

COMPTES RENDUS DU V^e CONGRÈS
DE
L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

DIE ORIENTIERUNGSLEISTUNGEN DES GERUCHSINNES DER HONIGBIENE

LINDAUER, M. und H. MARTIN

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt

In der Welt der Bienen nehmen Duftsignale einen hervorragenden Platz ein : Blumendüfte locken die Trachtbienen zu den Futterplätzen; deren Artspezifität garantiert die Blütenstetigkeit der Sammlerinnen.

Der Stockduft, der sich vermutlich aus einem Gemisch von zahlreichen Aromastoffen, die die Trachtbienen mit ihren Nektar- und Pollenproben nach Hause bringen, zusammensetzt, kennzeichnet jedes Volk eines Bienenstandes individuell. Dieses Mischaroma, sicherlich noch bereichert mit dem Wachseruch der Waben und dem Individualduft der Larven und Imagines, nehmen die Feldbienen in ihrem Haarkleid mit auf die Reise, und wenn sie bei der Rückkehr von den Wächtern kontrolliert werden, zeigen sie diese Duftkarten als Ausweis vor, denn fremde Bienen, kenntlich am falschen Stockduft, werden nicht eingelassen und verjagt.

Das alles sind Duftsignale, die von *körperfremden* Stoffen geliefert werden. Nicht minder bedeutungsvoll sind solche, die aus eigenen Körperdrüsen stammen :

a) Der Sterzelduft, den die sterzelnde Biene aus einem Duftfläschchen an der Abdomenspitze freisetzt, lockt die Jungbienen beim Vorspiel zum heimatlichen Flugloch zurück; den Schwarmbienen wird angezeigt, wo sich die Königin niedergelassen hat, wo also die Schwarmtraube sich sammeln wird; erfolgreiche Sammelbienen beduften intensiv die nähere Umgebung ihrer Sammelstelle mit Hilfe dieses Sterzelorgans.

b) Der Königinnduft vermittelt außerordentlich wichtige Signale zur Steuerung und Erhaltung der sozialen Organisation : die Anwesenheit einer gesunden Königin wird angekündigt und damit weiselrichtiges Verhalten garantiert : die Ovariender Arbeiterinnen bleiben verkümmert, die aufzucht neuer Königinnen unterbleibt.

c) Der Alarmduft, den jede Biene bei Gefahr ihrem Stachelrinnenpolster freigibt (Abb. 1) fordert die Stockgenossen zur Verteidigung auf.

Von Frisch hat erwiesen, daß als einziges Riechorgan der Biene die Antenne in Frage kommt, und er hat weiter festgestellt, daß die

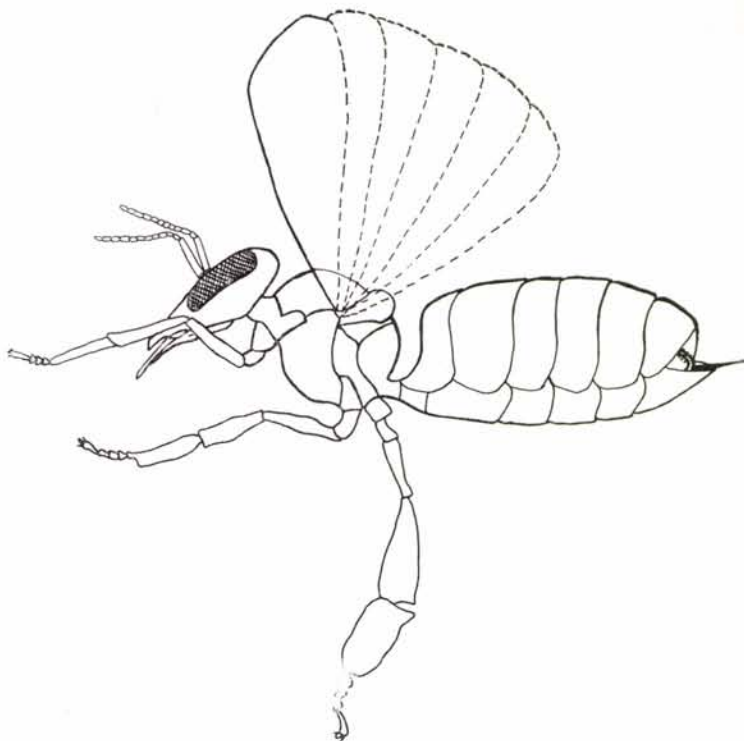


ABBILDUNG 1 : Wenn Gefahr droht, gibt die Biene aus dem Stachelrinnen pulster mit hochgestrecktem Abdomen einen artspezifischen Alarmduft frei, der die umstehenden Kolleginnen zum Angriff auffordert (nach Maschwitz 1963).

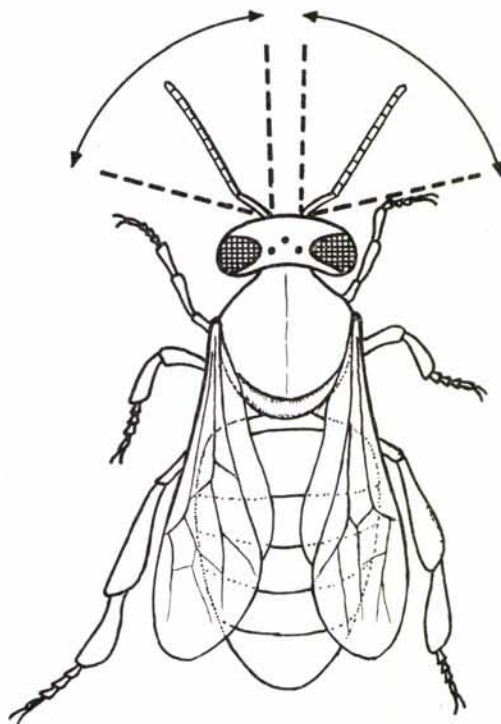


ABBILDUNG 2 : Bipolarität und Beweglichkeit der exponierten Riechorgane ermöglichen gemeinsam mit den Mechanorezeptoren, die auf den Antennen verstreut liegen, Sonderleistungen bei der Orientierung im Duftfeld.

