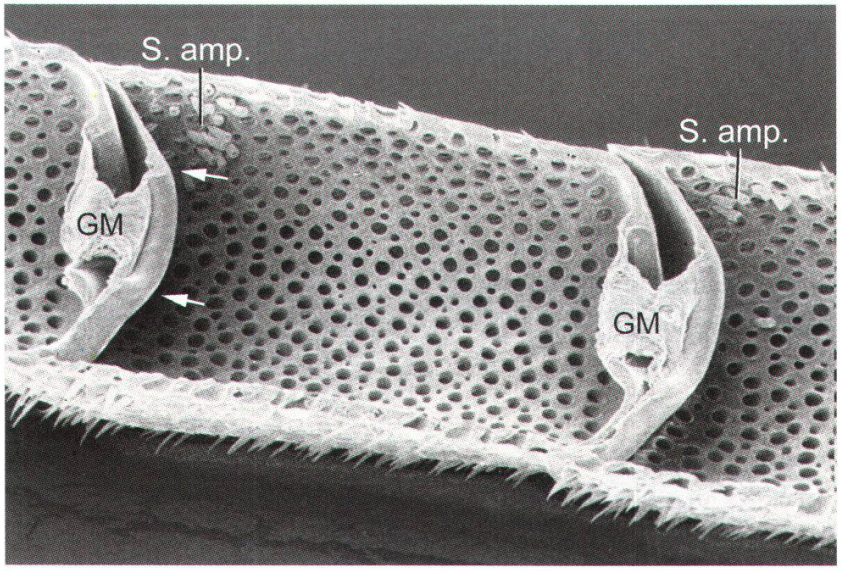
3.3 Funktion

Eine Riechfunktion ist für die Porenplatten mit elektrophysiologischen Methoden nachgewiesen worden (LACHER & SCHNEIDER 1963, KAISSLING & RENNER 1968). Hierfür wurden fein zugespitzte Wolfram-Elektroden in den Rand einer Porenplatte eingestochen, um durch Duftreize ausgelöste Sinneszellsignale aufzufangen. Man erhielt sowohl Antworten auf allgemeine Duftstoffe als auch auf Pheromone, besonders auf die sog. Königinnensubstanz (9-oxodec-2-ensäure; dieser Stoff wird in speziellen Kieferdrüsen der Königin produziert und nach aussen abgegeben; bei den Arbeiterinnen unterdrückt er die Entwicklung der Eierstöcke, für die Drohnen ist er ein Distanzlockstoff beim Hochzeitsflug).
Eine Sinneszelle kann auf eine ganze Palette verschiedener Düfte reagieren und jede Sinneszelle reagiert etwas anders. Vermutlich ist es einer Biene auf Grund der Überlappung der verschiedenen duftgereizten Sinneszellen möglich, verschiedene

Düfte zu unterscheiden. Im Verhaltensversuch konnten Bienen von 1'816 geprüften Duftpaaren 1'729 auseinander halten (VARESCHI 1971). Wir haben es also bei den Bienenfühlern mit einer erstaunlich feinen ‚Nase' zu tun (BARTH 1982).
Schliesslich sei noch angemerkt, dass Bienen ja über zwei bewegliche Antennen verfügen, mit denen sie eine Duftquelle meist unterschiedlich stark wahrnehmen. Dies führt quasi zu einem ‚räumlichen' Riechsinn, mit dem sich eine Biene gut orientieren kann. Diese Fähigkeit ist sicher dann von Nutzen, wenn Bienen gezielt bestimmte Blüten anfliegen, ein Verhalten, dass VON FRISCH mit „Blütenstetigkeit" umschrieben hat.

