

<b>Zeitschrift:</b>	Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft
<b>Herausgeber:</b>	Aargauische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	40 (2024)
<b>Artikel:</b>	Mikroskopische Anatomie der Honigbiene und verwandter Hautflügler
<b>Autor:</b>	Foelix, Rainer F. / Wullschleger, Benno
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-1077398">https://doi.org/10.5169/seals-1077398</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

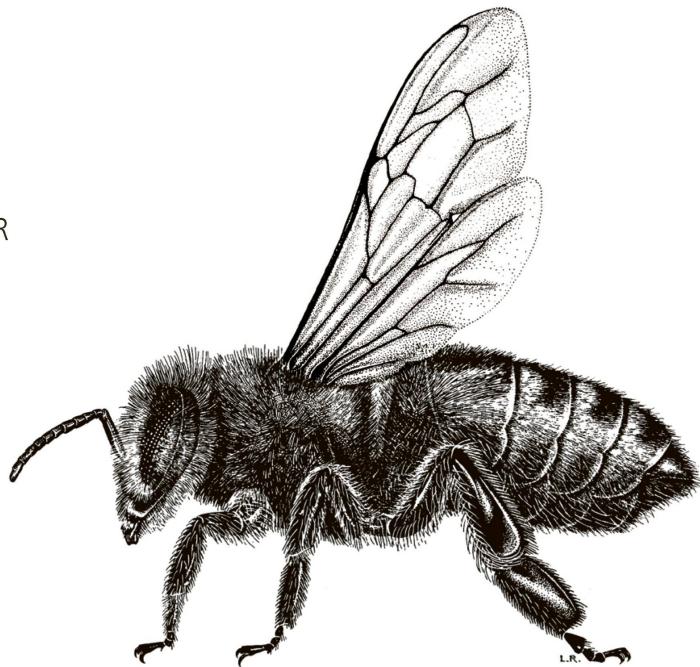
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 07.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

RAINER FOELIX & BENNO WULLSCHLEGER

# Mikroskopische Anatomie der Honigbiene und verwandter Hautflügler



## Abstract

### ***Microscopic anatomy of the honeybee and related hymenopterans***

Using the light and scanning electron microscope we studied the fine structure of various regions on the body of honeybees and compared them with the corresponding areas on bumblebees, wasps and hornets. We found strong similarities between the bee and the bumblebee and also between the wasp and the hornet. The body regions selected for a comparison were: eyes, antennae, mandibles, wings and wing muscles, legs, abdomen, and stinger. Particular interest was paid to the antennae, wings and flight muscles, the grooming organs on leg 1, the pollen collecting devices on leg 3, tracheae, and stinger. Some common claims in the literature could be refuted, e.g. that wasps and bumble bees would lack barbed stingers. The high resolution of the electron microscope also allowed to demonstrate the delicate branching of the tracheae supplying the various organs with oxygen. Especially in the flight muscles we could show how small tracheoles penetrate the cells to make direct contact with the mitochondria. Such details were known from thin sections studied with the transmission electron microscope, but only in two dimensions. In our preparations the interaction between the smallest tracheoles and the mitochondria can be visualized in three dimensions. Cellular details are practically the same in all the hymenopterans which we studied. Structural differences between species or genera were found between honeybee/bumble bee and wasp/hornet, e.g. the design of the cleaning structures on the legs, which is probably an adaptation to their different life styles.

## Zusammenfassung

Ausgewählte Regionen der Honigbiene wurden mittels Licht- und Raster-Elektronen-Mikroskop untersucht und mit den entsprechenden Bereichen bei Hummel, Wespe und Hornisse verglichen. Wir fanden grosse morphologische Übereinstimmungen bei Biene und Hummel einerseits und bei Wespe und Hornisse andererseits. Die untersuchten Regionen betrafen Augen, Antennen, Putzorgane (Bein 1), Pollensammelapparat (Bein 3), Flügel und Flugmuskulatur, sowie Abdomen mit

Stachelapparat. Dank der hohen Bildauflösung des Raster-Elektronen-Mikroskops konnten wir die extrem feine Verzweigung des Tracheensystems demonstrieren, v.a. bezüglich der Sauerstoffversorgung der Flugmuskulatur. Dort dringen die feinsten Tracheolen in die Muskelzellen ein und treten in direkten Kontakt mit den Mitochondrien. Solche Details im Nanobereich waren zwar von Dünnschnitten im Transmissions-Elektronen-Mikroskop her bekannt, allerdings nur in zwei Dimensionen, während unsere neuen Bilder nun auch die räumliche Anordnung von Muskelfibrillen, Mitochondrien und Tracheolen gut veranschaulichen. In Bezug auf die morphologischen Unterschiede auf Art- bzw. Gattungs-Ebene konnten wir deutliche Abweichungen zwischen Biene/Hummel und Wespe/Hornisse feststellen, z.B. in der Struktur der Putzorgane auf Bein 1, vermutlich bedingt durch die unterschiedliche Lebensweise. Ein gängiges Klischee, wonach Wespen und Hummeln glatte Stacheln (ohne Widerhaken) besäßen, konnten wir widerlegen – auch dort sind Widerhaken vorhanden, allerdings etwas kleiner oder in geringerer Anzahl.

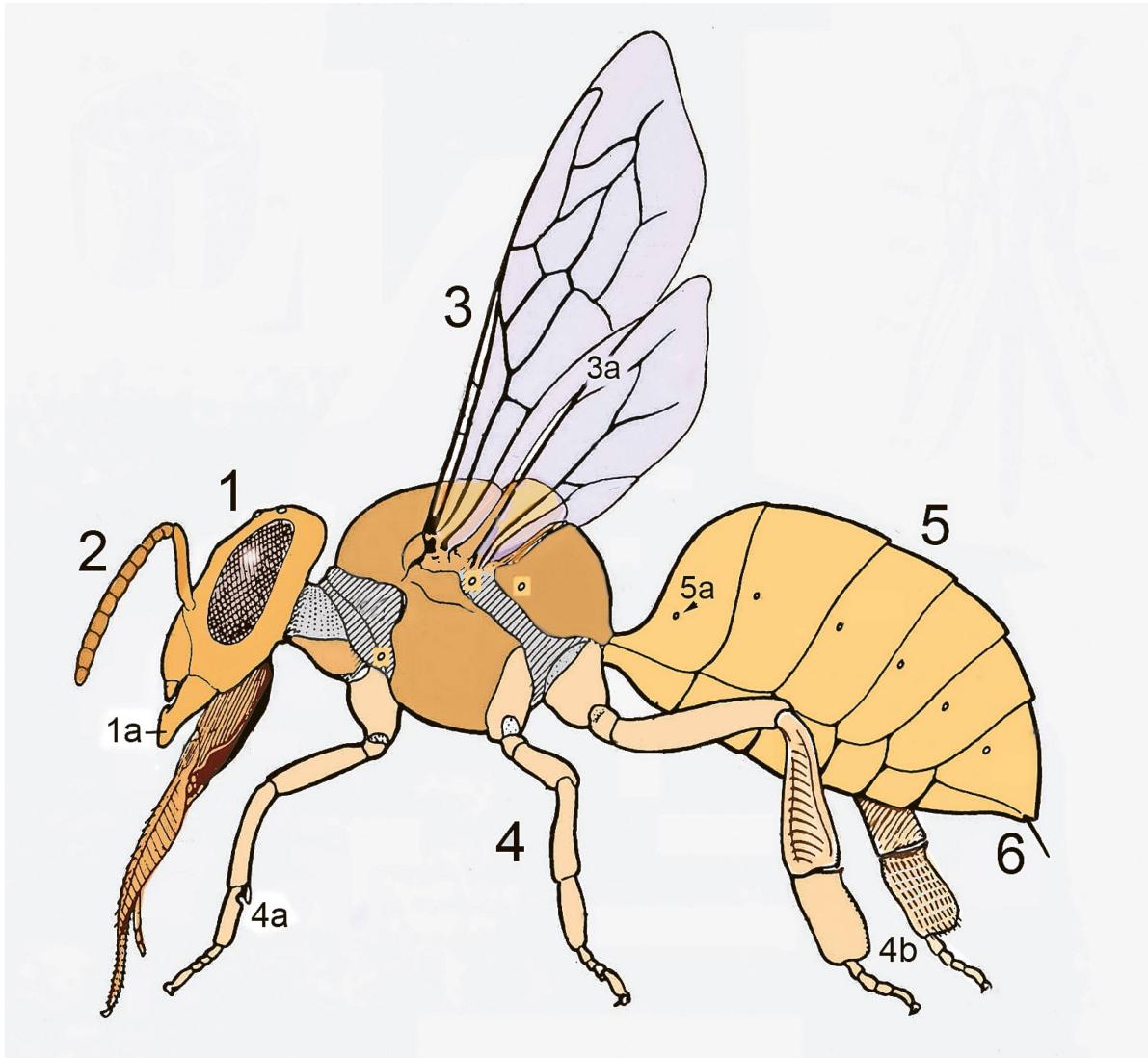
## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung
2. Augen
3. Antennen
4. Oberkiefer (Mandibel)
5. Flügel und Flugmuskulatur
6. Beine
7. Abdomen
8. Stachel
9. Ausblick

## 1. Einleitung

Unsere ursprüngliche Absicht, verschiedene Unterarten der Honigbiene (*Apis mellifera mellifera*, *Apis mellifera carnica* und die «Buckfast-Biene», einer Kreuzung von *A.m.m.* und *A.m. ligustica*) feinstrukturell zu vergleichen, mussten wir bald aufgeben, da sich zwischen den Unterarten kaum morphologische Unterschiede zeigten. Stattdessen haben wir die verschiedenen Unterarten als eine Einheit «Honigbiene» betrachtet und deren typische Körperstrukturen mit denen ihrer nächsten Verwandten (Hummel, Wespe, Hornisse) verglichen. Primäres Ziel war allerdings eine Bestandesaufnahme der Bienenanatomie um dabei eventuell auch neue Strukturen zu entdecken, bzw. herkömmliche Vorstellungen zu hinterfragen. Dies scheint insofern ein ambitioniertes Vorhaben weil die Biene seit Jahrtausenden als «Haustier» gehalten wird und entsprechend viele Arbeiten über Bienen und ihren Körperbau geschrieben wurden. Um nur einige frühe, wichtige Werke zu nennen: Karl VON FRISCHs *Aus dem Leben der Bienen* (1927) oder von Robert E. SNODGRASS *The Anatomy of the Honeybee* (1910). Aus neuerer Zeit muss das Buch

von Lesley GOODMAN *Form and Function in the Honey Bee* (2003) besonders erwähnt werden, aber auch Harry DADE *Anatomy and Dissection of the Honeybee* (2017), und so stellt sich natürlich die Frage, ob es heute überhaupt noch Neues zu entdecken gibt. Dank moderneren Untersuchungs-Methoden, z.B. der Elektronen-Mikroskopie, glauben wir mit dieser Arbeit doch einige neue Facetten zur Bienen-Anatomie beisteuern zu können. Im Rahmen dieser Arbeit haben wir uns auf bestimmte Körperregionen beschränkt: Am Kopf auf die Augen und Antennen, am Thorax auf die Flügel und Beine, am Abdomen auf die Tracheen und den Stachelapparat (Abb. 1).



**Abb. 1:** Schematische Zeichnung einer Honigbiene (*Apis mellifera*) (nach WEBER 1966). Die Ziffern 1–6 bezeichnen die Region, welche in dieser Arbeit morphologisch näher untersucht wurden. 1a = Mandibel, 3a = Flügelverhakung, 4a = Putzorgan, 5a = Stigma.

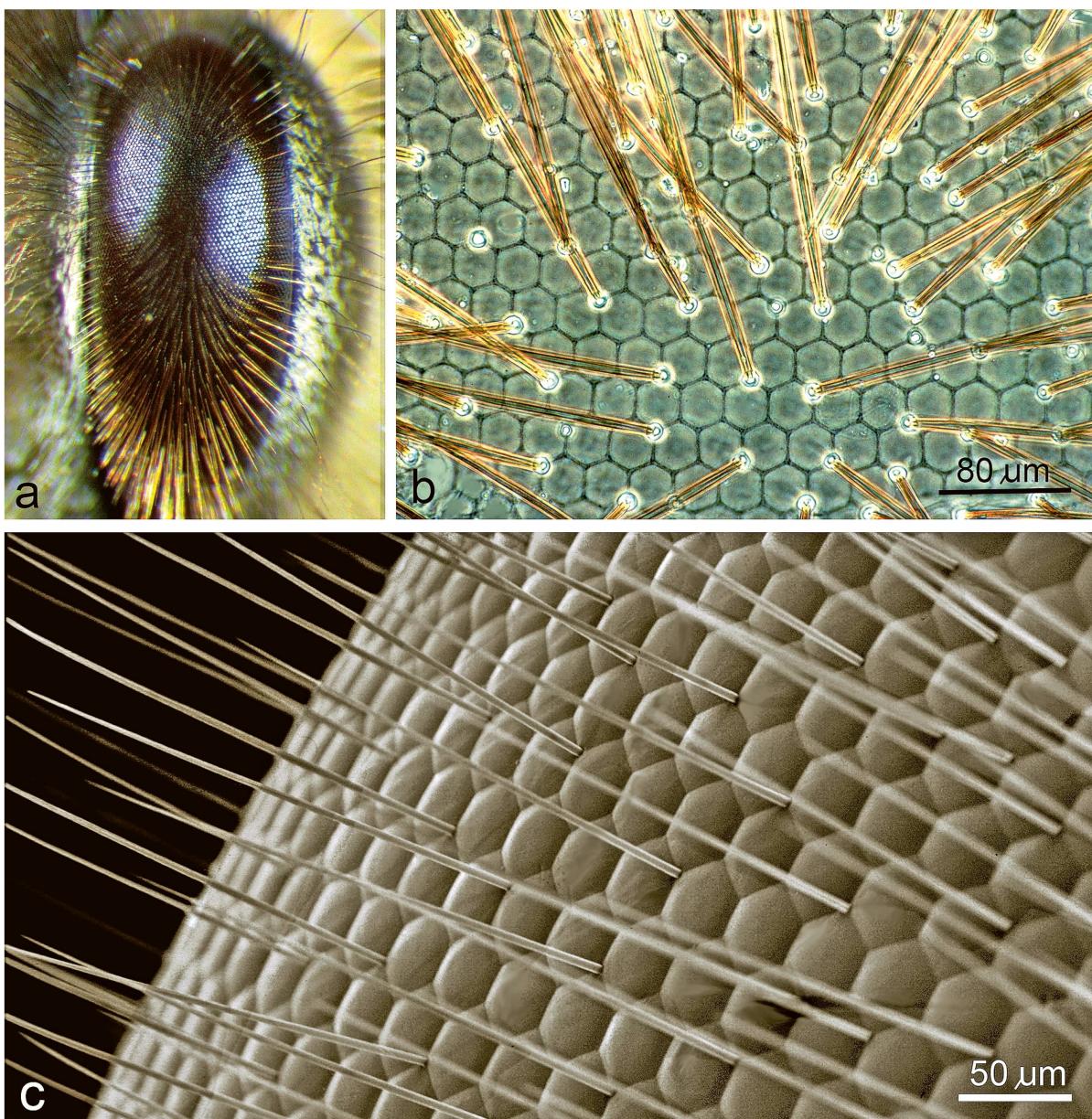
Rasterelektronenmikroskopische Bilder sind grundsätzlich schwarz-weiss, bzw. in Graustufen – wenn in der vorliegenden Arbeit farbige REM-Bilder gezeigt werden, so erfolgte die Einfärbung aus didaktischen Gründen mittels Photoshop.

## 2. Augen

Wie fast alle Insekten besitzen auch Bienen und die verwandten Hummeln, Wespen und Hornissen zwei grosse *Komplex-* oder *Facettenaugen* und dazwischen liegend drei kleine Stirnäugen oder *Ocellen* (Abb. 2, 3).

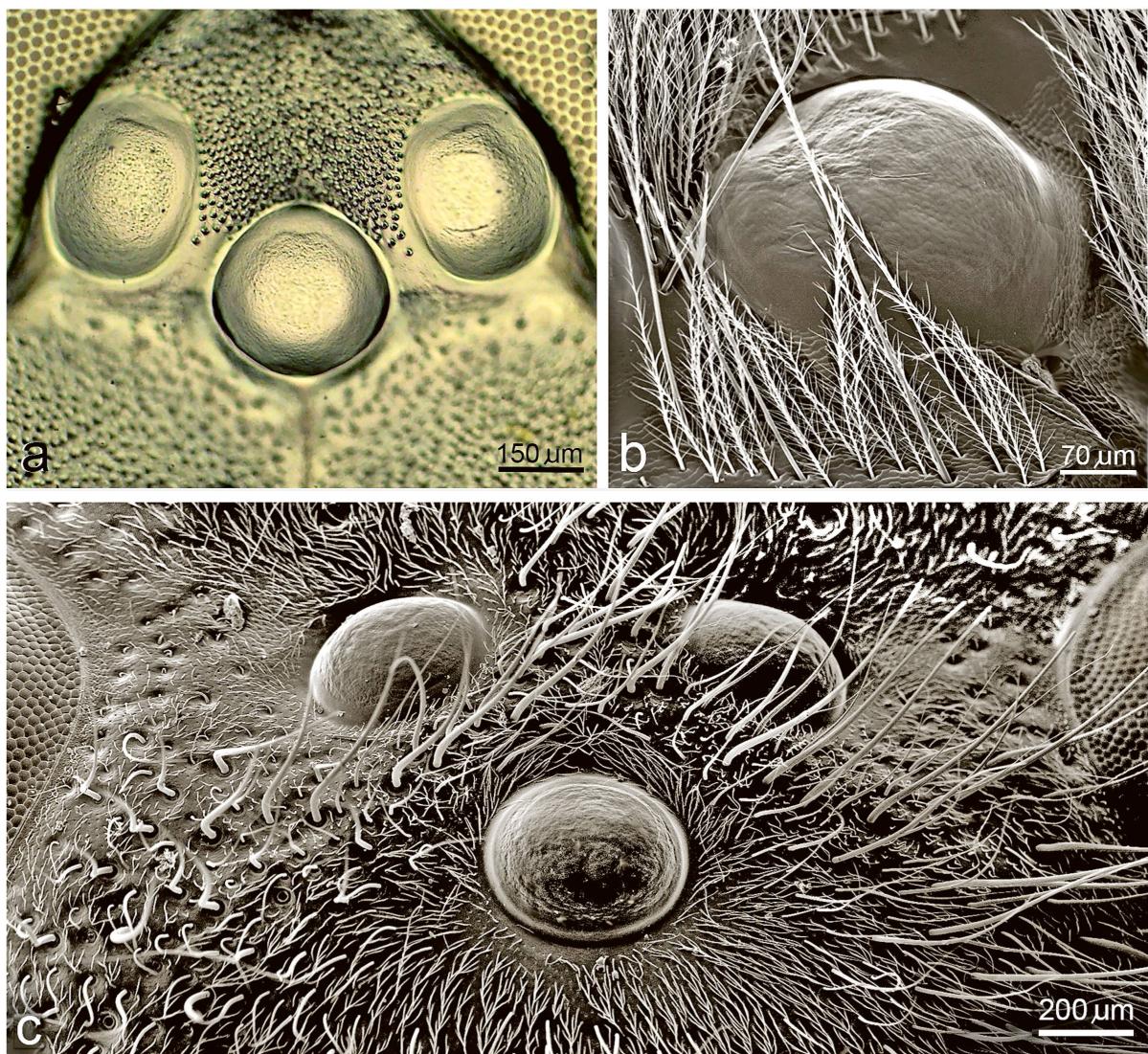
### 2.1 Facettenaugen

Die Facettenaugen bestehen aus Tausenden von dicht gedrängten winzigen Einzelaugen (*Ommatidien*), die jeweils nur einen kleinen Ausschnitt der Umgebung aufnehmen können. Die Linsen der Ommatidien sind farblos und durchsichtig und sind nahezu perfekt hexagonal angeordnet. Bei einer Arbeitsbiene sind es ca. 5000



**Abb. 2:** Facettenauge der Honigbiene. a) Seitenansicht bei Lupenvergrösserung. b) Augenoberfläche im Lichtmikroskop (LM). Beachte die hexagonal angeordneten Linsen und dazwischen lange Tasthaare. (Photos a, b: B. Erb). c) Wie b), im Raster-Elektronen-Mikroskop (REM).

Ommatidien/Auge, bei einer Drohne ca. 10 000 (RIBI *et al.* 1989). Eine kleine Region am oberen Augenrand (*dorsal rim area*, DRA) besitzt leicht abgewandelte Ommatidien und ist offenbar für die Wahrnehmung polarisierten Lichts zuständig (SCHINZ 1975, VAN PRAAGH *et al.* 1980, LABHART 1980, LABHART & MEYER 1999). Bemerkenswert ist sicher auch das relative grosse Gesichtsfeld beider Augen, nicht nur in der Horizontalebene (ca. 280°), sondern auch nach oben und unten (je 90°; RIBI 2023, pers. Mitt.). Bezüglich Sehschärfe hat man die Facettenaugen der Biene wohl lange etwas unterschätzt (Winkelunterscheidung bis 3°), denn neuere Untersuchungen haben eine Auflösung unter 2° festgestellt, also eine um 30 % bessere Auflösung als bisher angenommen (RIGOSI *et al.* 2017). Wichtiger als eine gute optische Auflösung ist für die Biene allerdings die erstaunliche zeitliche Bildauflösung ihrer Facettenaugen: Während unsere Augen nur etwa 16



**Abb. 3:** Stirnaugen (Ocellen) der Honigbiene. a) Lack-Abzug der drei Stirnaugen. Die langen Haare sind hier nicht sichtbar, da sie im Lackfilm eingebettet sind (Photo: W. Ribi). b) Mediane Ocelle einer Drohne, umgeben von vielen Fiederhärchen. c) Frontalansicht der Ocellen einer Hornisse. Die Ocellen sind dem einfallenden Licht gut ausgesetzt, weil sie nur von wenigen Haaren umringt sind.

Bilder pro Sekunde einzeln wahrnehmen können bevor sie zu einem «Film» verschmelzen, kann ein Facettenauge weit über Hundert Bilder pro Sekunde als Einzelbilder wahrnehmen. Dies ist für ein fliegendes Insekt von grossem Vorteil, v.a. bei raschen Ausweichmanövern oder bei einer gezielten Landung.

Ein typisches Merkmal der Bienen-Facettenaugen sind die vielen langen Tasthaare, die zwischen den Linsen stehen (Abb. 2 b, c). Die gängige Erklärung hierzu besagt, dass sich die Bienen innerhalb des dunklen Stockes mit Hilfe dieser Haare wie mit einem Blindenstock orientieren können. Dagegen spricht allerdings, dass Hummeln, Wespen und Hornissen ebenfalls in dunklen Erdlöchern oder Baumhöhlen leben, doch weisen deren Facettenaugen nur wenige und sehr kurze Härchen auf.