Riechschärfe der Bienen die des Menschen nur unwesentlich übertrifft (v FRISCH 1919-1921). In einigen Punkten ist die Bienenantenne unserem Geruchsorgan aber übergelen (Abb. 2) :

1. sie ist beweglich; 2. sie ist exponiert am Körper angebracht; 3. sie ist betont bipolar strukturiert; 4. ihre Rezeptoren sind aufs Engste mit Mechanorezeptoren verflochten.

Wir stellen die Frage, welche Folgen diese morphologischen Eigenheiten für den Mechanismus der Chemorezeption haben und wie das ZNS die Besonderheiten solcher peripherer Information für die Orientierung im Raum nutzt.

I. — BEWEGLICHKEIT UND BIPOLARITÄT DER EXPONIERTE ANTENNEN ALS GRUNDLAGE KLINOTAKTISCHER UND TROPOTAKTISCHER ORIENTIERUNG IM DUFTFELD.

Im Duftfeld ist die Zielfindung dadurch erschwert, daß Duftmoleküle sich vom Zentrum aus nicht geradlinig in eine Richtung, sondern radiär ausbreiten; niemals gibt es also im Duftfeld einen Schattenwurf.

Das hat zur Folge, daß ein direktes Anpeilen des Zieles — auch mit strukturell vollendeten Apparaten — unmöglich ist. Nur das Konzentrationsgefälle läßt sich ausmachen und die grobe Richtung auf solche Weise festlegen.

Wesentlich unterstützt wird diese Orientierung im Duftfeld dann, wenn ein Windzug die Moleküle von der Duftquelle in eine bestimmte Richtung abtreibt. Sowie das Tier in den Duftkegel gerät, braucht es nur — alarmiert durch dieses Signal — unter Zuhilfenahme seiner Mechanorezeptoren rheotaktisch der Luftströmung entgegenzuwandern, dann muß es ans Ziel kommen. Die Osmotaxis muß aber weiterhin die Kontrolle übernehmen, etwa wenn ein böiger Windzug das Tier aus dem Duftkegel heraustreibt.

Uns soll hier nur die Zielfindung im *strömungsfreien* Duftfeld interessieren. An ein Y-Rohr sind zwei Kästchen angeschlossen, das eine ist leer, das andere mit Zuckerwasser und Duft beschickt. Fünfminütiger Seitenwechsel verhindert eine Seitendressur. Beim Testversuch sind beide Kästchen leer, eines von ihnen wird mit dem Dressurduft imprägniert (Abb. 3).

Ergebnisse :

1. *Normale Bienen* entscheiden sich eindeutig (97,7 % der Gesamtläufe) für das Duftkästchen.

2. Wird *eine Antenne amputiert*, dann sind immer noch 97,6 % der Entscheidungen richtig; die verbliebene Antenne kompensiert klinotaktisch durch lebhaftes Pendelbewegung die ausgefallene tropotaktische Einstellung. Das geht aber auf Kosten zeitraubender, sukzessi-

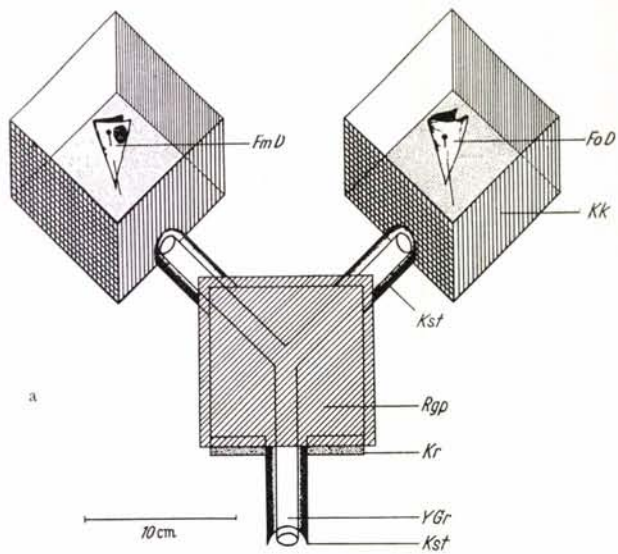


ABBILDUNG 3 : Versuchsanordnung, in der die Seitenwahl der Biene im Duftfeld getestet wird :
 Kk — Kartonkästchen; YGr — Y-Glasrohr;
 Kst — Kartonstulpen; Kr — Kartonrahmen;
 Rgp — Rubinglasplatte;
 FmD — Filterpapier mit Duft, FoD— Filterpapier ohne Duft.