4. Innere Organisation der Antenne

Während über die Sinnesorgane der Bienenantenne eine umfangreiche Literatur existiert, finden sich nur sehr spärliche Angaben, was – ausser den Sinneszellen – das ‚Innenleben' einer Antenne ausmacht. Natürlich gibt jeder Sinneszellkörper eine Nervenfaser (Axon) ab, welche die Erregungen zum Gehirn leitet. Im distalen Teil der Antenne schliessen sich jeweils mehrere solcher Axone zu kleinen sensorischen Nervenbündeln zusammen, die dann im proximalen Teil (Scapus) zwei dicke Antennennerven bilden. Um heraus zu finden, welche anderen Organe innerhalb der Antenne vorkommen, haben wir histologische Querschnitte von Antennengeissel und -grundglied im Lichtmikroskop untersucht.
Die ca. 0,2 mm dicke Anntennengeissel wird aussen von einer etwa 15 µm starken Cuticula bedeckt. Wegen des dichten Besatzes mit Porenplatten und Riechhaa-



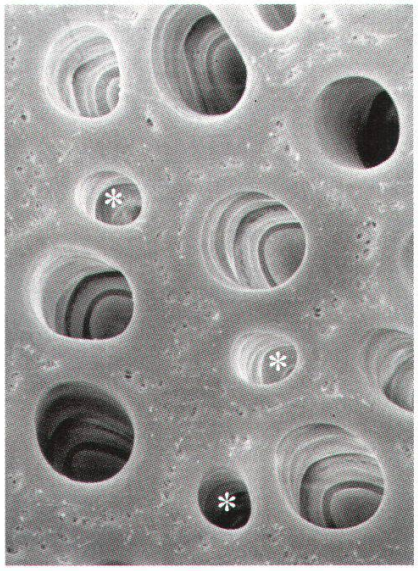
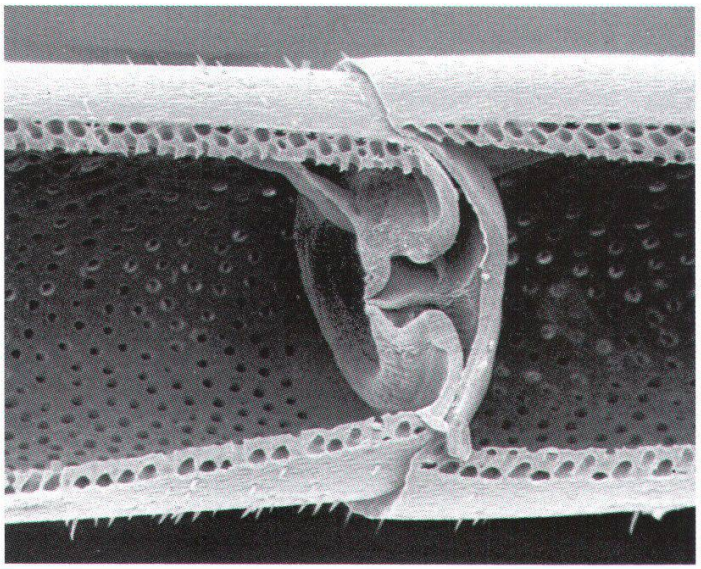


Abb. 10: Längshalbierte Antennengeissel, Innenansicht nach Auflösung aller Zellbestandteile mit Kalilauge. Jedes Segment ist beidseitig ringförmig eingeschnürt und über eine Gelenkmembran (GM) mit dem Nachbarsegment verbunden. Der zentrale Verbindungskanal ist relativ eng (Pfeile). Die siebartig durchbrochene Antennenwand rührt von den Eingängen zu den Sinnesorganen her. Distal sind Gruppen versenkter Sinneshaare (S. amp.) zu sehen. 180x.
Abb. 11: Bei stärkerer Vergrösserung der Innenwand lassen sich die weitlumigen Eingänge zu den Porenplatten von den engeren Kanälen der Riechhaare (*) unterscheiden. Beachte die typische Ringstruktur der Porenplatten in der Tiefe. 900x.