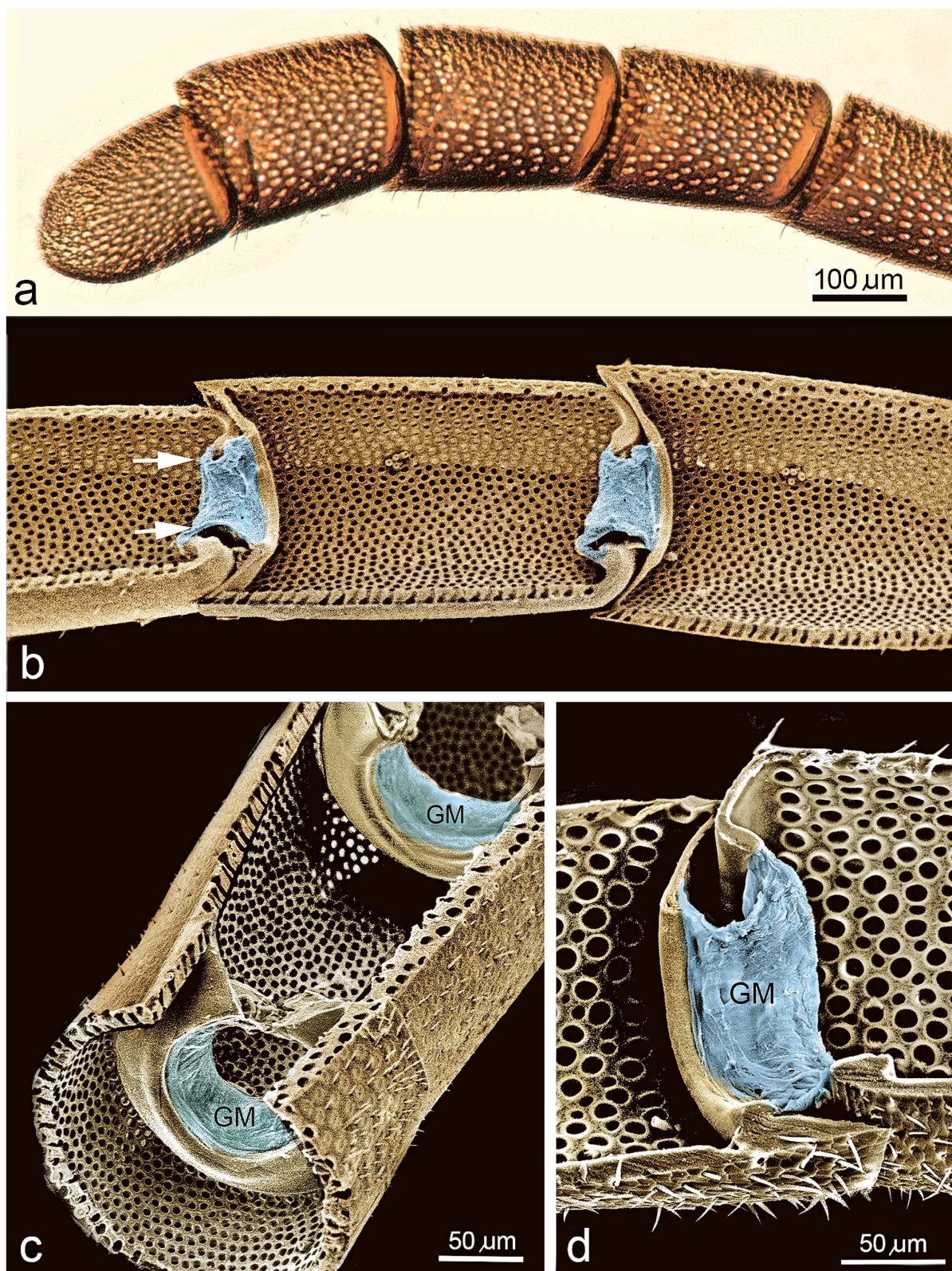
## 2.2 Ocellen

Neben den beiden grossen Facettenaugen besitzen Bienen drei kleine Punktaugen (*Ocellen*) von ca. 300 µm Durchmesser (Abb. 3). In der Mitte der Stirnregion liegt der sog. *mediane Ocellus* und seitlich dahinter die beiden *lateralen Ocellen*. Sowohl die Linsen als auch die dahinter liegende Netzhaut (*Retina*) der Ocellen sind zweigeteilt, nämlich in einen ventralen und einen dorsalen Bereich. Der ventrale Teil ist zum Himmel gerichtet, der dorsale zum Horizont. Die korrekte Einstellung der Körperachse in Bezug zum (waagrechten) Horizont, ist vor allem während des Fluges wichtig, z.B. bei raschen Flugbewegungen. Für ein Bildsehen sind die Ocellen weniger geeignet, weil zumindest bei den lateralen Ocellen die Bildebene hinter der Retina liegt, so dass nur unscharfe Bilder entstehen. Zudem besitzt jeder Ocellus nur etwa 800 Lichtsinneszellen (*Photorezeptoren*) – im Vergleich dazu enthält ein Facettenauge einer Biene > 40 000 Photorezeptoren (Arbeiterin), bzw. > 80 000 bei einer Drohne. Die Ocellen sind sehr lichtempfindlich und spielen deshalb in der Dämmerung eine wichtige Rolle. Außerdem können sie polarisiertes Himmelslicht wahrnehmen und sind somit auch zur Orientierung geeignet.

## 3. Antennen (Fühler)

Die Bezeichnung «Fühler» impliziert, dass diese Organe in erster Linie zum Tasten eingesetzt würden. Tatsächlich handelt es sich bei den Antennen aber v.a. um Geruchsorgane, wie schon vor über 100 Jahren experimentell nachgewiesen wurde (VON FRISCH 1919). VON FRISCH konnte die Bienen auf verschiedene Düfte dres-sieren und durch fortlaufende Verdünnung des Dressurduftes auch die «Riechschärfe» bestimmen. Dabei kam er zum Schluss, dass die «Nase der Bienen» (Antenne) etwa gleich empfindlich ist wie die menschliche Nase (VON FRISCH 1927).

Bei den Insekten unterscheidet man allgemein zwei Antennen-Typen: *Gliederanten-nen* und *Geisselantennen* (WEBER 1966). Erstere finden sich bei den ungeflügelten Insekten (z.B. *Collembolen*, Springschwänze); sie bestehen aus vielen Gliedern, die durch Muskeln gegeneinander beweglich sind. Bei den geflügelten Insekten enthält nur das Grundglied Muskeln, während die Glieder der (distalen) Antennengeissel



**Abb. 4:** Antenne der Honigbiene. a) Totalpräparat der distalen Antennengeissel. Die weißen Punkte entsprechen den verschiedenen Sinnesorganen. b) Längshälbierte Antennenglieder nach Kalilaugentreatment. Die beiden Pfeile bezeichnen den Durchtritt von einem Segment zum nächsten. Die Gelenkmembranen (blau gefärbt) erlauben eine passive Beweglichkeit der Antennenglieder. c) Tangentialer Anschnitt eines Antennengliedes mit den ringförmigen Segmentgrenzen. d) Sagittalschnitt einer Segmentgrenze mit der dazwischen liegenden Gelenkmembran (GM).

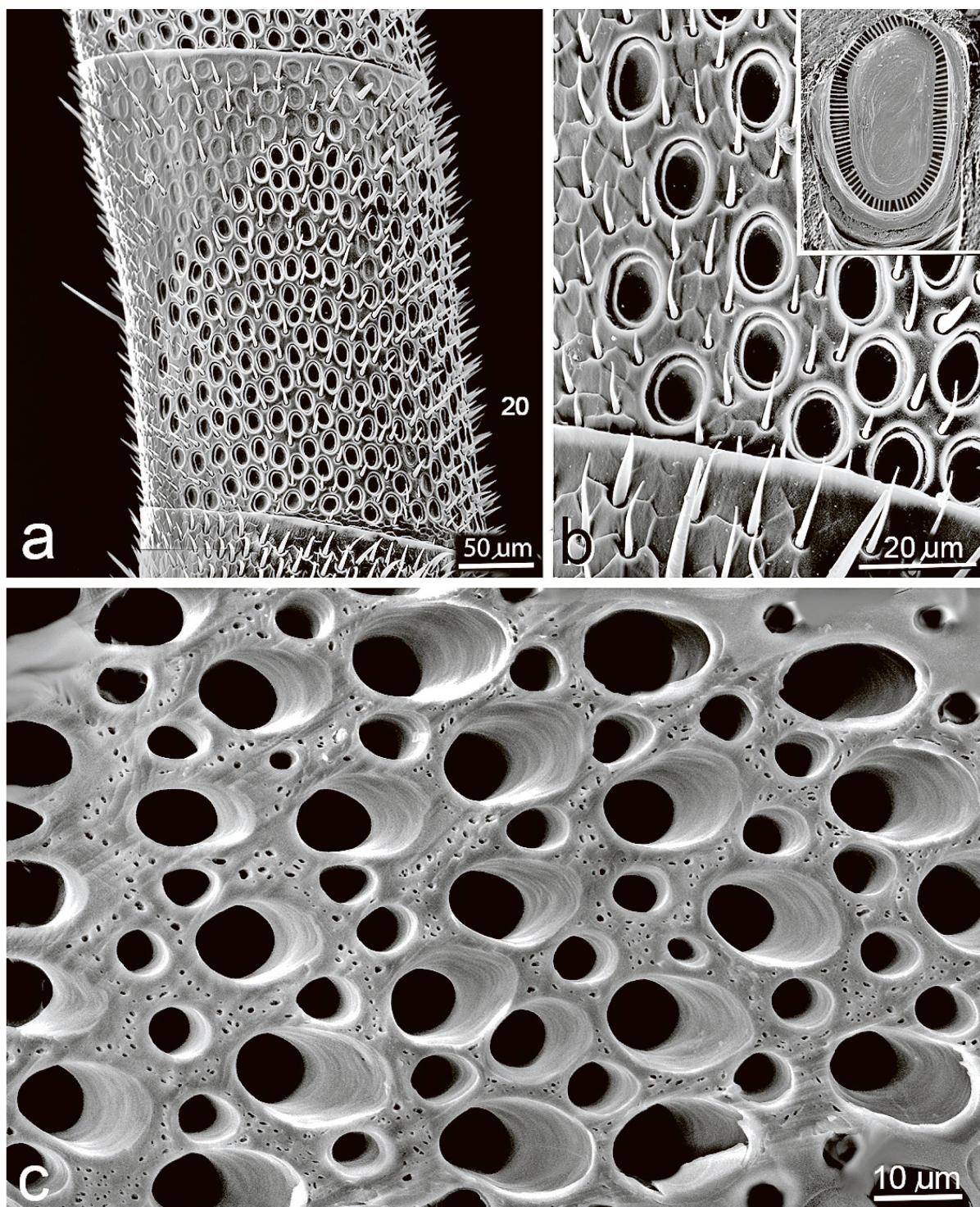
keine Muskeln besitzen. Die Antenne der Biene setzt sich aus drei Teilen zusammen: Einem kräftigen Grundglied (*Scapus*), das beweglich in die Kopfkapsel eingelenkt ist, einem kurzen, knie-ähnlichen Wendeglied (*Pedicellus*), und einer längeren Geissel, die aus 9 oder 10 Gliedern (*Annuli*) besteht. Die vielen Sinnesorgane (v.a. Geruchsorgane) liegen alle auf den 7–8 distalen Gliedern der Antennengeissel. Wir wollen hier zuerst auf die Struktur des Aussenskeletts der Bienenantenne eingehen und danach kurz die zellulären Bestandteile des Antennen-Innenraums behandeln (Abb. 4). Über Einzelheiten zur Feinstruktur der Bienenantenne haben wir bereits in einem früheren ANG-Mitteilungsband berichtet (FOELIX *et al.* 2005).

### **3.1 Aussenhülle (Cuticula) der Antennengeissel**

Ein Totalpräparat einer Antennengeissel zeigt deutlich den Aufbau aus dünnwandigen Einzelgliedern (Abb. 4a), 10 bei der Arbeitsbiene, und 11 bei der Drohne. Benachbarte Glieder grenzen als halbkugelige Schalen aneinander, lassen aber in der Mitte eine kreisrunde Öffnung von etwa 100 µm Durchmesser frei (Abb. 4b). Dank einer verbindenden Gelenkmembran können die Glieder passiv gegeneinander bewegt werden (Abb. 4.c, d). Eine gewisse aktive Bewegung ist trotz fehlender Muskeln möglich, nämlich durch eine Erhöhung des Blutdruckes im Antennenlumen, was zu einer Streckung der Antennengeissel führt.

Von aussen betrachtet erscheint eine Antenne ziemlich glatt, obwohl die Oberfläche dicht mit Tausenden von Sinnesorganen bestückt ist (Abb. 5). Das liegt daran, dass die diversen Geruchshaare relativ kurz sind (ca. 10 µm) und die auffälligeren Porenplatten wie winzige Kanaldeckel bündig in die Antennenwand eingesenkt sind (Abb. 5b; SLIFER & SEKHON 1961). Eine einzelne Antenne einer Arbeiterin weist neben 3000 dünnwandiger Riechhaare etwa ebenso viele Porenplatten auf – Drohnen sogar bis zu 20 000 (VOGEL 1923). Aus physiologischen Untersuchungen ist bekannt, dass die Porenplatten auf allgemeine Duftstoffe reagieren, besonders aber auf ein Pheromon der Königin (sog. *Königinnensubstanz*) (KAISSLING & RENNEN 1968, LACHER & SCHNEIDER 1963).

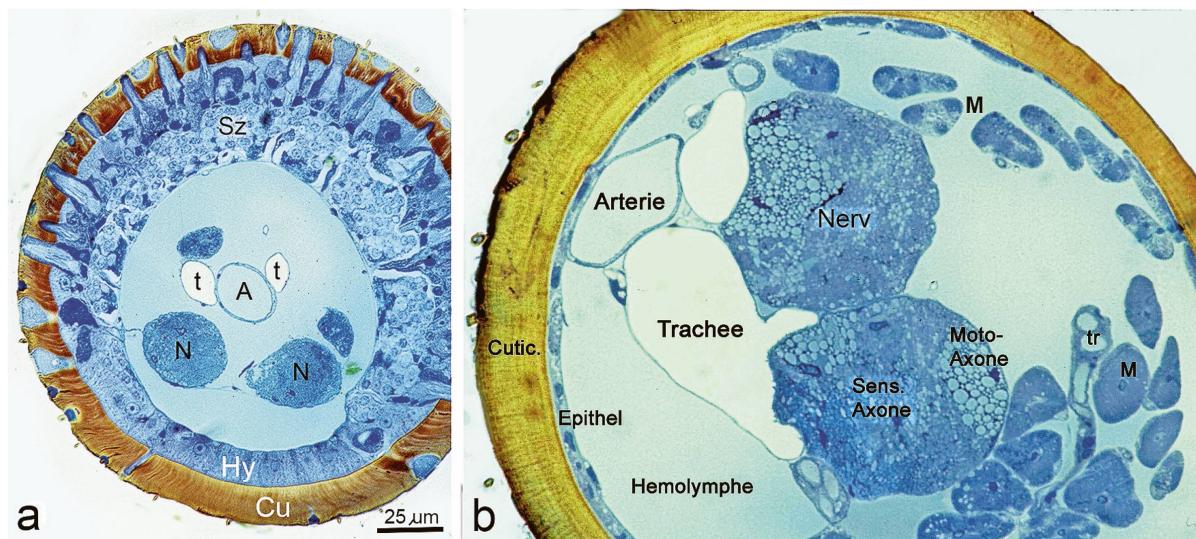
Von innen betrachtet ist die Antennenwand siebartig durchbrochen, nämlich dort, wo die Zugänge zu den verschiedenen Sinnesorganen liegen (Abb. 5c). Besonders auffallend sind die ovalen Eingänge (10–15 µm Durchmesser) zu den Porenplatten, während die kleineren, runden Eingänge (ca. 5 µm) zu den Riechhaaren führen und erst bei stärkerer Vergrösserung sichtbar werden. Bei hoher Vergrösserung einer Porenplatte von innen, erscheint randlich ein Saum dünner Speichen (Fig. 5b, Inset), in deren Zwischenräumen winzige Poren liegen (10 nm), welche die Geruchsstoffe von der Aussenwelt eintreten lassen (FOELIX *et al.* 2005). Verglichen mit der ca. 15 µm dicken Antennenwand sind die Deckel der Porenplatten sehr dünn, nämlich nur 0,5–1 µm, im speichenartigen Randbereich sogar noch dünner. Auch wenn die Bienenantenne in erster Linie als Geruchsorgan gilt, so muss doch erwähnt werden, dass verschiedene Antennenhaare auch andere Modalitäten wahrnehmen, nämlich Tastreize, Geschmack, Temperatur, Feuchtigkeit und sogar Schallwellen (GOODMAN 2003).



**Abb. 5:** Feinstruktur der Antennengeissel (Honigbiene). a) Jedes Geisselsegment ist dicht mit Sinnesorganen bedeckt, v.a. mit den (ovalen) Porenplatten und dazwischen kleineren Sinneshaaren. b) Detail zu a) bei etwas höherer Vergrösserung. Das *Inset* zeigt eine einzelne Porenplatte von innen. Beachte die periphere Speichenstruktur, in der sich winzige Poren befinden, welche Geruchsstoffe durchtreten lassen. c) Innenseite einer Antenne nach Auflösung aller zellulären Bestandteile mit Kalilauge. Die siebartige Cuticula zeigt grosse ovale Zugänge für die Porenplatten und kleinere runde Öffnungen für die verschiedenen Sinneshaare.

### 3.2 Innenleben der Bienenantenne

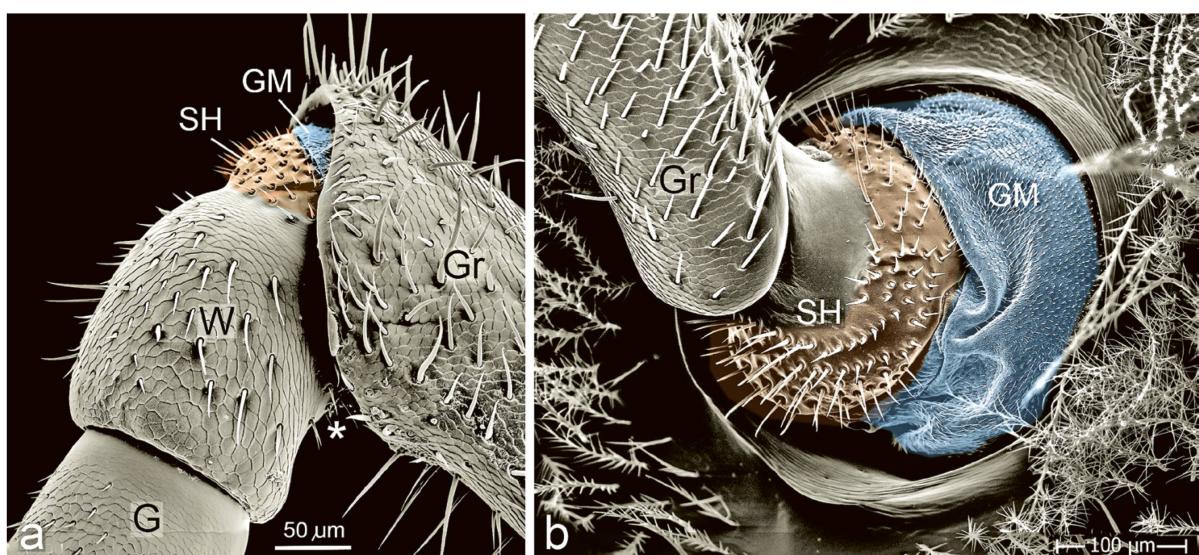
Die innere Organisation sowie die zellulären Bestandteile einer Antenne lässt sich am besten an Schnittpräparaten ablesen (Abb. 6). Unter der cutikulären Außenhülle liegt die einschichtige Epidermis (auch *Hypodermis* genannt) und direkt darunter Gruppen von Sinneszellen, die jeweils einem Riechhaar oder einer Porenplatte zuzuordnen sind. Das zentrale Antennenlumen wird v.a. von Haemolymph (Blut) ausgefüllt, enthält aber auch Nervenbündel von den Sinnesorganen, Tracheenäste und eine zentrale Arterie (Abb. 6a). Letztere mag erstaunen, denn allgemein wird den Insekten ja ein «offenes Blutgefäßsystem» zugeschrieben, aber kaum echte Arterien. Tatsächlich ziehen solche Arterien bis in die Spitzen der Antenne oder auch der Beine, wo sie allerdings «offen» enden – d.h. ohne Ausbildung eines Kapillarnetzes. Das zurückfliessende Blut ist dann nicht mehr in Gefäße eingeschlossen, sondern umströmt frei alle Gewebe und Organe. In den proximalen Antennengliedern (Pedicellus, Scapus) sind auch Muskelzellen anzutreffen, welche bis zur Basis der Antennengeissel ziehen und diese als Ganze beugen und strecken können. Besonders auffallend sind hier auch die beiden Sinnesnerven (Abb. 6b), welche v.a. die vielen Tausend Nervenfasern (Axone) von den Sinnesorganen enthalten. In einer Antenne einer Bienen-Arbeiterin sind es knapp 70 000 sensorischer Nervenfasern (ESSLEN & KAISSLING 1976), die von der Antennenbasis ins Gehirn ziehen, wo sie in einem sog. Antennenlobus (Riechzentrum) enden (KROPPF *et al.* 2014).



**Abb. 6:** Histologische Querschnitte der Bienenantenne (aus FOELIX *et al.* 2005). a) Ein Schnitt der distalen Antennengeissel zeigt die vielen Sinneszellen (Sz) unter der einschichtigen Epidermis (Hy). Im Lumen liegt zentral die Antennen-Arterie (A), begleitet von zwei Tracheen-Ästen (t). Die von den Sinneszellen abgehenden Fortsätze (Axone) bilden zwei Sinnesnerven (N). Cu = Cuticula. b) Schnitt durch das Antennen-Grundglied (Scapus). Die beiden Nerven enthalten zusammen ca. 70 000 Axone, v.a. kleine sensorische Fasern und wenige grössere Axone, welche die Muskeln (M) innervieren. tr = kleine Tracheenäste, Haemolymphe = Blutflüssigkeit.

### 3.3 Gelenkrezeptoren der Bienenantenne

An den Gelenken zwischen Wendeglied und Grundglied sowie zwischen Grundglied und Kopfkapsel liegen sog. *Propriorezeptoren*, welche die Stellung der Antenne zum Kopf bzw. zwischen benachbarten Antennengliedern messen können. Die «Messung» beruht darauf, dass kleine Felder mit Sinneshärchen bei einer Bewegung des Gelenkes unter die Gelenkmembran geschoben und abgebogen werden. Dabei werden in den Sinneszellen, die mit jedem Haar verbunden sind, Nervenimpulse ausgelöst und ins Gehirn geleitet. Solche Borstenfelder in Gelenknähe sind nicht nur auf den Antennen zu finden, sondern auch an Beingelenken oder zwischen Körpersegmenten – auch bei anderen Insekten (PRINGLE 1938, MARKL 1962).