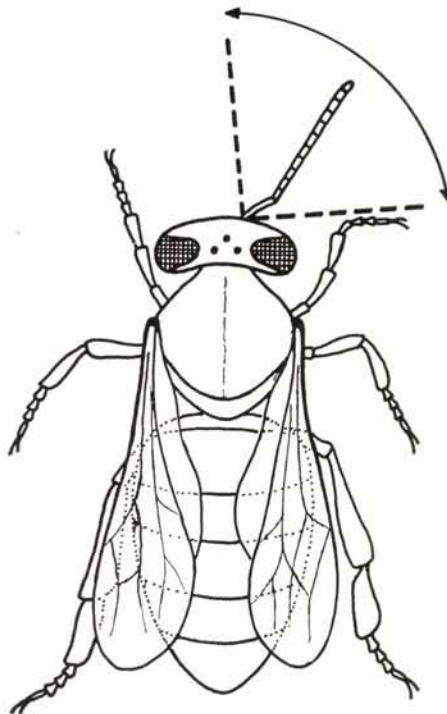


ABBILDUNG 4 : Klinotaktische Abtastbewegungen mit Hilfe der einen noch verbliebenen Antenne.
 Da die tropotaktische Simultaneinstellung nicht mehr möglich ist, wird der Lauf erheblich langsamer.

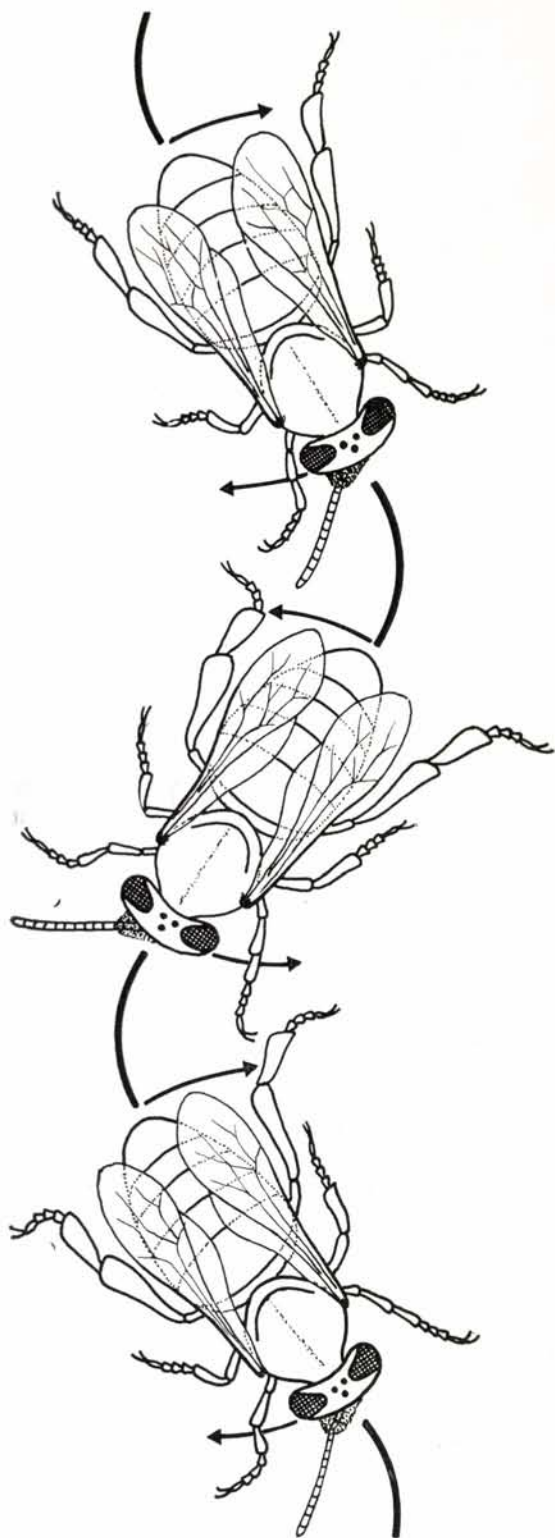


ABBILDUNG 5 : Pendelgang muß die klinotaktische Komponente der fixierten Antenne ersetzen.

ver Abtastbewegungen mit Hilfe der einen jetzt unipolaren Antenne; der Lauf wird — statistisch gesichert — langsamer (um ca 15 %) (Abb. 4).

3. Nimmt man nun der *verbliebenen Antenne die Bewegungsfreiheit*, indem man sie mit Klebstoff *fixiert*, dann bleibt auch jetzt das Ergebnis mit 92,9 % der Entscheidungen positiv, aber die Laufzeit ist fast doppelt so lang wie bei Normalbienen. Es ist sehr eindrucksvoll, wie die Tiere die ausgefallene Orientierungskomponente kompensieren : in einem *ausgeprägten Pendelgang* nähern sie sich dem Entscheidungspunkt. Klinotaxis von seiten der Antenne wird durch Hin- und Herpendeln des gesamten Körpers ersetzt (Abb. 5).

4. Wir belassen beide Antennen aber nehmen ihnen die Beweglichkeit : wieder sind 91,8 % der Läufe positiv; es wird kein Pendellauf registriert, d.h. das Tier verzichtet ganz auf die klinotaktische Information und sucht mit der tropotaktischen Einstellung zurechtzukommen. Das gelingt ihm aber wiederum nur unter erheblichem Zeitverlust : die Läufe sind stark verlangsamt (um ca 60 %).

Ein bindender, qualitativer und quantitativer Beleg für die *tropotaktische Komponente* der Geruchsorientierung wurde durch Überkreuzung der Antennen erbracht (Abb. 6). Die einlaufenden Informationen werden jetzt dem ZNS seitenverkehrt zugestellt und das Ergebnis : die Tiere entscheiden sich im Y-Rohr für die falsche Seite — damit ist die Tropotaxis im Duftfeld unwiderlegbar erwiesen.