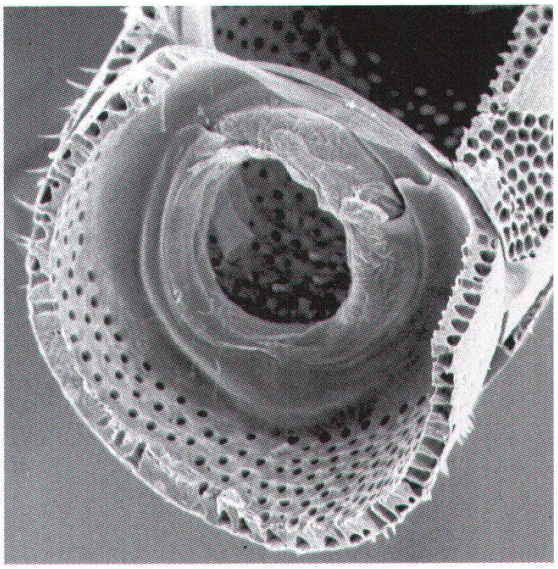


Abb. 12: Antennengeissel, tangential angeschnitten (Kalilaugen-Präparat). Die beiden benachbarten Segmente sind über halbkugelige Gelenkschalen verbunden. 220x.
Abb. 13: Der zentrale Verbindungskanal (Aufsicht, von vorne) ist relativ eng, nur halb so weit wie das Antennenlumen (vgl. Abb.10). 250x.