**Abb. 7:** Sinnesfelder an den Antennengelenken (Honigbiene). a) An der Grenze zwischen Grundglied (Gr) und Wendeglied (W) liegt oben ein kleines Feld von Sinneshäaren (SH), das bei Streckung des Gelenkes unter die Gelenkmembran (GM) geschoben wird und dabei Nervenimpulse auslöst. Ein zweites Sinnesfeld liegt genau gegenüber (Sternchen), hier versteckt in der Gelenkbeuge. G = Antennengeissel. b) Einlenkung der Antenne in die Kopfkapsel. Der Gelenkkopf des Kugelgelenkes ist basal mit vielen kurzen Sinneshäaren (SH) bestückt, deren Ablenkung durch die Gelenkmembran die Stellung der Antenne zum Kopf signalisiert.

An der Bienenantenne besitzt das Wendeglied zwei solcher Gelenkrezeptoren, ein dorsales Borstenfeld, das eine Gelenkstreckung registriert und ein ventrales Borstenfeld gegenüber, das auf die Gelenkbeugung reagiert (Abb. 7a). An der Antennenbasis ist am Gelenkkopf des Grundgliedes ein relativ grosses, ringförmiges Borstenfeld ausgebildet, das eine Auslenkung in praktisch alle Richtungen messen kann (Abb. 7b). Zusammen beeinflussen die verschiedenen Gelenkrezeptoren der Bienenantenne auch das Gesamtverhalten einer Biene, etwa die gezielte Zuwendung zu einer Futterquelle oder zu Artgenossen.

## 4. Oberkiefer (Mandibel)

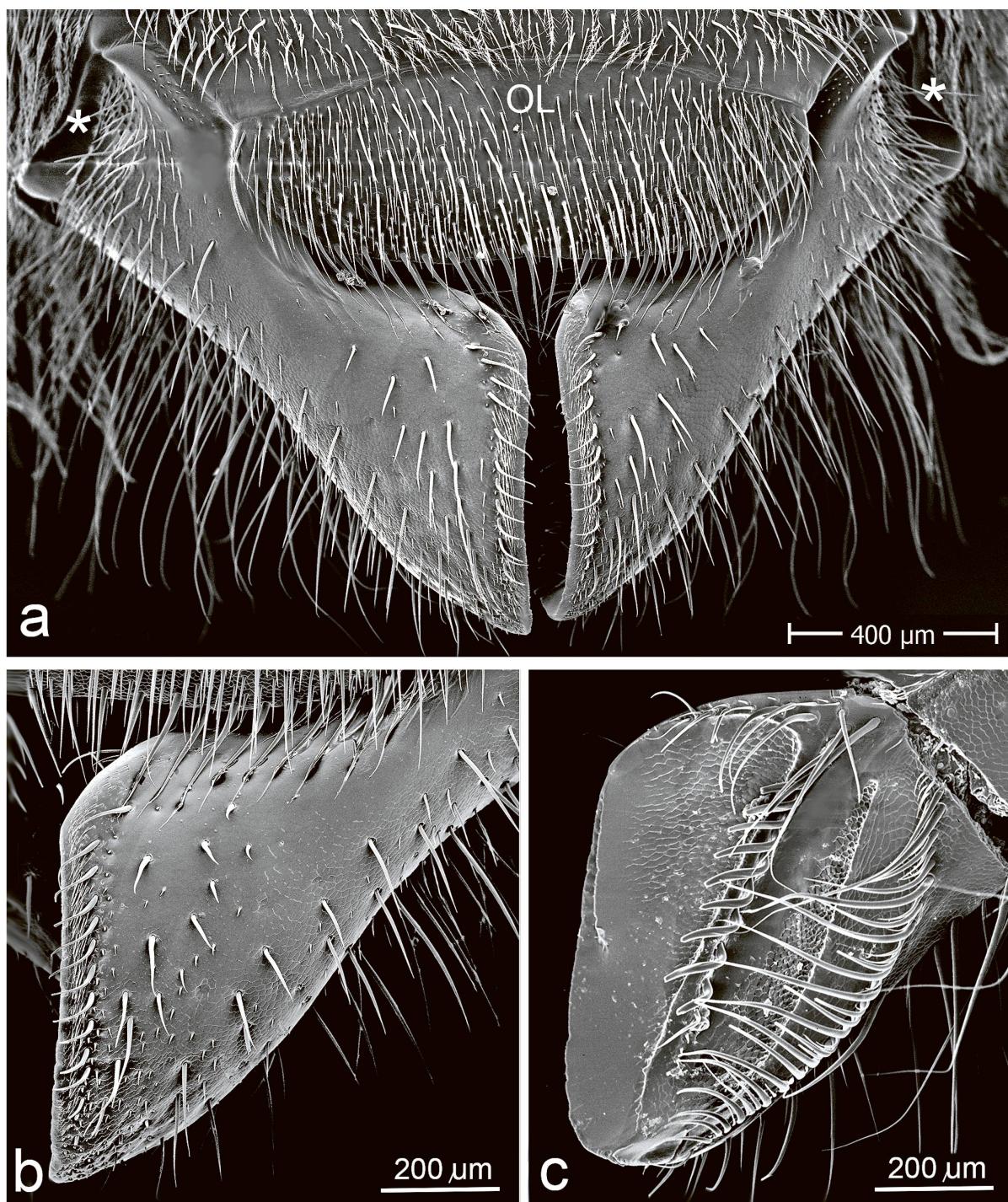
Bei den Mundwerkzeugen haben wir uns auf die relativ einfach gebauten Oberkiefer beschränkt (siehe Abb. 1a) und den ganzen «Labio-Maxillar-Komplex» bewusst ausgeklammert. Die beiden schaufelförmigen Oberkiefer liegen auf der Vorderseite des Kopfes und können seitlich bewegt werden, d.h. nach aussen geöffnet und zur Mitte hin geschlossen werden (Abb. 8a). Lateral ist jede Mandibel über ein oberes und ein unteres Kugelgelenk in der randlichen Kopfkapsel verankert; beide Gelenkköpfe arbeiten zusammen wie ein Türscharnier – also nur in einer Ebene. Am oberen Gelenk liegt ein kleines Borstenfeld, das die seitliche Auslenkung der Oberkiefer registriert.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass die Mandibel-Cuticula anti-adhäsive Eigenschaften aufweist. Dadurch können auch klebrige Substanzen wie Propolis (Dichtungsmaterial im Bienenstock) mit den Mandibeln bearbeitet werden, ohne diese zu verkleben (SACCARDI *et al.* 2022). Noch wichtiger ist allerdings der Befund, dass die Cuticula der Mandibeln eine extrem hohe Festigkeit aufweist, was mechanisch bedingte Abnutzungen stark reduziert (GOODMAN 2003).

### 4.1 Mandibel der Biene

Die Mandibeln der Biene gelten zwar als «Kauorgane», allerdings ist ihre Innenkante (mittig) nicht gezackt, sondern glatt und damit nur schlecht zum Zerkleinern geeignet (Abb. 8). Sie werden eher zum Kneten und Formen von Wachs eingesetzt und sind deshalb auch mit «Modellierhölzchen» verglichen worden (SEIFFERT 1975). Daneben werden sie auch für andere Zwecke benutzt, etwa zum Putzen anderer Bienen oder auch zum Festhalten von Gegnern. Zumal die Spitzen der Mandibeln sind leicht überlappend, so dass dort eine gewisse Scherenfunktion möglich ist. Während die Innenkante bei der Arbeiterin glatt ist, ist sie bei Königin und Drohne grob gezackt, d.h. mit einem spitzen unteren Fortsatz und einem abgerundeten oberen Fortsatz (GOODMAN 2003).

Die Aussenseite einer Mandibel besitzt nur wenige Tasthaare, allerdings wird die Innenkante (Kaukante) von einer Reihe gebogener Borsten flankiert, die gereizt werden, wenn sich die Mandibeln schliessen (Abb. 8b). Begleitet wird diese Borstenreihe von kurzen, fingerförmigen Härchen, vermutlich Chemorezeptoren (Geschmack). Die Innenseite ist leicht eingesenkt und wird diagonal von einer Cuticulaleiste durchzogen, die von 10 kurzen, gekrümmten Borsten begleitet wird. Eine zweite Reihe von deutlich längeren Borsten säumt den Aussenrand der Mandibel (Abb. 8c). Direkt unter der Oberkante verläuft eine Rinne, in welcher das Sekret der im Kopf gelegenen Mandibulardrüse in die Aushöhlung der Innenfläche fliesst. Dieses Sekret wird beim Schlüpfen einer Biene zum Auflösen des Wachsdeckels eingesetzt und auch später wird es z.B. dem Wachs beigemischt, um es geschmeidig zu halten. Die Mandibulardrüse liefert auch ein Alarm-Pheromon zur Abwehr von Parasiten. Bei der Königin sind die Mandibulardrüsen stärker ausgebildet und produzieren die sog. Königinnen-Substanz, welche Pheromone enthält, die den Zusammenhalt eines Bienenvolkes gewährleisten.

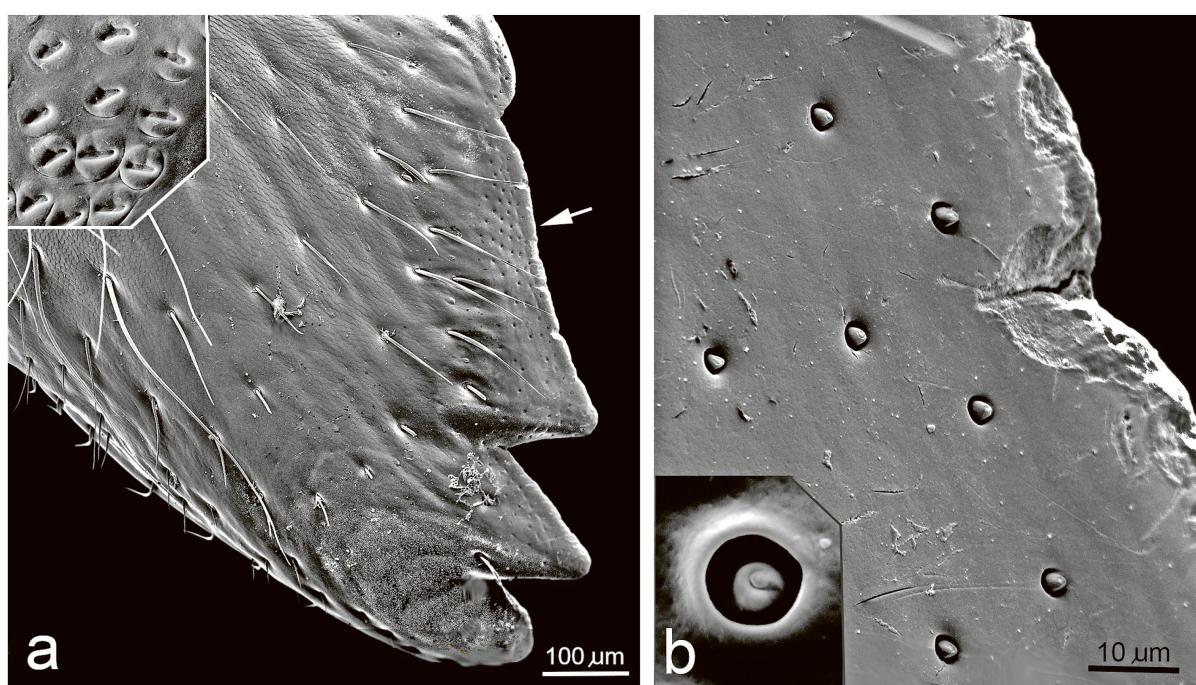


**Abb. 8:** Oberkiefer (Mandibel) der Honigbiene. a) Frontalansicht beider Mandibeln mit der Einlenkung in die Kopfkapsel (Sterne). OL = Oberlippe. b) Einzelne Mandibel mit glattem Innenrand (links) und die begleitende Längsreihe gebogener Tasthaare. c) Innenseite mit diagonal verlaufendem Kiel und kurzen, gebogenen Haaren. Der Außenrand (rechts) wird von zahlreichen langen Borsten eingegrenzt.

## 4.2 Mandibel der Wespe

Wespe (und Hornisse) besitzen im Gegensatz zur Biene Mandibeln mit Kaufunktion. Dies zeigt sich schon an der stark gezackten Innenkante, die auch gut zum Schneiden geeignet ist (Abb. 9a). Bei stärkerer Vergrösserung sind auch deutliche Spuren der Abnutzung an der Schneidekante zu erkennen (Abb. 9b). Die Kantenregion wird sowohl auf der Aussen- wie auf der Innenseite von einem Saum winziger Poren ( $3 \mu\text{m}$  Durchmesser) begleitet. Bei genauer Betrachtung handelt es sich um kleine versenkte Sinneshärtchen mit einer endständigen Öffnung ( $0,5 \mu\text{m}$  Durchmesser). Sehr wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Geschmacksrezeptoren, die bereits beim ersten Kontakt wichtige Informationen über die chemische Beschaffenheit eines Substrats (z.B. Nahrung oder Baustoffe) vermitteln. Durch die völlige Versenkung in die Cuticula sind diese Sinneshärchen gut geschützt, wenn die Mandibeln aktiv sind.

Die Innenseite der Wespenmandibel ist etwas einfacher strukturiert als bei der Biene, d.h. die Oberfläche ist glatt und besitzt nur wenige Sinneshärtchen. Allerdings finden sich bei der Wespe einige Mechanorezeptoren, die bei der Biene weniger ausgeprägt sind oder fehlen, z.B. ein Feld sog. *campaniformer Sensillen* an der oberen Mandibelkante, welche offenbar Belastungen resp. Verformungen in der Cuticula messen.



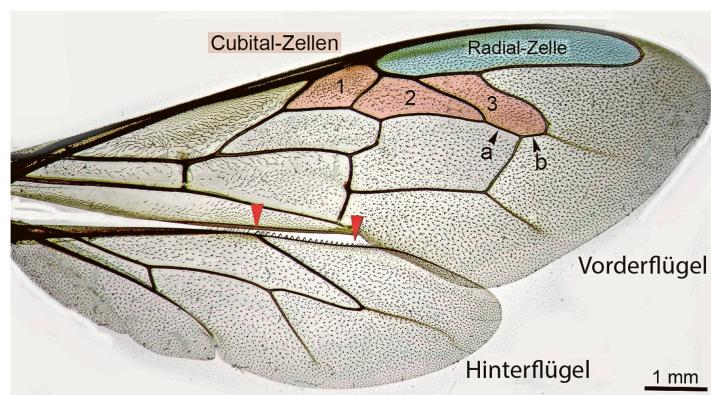
**Abb. 9:** Oberkiefer der Wespe. a) Aussenansicht mit deutlich gezacktem Innenrand; parallel dazu verläuft ein Saum mit vielen kleinen Poren (Pfeil). Inset: An der Einlenkung der Mandibel in die Kopfkapsel liegt eine Gruppe campaniformer Sensillen, die mechanische Verformungen registrieren. b) Rückseite der Mandibel-Innenkante. Beachte die Abnutzungsspuren an der Kante, bedingt durch die mechanischen Belastungen beim Beissen. Die Poren entsprechen vermutlich versenkten Geschmackshärtchen (stark vergrössert im Inset).

## 5. Flügel und Flugmuskulatur

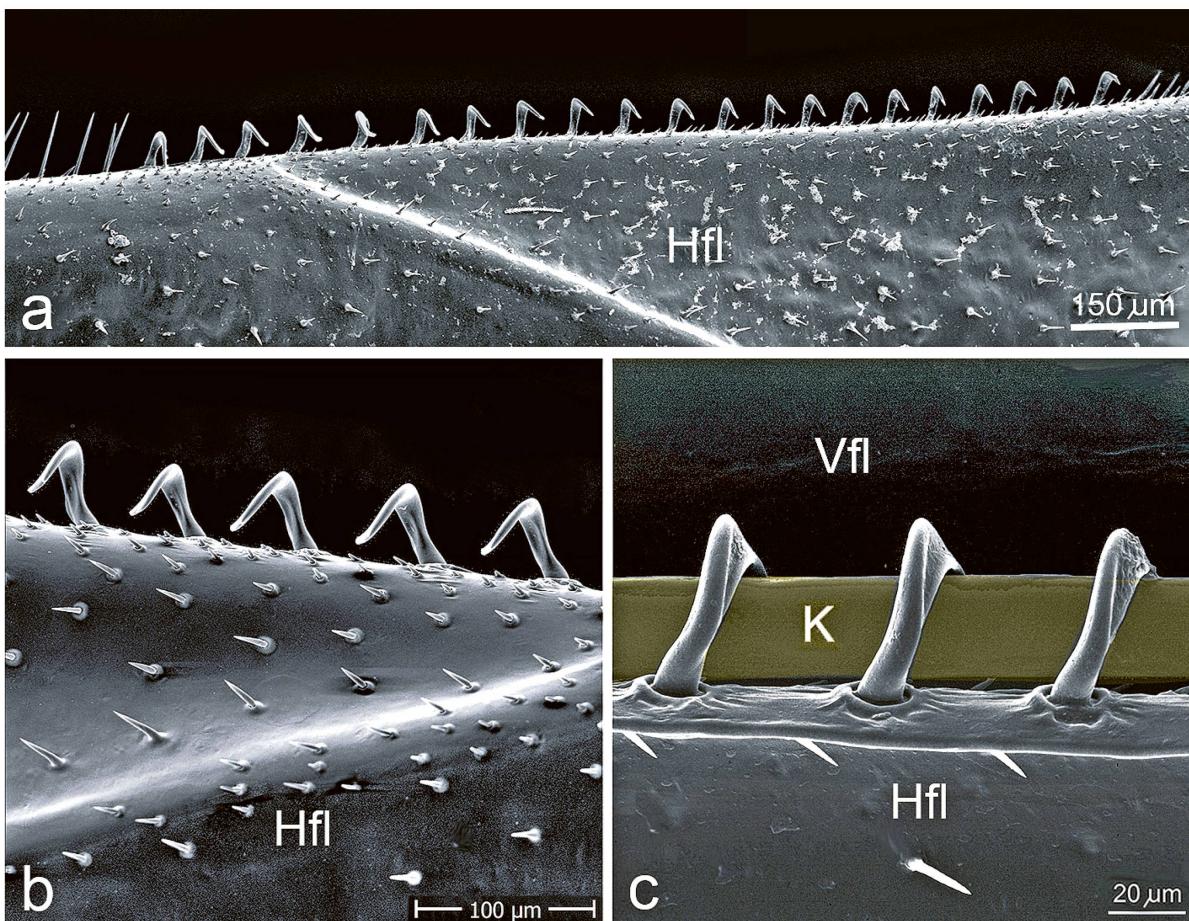
### 5.1 Flügel der Biene

Am 2. und 3. Brustsegment besitzen Bienen je ein Paar (größere) Vorderflügel bzw. (kleinere) Hinterflügel (Abb. 10). Die äußerst dünne, durchsichtige Flügelmembran wird durch mehrere Längs- und Queradern verstellt, so dass trotz der geringen Dicke (wenige µm) ein relativ stabiler Flügel resultiert. Die Längsadern enthalten jeweils eine Trachee und einen Sinnesnerven in einem engen, von Hämolymphe durchströmten Hohlraum. Ursprüngliche Insekten wie Libellen oder Heuschrecken haben ein ausgeprägtes, vielfach verzweigtes Flügelgeäder. Bei den Bienen ist es dagegen auf wenige Adern reduziert. Die verschiedenen Adern bilden ein artspezifisches Muster, bei dem Längs- und Queradern definierte «Zellen» einschließen, etwa eine randlich gelegene Radialzelle oder die dahinter liegenden Cubitalzellen (Abb. 10). Diese spielen bei der systematischen Einordnung eine Rolle, z.B. bei der Abgrenzung von Unterarten wie der Dunklen Honigbiene (*Apis mellifera mellifera*) von der Kärntner Biene (*Apis mellifera carnica*) (GOETZE 1965). Hierzu werden z.B. spezielle Abschnitte der Cubitalzelle 3 gemessen (a und b in Abb. 10) und ins Verhältnis a/b gesetzt (Cubital-Index). Bei der Dunklen Honigbiene sollte der Quotient unter 2 liegen, bei der Kärntnerbiene über 2. Allerdings erlauben solche morphometrischen Messungen nicht immer eindeutige Aussagen, so dass in den letzten 20 Jahren molekulargenetische Untersuchungen (DNA) bevorzugt wurden (SOLAND 2016).

**Abb. 10:** Vorder- und Hinterflügel sind über einen kurzen Bereich miteinander gekoppelt (rote Pfeilspitzen), so dass beide Flügel stets zusammen bewegt werden. Der Vorderflügel wird durch das Flügelgeäder in bestimmte Zellen unterteilt, z.B. Radialzelle und Cubitalzellen (in rot), welche für die systematische Bestimmung wichtig sind. Die Strecken a und b sind wichtig für die systematische Bestimmung.



Vorder- und Hinterflügel werden stets zusammen auf und ab bewegt, weil die benachbarten Flügelränder mechanisch gekoppelt sind. Der Vorderrand des Hinterflügels (Costal-Ader) trägt im mittleren Abschnitt ca. 20 stark gekrümmte Hakenhaare (*Hamuli*), welche sich in den verdickten Hinterrand des Vorderflügels einklinken (Abb. 10, 11). Diese Verbindung wird auch als «biologischer Reissverschluss» bezeichnet, weil er reversibel gelöst werden kann. Bei der Landung einer Biene werden die Flügel um 90° nach hinten gedreht und entkoppelt auf den Rücken gelegt. Umgekehrt werden beim Wegfliegen beide Flügel nach aussen geklappt und der Hinterflügel rastet mit seinen Hähnchen wieder in den Vorder-



**Abb. 11:** a) Die Vorderkante des Hinterflügels (Hfl) trägt ca. 20 Hakenhaare (Hamuli), die in den Vorderflügel eingerastet werden können – hier im entkoppelten Zustand. b) Ventralansicht von 5 entkoppelten Hamuli. Beachte die seitliche Biegung der Häkchen. c) Drei Hamuli des Hinterflügels (Hfl), die in die hintere Kante (K) des Vorderflügels (Vfl) eingeklinkt sind.