Diese Versuchsanordnung erlaubt es auch, die Leistungsfähigkeit der Osmotropotaxis und ihre Konkurrenz mit der klinotaktischen Komponente zu prüfen. Im optimalen Fall können wir bei Überkreuzung die Antennenspitzen 9 mm voneinander entfernen. Das erbringt die wirksamste tropotaktische Information. Nähern wir die Pole einander stufenweise (Abb. 6), dann schlägt bei 2 mm die tropotaktische Orientierung in die klinotaktische um — die Bienen verhalten sich so, als hätten sie nur noch eine (festgeklebte) Antenne zur Verfügung. Man kann Tropotaxis und Klinotaxis einander noch auf andere Weise in Konkurrenz setzen : wir überkreuzen eine Antenne, die andere bleibt frei beweglich. Wir müssen dann die eine Antenne so auf die Gegenseite verkleben, daß ihre Spitze mindestens 2,5 mm von der Medianlinie abgerückt ist, um die Osmotropotaxis über die Klinotaxis siegen zu lassen.

Fassen wir kurz zusammen, welche physiologischen Leistungen Osmoklinotaxis und Osmotropotaxis dem Sinnesorgan und dem ZNS abverlangen :

a) Zeitliches Abtasten des Dufttraumes mit Hilfe der beweglichen Antennen oder mit Hilfe der Pendelbewegungen des Körpers erbringt sukzessiv aufeinanderfolgende Meldungen über Konzentrationsunterschiede in drei Raumebenen : links, rechts, vorne, hinten; oben, unten.

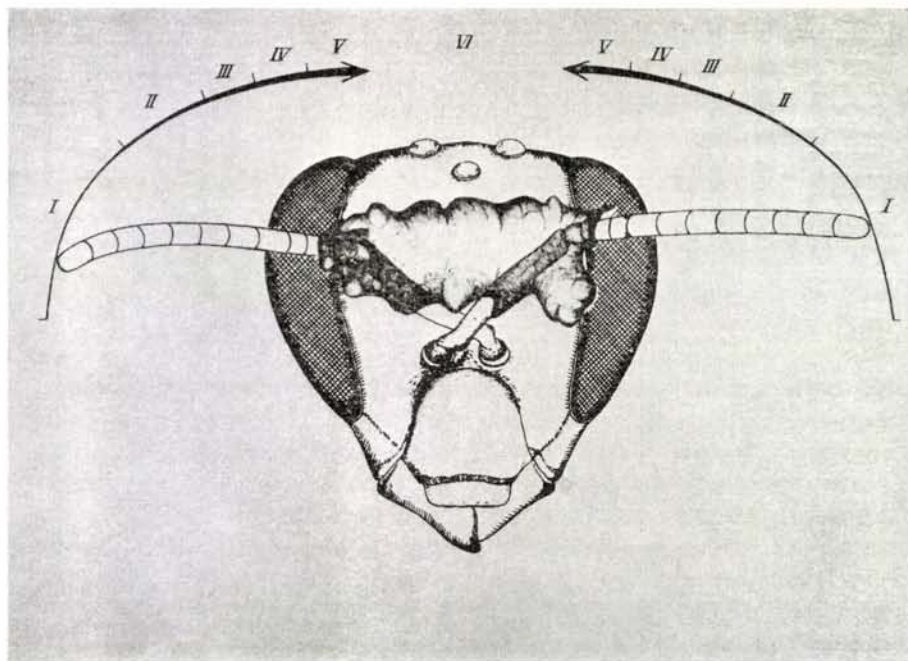


ABBILDUNG 6 : Die Antennen werden an der Basis überkreuz verklebt. In den Positionen I-V orientieren sich die Bienen nachweislich *tropotaktisch* : sie wählen im Y-Rohrseitenverkehrt. Bringt man die Antennen durch Verklebung in die Position VI (Abstand der Antennenspitzen 2 mm), dann orientieren sie sich wieder *klinotaktisch* und wählen den richtigen Duftschmelz.

b) Der *Simultanvergleich* der gespreizten Antennenspitzen gibt augenblicklich und ohne Zeitverzögerung Auskunft über die Verteilung der Duftmoleküle innerhalb der beiden Seitenpole.

Unsere nächste Frage wird folgerichtig lauten : welcher Konzentrationsunterschied muß zwischen Zeitpunkt a und b, bzw. zwischen linker und rechter Seite bestehen, damit er als solcher perzipiert werden kann. Dazu muss folgendes Experiment eine klare Antwort bringen : einer Biene werden zwei winzige Glaskapillaren über die Antennen gestülpt und beide mit einem kleinen Dufttröpfchen unterschiedlicher Konzentration gefüllt (Abb. 7). Wenn die Bienen vorher auf den gleichen Duft dressiert sind, werden sie unweigerlich eine Seitentendenz zur stärkeren Konzentration zeigen. Diese Seitentendenz läßt sich auf einem Laufglobus quantitativ messen (Abb. 8). Das Ergebnis ist nicht einheitlich; es ist von der Ausgangskonzentration abhängig : ist diese hoch (z. B. 1 : 1 000), dann muß die Konzentration der Gegenseite zehnmal höher sein, um *tropotaktisch* ver-