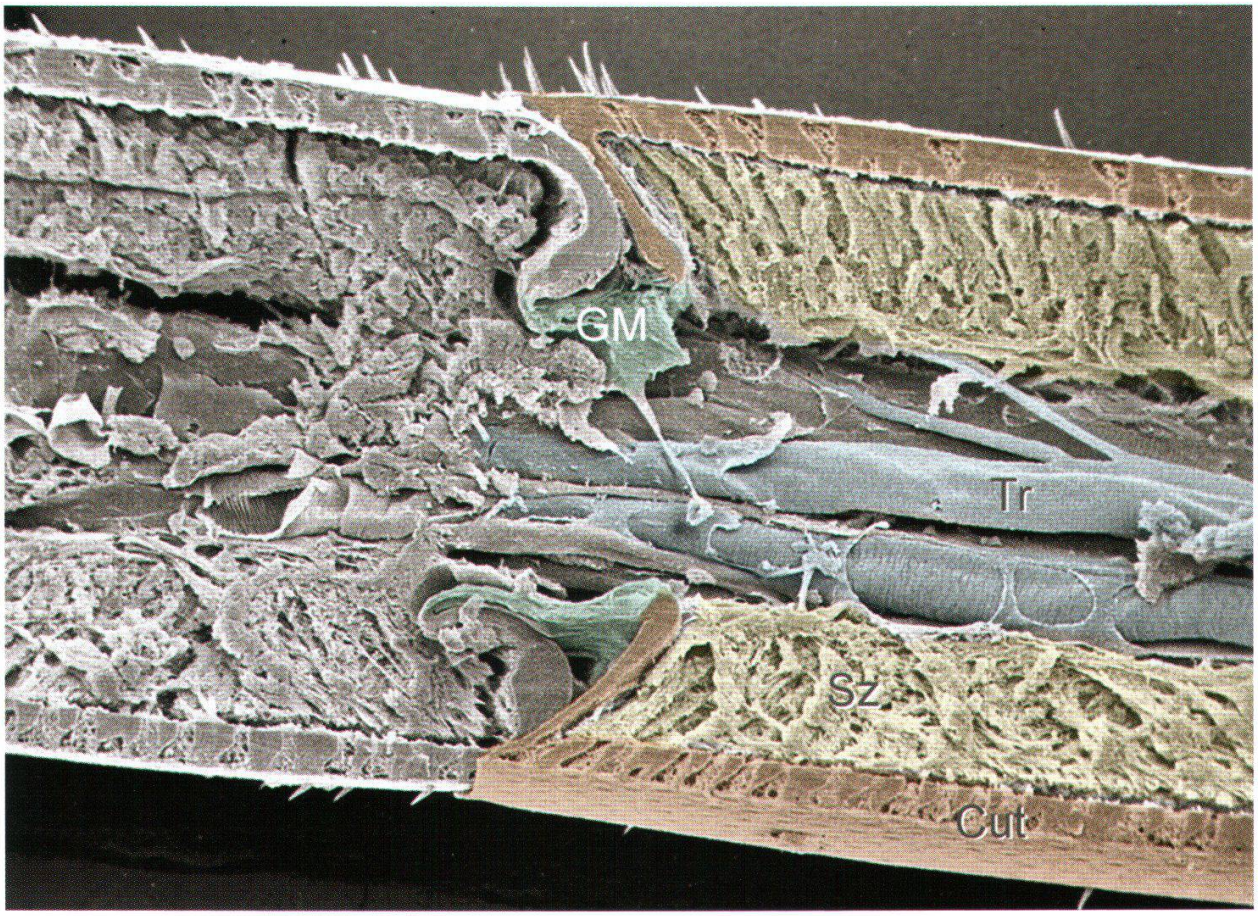
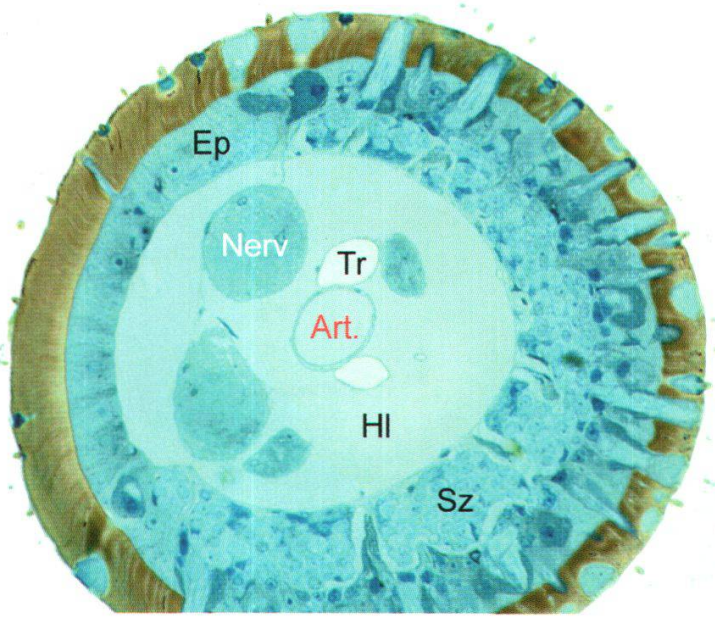


Abb. 14: Längshalbierte Antennengeissel mit zellulärem Inhalt. Zur besseren Identifizierung wurde ein Segment nachträglich farbcodiert. Auffällig sind die zentral gelegenen, sich verzweigenden Tracheen (Tr). Gelb eingefärbt ist das Epithel mit den Sinneszellen (Sz), braun die Cuticula (Cut) der Antennenwand, und grün die Gelenkmembran (GM) der benachbarten Segmente. 350x.

ren ist diese Wandung nicht kompakt, sondern wird von Tausenden kleiner Kanäle durchbohrt. Von der Innenseite betrachtet erscheint sie deshalb wie ein Sieb, zumindest dann, wenn man alle zellulären Bestandteile mit Kali-Lauge aufgelöst hat (Abb. 10 & 11). In solchen reinen Cuticula-Präparaten wird auch deutlich, wie jedes Geisselsegment über halbkugelige Schalen gelenkig mit den Nachbarsegmenten verbunden ist. In der Mitte einer solchen Gelenkverbindung bleibt eine kreisrunde Öffnung von ca. 0,1 mm Durchmesser (Abb. 12 & 13); am Rande dieser Öffnung verbindet eine biegsame Gelenkmembran die beiden passiv beweglichen Segmente (Abb. 10 & 14).