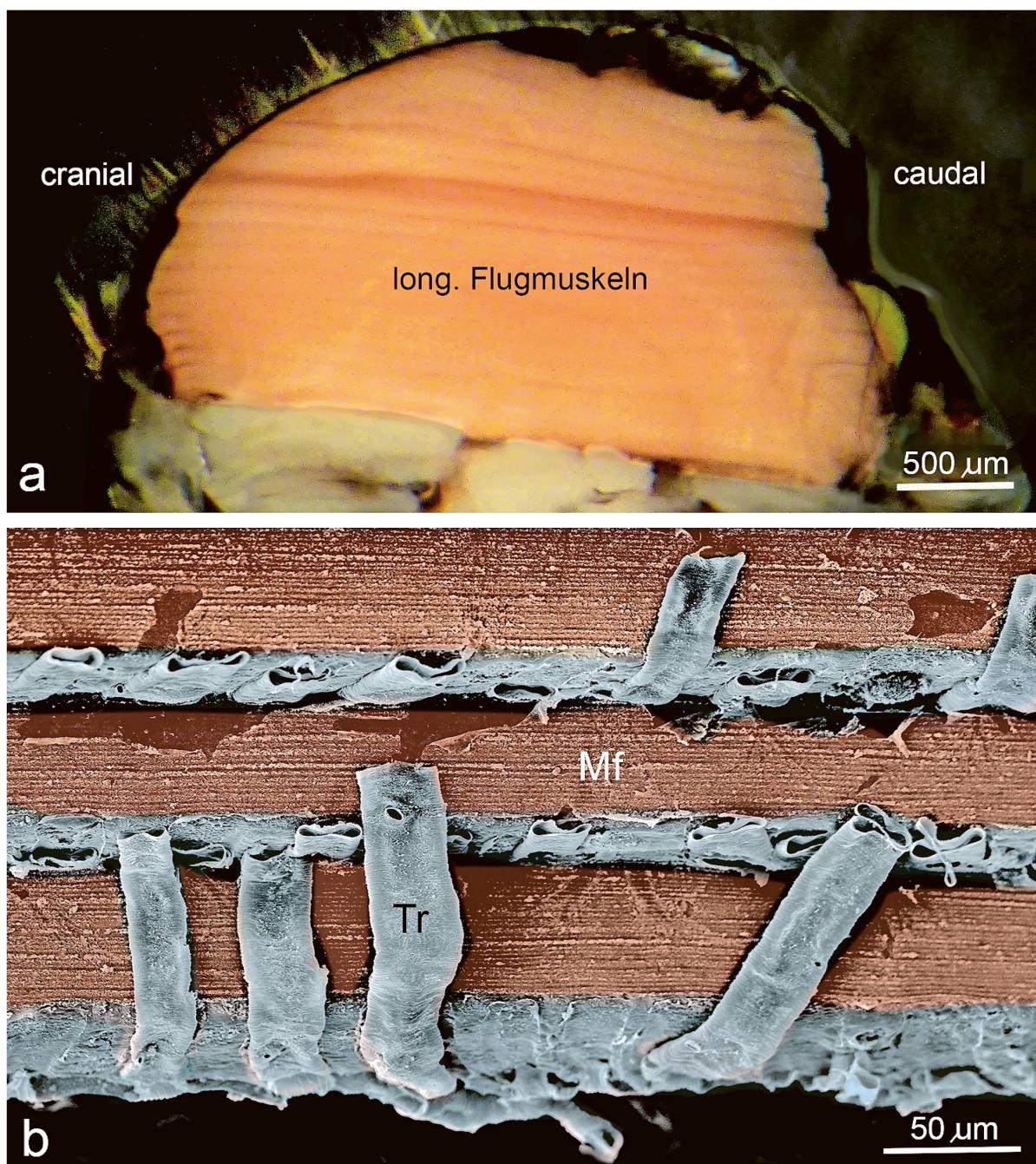
flügel ein. Wie Abb. 11c zeigt, umschließen die Hakenhaare den Hinterrand des Vorderflügels sehr eng und sorgen damit für eine belastungsfähige mechanische Kopplung. Dies ist auch notwendig, wenn man bedenkt, dass eine Biene ihre Flügel ca. 200 mal pro Sekunde auf und ab schlägt.

Ähnliche Kopplungsmechanismen von Vorder- und Hinterflügeln finden sich nicht nur bei den Hautflüglern (Hummeln, Wespen, Ameisen), sondern auch bei Schmetterlingen – dort allerdings erfolgt die Kopplung nur punktuell und nicht über eine lange Häkchenreihe (1 mm) wie bei den Hautflüglern.

## 5.2 Flugmuskulatur

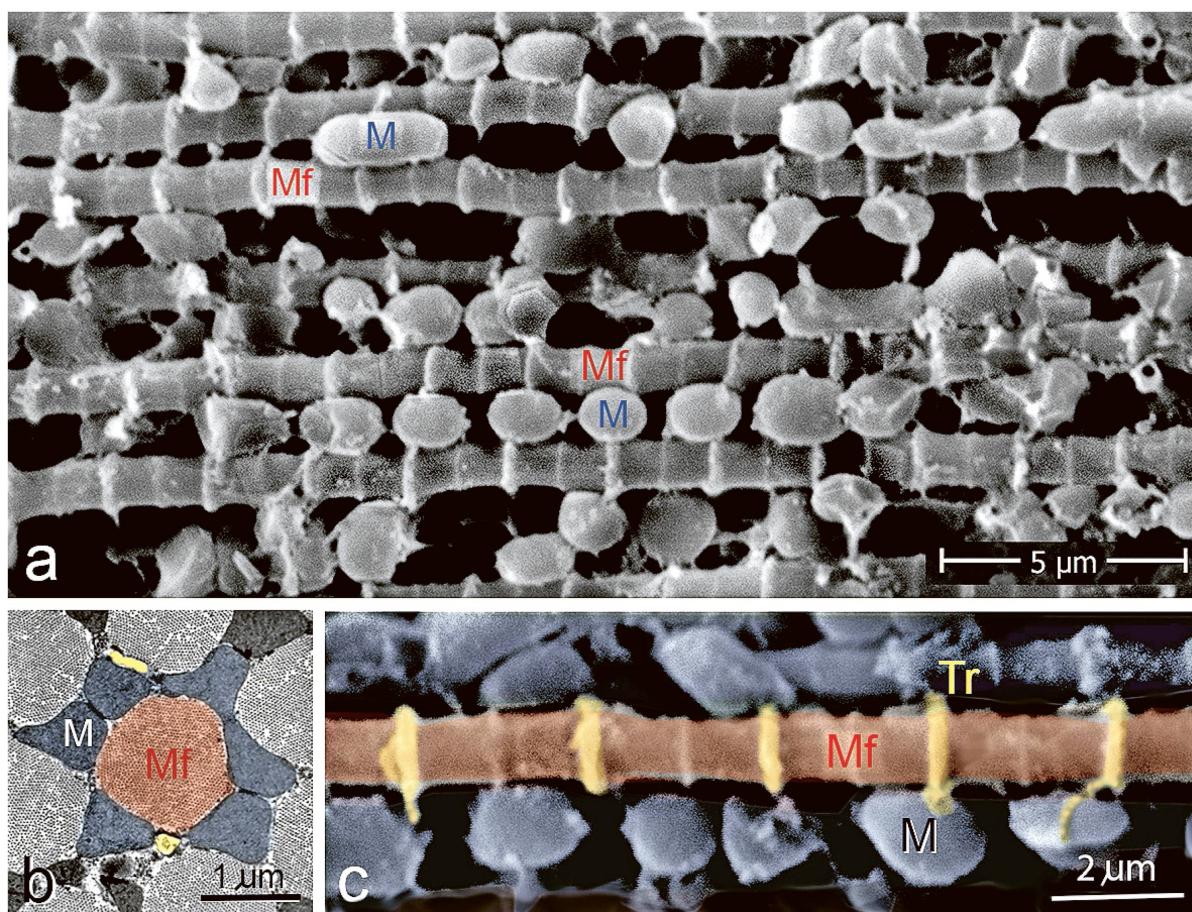
Wenn man den Brustabschnitt (Thorax) einer Biene oder Wespe längshalbiert, so fällt auf, dass der ganze Brustraum von dicht gepackten Muskelbündeln ausgefüllt ist (Abb. 12a). Den grössten Anteil nimmt dabei die sog. *indirekte* Flugmuskulatur ein. «Indirekt» bedeutet hier, dass die Muskeln die Flügel nicht direkt bewegen, sondern indirekt, indem der ganze Thorax verformt wird. Hierzu werden zwei

Muskelstränge benötigt, die senkrecht zueinanderstehen: In der Mitte des Thorax horizontal verlaufende Längsmuskeln (Abb. 12a), und auf beiden Seiten die senkrecht ausgerichteten dorso-ventralen Muskeln. Die mittig verlaufenden Längsmuskeln sind für den Flügelabschlag zuständig, die seitlichen dorso-ventralen Muskeln für den Aufschlag.



**Abb. 12:** Flugmuskulatur. a) Ein Sagittalschnitt durch den Bienen-Thorax zeigt die massive Längsmuskulatur (longitudinale Flugmuskeln), die den Flügelabschlag bewirkt, b) Bei stärkerer Vergrösserung werden die einzelnen Muskelfasern (Mf) und dazwischen das stark verzweigte Tracheensystem (Tr) für die Sauerstoff-Versorgung sichtbar.

Die indirekten Flugmuskeln gehören sicher zu den leistungsfähigsten Muskeln überhaupt. Dementsprechend verfügen sie auch über ein extrem ausgebildetes Tracheensystem, das sich in Form weitlumiger Röhren zwischen die Muskelzellen schiebt und sich dann weiter aufzweigt (Abb. 12b). Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, dass die feinen Tracheenäste in die Muskelzellen eintreten und dann intrazellulär bis zu den Mitochondrien vordringen, wo letztenendes der Sauerstoff gebraucht wird (Zellatmung, ATP-Synthese). Wir hatten das Glück, in einigen aufgebrochenen Muskelzellen die enge Verbindung von Muskelfibrillen, Mitochondrien und Tracheolen gut dokumentieren zu können (Abb. 13a). Vom Transmissions-EM her war die direkte Beziehung dieser Zellorganellen zwar schon bekannt (Abb. 13b), aber nur in einer Schnittebene. In unseren REM-Bildern kommt die räumliche Komponente hinzu, d.h. die Mitochondrien erscheinen eiförmig und eine vermeintliche Querstreifung der zylindrischen Muskelfibrillen erweist sich als ringförmige Umhüllung durch feinste Tracheolen. Noch feinere Tracheolen zeigen sogar den direkten Kontakt mit den Mitochondrien (Abb. 13c).

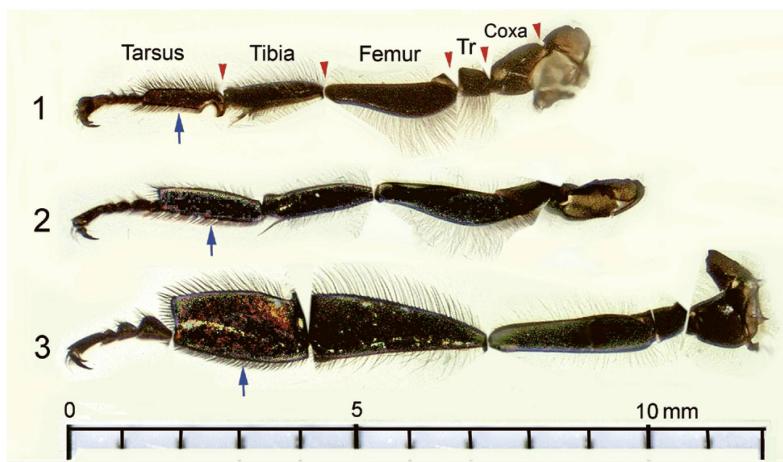


**Abb. 13:** Feinstruktur der Flugmuskulatur (Wespe). a) Jede Muskelzelle besteht aus vielen parallel verlaufenden Muskelfibrillen (Mf), die von vielen Mitochondrien (M) begleitet werden. b) Querschnitt einer Muskelfibrille (Mf) mit umgebenden Mitochondrien (M) und feinsten Tracheolen (gelb). c) Längsansicht einer Muskelfibrille (Mf), die in regelmässigen Abständen von winzigen Tracheolen (Tr) umschlossen wird. Diese bringen den Sauerstoff direkt zu den Mitochondrien (M).

## 6. Beine (Biene und Wespe)

Die Laufbeine der Bienen galten bereits vor 100 Jahren als weitgehend erforscht, denn der renommierte Entomologe SNODGRASS bemerkte schon 1910: «*The legs of the honey bee ... have been so often described that it will not be necessary to devote much space to them ...*». Die gängige Lehrbuch-Beschreibung betont die Spezialisierung des 1. Beinpaars zur Reinigung der Antennen und die des 3. Beinpaars zum Einsammeln von Pollen. Das zweite (mittlere) Beinpaar gilt dagegen als «normal» und daher als uninteressant. Um nochmals SNODGRASS (1910) zu zitieren: «*The middle legs present no special modifications of any importance*». Trotz dieser einschränkenden Bemerkungen haben wir die drei Beinpaare genauer mikroskopisch untersucht und doch einige neue Facetten entdeckt.

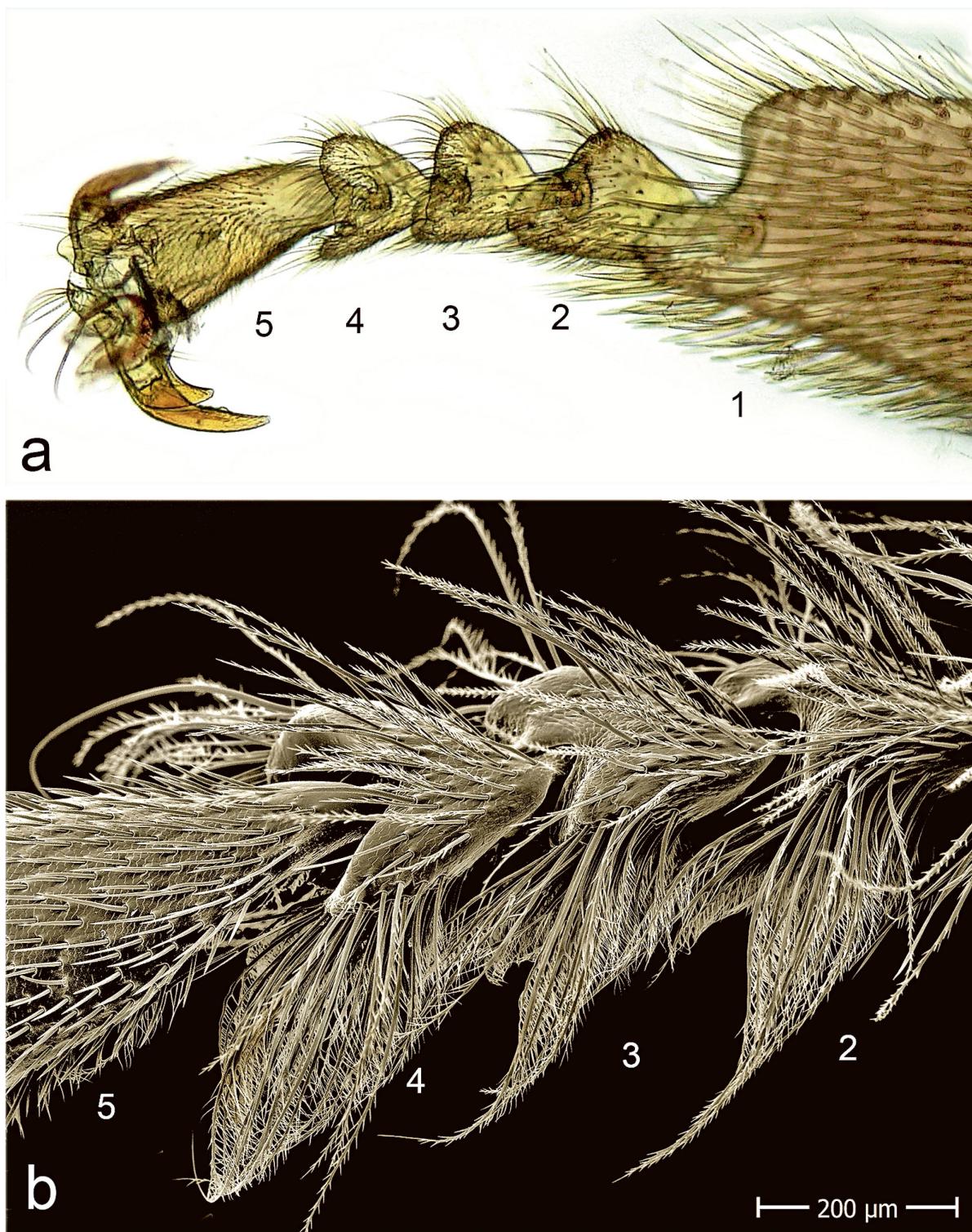
Vergleicht man die Beine 1–3 makroskopisch, so fällt auf, dass die Beinlänge von vorne nach hinten zunimmt (8/9,5/12 mm), und dass sich das verbreiterte 1. Tarsalglied am stärksten unterscheidet (Abb. 14). Für Bein 1 ist die Putzrinne im 1 Tarsalglied typisch, für Bein 3 der Pollensammelapparat auf Tarsus und Tibia. Bei Bein 2 fehlen solche Spezialisierungen, es kann aber als Grundmodell für die Modifikationen an Bein 1 und Bein 3 betrachtet werden.



**Abb. 14:** Vergleich der drei Beinpaare (1, 2, 3) einer Honigbiene und deren Gliederung in die verschiedenen Beinsegmente. Tr = Trochanter. Beachte das 1. Tarsalglied (blaue Pfeile), das bei Bein 1 eine Putzrinne für die Antenne trägt und bei Bein 3 stark verbreitert ist und als Pollensammelapparat dient.

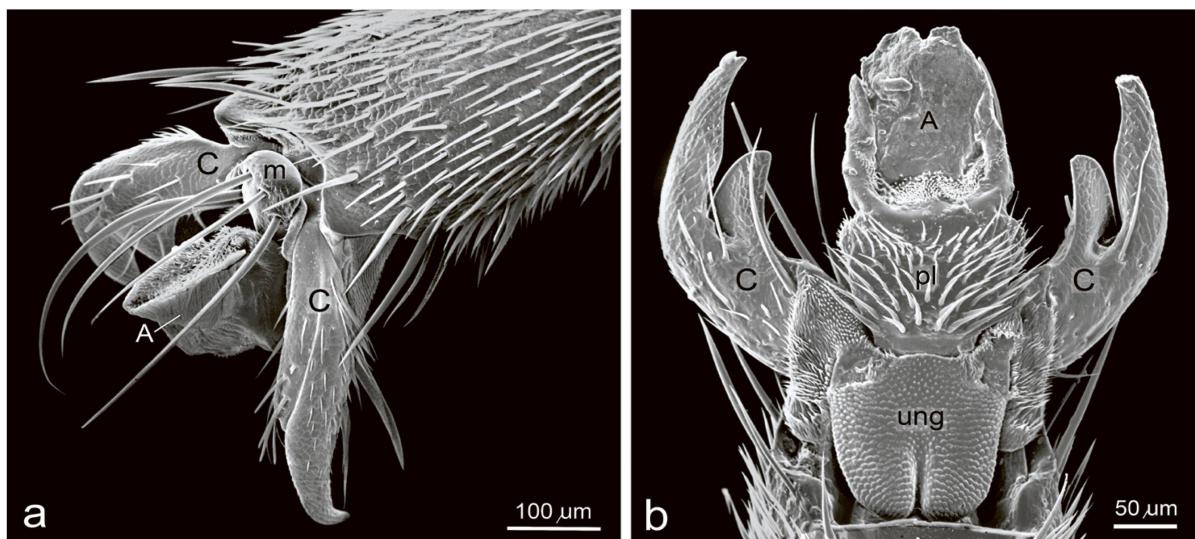
### 6.1 Bein 1 (mit Antennen-Putzorgan)

Wie bei allen Insektenbeinen gilt auch hier die Unterteilung in die Segmente Coxa (Hüfte), Trochanter (Schenkelring), Femur (Oberschenkel), Tibia (Schiene) und Tarsus (Fuss) (Abb. 14). Der distale Tarsus setzt sich aus 5 Gliedern zusammen, wobei das (proximale) 1. Glied länger ist als alle folgenden Glieder zusammen. Das (distale) 5. Tarsalglied trägt eine Doppelkralle, die noch genauer beschrieben wird (s.u.). Im gebleichten Totalpräparat ist gut zu erkennen wie die trichterförmigen Tarsalglieder ineinander geschachtelt sind (Abb. 15a). Die Tarsalglieder 2–4 tragen auf ihrer Ventralseite dicht gedrängte, stark gefiederte Haare, die als Putzbürsten eingesetzt werden können; auf der Dorsalseite stehen dagegen nur wenige, schwach gefiederte Haare (Abb. 15b). Das letzte Tarsalglied (5) ist von vielen, relativ kurzen Härchen bedeckt, längere Tasthaare stehen nur am distalen oberen Rand (Abb. 16a).



**Abb. 15:** Bienentarsus. a) Ein gebleichtes Totalpräparat (Arbeiterin) zeigt die 5 Tarsalglieder, die tütenartig ineinander verschachtelt sind. Das letzte Tarsalglied (5) endet in zwei Klauen. b) Seitenansicht der Tarsalglieder 2–5 einer Drohne. Dorsal stehen einige Fiederhaare mit kurzen Fortsätzen, während ventral die Fiederhaare viel stärker verzweigt sind.

Der Krallenapparat ist relativ komplex aufgebaut: Die beiden stark gekrümmten Klauen sind genau besehen Doppelklauen, mit einem grossen Aussenast und einem kleineren Innenast (Abb. 16b). Von beiden Ästen entspringen auf der Innenseite lange Tasthaare und kurze gedrungene Haare (vermutlich Geschmacksrezeptoren). Die Krallen können also nicht nur greifen, sondern auch sensorische Informationen aufnehmen. Zwischen den Doppelklauen erstreckt sich distal ein Haftlappen (*Arolium*), der in Präparaten meist eingeklappt ist, im lebenden Zustand aber ausgebrettet werden kann und mittels eines Sekrets auch an glatten Flächen (z.B. Glas) einen sicheren Halt bietet. Direkt hinter dem Haftlappen folgt ventral ein stachliches Plättchen (*Planta*) und anschliessend eine schuppige, zweigeteilte Region (*Unguitractor*), welche den Endpunkt der Sehne des Klauenmuskels darstellt. Auf der Dorsalseite findet sich zwischen den Klauen ein kleiner Sklerit (*Manubrium*) mit etwa sechs langen Sinneshaaren (Abb. 16a).