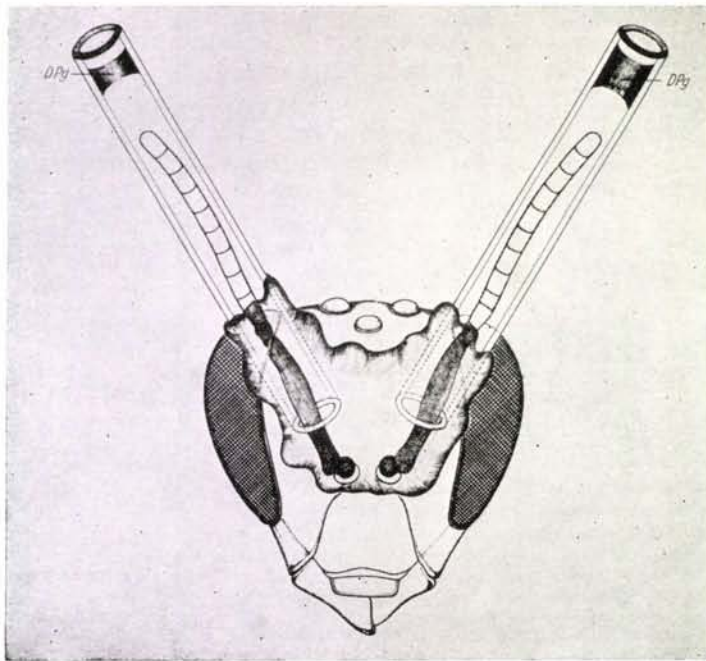


ABBILDUNG 7 : Ueber die Antennen sind 2 feine Glasröhrchen gestülpt, die an der Basis luftdicht verschlossen und oben mit Duftöl bestimmter Konzentration gefüllt sind. Jede Antenne wird nach Ausgleich des Dampfdruckes von einer bekannten, stabilen Duftkonzentration umspült sein.
(DPg — Duftölparaffingemisch.)

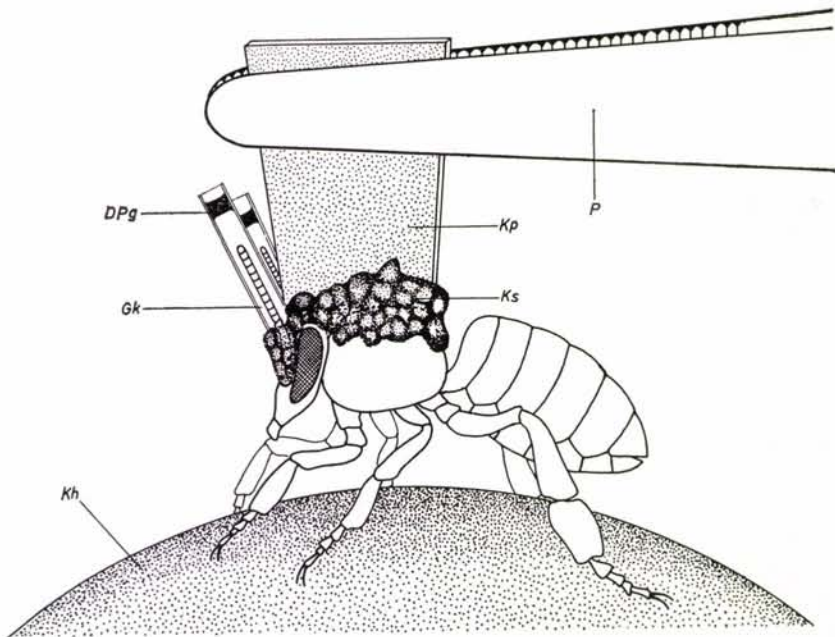


ABBILDUNG 8 : Auf dem Laufglobus zeigt die vorher duftdressierte Biene durch ihre Laufenden-
zenseite an, deren Antenne das Duftöl mit der höheren Konzentration trägt.

wertet werden zu können. Bei niederer Ausgangskonzentration (1 : 1 : 100 000) genügt ein Verhältnis 1 : 2,5.

Man kann mit dieser Methode auch die absolute Riechschwelle bestimmen : einer duftdressierten Biene werden zwei Röhrchen übergestülpt, das eine enthält reines duftloses Paraffinöl, das zweite Duftöl in der Schwellenkonzentration. Die Werte stimmten gut mit Ergebnissen überein, die v. Frisch, Fischer und Schwarz mit Hilfe der normalen Dressurmethode erhalten hatten : die Schwelle liegt etwa bei 1 : 200 000 für Methylheptenon. (MARTIN 1964, LINDAUER und MARTIN 1963.)

II. — TOPOCHEMISCHER SINN

Die volle Bedeutung erhält die tropotaktische Einstellung im Duftfeld erst in Verbindung mit den Informationen, die der *mechanische Sinn* liefert : Chemorezeptoren und Mechanorezeptoren sind morphologisch auf der Bienenantenne aufs engste miteinander verbunden. Über die Sinnes- und neurophysiologische Auswirkung solcher Verketzung hatte sich schon FOREL Gedanken gemacht und den Begriff des « topochemischen Sinnes » geprägt. V. FRISCH (1947) faßt diese Vorstellung in konkrete Worte : « Die beweglichen Antennen ermöglichen ein geruchliches Abtasten der Gegenstände ». Ohne Zweifel muß durch die simultan räumliche und sukzessiv zeitliche Reizung der Chemo- und Tastrezeptoren ein qualitativ besonders ausgezeichneter Sinneseindruck vermittelt werden. (LINDAUER, 1963.) Beim Aufsuchen der Nektarien kann dies von Bedeutung sein (Abb. 9 u. 10). Einige gezielte Experimente sollten Aufschluß über Leistung und Physiologie dieses topochemischen Sinnes bringen : Die Bienen müssen auf ihrem Weg zum Futterkästchen durch eine künstliche Blüte laufen, wo sie — wie in einer natürlichen Blütenröhre — mehrere Duftmarken verschiedener Qualität passieren müssen bis sie zum Nektar gelangen. Wir nennen diese Anordnung eine « Duftorgel » (Abb. 11). Den Bienen zeigt jetzt einzig und allein die Reihenfolge der Duftmale das Ziel an. Sie müssen beispielsweise die Folge : Rosmarin — Thymian — Fenchel von der Kombination Fenchel — Thymian — Rosmarin unterscheiden lernen. Das ist keine einfache Angelegenheit, wenn wir bedenken, daß im freien Luftraum die Duftmoleküle der drei Duftmarken sich untereinander mischen. (Abb. 12 u. 13.) Die Bienen meistern trotzdem die Aufgabe ohne Schwierigkeit — allerdings unter einer Voraussetzung *sie müssen mit ihren Fühlern ständig die Antennenspitze mit dem duftenden Untergrund in engem Kontakt halten*. Den Beweis dafür, daß dieser Orientierungsleistung eine echte Kontakt-Chemorezeption zugrunde liegt, kann man erbringen, indem man die Antenne partiell amputiert : ganz gleich, ob man drei oder zwei Fühlerglieder, oder auch nur ein Drittel des letzten