Zum zellulären Inhalt der Antennengeissel: Hierzu haben wir Bienenfühler entweder längs halbiert und im Raster-Elektronenmikroskop untersucht (Abb. 14), oder wir haben Antennen-Querschnitte von 1-2 µm Dicke mit Methylenblau gefärbt und lichtmikroskopisch ausgewertet. Auffallend an einer halbierten Antenne ist, dass fast der gesamte Innenraum ausgefüllt erscheint. Um welche Strukturen es sich dabei handelt, lässt sich erst mit Sicherheit sagen, wenn man auch die entsprechenden Querschnitte inspiziert hat. In Abb. 14 haben wir im einen Segment das originale Graustufenbild belassen, im benachbarten Segment dagegen alle identifizierbaren Strukturen künstlich eingefärbt. Vor allem aus den gefärbten Querschnitten lassen sich wichtige Einzelheiten heraus lesen (Abb. 15 & 16): Dicht unter der Antennenwand liegt ein einschichtiges Epithel, dem wiederum die Zellkörper der Sinnesorgane unterlagert sind. Der eigentliche Innenraum der Antenne ist mit Haemolymphe



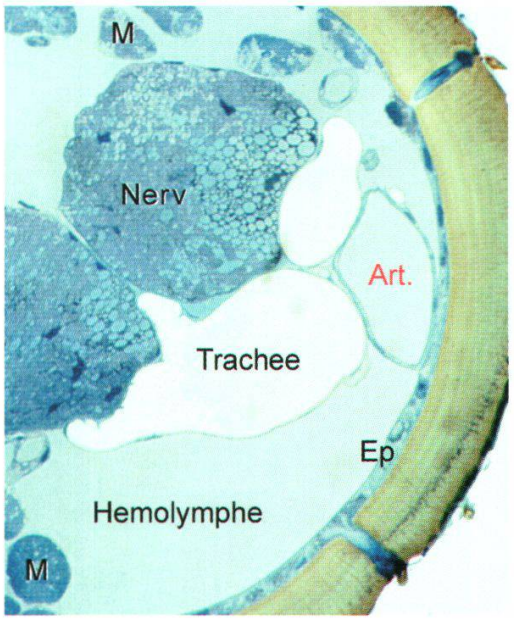


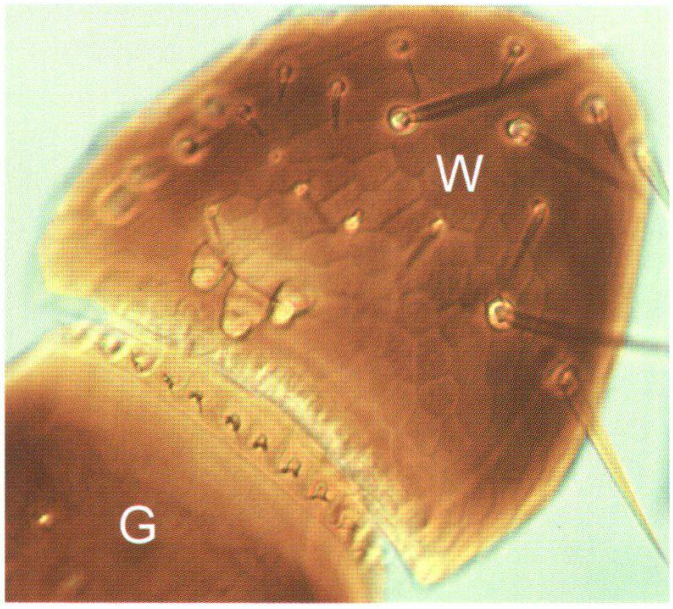
Abb. 15: Antennengeissel quer (1 µm-Schnitt). Die nach vorne gerichtete Seite der Antennenwand (im Bild rechts) wird von zahlreichen Haarsensillen und Porenplatten durchbrochen. Darunter liegt das Epithel mit den Sinneszellen (Sz). Das Antennenlumen ist mit Haemolymphe (Hl) gefüllt und enthält mehrere Sinnesnerven, luftgefüllte Tracheen (Tr) und eine zentrale Arterie (Art.). 350x.