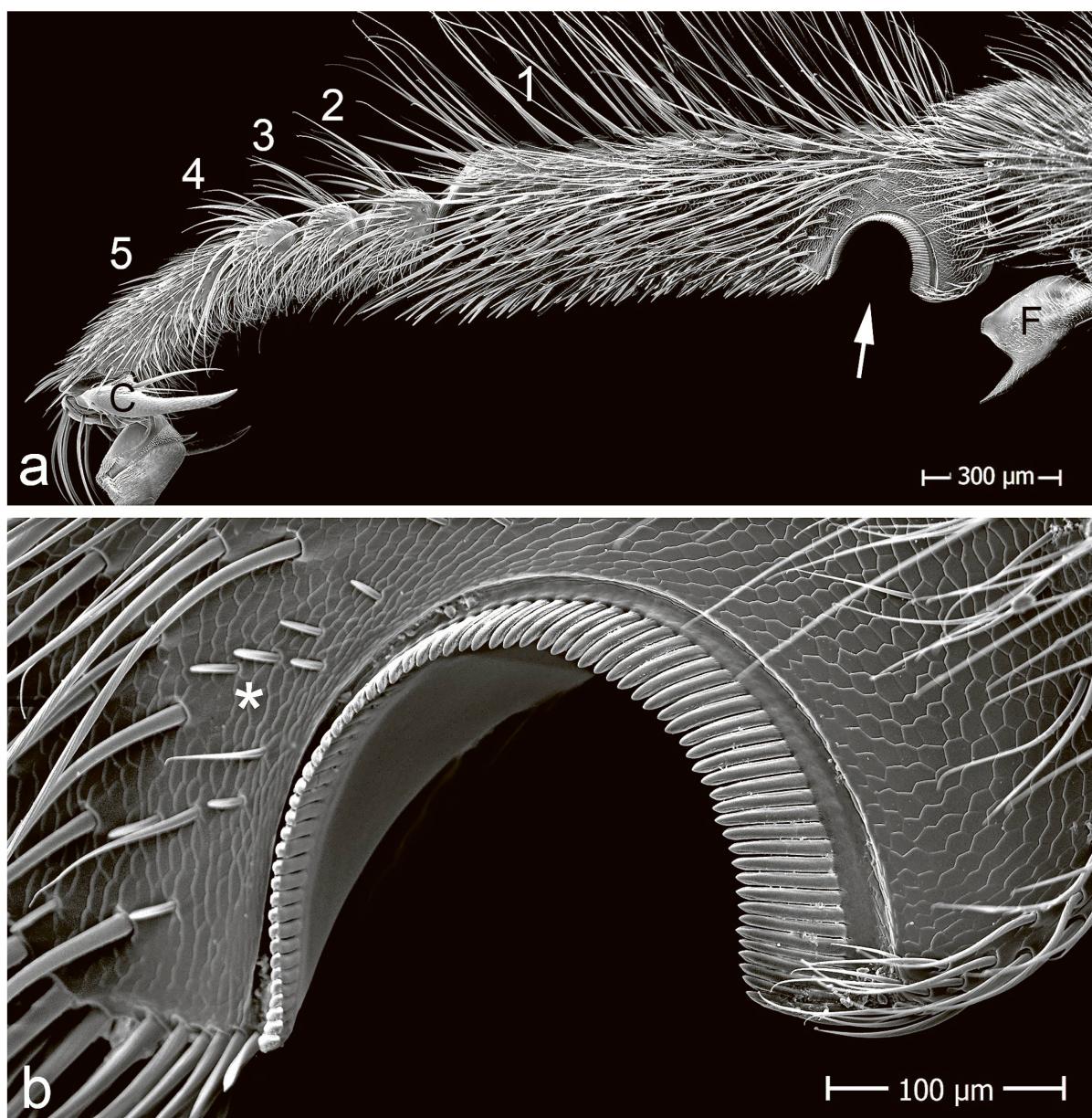
**Abb. 16:** Tarsalklauen. a) Seitenansicht: Am Ende des 5. Tarsalgliedes entspringen zwei stark gebogene Klauen (C). Dazwischen liegt ein grosser Haftlappen (Arolium, A) und ein dorsaler Sklerit (Manubrium, m) mit langen Sinneshaaren. b) Ventralansicht: Jede Klaue (C) ist zweigeteilt und trägt mehrere kurze und lange Haare. An der Basis des Haftlappens (A) liegt ein kleines stachliges Feld (Planta, pl) und dahinter eine schuppig-strukturierte Platte (Unguitractor, ung), welche dem Muskelansatz des Klauensenkers entspricht.

### 6.1.1 Antennen-Putzorgan der Biene

Antennen-Putzorgane kommen nicht nur bei den Hautflüglern (Biene, Hummel, Wespe) vor, sondern auch in anderen Insektenordnungen wie etwa Wanzen, Käfern oder Schmetterlingen.

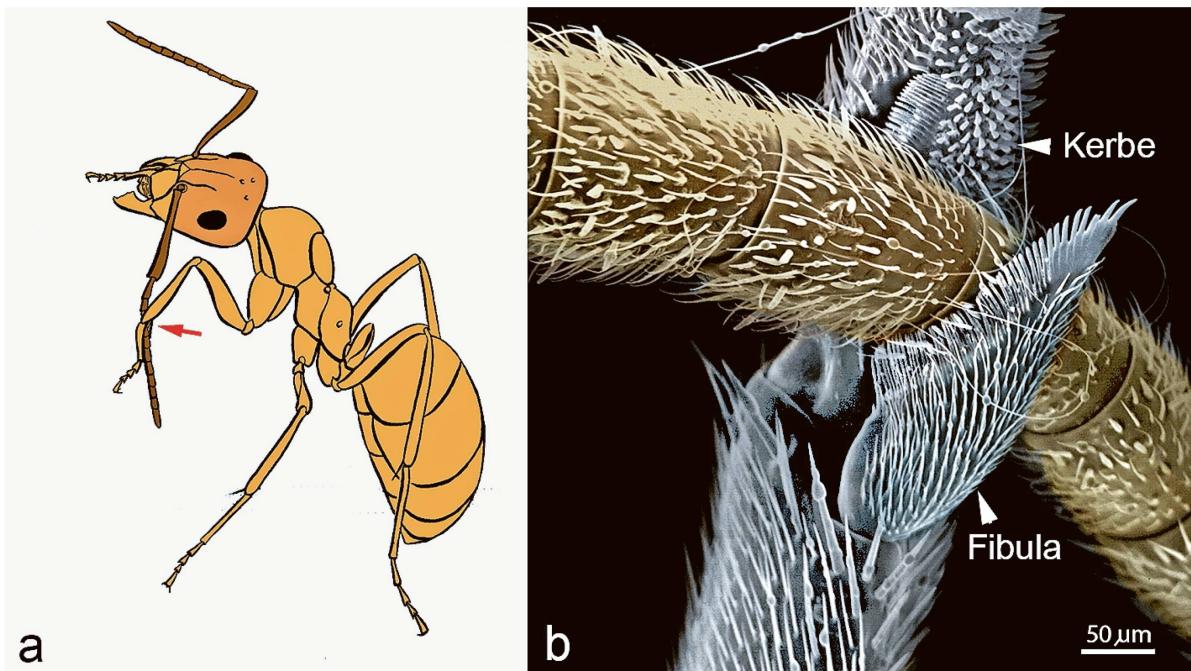
Bei den Bienen sind sie seit langem bekannt – erstmals durch DE GEER (1752) beschrieben, später ausführlicher durch GENNERICH (1922) und SCHÖNITZER & RENNER (1980). Genau besehen besteht ein Putzapparat aus einer halbkreisförmigen Einbuchtung im proximalen Tarsalglied 1, und einer gegenüber liegenden flachen Borste (Fahne, Fibula, Sporn), die beweglich am Ende der Tibia eingelenkt ist

(Abb. 17a). Die Fahne ist an ihrer Basis als Stiel ausgebildet, in der Mitte stark verbreitert und schalenförmig, und zur Spitze hin als Sporn ausgezogen. Die Putzrinne besitzt einen Durchmesser von ca. 200 µm, was genau dem Durchmesser einer Antenne entspricht – also passgenau für eine Reinigung. Der Innenrand der Putzrinne wird kammartig von ca. 80 eng stehenden Härchen gesäumt (Abb. 17b). Beim Putzvorgang wird eine Antenne in die Putzrinne eingeklinkt und das 1. Bein im Tibio-Tarsal-Gelenk gebeugt, so dass die Fahne quasi ein Widerlager bildet. Dann wird das Bein 1 nach aussen bewegt und die Antenne durch die Putzrinne gezogen um eventuell



**Abb. 17:** Tarsus von Bein 1 einer Biene, Seitenansicht. a) Das erste Tarsalglied (1) besitzt an der Basis eine halbrunde Einbuchtung (Pfeil), welche als Putzrinne für die Fühler dient. Eine flache Borste (Fibula, F) wird beim Putzprozess als Widerlager eingesetzt. C = Tarsalklaue. b) Die Putzrinne hat den gleichen Durchmesser wie die Bienen-Antenne und ist randlich mit vielen Zähnchen gesäumt. Der Stern bezeichnet kleine Sinneshärchen, vermutlich Chemorezeptoren.

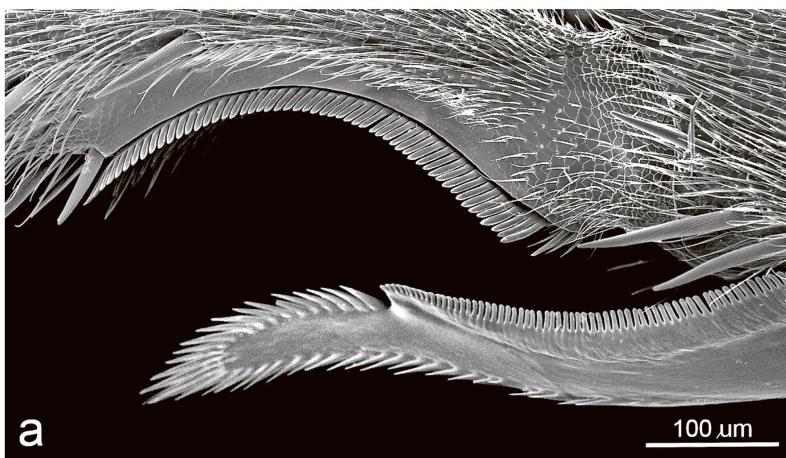
anhaftende Fremdstoffe abzustreifen. Wir konnten zwar unter dem Mikroskop nie eine in die Putzrinne eingeklemmte Bienen-Antenne untersuchen, aber durch einen glücklichen Zufall war es möglich, den Putzvorgang bei einer Ameise zu demonstrieren (Abb. 18). Dort ist die Fahne (Fibula) – anders als bei der Biene – randlich gezähnt, ganz ähnlich wie auch der Innenrand die Putzrinne. Entsprechend kann eine Ameisen-Antenne sogar beidseitig mit feinen Putzkämmen gesäubert werden.



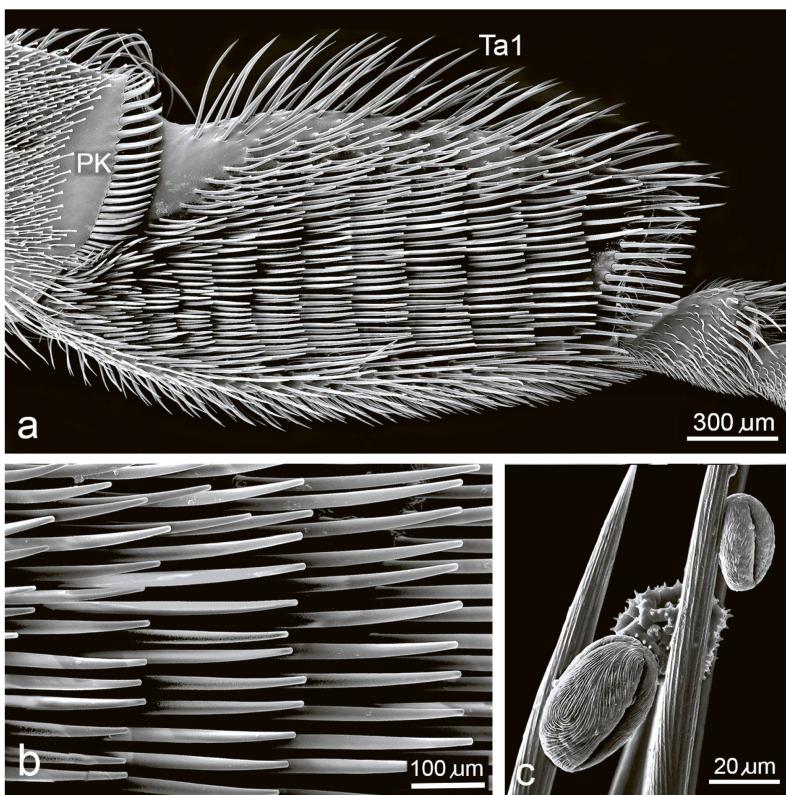
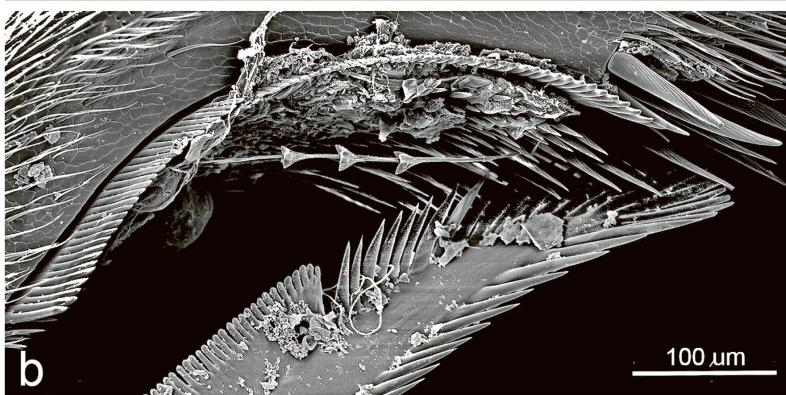
**Abb. 18:** Antennen-Reinigung bei einer Ameise. a) Die Antenne wird in die Kerbe des 1. Tarsalgliedes von Bein 1 geklemmt und hindurch gezogen um Fremdkörper zu entfernen. (Nach WILSON 1971). b) Putzvorgang im REM-Bild. Die Antenne (braun) ist zwischen der Kerbe (hinten) und der Fibula-Borste (vorne) eingeklemmt. Beachte den gezähnten Rand der Putzrinne (Kerbe) und der Fibula (vorne).

### 6.1.2 Antennen-Putzorgan bei Hummel, Wespe und Hornisse

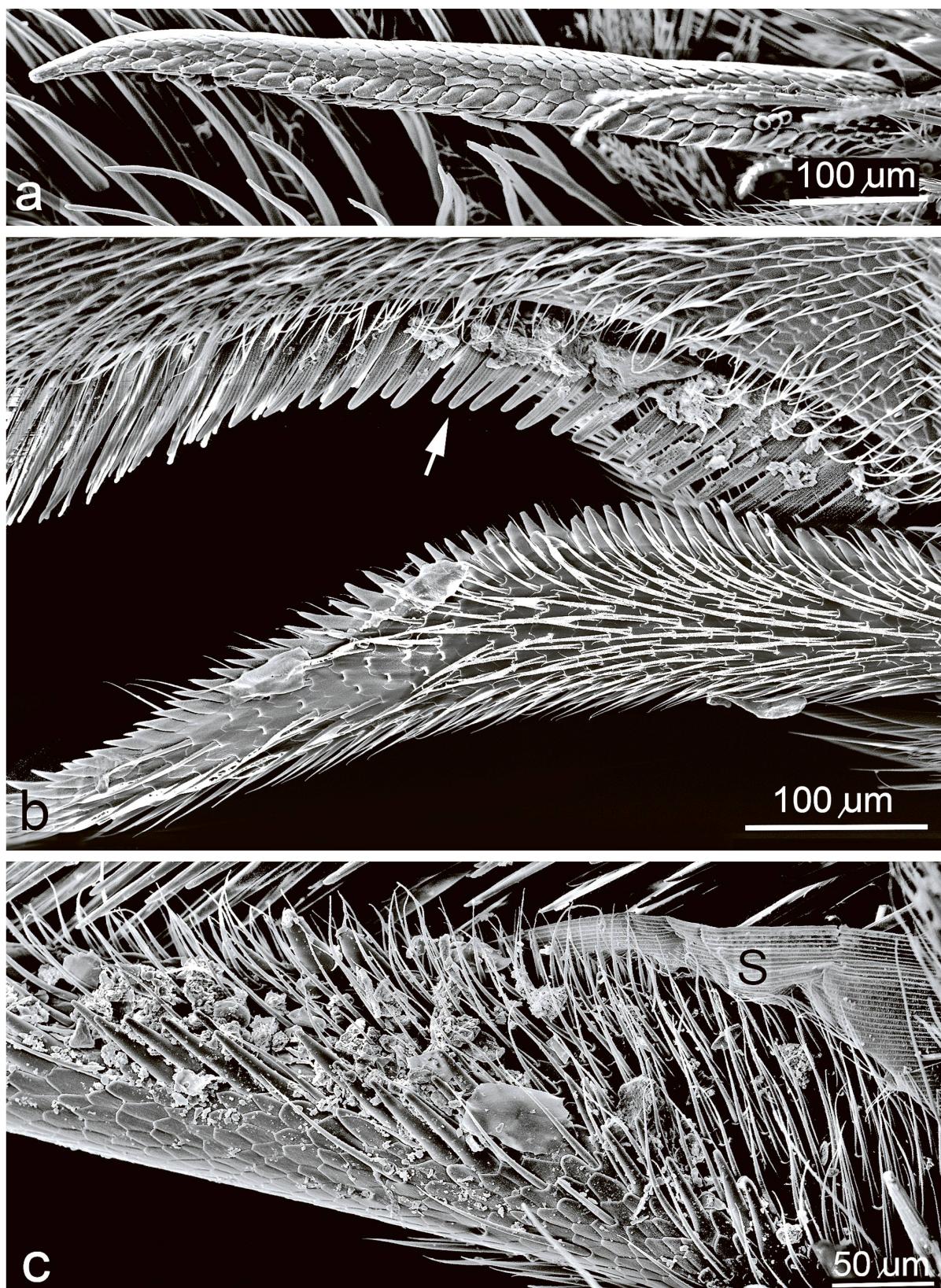
Obwohl die Antennen-Putzorgane bei allen Hautflüglern prinzipiell ähnlich aufgebaut sind, gleichen sich diejenigen von Biene und Hummel weitgehend, unterscheiden sich aber deutlich von denen der Wespe und Hornisse. Bei der Hummel ist lediglich die Fahne leicht abgewandelt, d.h. der distale Fortsatz ist massiver und randlich fein gezähnt. Die Putzrinne ist halbrund eingesenkt, praktisch gleich wie bei der Biene. Bei Wespe und Hornisse hingegen erscheint die Putzrinne nur als eine flache Einbuchtung, die randlich aber ebenfalls von einem feinen Kamm gesäumt wird (Abb. 19a). Ihr Gegenstück ist keine kurze Fahne wie bei Biene und Hummel, sondern eine lange (knapp 1 mm), löffelartige Borste. Diese ist auf beiden Seiten deutlich gezähnt, auf der Innenseite proximal mit kleinen, senkrecht abstehenden Zinken, distal mit langen, spitzen Zähnchen. Untersucht man die Putzrinnen von Bienen oder Hummeln unter dem Mikroskop, so findet man dort häufig Pollenkörner. Bei Wespen und Hornissen, die ja keine Pollensammler sind, enthalten die Putzapparate dagegen Reste ihrer tierischen Nahrung (Abb. 19b). Nach GENNERICH (1922) sind flach eingesenkte



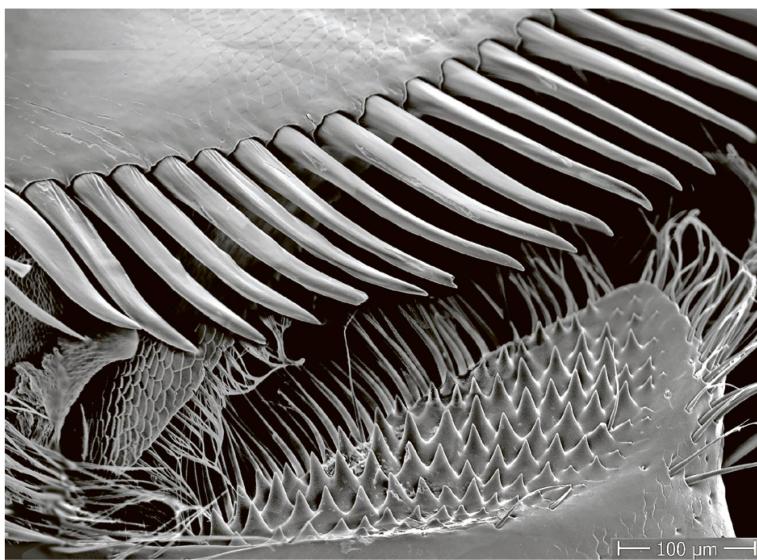
**Abb. 19:** Putzorgan auf Bein 1 der Wespe. a) Die Putzrinne (oben) ist nur leicht eingebuchtet, die gegenständige Borste (unten) randlich fein gezähnelt. b) Nach einem Putzvorgang bleiben die Fremdpartikel in den Zähnchenreihen hängen. Das trichterartig strukturierte Haar (Bildmitte) stammt von einer Beute, vermutlich ein Abwehrhaar einer Raupe.