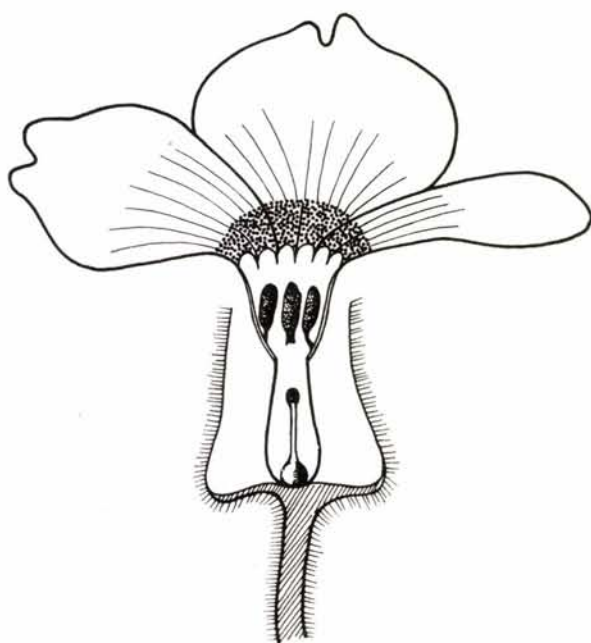
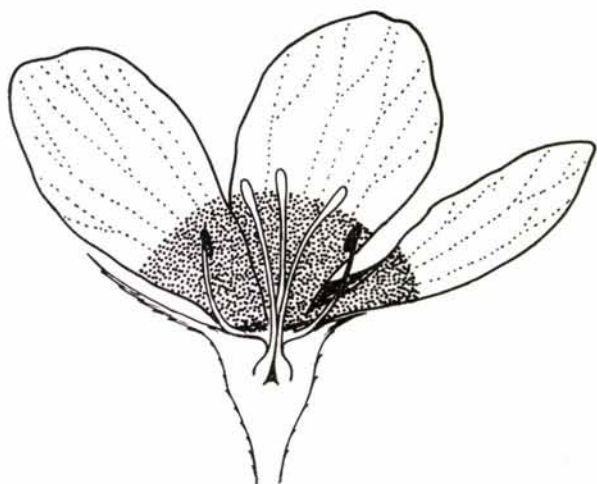


ABBILDUNG 9 u. ABBILDUNG 10 : Duftmale, die oft zusätzlich zu optischen Saftmalen. (Kappel 1953, Lex 1954, Aufsess 1960) an Blütenblättern zu finden sind, weisen den Weg zur Nektarquelle. Weißer Rand und punktiertes Zentrum stellen qualitativ verschiedene Duftfelder dar. Nur unmittelbare topochemische Rezeption kann die Reihenfolge der Duftmale ausmachen.

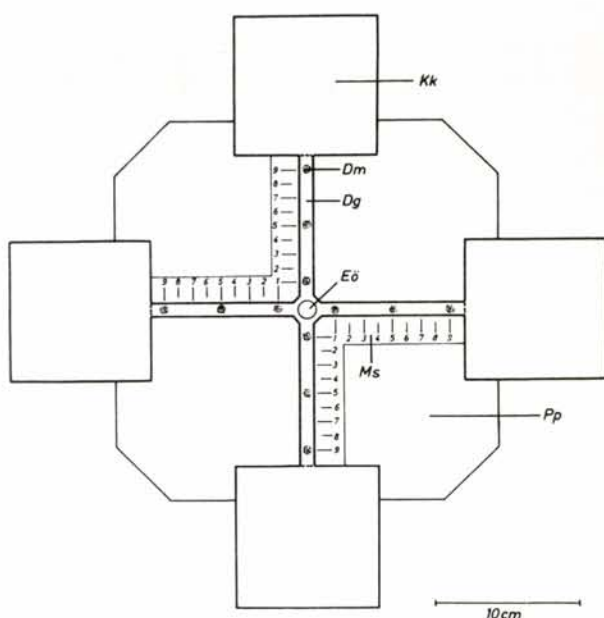


ABBILDUNG 11 : Duftorgel, in der allein die richtige Reihenfolge ausgelegter Duftmarken zum Ziel führt (Ansicht von oben).

(Kk — Kartonkästchen, eines davon birgt das Futterschälchen);

Eö — Einlauföffnung; Dm — Duftmarke; Dg — Duftgang;

Ms — Maßskala; Pp — Plexiglasplatte.