Abb. 16: Antennen-Grundglied (Scapus) im Querschnitt. Hier wird die Antennenwand nur von wenigen Kanälen durchbrochen, welche zu Tasthärchen führen; das Epithel (Ep) ist stark abgeflacht. Die ableitenden Nervenfasern der Sinnesorgane sind zu zwei dicken Antennennerven gebündelt. Im Gegensatz zur Geissel treten im Grundglied Muskeln (M) auf. 600x.

(Blut) gefüllt und enthält drei weitere Strukturen: zu Nerven gebündelte Sinneszellfasern, luftgefüllte, sich verzweigende Tracheen, und eine zartwandige Arterie, durch die der Blutstrom zur Antennenspitze zieht. Prinzipiell entspricht die innere Organisation der Bienenantenne derjenigen anderer Insektenantennen, z.B. bei *Drosophila* (FOELIX et al. 1989).
Im Antennen-Grundglied (Scapus) ändert sich das Bild nur geringfügig (Abb. 16): Die Cuticulawand erscheint weitgehend solide und wird nur noch selten von Kanälen durchbrochen, welche zu Tasthaaren ziehen; das Epithel ist extrem flach und enthält kaum mehr Sinneszellen; die Tausende von Sinneszellfasern haben sich zu zwei massiven Antennennerven zusammen geschlossen, welche auch einige grössere motorische Axone enthalten. Letztere versorgen die beiden Muskeln des Grundgliedes, den Beuger und Strecker des Wendegliedes (ERBER et al. 2000).

5. Mechanorezeptoren in der Bienenantenne

Wir hatten eingangs kurz auf einige Mechanorezeptoren hingewiesen, z.B. auf die Sinnesfelder im Grund- und Wendeglied, sowie einzelne Tasthaare, die auf der Antennenspitze konzentriert sind. Einen ganz anderen, unauffälligen Mechanorezeptor-Typ stellen die sog. campaniformen Sensillen dar, kleine kuppelförmige Organe, die im Aussenskelett eingebettet sind und dort Spannungen der Cuticula messen. Nur etwa 45 solcher Sensillen wurden auf der Antennengeissel gezählt, meist nur 3-4 pro Segment, ausser an der Antennenspitze, wo sie gehäuft auftreten (ESSLEN & KAISSLING 1976). Wir haben eine Gruppe vermutlich campaniformer Sensillen auf