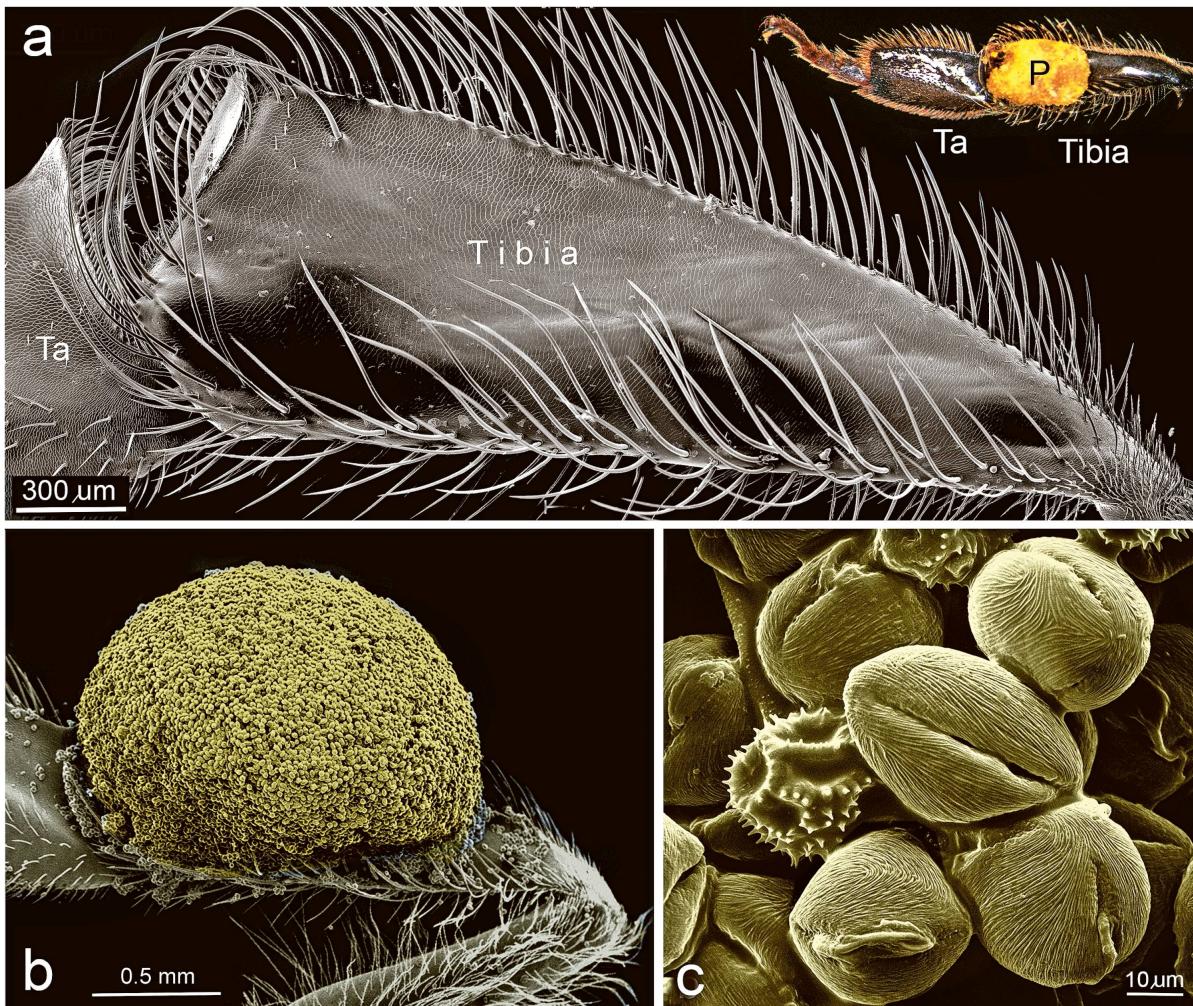
**Abb. 20:** Bein 3 einer Honigbiene, Tibia-Tarsusgelenk. a) Innenseite von distaler Tibia (links) und proximalem Tarsus (rechts). Das 1. Tarsalglied (Ta1) ist von etwa 10 Borstenreihen bedeckt, welche zusammen die sog. Pollenbürste bilden. Der distale Tibia-Rand trägt eine Reihe kräftiger Borsten, den sog. Pollenkamm (PK). b) Ausschnitt aus der Pollenbürste mit regelmäßig in Reihen angeordneten Borsten, welche die Pollenkörner aus dem Haarkleid herauskämmen. c) Zwei Borsten aus der Pollenbürste mit eingeklemmten Pollenkörnern.



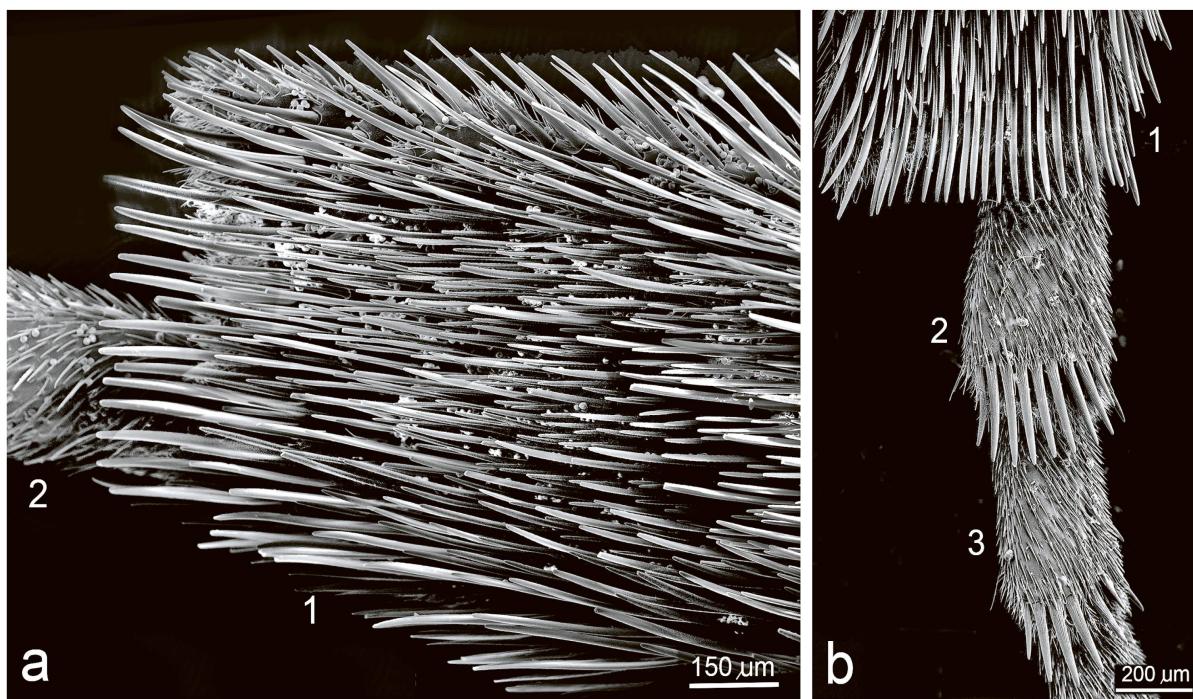
**Abb. 21:** Borsten an den Tibio-Tarsal-Gelenken von Bein 2 und 3. a) Borste von Bein 2 einer Hummel. Die Innenseite der Borste ist fein gezähnelt und somit als Putzorgan geeignet. b) Putzborste von Bein 3 einer Wespe – sie ähnelt der Putzborste von Bein 1. Im Hintergrund ist zudem eine leichte Einsenkung im 1. Tarsalglied zu erkennen, mit einem Zähnchen-Saum (Pfeil). c) Putzborste vom Bein 3 einer Hornisse mit Erdpartikeln und Schmetterlingsschuppen (S) zwischen den Zähnchen.



**Abb. 22:** Pollenkamm an der distalen Tibia von Bein 3, darunter die sog. Ferse (oder Aurikel, am proximalen 1. Tarsalglied), welche die Pollen portionsweise auf die Aussenseite der Tibia schiebt.



**Abb. 23:** Pollenkörbchen auf der Tibia-Aussenseite von Bein 3. a) Die Ränder des Körbchens werden von langen, gebogenen Haaren begrenzt, welche das Pollenpaket festhalten. Ta = 1. Tarsalglied. Inset: Übersicht von Tarsus und Tibia mit Pollenkörbchen, halb gefüllt mit Pollenkörnern (P) (Photo: B. Erb). b) Gefülltes Pollenkörbchen, mit > 10 Mio Pollenkörnern. c) Einige der Pollenkörner stark herausvergrössert: Die meisten stammen aus Kirschblüten, ganz wenige aus Löwenzahnblüten.



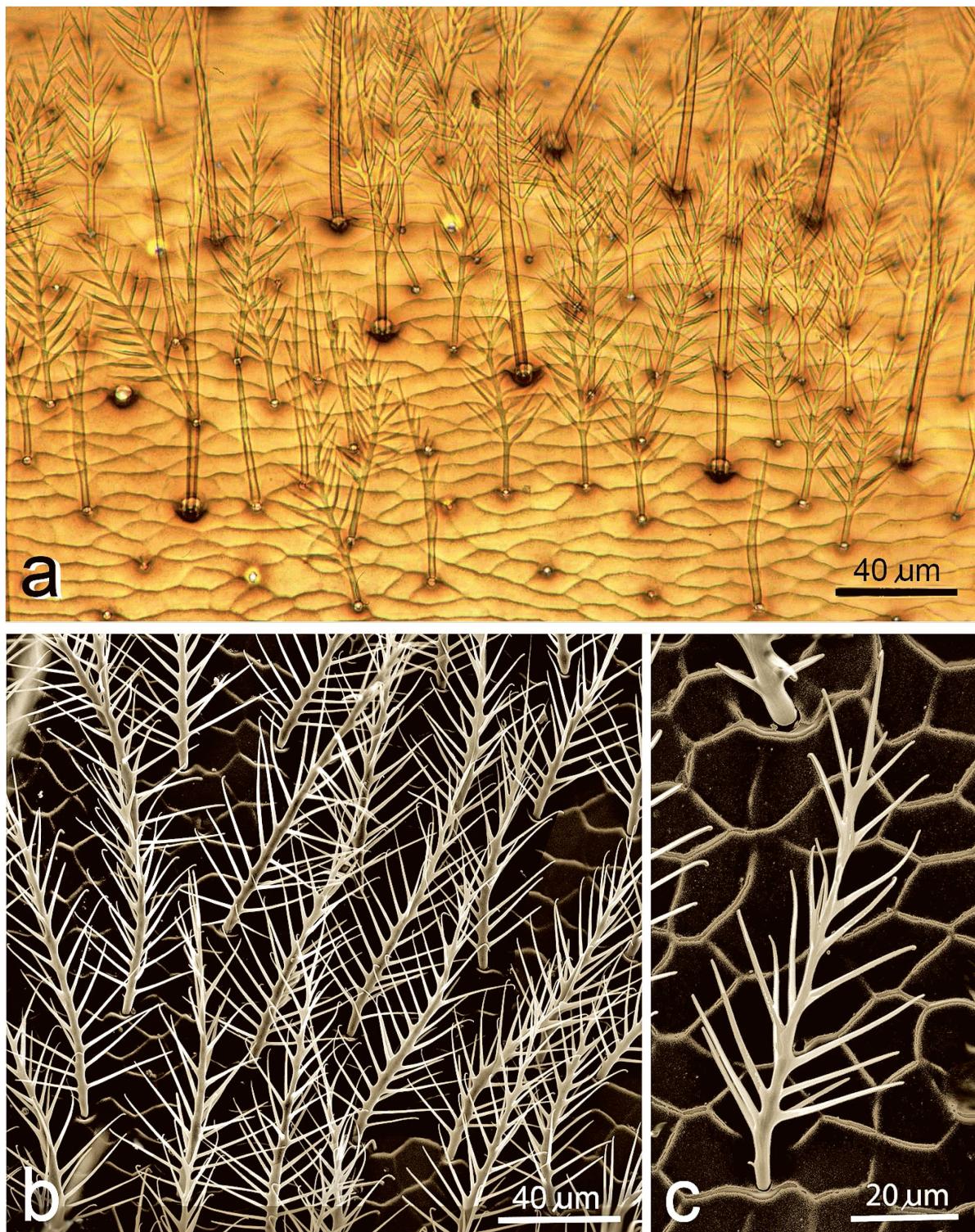
**Abb. 24:** Bein 3 einer Hummel, Tarsalglied 1, Innenansicht. a) Auch hier ist eine Pollenbürste ausgebildet, aber die Sammelhaare stehen ungeordnet, nicht in regelmässigen Querreihen wie in der Pollenbürste der Biene. b) Auch die folgenden Tarsalglieder (2, 3) sind distal mit kräftigen Kammhaaren ausgestattet.

Putzrinnen typisch für ursprüngliche Vertreter der Hautflügler, während die höher entwickelten halbkreisförmige Putzrinnen aufweisen.

Putzorgane werden in der Literatur gewöhnlich nur für das erste Beinpaar beschrieben. Allerdings sind auch an Bein 2 und 3 modifizierte Borsten am Tibio-Tarsal-Gelenk vorhanden, die zum Putzen geeignet wären (Abb. 21). Beim Bein 2 sind diese Borsten seitlich gezähnt und zwischen den Zähnchen sind auch Reste von Insekten (z.B. Schuppen) zu finden; allerdings fehlt die Putzrinne im 1. Tarsalglied. Beim Bein 3 von Wespe und Hornisse ist jedoch eine flache Putzrinne vorhanden (Abb. 21b, c) und in den feinen Kämmen von Rinne und Borste liessen sich auch Insektenreste nachweisen.

## 6.2 Bein 3 (Pollensammel-Apparat) (Biene, Hummel)

Am 3. Beinpaar der Biene sind Tibia und 1. Tarsalglied stark verbreitert und bilden zusammen den sog. Pollensammel-Apparat. Auf der Innenseite des 1. Tarsalglieds liegt die sog. *Pollenbürste*, die aus 10 Querreihen kräftiger Borsten besteht (Abb. 20a, b). Mit diesen Bürsten können anhaftende Pollenkörner vom Körper abgestreift werden, die dann zwischen den Borsten der Pollenbürste hängen bleiben. Dies liegt daran, dass die Abstände zwischen benachbarten Borsten kleiner sind als der Durchmesser der meisten Pollenkörner (Abb. 20c). Ab und zu muss allerdings eine mit Pollen beladene Pollenbürste gereinigt werden und hierzu kommt der Pollenkamm an der Tibia des gegenüberliegenden Beines zum Einsatz. Beim Reiben der beiden Pollenbürsten gegeneinander werden die Pollen aus der Pollenbürste heraus gekratzt und



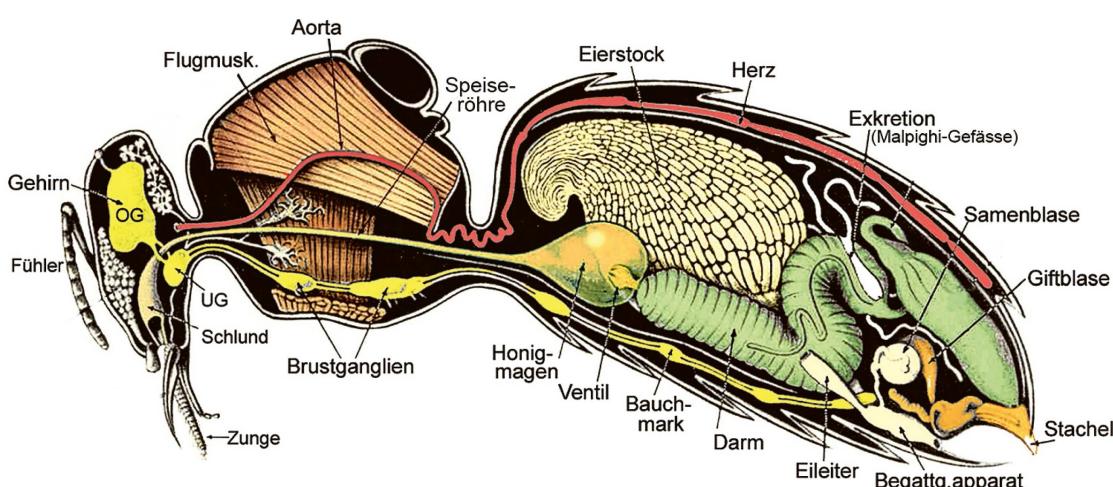
**Abb. 25:** Fiederhaare a) Abdominaler Tergit mit kräftigen einseitig gefiederten Haaren sowie dünnen zweiseitig gefiederten Haaren (Photo: B. Erb). b) Dicht stehende Fiederhaare auf dem Kopf einer Biene, c) Einzelnes Fiederhaar mit langen seitlichen Fortsätzen.

sammeln sich an der Grenze von Tibia und Tarsus an, im Bereich des sog. Fersensporns (*Aurikel*) (Abb. 22). Durch eine Kippbewegung des Fersensporns wird jeweils eine Portion Pollen durch die Spalte hinter dem Pollenkamm auf die Aussenseite der Tibia gedrückt und gelangt so in die flache Vertiefung des Pollenkörbchens (Abb. 23a). Durch weitere Schübe füllt sich das Körbchen allmählich bis schliesslich ein solides «Pollenhöschen» entsteht (Abb. 23b). Mit Millionen von Pollenkörnern beladen kehrt die Arbeiterin dann in den Stock zurück, wo sie die «Höschen» in eine Zelle abstreift und so für den Nahrungsvorrat sorgt.

Da Hummeln ebenfalls Pollensammler sind, haben auch sie einen entsprechenden Sammelapparat am 3. Beinpaar. Allerdings ist dort die Pollenbürste weniger regelmäßig ausgebildet: Statt der 10 präzise ausgerichteten Borstenreihen (Biene) sind die Borsten hier recht unregelmässig über die ganze Innenfläche des 1. Tarsalgliedes verteilt (Abb. 24a), was für das Einsammeln von Pollen aber nicht minder effektiv ist. Eventuell sind bei der Hummel auch die übrigen Tarsalglieder beim Pollensammeln mitbeteiligt, denn ihre distalen Ränder sind ebenfalls mit kräftigen Kämmen besetzt (Abb. 24b). Wespen und Hornissen haben als Fleischfresser keinerlei Pollensammelapparate am 3. Beinpaar, aber stattdessen einen zweiten Putzapparat am Tibio-Tarsal-Gelenk (s. 6.1.2, Abb. 21).

## 7. Abdomen

Der Körper von Bienen und Hummeln ist dicht mit feinen Fiederhaaren bedeckt (Abb. 25a, 26), die offenbar eine indirekte Rolle beim Pollensammeln spielen, d.h. bei jedem Blütenbesuch bleiben Pollenkörner zwischen den vielen Fiederhaaren hängen. Schon im Weiterflug zur nächsten Blüte bürsten die Hinterbeine mit raschen Bewegungen den Blütenstaub aus dem Haarkleid und anschliessend aus den Pollenbürsten in die Pollenhöschen auf der Tibia (siehe 6.2). Die Fiederhaare kommen in zwei morphologischen Typen vor, entweder mit sehr kurzen seitlichen Fortsätzen (ca. 5 µm), oder relativ langen spitzen Fortsätzen (ca. 20 µm, Abb. 25 b, c).



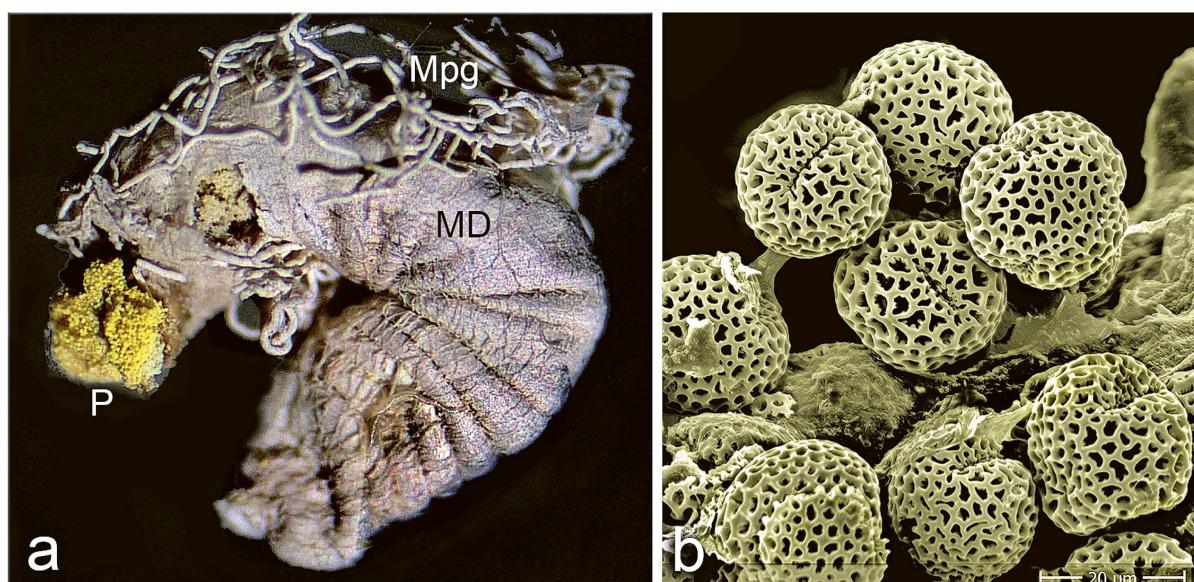
**Abb. 26:** Schematischer Längsschnitt durch den Bienenkörper (Königin). (Nach FYG 1943)

## 7.1 Darmtrakt

Eigentlich haben wir uns in dieser Arbeit auf die äussere Anatomie beschränkt, aber bei der Präparation des Stachelapparates musste jeweils das Abdomen ventral geöffnet werden. Dabei kam auch der Darmtrakt zum Vorschein und wir möchten hier kurz über einige interessante Details berichten. Das Längsschnittschema (Abb. 26) soll eine Übersichtshilfe für die folgenden Angaben zu Mitteldarm und Malpighischen Gefässen geben.

Bei einem abgerissenen vorderen Mitteldarm fielen kräftig gelb gefärbte Pollenansammlungen im Lumen auf, die offenbar frisch aufgenommen worden waren (Abb. 27a). Dies konnte im REM bestätigt werden, da die Oberflächenstruktur der Pollenkörner völlig intakt erschien (Abb. 27b). Etwas weiter caudal im Mitteldarm waren die Hüllen der Pollenkörner dann aufgebrochen und vom Zellinhalt war nichts mehr zu sehen (Abb. 28). Ob im weiteren Verlauf der Verdauung auch die Pollenkornhülle aufgelöst wird, konnten wir nicht feststellen.

Auffällig am Mitteldarm ist auch die Umhüllung mit kräftigen Längsmuskeln und darüber ein feines Netz verzweigter Ringmuskeln (Abb. 29a). Umgeben wird der Mitteldarm von vielen gewundenen Blindschlüuchen, den sog. Malpighi-Gefässen, die als Exkretionsorgane gelten (Nierenfunktion). Malpighi-Gefässen haben einen gleichbleibenden Durchmesser (im Gegensatz zu den sich verzweigenden Tracheen) und eine glatte Oberfläche. Öfters sind flache, längsverlaufende Muskelfasern auf der Oberfläche zu sehen, die wohl beim Auspressen der Exkrete in das Darmlumen helfen (Abb. 29b). Auch die Malpighi-Gefässen werden reichlich mit feinen Tracheen versorgt.