Gliedes amputiert, sofort bricht die Dressur zusammen; jetzt werden alle drei Duftkombinationen gleich oft gewählt; das sukzessive Auflösen eines räumlich geordneten Duftmusters ist verloren gegangen, nur noch das im freien Luftraum vorhandene Duftgemisch ist reizwirksam.

Bemerkenswert ist, daß die *Fühlerspitze* unentbehrlich ist. In der Tat zeigt die genauere Prüfung, daß am distalen Antennenglied eine spezifische, hochdifferenzierte Sinnesplatte, bestehend aus besonders angeordneten Chemo- und Tastrezeptoren sich findet. Ihre Histologie wird zur Zeit genauer untersucht.

Über das Zusammenwirken zwischen Chemo- und Tastrezeptoren geben andere Versuche weiteren Aufschluß : den Bienen wird die Aufgabe gestellt, den Weg zum Ziel über ein rein *taktil differenziertes Untergrundmuster* aufzusuchen (Abb. 14). Dieser Aufgabe unterziehen sich die Bienen — ganz im Gegenteil zu einer Duftdressur — nur äußerst zäh. Bis zu 90 % der Dressurschar sieht sich der Aufgabe nicht gewachsen und scheidet freiwillig aus der Dressur aus. Diejenigen aber, die die Hemmung in der duftlosen Anordnung verwinden, zeigen nach einigen Tagen positive Resultate (Abb. 15). Das ist m.E. der erste Fall, daß Arthropoden auf ein taktils Muster mit Erfolg

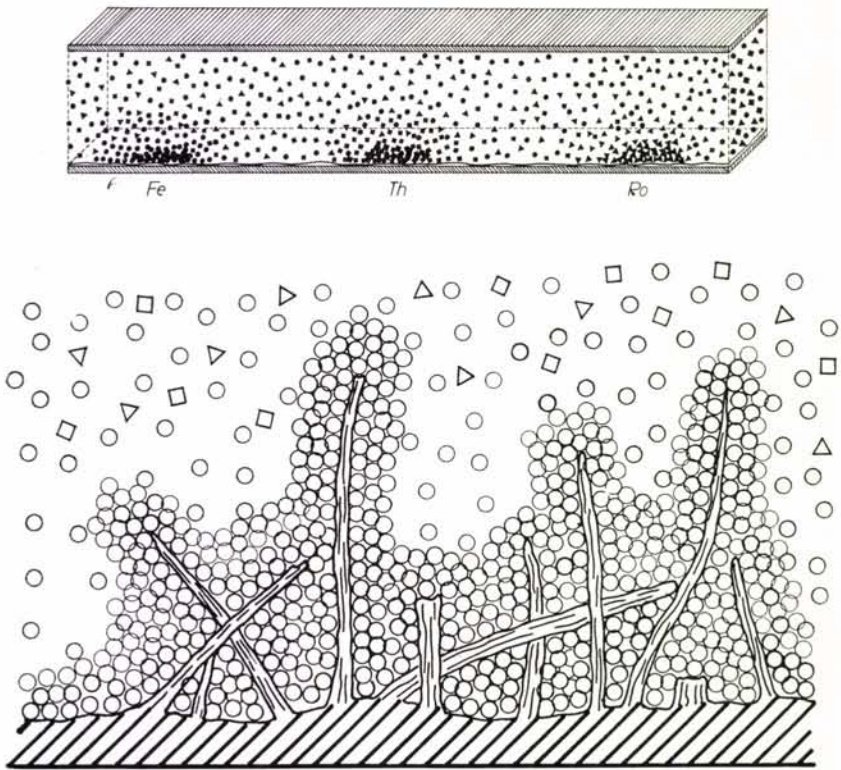


ABBILDUNG 12 u. ABBILDUNG 13 : Schematische Darstellung der Duftverhältnisse im Laufgang der Duftorgel : Fe, Th, Ro — drei Duftmarken auf Filterpapier in Abb. 13 noch mahige vergrößerung des mit Fenchel bechriften unter gründer. Durch den Dampfdruck werden ständig Duftmoleküle in den freien Luftraum abgegeben, wo sie sich untereinander mischen. Nur Kontaktchemorezeption kann die einzelnen Duftposten lokalisieren.

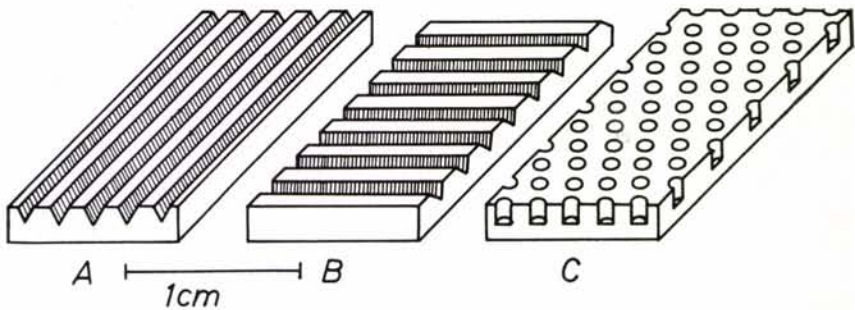


ABBILDUNG 14 : Der Boden des Laufganges ist mit verschieden strukturiertem Muster belegt. Nur das Lochmuster weist den Weg zum Ziel.

dressiert werden konnten. Die Voraussetzungen für ein « Plastisches Riechen » sind also gegeben; wir dürfen darin eine Sinnesleistung sehen, die nur durch engste morphologische wie auch neurophysiologische Verkettung von Chemo- und Mechanorezeptoren möglich ist. (MARTIN 1965.)