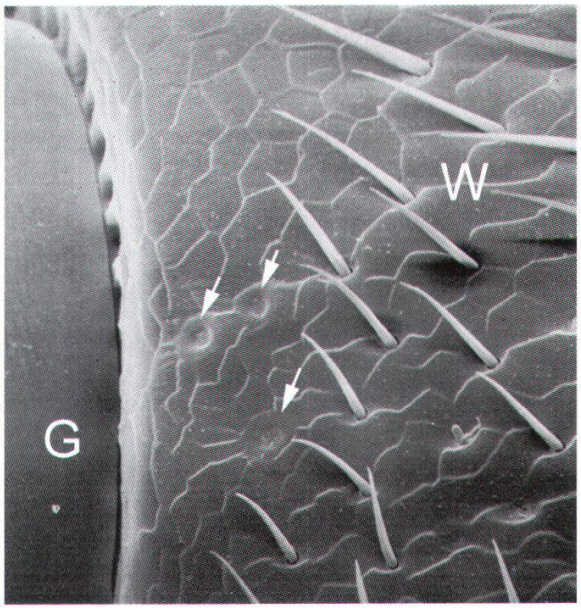


Abb. 17: Flachschnitt von Wendeglied (W) und 1. Segment der Antennengeissel (G). Versenkt in der Cuticula des Wendegliedes liegt eine dreiteilige Struktur, vermutlich mechanorezeptive Sinnesorgane (campaniforme Sensillen). 250x.
Abb. 18: Die gleiche Struktur im Raster-Elektronenmikroskop: direkte Öffnungen zur Aussenwelt scheinen nicht vorzuliegen. Die feinen, spitzen Haare sind wahrscheinlich Tastorgane. Beachte die Felderung der Cuticula sowie die Arkadenstruktur im Gelenkbereich (vermutlich Ansatzstelle des JOHNSTONschen Organs). 600x.

dem Wendeglied festgestellt, wo sie bislang noch nicht bekannt waren (Abb. 17 & 18). Bedeutsamer ist sicher das JOHNSTONsche Organ, das im Inneren des Wendeglieds gelegen ist und offenbar Bewegungen der Antennengeissel zum Grundglied registriert.

6. Schlussbetrachtung

Bei einer licht- und rasterelektronenmikroskopischen Studie an Bienenantennen sind wir auf zwei ‚Lücken' gestossen: (1) Die Feinstruktur der Riechhaare und Porenplatten ist erstaunlich wenig untersucht worden, und (2) die innere Organisation einer Bienenantenne ist nur in groben Zügen bekannt. Zum letzten Punkt konnten wir durch eigene Längs- und Querschnitte einige neue Befunde hinzufügen, z.B. das Vorhandensein von Tracheenästen und einer zentralen Arterie, neben den bekannten Sinnesnerven. Der erste Punkt wäre dagegen noch weiter abzuklären. Woran liegt es, dass es ausgerechnet bei einem ‚Standardtier' wie der Honigbiene hier keine umfassenden Arbeiten gibt? Eine vorsichtige Nachfrage bei den entsprechenden Fachleuten hat ergeben, dass Bienenantennen hinsichtlich ihrer Gewebserhaltung als ‚schwierig' gelten, d.h. sie lassen sich chemisch nicht gut fixieren und entsprechend sind die elektronenmikroskopischen Bilder von schlechter Qualität. Dies wird verständlich, wenn man den oben beschriebenen Bau einer Antennengeissel berücksichtigt: Jedes Segment ist nur über eine enge zentrale Öffnung mit den Nachbarsegmenten verbunden, die zudem von durchziehenden Nerven und Tracheen eingeengt ist, so dass Fixiermittel nur schwer eindringen können. Sehr wahrscheinlich würde eine andere Präparationstechnik (z.B. eine Längshalbierung der Geisselsegmente) hier Abhilfe schaffen. Eine sorgfältig orientierte Schnittrichtung der Sinnesorgane kombiniert mit der heutigen Mikrotom-Technik dürfte zu wesentlich aussagekräftigeren Bilder führen. Wenn man bedenkt, mit welch primitiven Mitteln die frühen Elektronenmikroskopiker gearbeitet haben und doch zu grundlegenden Einsichten gekommen sind, müsste dies eigentlich ein Ansporn für künftige Arbeiten sein.

Dank

Unsere Untersuchungen an der Bienenantenne wurden technisch unterstützt von P. KAUFMANN, R. WESSICKEN und P. WÄGLI (ETH Zürich), wissenschaftlich von A. BROCKMANN, D. BRÜCKNER, J. ERBER, J. und S. HAUPT, K. E. KAISSLING, R. A. STEINBRECHT, und R. F. STOCKER. Ihnen allen möchten wir hier herzlich danken. Unser Dank gilt weiterhin der Neuen Kantonsschule Aarau sowie der ETH Zürich für die Benutzung der Raster- und Transmissions-Elektronenmikroskope.

Literatur

BARTH, F. G. (1982): Biologie einer Begegnung. Die Partnerschaft der Insekten und Blumen. – Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart.