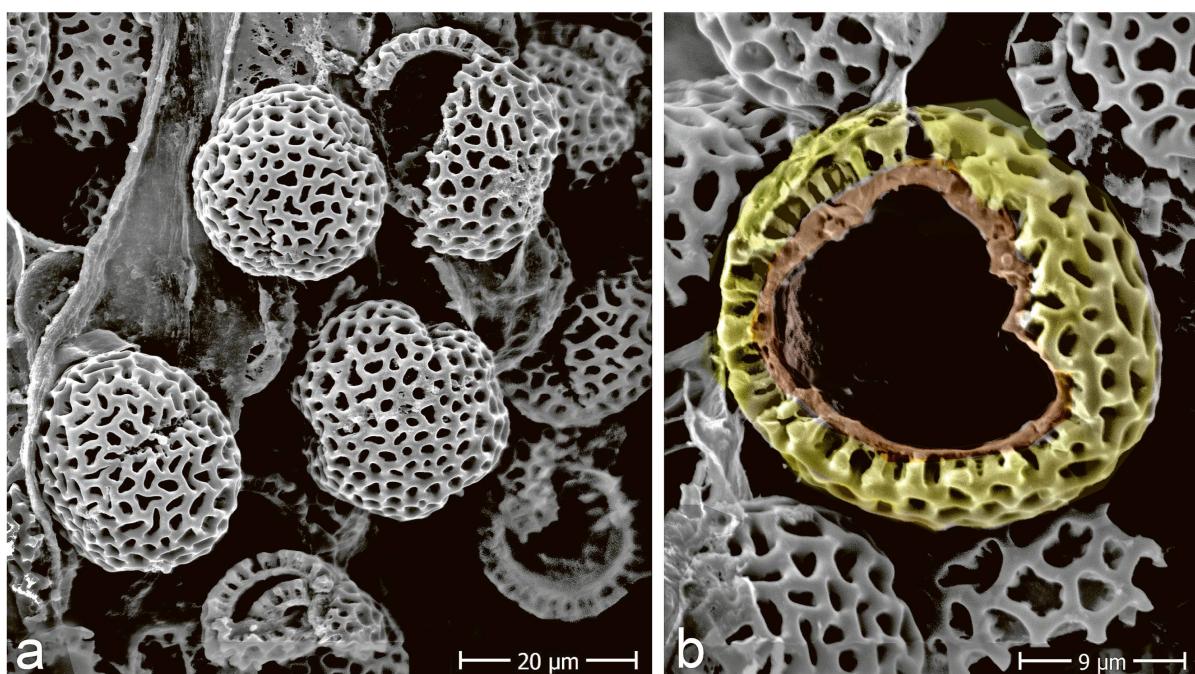


**Abb. 27:** a) Freigelegter Mitteldarm (MD), oben mit anhängenden Malpighischen Gefässen (Mpg). Ganz links an der Abrissstelle eine Ansammlung frischer Pollenkörner (P). Rechts daneben ein Loch in der Darmwand mit bereits vorverdauten Pollenkörnern im Lumen. b) Ausschnitt aus dem frischen Pollen. Die intakten Pollenkörner haben eine gitterartig strukturierte Oberfläche.

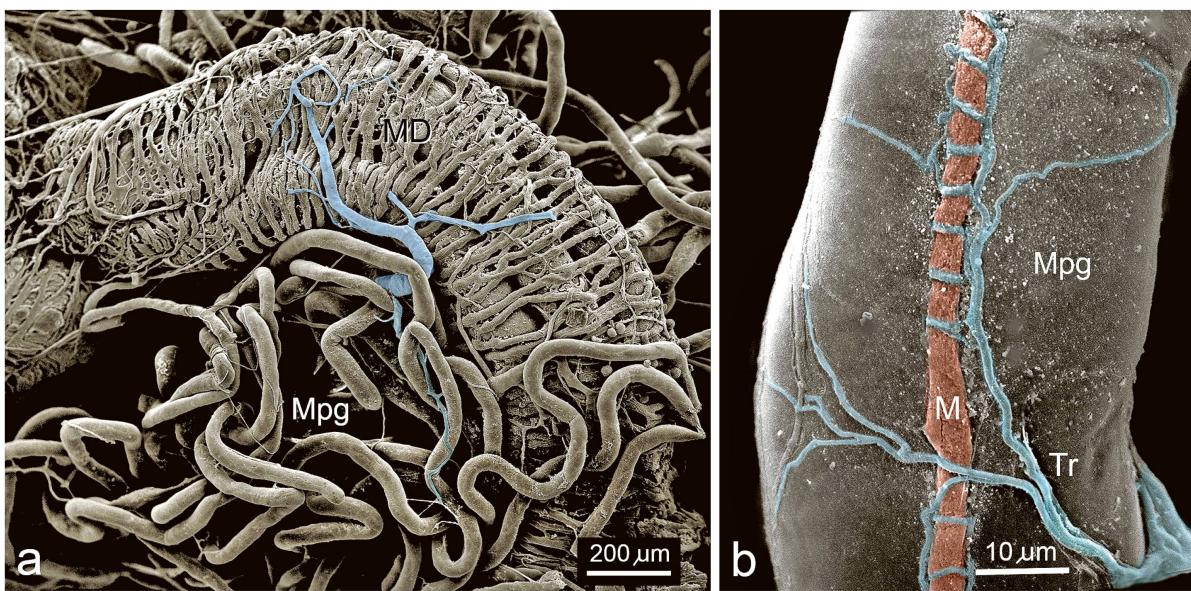
## 7.2 Tracheenversorgung

Das Tracheensystem beginnt mit den Eingangspforten für die Atemluft, den sog. *Stigmen*, die seitlich auf den thorakalen und abdominalen Segmenten liegen (5a in Abb. 1). Die schlitzförmigen Öffnungen sind gar nicht leicht zu entdecken, weil sie zumeist im dichten Haarkleid versteckt sind. Für lichtmikroskopische Untersuchungen ist es hilfreich, die Tergite zu isolieren, mit Kalilauge die inneren Weichteile aufzulösen und z.B. mit Milchsäure aufzuhellen (Abb. 30a).

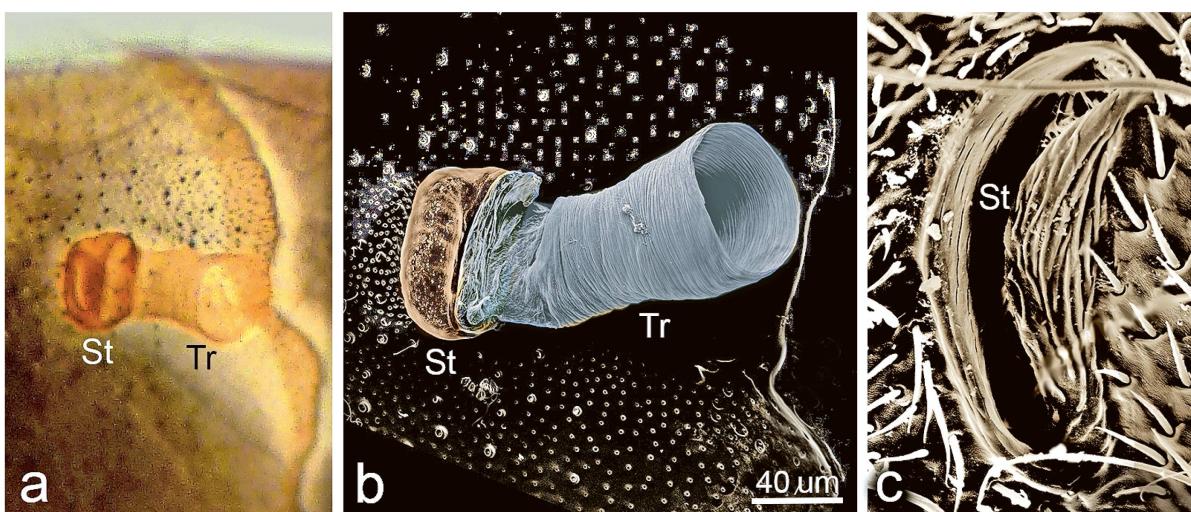
Auf der Innenseite setzt sich das ovale Stigma in eine dünnwandige Trachee fort, die von einem Spiralfaden (*Taenidium*) verstärkt wird (Abb. 30b, 32b). Das kurze Tracheenstück mündet bald in grosse Luftsäcke, welche als Luftreservoir im ganzen Körperinneren verteilt sind (Abb. 31a). Von den Luftsäcken gehen dann wieder Tracheenröhren ab, die sich weiter verzweigend als kleine Tracheolen zu den Organen ziehen. Alle Tracheen und Tracheolen sind innen von einer dünnen Cutikulaschicht ausgekleidet, die zwischen den Spiralfäden ein komplexes Netzwerk bildet (Abb. 32b). Die zelluläre Versorgung mit Sauerstoff wurde bereits für die Flugmuskulatur beschrieben (s. 5.2) und gilt auch für andere Organe, wie die Darm-Muskulatur (Abb. 32a) oder die Bauchmarkganglien (Abb. 32c). Besonders das Nervensystem ist auf eine gute Sauerstoffversorgung angewiesen und dies spiegelt sich auch in der extensiven Tracheen-Verzweigung auf den Ganglien und den Nervensträngen (Konnektive).



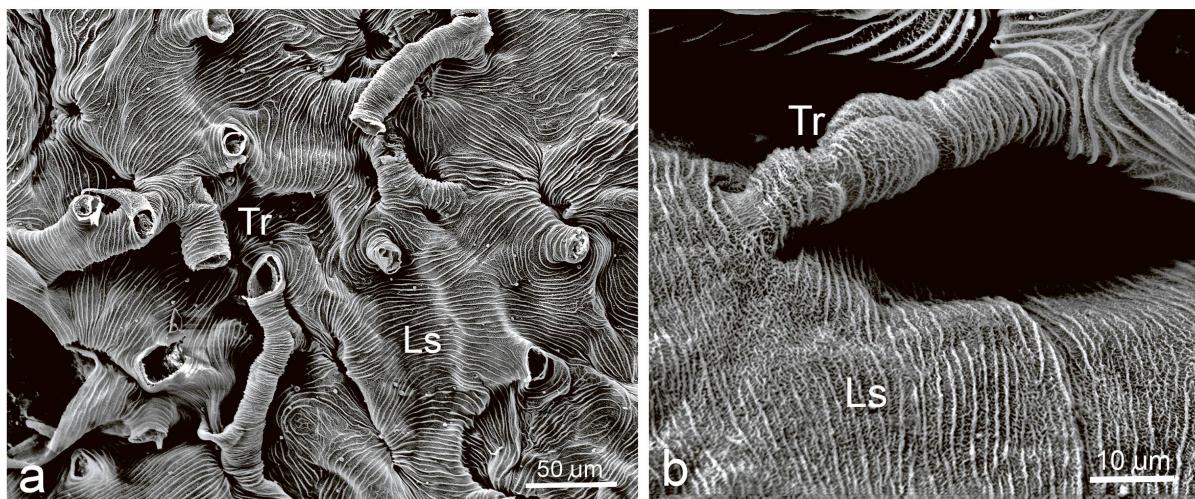
**Abb. 28:** a) Intakte und aufgebrochene Pollenkörner aus dem Mitteldarm. b) Offenes, weitgehend verdautes Pollenkorn. Die Pollenwand ist allerdings noch intakt und besteht aus einer sehr dünnen Innenhülle (braun) und der darüber liegenden Gitterstruktur (gelb).



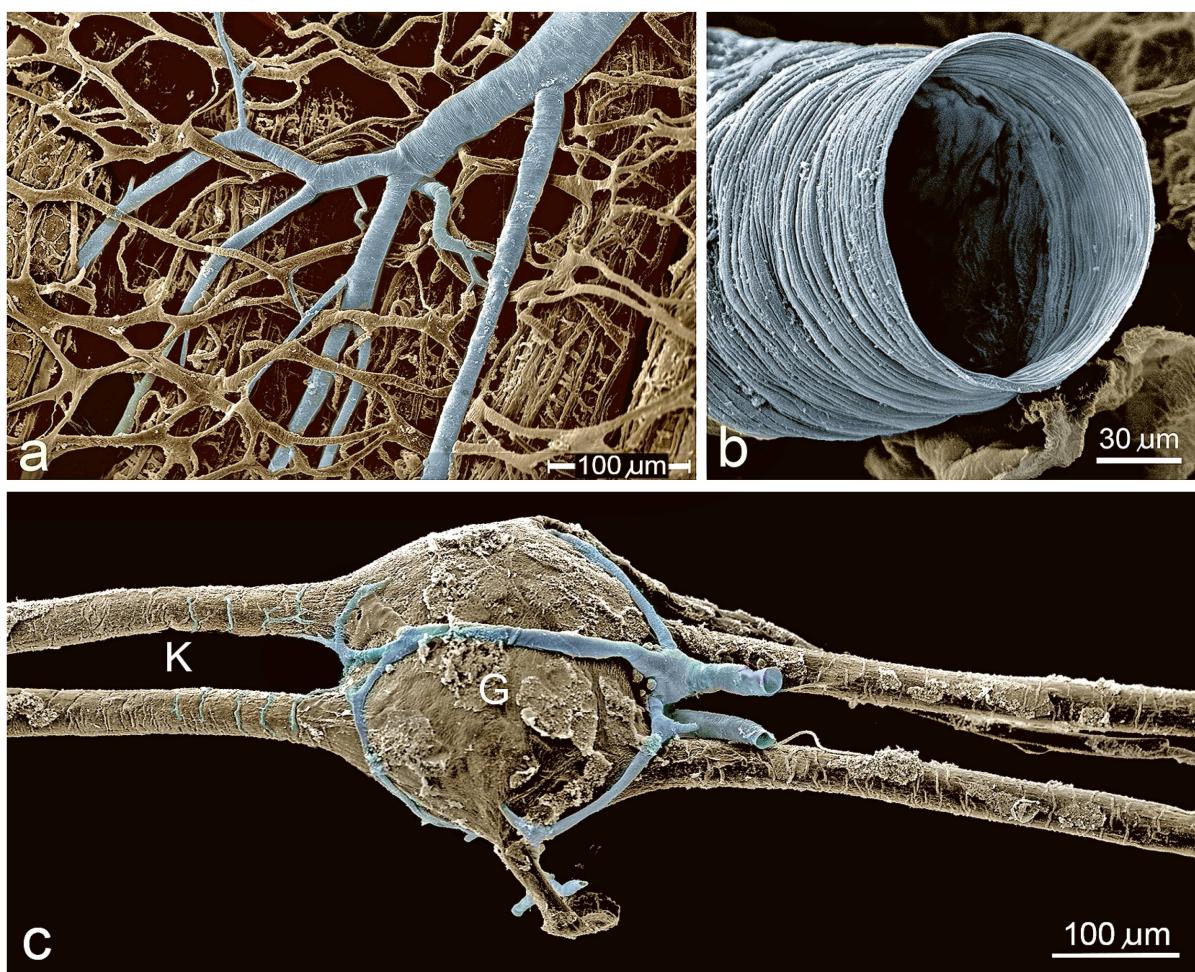
**Abb. 29:** a) Mitteldarm (MD), umhüllt von Längs- und Ringmuskulatur, die von feinen Tracheenästen (blau) mit Sauerstoff versorgt werden. Unten im Bild die Blindschläuche der Malpighischen Gefässe (Mpg), die exkretorische Funktion haben. b) Detail aus einem Malpighischen Gefäß (Mpg) mit oberflächlicher Muskelfaser (M) und stark verzweigten Tracheolen (Tr).



**Abb. 30:** a) Durchlicht-Aufnahme einer Tracheenöffnung (Stigma = St) mit anschliessender Trachee (Tr) auf einem Abdominal-Tergit einer Biene. b) Innenansicht des gleichen Präparates im REM. c) Aussenansicht eines Stigmas bei einer Wespe.



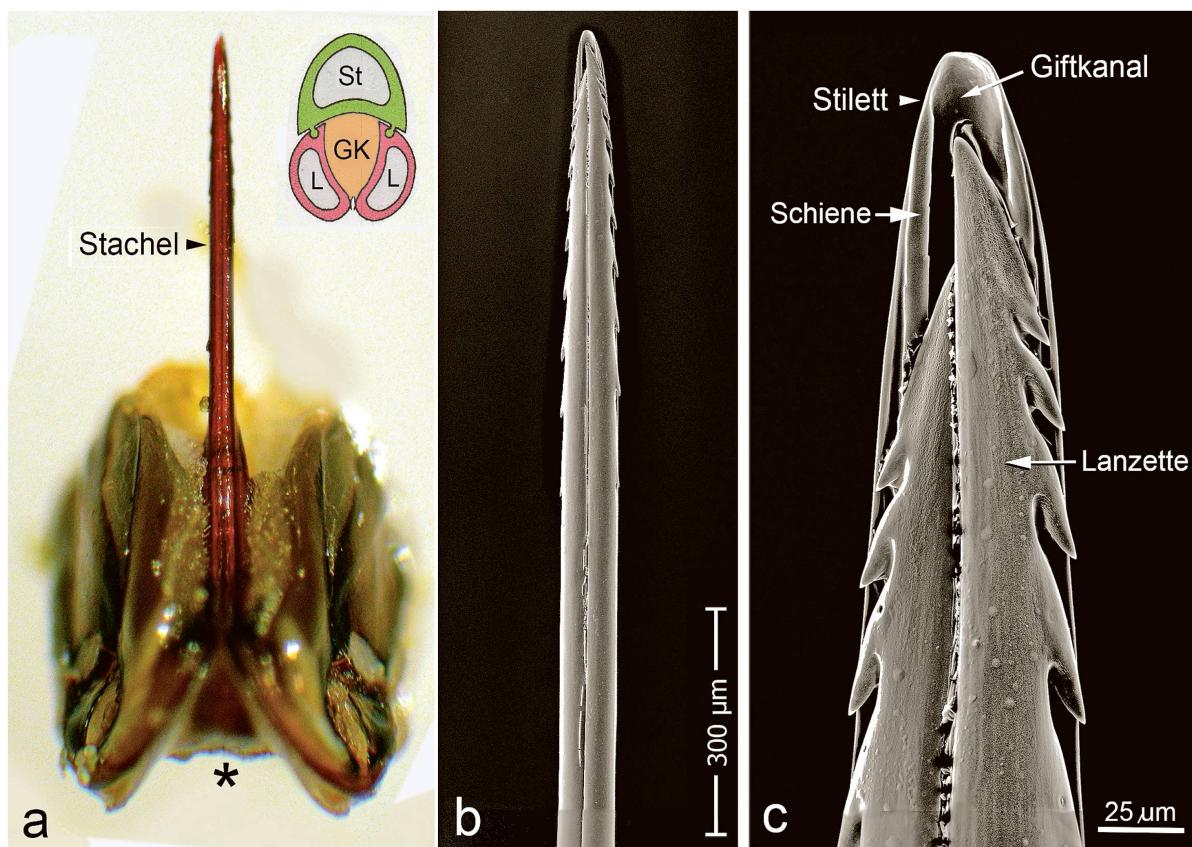
**Abb. 31:** a) Die von den Stigmen kommenden Tracheen (Tr) münden in grosse Luftsäcke (Ls), die zwischen den Organen gelegen sind – hier im Thorax zwischen der Flugmuskulatur. b) Sowohl Luftsäcke (Ls) wie Tracheen (Tr) sind von einer dünnen, stark skulpturierten Cuticulaschicht umhüllt.



**Abb. 32:** a) Tracheenversorgung der Darmmuskulatur. Nur die Grobverzweigung eines Tracheenastes ist hier blau markiert. b) Tracheen werden auf ihrer Innenseite durch einen spiralförmigen Cuticulafaden versteift, was ein Kollabieren der dünnwandigen Tracheen verhindert. c) Auch das Nervensystem wird gut mit Sauerstoff versorgt, wie hier ein Bauchmark-Ganglion (G) und die abgehenden Konnektive (K).

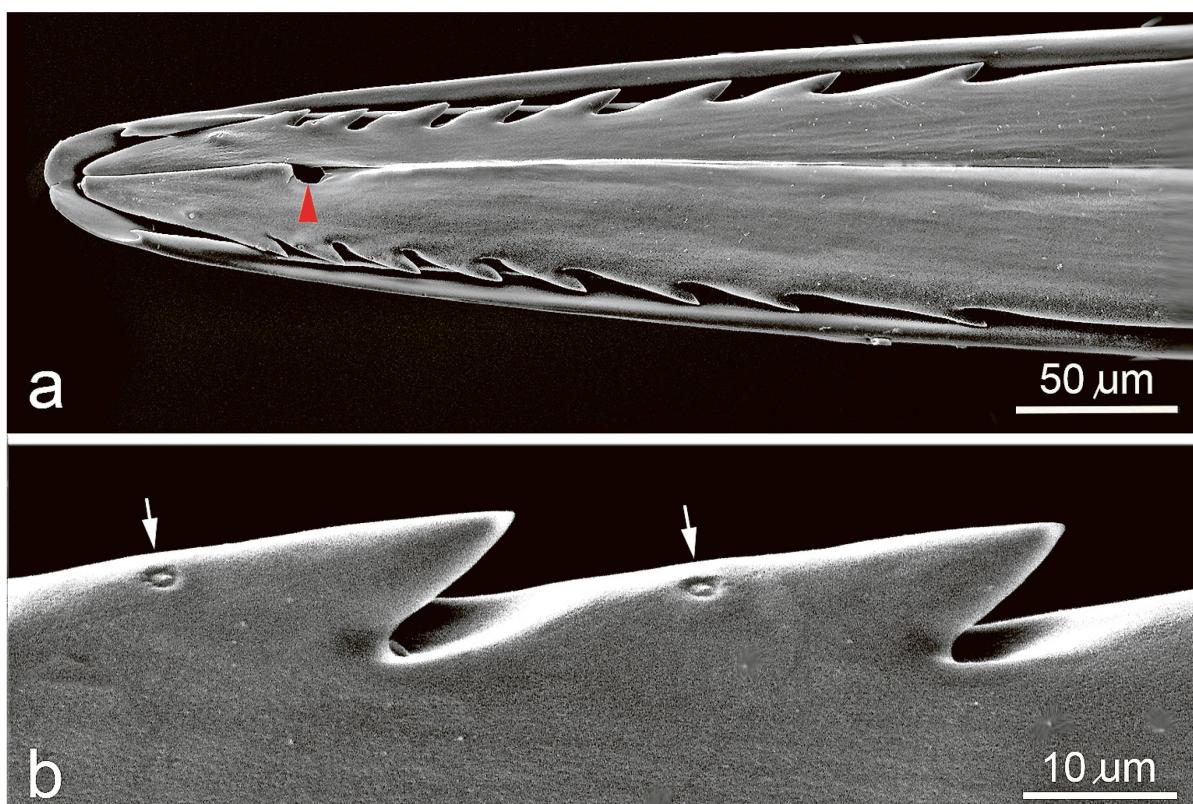
## 8. Stachel

Genau genommen ist der Stachel nur ein kleiner Teil des gesamten Stachelapparates, der eingestülpt in einer Kammer des 7. Abdominalsegments liegt (Abb. 33a). Er besteht aus einer komplexen Anordnung verschiedener Sklerite, die über mehrere Muskeln das Ausfahren des Stachels bewirken. Wir haben uns hier nur auf den eigentlichen Stachel konzentriert. Dieser gilt als eine modifizierte Legeröhre, wird aber bei den «Stechimmen» nicht zum Eierlegen, sondern als Wehr- oder Giftstachel eingesetzt. Genau besehen besteht der > 1 mm lange und 70 µm dünne Bienenstachel (Abb. 33b) aus drei Teilen: Einer dorsal gelegenen Stachelrinne (*Stilett*), und ventral darunter zwei Stechborsten (*Lanzette*). Zusammen schliessen sie einen zentralen Hohlraum ein, den Giftkanal (40 µm Durchmesser; Inset in Abb. 33a). Dort, wo die beiden Lanzette mittig zusammenstossen, bleibt ein schmaler Spalt offen. Das bedeutet, dass das Giftsekret nicht nur am Ende der Stachelrinne austritt, sondern über die ganze Länge des Spaltes zwischen den Lanzetten herausquillt (RAMIREZ-ESQUIVEL & RAVI 2023).