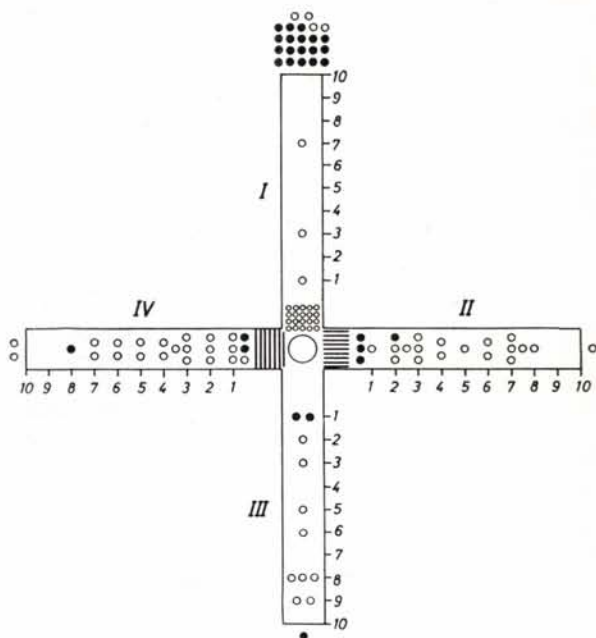


ABBILDUNG 15 : Ergebnis nach Dressur auf Lochmuster. Unmittelbar an der Eingangsöffnung ist das betreffende Strukturmuster eingezeichnet. Helle Kreise im Kanal und am Kanalende zeigen je einen Lauf, dunkle Kreise je 5 Läufe an. Die Kreise am Kanalende sind für durchgehende Läufe, jene im Kanal für Umkehrläufe eingesetzt. Die Unentschlossenheit der Bienen auf falschem Muster tritt deutlich zutage.

Es ist noch nicht abzusehen, welche Bedeutung diese Sinnesleistung für die Orientierung und gegenseitige Verständigung im Stock haben mag. Wenn man sich vorstellt, daß die Bienen im Dunkel der Wabengassen sich zurechtfinden müssen, wo die Brutzellen, die Vorratszellen, wo Drohnen — und Arbeiterinnenzellen, wo die Tanzplätze sind, wenn man sich überlegt, welche wichtigen Mitteilungen sie sich untereinander durch Duft — und Tastzeichen zu geben haben — beim gegenseitigen Sicherkennen, bei der gegenseitigen Fütterung und Körperpflege, beim Rund — und Schwänzeltanz — da dürfte der topochemische Sinn, der an Chemo — und Mechanorezeptoren gleichzeitig appelliert, eine entscheidende Hilfe bieten.

Interventions de Monsieur HOWSE

1° Were the experiments to determine the sensory thresholds of the bee chemoreceptors carried out with many bees with only one bee each time? Duncan & Sheppard have shown that lower thresholds can often be established if many tests are carried out instead of one. Do your results support this conclusion?

2° Were experiments carried out to determine whether bees had a lower threshold to a *change* in concentrations of odour?

Réponses de Monsieur LINDAUER

Die Versuche, die zeigten, dass der wichtige Konzentrationsunterschied zwischen linker und rechter Antenne (zu tropotaktischer Orientierung) von der Ausgangskonzentration abhängig ist, wurden nicht unmittelbar nacheinander und nicht mit den gleichen Bienen gemacht; vielmehr wurde jeweils eine neue Bienengruppe dressiert und getestet.

Eine ergänzende Bemerkung sei erlaubt: mit widergestülpten Duft Röhrchen lässt sich die absolute Riechschwelle der Bienen prüfen. Die Ergebnisse stimmen in der Grössenordnung mit jenen überein, die von Frisch, Fischer und Schwarz erhalten hatten. Die Riechschwelle ist lediglich noch ein wenig tiefer gefunden worden (1 : 300 000 für Methylheptenon); das ist ohne weiteres verständlich da die Duftkonzentration in dem niedergestülpten Röhrchen nicht verdünnt wird, wie im freien Luftraum, wo bisher die Dressingsverche durchgeführt wurden.

LITERATURVERZEICHNIS

- AUFSESS (A. V.) : Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. *Z. vergl. Physiol.* 43, 469-498 (1960).
- DOSTAL (B.) : Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 41, 179-204 (1958).
- FISCHER (W.) : Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 39, 634-659 (1957).
- FOREL (A.) : Das Sinnesleben der Insekten. München : Reinhardt 1910.
- FRISCH (K. V.) : Über den Geruchssinn und seine blütenbiologische Bedeutung. Jena : Fischer 1919.
- Über den Sitz des Geruchsinns bei Insekten. Jena : Fischer 1921.
- FRISCH (K. V.) : Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien : Springer 1947.
- KAPPEL (J.) : Die Form des Safthalters als Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 34, 539-547 (1953).
- LEX (Th.) : Duftmale an Blüten. *Z. vergl. Physiol.* 36, 212-235 (1954).
- LINDAUER (M.) : Allgemeine Sinnesphysiologie : Orientierung im Raum. *Fortschr. Zool.* 16, 7-140 (1963).
- u. H. MARTIN : Über die Orientierung der Biene im Duftfeld. *Naturwissenschaften* 50, 509-514 (1963).
- MARTIN (H.) : Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld. Zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 48, 481-533 (1964).
- Leistungen des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 50, 254-292 (1965).
- MASCHWITZ (U.) : Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialem Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 42, 596-655 (1964).