ERBER, J., PRIBBENOW, B., KISCH, J. & FAENSEN, D. (2000): Operant conditioning of antennal muscle activity in the honey bee (*Apis mellifera* L.). – J. Comp. Physiol. A, 186: 557-565.

ERNST, K. D. (1969): Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). – Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 94: 72-102.

ESSLEN, J. & KAISSLING, K. E. (1976): Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). – Zoomorphologie, 83: 227-251.

FOELIX, R. F., STOCKER, R. F. & STEINBRECHT, R. A. (1989): Fine structure of a sensory organ in the arista of *Drosophila melanogaster* and some other dipterans. – Cell Tissue Res., 258: 277-287.

VON FRISCH, K. (1919): Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. – Zool. Jahrb. Physiol., 37: 1-238.

VON FRISCH, K. (1921): Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. – Zool. Jahrb. Allg. Zool., 38: 449-516.

VON FRISCH, K. (1927): Aus dem Leben der Bienen. – Springer Verlag Berlin.

KAISSLING, K. E. (1971): Insect Olfaction. – In: BEIDLER, M. (ed.): Handbook of Sensory Physiology, 4: 351-431; Springer Verlag, Heidelberg.

KAISSLING, K. E. & RENNER, M. (1968): Specialised chemoreceptors in the pore plates of *Apis*. – Z. vergl. Physiol., 59: 357-361.

KEIL, T. A. (1993): Dynamics of "immotile" olfactory cilia in the silk-moth *Antheraea polyphemus*. – Tissue Cell, 25: 573-587.

KEIL, T. A., HARTLIEB, E., BOCK, C. & STEINBRECHT, R. A. (2001): Die Mikrowelt der Insektennasen. Antennen, Sensillen und Duftmoleküle. – Naturwiss. Rundschau, 54: 519-525.

KRAUSE, B. (1960): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Plattensensillen des Insektenfühlers. – Zool. Beitr., 6: 161-205.

LACHER, V. & SCHNEIDER, D. (1963): Elektrophysiologischer Nachweis der Riechfunktion von Porenplatten auf den Antennen der Drohne und der Arbeitsbiene (*Apis mellifica* L.). – Z. vergl. Physiol., 47: 274-278.

MCINDOO, N. E. (1914): The olfactory sense of the honey bee. – J. exp. Zool., 16: 265-346.

MEINECKE, C. C. (1975): Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). – Zoomorphology, 82: 1-42.

RICHARDS, A. G. (1952): Studies on arthropod cuticle. VIII. The antennal cuticle of honeybees, with particular reference to the sense plates. – Biol. Bulletin Woods Hole, 103: 201-225.

RULAND, F. (1888): Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. – Dissertation Univ. Marburg.

SCHENK, O. (1903): Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. – Zool. Jahrb. Anat. Ontog., 17: 573-618.

SLIFER, E. H. & SEKHON, S. S. (1961): Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* L. – J. Morph., 109: 351-381.

SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. & BEAMS, H. W. (1959): The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). – J. Morph., 105: 145-191.

SNODGRASS, R. E. (1925): Anatomy and Physiology of the Honey Bee. – Mc Graw Hill Book,London.

SNODGRASS, R. E. (1956): Anatomy of the Honey Bee. – Comstock Publ., Ithaca, New York.

STEINBRECHT, R. A. (1997): Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. – Int. J. Insect Morphol. Embryol., 26: 229-245.

VARESCHI, E. (1971): Duftunterscheidung bei der Honigbiene - Einzelzellableitungen und Verhaltensreaktionen. – Z. vergl. Physiol., 75: 143-173.

VOGEL, R. (1923): Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. – Z. wiss. Zool., 120: 281-324.

Adressen der Verfasser:

Dr. Rainer Foelix
Neue Kantonsschule, Zelgli
CH-5000 Aarau

Bruno Erb
Kilbigstr. 15
CH-5018 Erlinsbach