**Abb. 33:** Bienenstachel. a) Frei präparierter Stachelapparat, der Stern unten bezeichnet den Ansatz der Giftblase. Das Inset zeigt einen schematischen Stachel-Querschnitt: Ein Stilett (St) und zwei Lanzetten (L) umschließen den Giftkanal (GK). b) Distale Stachelhälfte, Ventralansicht der beiden Stechborsten (Lanzetten). c) Stachelspitze: Die gezähnten Lanzetten können auf Führungsschienen des rinnenförmigen Stiletts vor und zurück geschoben werden.

Das Stilett besitzt auf seiner Innenseite zwei vorspringende Längsleisten, die genau in zwei entsprechende Rillen der beiden Lanzette passen. Die Leisten des Stilets dienen als Führungsschienen für die beweglichen Lanzette. Bei einem Stich werden die Lanzette sehr rasch und gegenläufig auf den Schienen nach aussen geschoben, oft weit über das Ende der Stachelrinne hinaus. Dank ihrer seitlichen Widerhaken können sie sich gewissermassen in ihr Opfer «hineinsägen» (Abb. 33c). Während das Einstechen relativ wenig Kraft erfordert, braucht es 20x mehr Kraft den Stachel wieder heraus zu ziehen (LING *et al.* 2017), denn die Widerhaken leisten dabei natürlich grossen Widerstand. Dies führt dazu, dass bei den Bienen nach erfolgtem Stich meist der ganze Stachelapparat herausgerissen wird – zumindest bei der Abwehr von Wirbeltieren. Weshalb dies bei Wespen oder Hornissen nicht der Fall ist – bekanntlich können diese problemlos mehrfach stechen – ist bis heute nicht geklärt. Ein weit verbreitetes Klischee besagt, dass dort die Stacheln keine Widerhaken besäßen (GOULSON 2016), doch in unseren mikroskopischen Untersuchungen haben wir auch bei Hummeln, Wespen und Hornissen Widerhaken gefunden (Abb. 34, 35). Auch die Grösse und Anzahl der Widerhaken ist weitgehend die gleiche, allerdings scheinen sie bei der Honigbiene am stärksten ausgeprägt, während sie etwa bei der Hummel auf die Stachelspitze beschränkt sind und statt der üblichen 10 Widerhaken nur deren vier vorhanden sind.

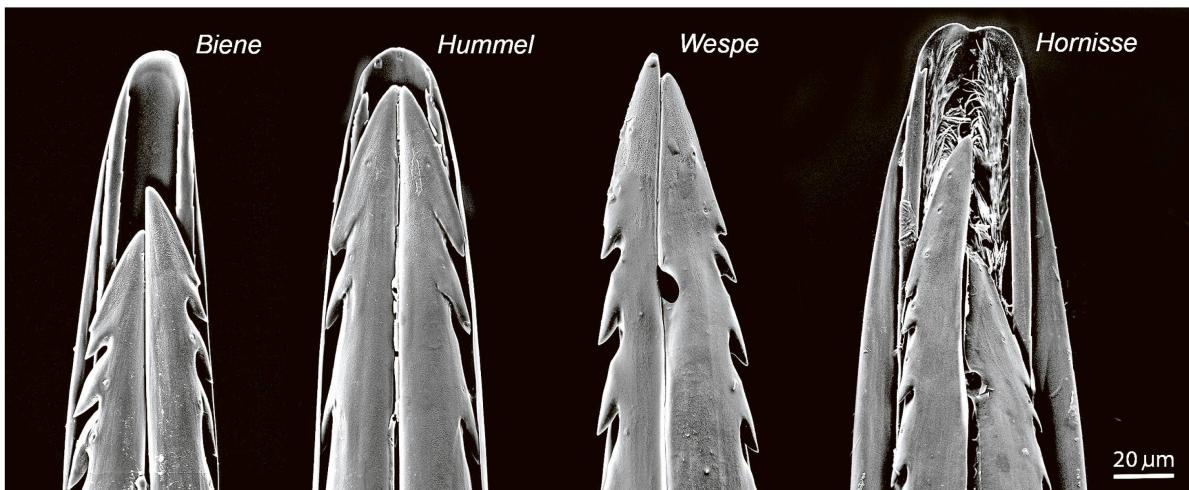


**Abb. 34:** Wespenstachel. a) Der Aufbau des Stachels ist ähnlich wie bei der Biene, aber die Widerhaken der Stechborsten sind etwas kleiner. Die kleine mediale Kerbe (rote Pfeilspitze) in einer Stechborste ist typisch für den Wespenstachel. b) Starke Vergrösserung der Widerhaken mit kleinen Dellen (Pfeile), welche Mechanorezeptoren (campaniforme Sensillen) enthalten.

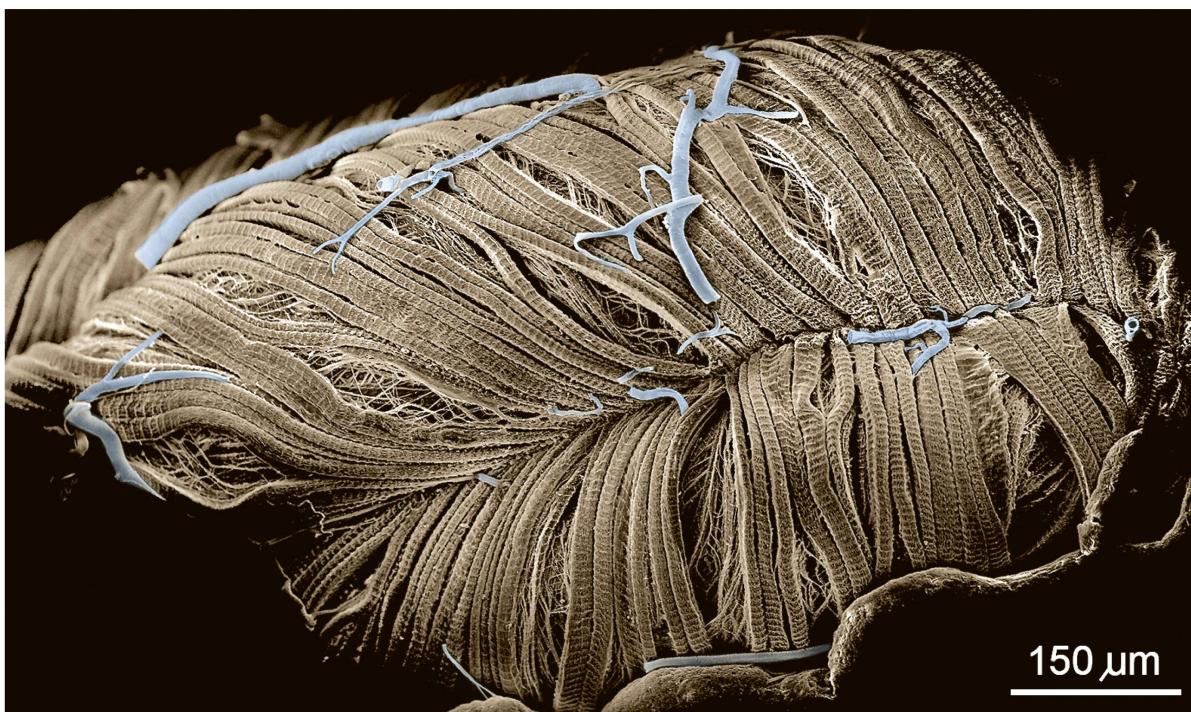
Bemerkenswert ist die Tatsache, dass nur die Honigbienen nach einem Stich ihren Stachelapparat verlieren (und sie danach meist sterben), nicht aber die einzeln lebenden Wildbienen (*Solitärbienen*). Vermutlich ist das «suizidale» Verhalten der Honigbienen damit zu erklären, dass sie in grossen Kolonien leben. Verglichen mit den ca. 50 000 Bienen in einem Volk, ist das Opfer einiger Bienen ein relativ geringer Verlust und könnte auch als «altruistisches» Verhalten interpretiert werden.

Der Bienenstachel ist keineswegs nur ein totes Werkzeug (Injektionsspritze), sondern ein lebender Teil des Bienenkörpers, denn sowohl Stechborsten als auch Stachelrinne enthalten in ihrem Inneren lebende Epidermiszellen und sensorische Nervenfasern. Letztere stammen v.a. von etlichen *campaniformen Sensillen*, also eingesenkten Mechanorezeptoren, welche Spannungen und Verformungen der Cuticula messen (Abb. 34b). Dies bedeutet, dass die Biene während eines Stiches Rückmeldungen über die jeweilige Position und Belastung ihres Stachels bekommt (ČERNÝ *et al.* 2022, OGAWA *et al.* 2011).

An der Basis des Stachels liegt die Einmündung der Giftblase (Stern in Abb. 33a). Die eigentliche Giftdrüse besteht aus zwei langen dünnen Röhren, in denen das Giftsekret produziert wird. Es wird dann durch einen kurzen Gang in die relativ grosse Giftblase weitergeleitet, wo es bis zum Gebrauch (Stich) gespeichert wird. Über die Wandung der Giftblase gibt es in der Literatur widersprüchliche Angaben, d.h. eine Muskulatur zum Auspressen wird entweder ganz abgesprochen oder nur als schwach ausgebildet beschrieben (RAMIREZ-ESQUIVEL & RAVI 2023). Wir konnten allerdings in den Giftblasen von Bienen und Wespen eindeutig quergestreifte Muskulatur nachweisen (Abb. 36). Auffällig ist die Anordnung der Muskelfasern in einer Art Fischgrät-Muster: Etwa vier Muskelzellen verlaufen gürtelartig um die Giftblase, aber nicht spiraling, wie man auf den ersten Blick meinen könnte, sondern jeweils in einem geschlossenen Ring. Beim Einpressen des Giftsekretes in die Stachelbasis sind allerdings auch andere Muskeln beteiligt, die innerhalb des Stachelapparates liegen (RAMIREZ-ESQUIVEL & RAVI 2023).



**Abb. 35:** Vergleich der Stachelspitzen von Biene, Hummel, Wespe und Hornisse. Alle besitzen Stechborsten mit Widerhaken, allerdings bei der Hummel nur 4 statt der üblichen 10. Beachte die mediale Kerbe, die typisch für den Wespen- und Hornissenstachel ist.



**Abb. 36:** Giftblase einer Wespe. Die Aussenwand besteht aus quergestreiften Muskelzellen, die gürtelartig von einer Längsnaht entspringen. Bei Kontraktion verkleinern sie das Lumen der Giftblase und Gift wird ausgepresst. Beachte die Tracheenversorgung (blau) an der Oberfläche.

Bei frisch geschlüpften Bienen ist die Giftblase zunächst noch leer, füllt sich aber allmählich während den ersten zwei Lebenswochen (OWEN & BRIDGES 1976). Erst anschliessend kommt das Gift wirklich zum Einsatz, z.B. bei den Wächterbienen am Eingang des Bienenstocks. Im weiteren Verlauf des Bienenlebens nimmt die Giftproduktion allerdings ständig ab, weil die Drüsenzellen allmählich rückgebildet werden.

## 9. Ausblick

Obwohl es über die mikroskopische Anatomie der Biene und ihrer Verwandten eine umfangreiche Literatur gibt (ERICKSON *et al.* 1986, GOODMAN 2003, KINGHAM 2022), konnten wir mit dieser Arbeit doch einige interessante Ergänzungen hinzufügen. So konnten wir z.B. die weit verbreitete Ansicht widerlegen, dass nur Bienen einen Stachel mit Widerhaken besässen, nicht aber Hummeln und Wespen (GOULSON 2016). Bei der Hummel sind die Widerhaken leicht zu übersehen, da nur die Stachelspitze einige (4) Haken aufweist. Dagegen sind bei der Wespe (wie bei der Biene) 10 Widerhaken über eine längere Strecke auf beiden Stechborsten verteilt. Vermutlich hat man einfach angenommen, dass der Wespenstachel keine Widerhaken besitzt, weil er nach einem Stich leicht wieder herausgezogen werden kann – im Gegensatz zur Biene. Der Grund hierfür

ist weiterhin unbekannt. Unklar ist auch, weshalb ein Stachel überhaupt Widerhaken braucht, denn eine glatte Injektionskanüle wäre ja genauso wirksam und zudem sicherer, was das Überleben betrifft.

Eine andere gängige Vorstellung betrifft die Spezialisierung der drei Beinpaare: Bein 1 gilt wegen des Putzapparates für die Antennen als «Putzbein», Bein 3 (bei Biene und Hummel) wegen des Pollensammelapparates als «Sammelbein», und Bein 2 als normales Laufbein ohne irgendwelche Spezialisierung. Nach unseren Beobachtungen lässt sich hier ein etwas differenzierteres Bild zeichnen. Bein 1 hat bei Biene und Hummel ein recht ähnliches Putzorgan mit stark eingebuchteter Putzrinne und einfacher Fahne, die zusammen dem Abstreifen von Pollenkörnern von den Antennen dienen. Bei Wespe und Hornisse zeigt Bein 1 nur eine schwach eingesenkte Putzrinne, aber eine komplex gezähnte Fahne, welche für das Entfernen von Fremdpartikeln (Baumaterial, Beutereste) zuständig sind.

Bemerkenswert, und unseres Wissens bisher noch nicht beschrieben, ist das Vorkommen eines Putzorgans auf dem 3. Bein bei Wespe und Hornisse. Dieses liegt ebenfalls am Tibio-Tarsal-Gelenk und entspricht im Aufbau dem Putzorgan des 1. Beines, ist aber etwas schwächer ausgeprägt und deshalb weniger auffällig. Und natürlich ist es nicht für die Antennen spezialisiert, sondern dient vermutlich der Reinigung von Körper und anderen Beinen. Ähnliches dürfte auch für Bein 2 gelten, wo an gleicher Stelle zwar keine Putzrinne, aber eine gezähnte Borste am Tibio-Tarsal-Gelenk steht, welche durchaus zum Putzen geeignet wäre. Vermutlich repräsentiert Bein 2 die ursprüngliche Situation, aus der sich dann bei Bein 1 und 3 komplexere Putzorgane entwickelt haben.

Eine weitere Ergänzung bezüglich der Bienenanatomie haben unsere REM-Untersuchungen der Tracheenversorgung geliefert. Neben den wichtigen Organen wie Darm, Malpighi-Gefässe oder Nervensystem (z.B. Bauchmark) wird v.a. die stark ausgebildete Flugmuskulatur extensiv mit feinen Tracheenzweigen (Tracheolen) versorgt. Dort konnten wir dank der hohen Auflösung des Elektronenmikroskops innerhalb der Muskelzellen den engen Kontakt der feinsten Tracheolen ( $\varnothing$  unter 1  $\mu\text{m}$ ) mit Muskelfibrillen und Mitochondrien demonstrieren. Im Gegensatz zu unserem Körper, wo der Sauerstoff von der Lunge über das Blutgefäßsystem, bzw. das Haemoglobin der Roten Blutkörperchen, transportiert wird, erfolgt hier die Sauerstoff-Versorgung über das reich verzweigte Tracheensystem direkt bis in die Endzellen hinein. Die engen Beziehungen zwischen den sauerstoffliefernden Tracheolen und den Zellorganellen waren bislang nur von Schnittbildern bekannt – unsere quasi dreidimensionalen REM-Aufnahmen liefern hierzu eine ideale Ergänzung.

## Literatur

- ČERNÝ, J., WEYDA, F., PERLIK, M., KODRIK, D. (2022): Functional ultrastructure of hymenopteran stingers: devastating spear or delicate syringe. *Microscopy & Microanalysis* 28, 1808–1818
- DADE, H. A. (2017): Anatomy and Dissection of the Honeybee. Internat. Bee Res. Ass.& Northern Bee Books, Bristol, UK
- DE GEER, C. (1752): Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. L. L. Grefing, Stockholm
- ERICKSON, E.H., CARLSON, S.D., STANLEY, D., GARMENT, M.B. (1986): A scanning electron microscope atlas of the honey bee. Iowa State University Press, Ames.
- ESSLEN, J., KAISSLING, K. E. (1976): Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Zoomorphol.* 83, 227–251
- FOELIX, R., ERB, B., KAUFMANN, P. (2005): Zur Feinstruktur der Bienenantenne. *Mitt. Aarg. Naturf. Ges.* 2005, Bd. 36: 177–190
- VON FRISCH, K. (1919): Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jahrb. Physiol.* 37, 1–238
- VON FRISCH, K. (1927): Aus dem Leben der Bienen. Springer Verlag Berlin
- FYG, W. (1943): Experimentelle Untersuchungen über den Eilegeakt der Bienenkönigin. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 28, 493–521
- GENNERICH J. (1922): Morphologische und biologische Untersuchungen der Putzapparate der Hymenopteren. *Arch. f. Naturgesch. A* 88, 1–63
- GOETZE, G. (1965): Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese. Paul Parey Verlag, Hamburg
- GOODMAN, L. (2003): Form and Function in the Honey Bee. IBRA, Bristol, UK
- GOULSON, D. (2016): Und sie fliegt doch. Eine kurze Geschichte der Hummel. List Taschenbuch, Ullstein Verlag Berlin
- KAISSLING, K. E., RENNER, M. (1968): Specialised chemoreceptors in the pore plates of *Apis*. Z. vergl. Physiol. 59, 357–361
- KINGHAM, G. (2022): Honeybee Anatomy Brought to Life. Northern Bee Books, Hebden Bridge, UK
- KROPF, J., KELBER, C., BIERINGER, K. RÖSSLER, W. (2014): Olfactory subsystems in the honeybee: sensory supply and sex specificity, *Cell Tissue Res.* 357(3), 583–595
- LABHART, T. (1980): Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: Polarizational and angular sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 141, 10–30
- LABHART, T., MEYER, E.P. (1999): Detectors for polarized skylight in insects: A survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye. *Microsc. Res. & Techn.* 47: 368–379
- 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
- LING, J., SONG, Z., WANG, J., CHEN, K., LI J., XU, S., REN, L., CHEN, Z., JIN, D., JIANG, L. (2017): Effect of honeybee stinger and its microstructured barbs on insertion and pull force. *J. Mech. Behav. Biomed. Mater.* 68, 173–179
- MARKL, H. (1962): Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Zeitschr. Vergl. Physiol.* 45 (5), 475–569
- OGAWA, H., KAWAKAMI, Z., AND YAMAGUCHI, T. (2011): Proprioceptors involved in stinging response of the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Insect Physiol.* 57, 1358–1367
- OWEN, M.D., BRIDGES, A.R. (1976): Aging in the venom glands of queen and worker honey bees (*Apis mellifera* L.): Some morphological and chemical observations. *Toxicon* 14, 1–5
- PRINGLE, J.W.S. (1938): Proprioception in Insects: III. The function of the hair sensilla at the joints. *J. Exp. Biol.* 15 (4), 467–473

- RAMIREZ-ESQUIVEL, F., RAVI, S. (2023): Functional anatomy of the worker honeybee stinger (*Apis mellifera*) Science 26, 107103 <https://doi.org/10.1016/j.isci>.
- RIBI, W. A., ENGELS, E., ENGELS, W. (1989): Sex and Caste Specific Eye Structures in Stingless Bees and Honey Bees (Hymenoptera: Trigonidae, Apidae). Entomol. Generalis 14, 233–24, 233–242
- RIGOSI, E., WIEDERMAN, S. D., O'CARROLL, D.C. (2017): Visual acuity of the honey bee retina and the limits for feature detection. Sci. Reports 7, 45972 <https://doi.org/10.1038/srep45972>
- SACCARDI, L., BRÜMMER, F., SCHIEBL, J. SCHWARZ, O., KOVALEV, A., GORB, S. (2022): Interaction between honeybee mandibles and propolis. Beilstein J. Nanotechnol. 13, 958–974. <https://doi.org/10.3762/bjnano.13.84>
- SCHÖNITZER, K., RENNER, M. (1980): Morphologie der Antennenputzapparate bei Apoidea. Apidologie 11(2), 113–130
- SCHINZ, R.H. (1975): Structural specialization in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*. Cell & Tissue Res. 162, 23–34
- SEIFERT, G. (1975): Entomologisches Praktikum. Georg Thieme Verlag Stuttgart
- SLIFER, E. H., SEKHON, S. S. (1961): Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honeybee, *Apis mellifera* L. J. Morph. 109, 351–381
- SNODGRASS, R. E. (1910): The Anatomy of the Honey Bee. US. Dept. of Agriculture, Dept. Entomology, Technical Series 18, Washington
- SOLAND, G. (2016): Morphometrie versus Genetik zur Rassebeschreibung der Honigbiene. Schw. Bienenzeitg. 03/2016, 13–16
- VAN PRAAGH, J. P., RIBI, W., WEHRHAHN, C., WITTMANN, D. (1980): Drone bees fixate the queen with the dorsal frontal part of their compound eyes. J. Comp. Physiol. 136, 263–266 <https://doi.org/10.1007/BF00657542>
- VOGEL, R. (1923): Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Z. wiss. Zool. 120, 281–324
- WEBER, H. (1966): Grundriss der Insektenkunde. Gustav Fischer Verlag Stuttgart
- WILSON, E. O. (1971): The Insect Societies. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge. Mass. and London, England

## Dank

Für finanzielle Unterstützung danken wir der ANG, die uns 2022 den sog. «Insektengrant» zusprach und dadurch die vorliegende Arbeit ermöglichte. Für lichtmikroskopische Aufnahmen sei Bruno Erb (Erlinsbach) herzlich verdankt, ebenso Dr. Willi Ribi (Chur) für Messungen des Sehfeldes der Biene. Markus Werder, Huserhof in Unterlunkhofen, sowie Martin Ammeter, Imkerei Ammeter in Rothrist, danken wir für die zur Verfügung gestellten Bienen. Für die Benutzung des Raster-Elektronenmikroskops sind wir der Neuen Kantonsschule Aarau zu grossem Dank verpflichtet, für die technische Betreuung Dieter Ertlinger (Ostfeldern). Besonderen Dank auch an Ladina Ribi (Chur), die uns freundlicherweise ihre Tuschezeichnung einer Bienearbeiterin zur Verfügung gestellt hat (s. S. 47).

**Adresse der Autoren**

Dr. Rainer F. Foelix  
Schanzmättelistrasse 15  
5000 Aarau  
[R.Foelix@gmx.ch](mailto:R.Foelix@gmx.ch)

Dr. Benno Wullschleger  
Neue Kantonsschule Aarau  
Schanzmättelistrasse 32  
5000 Aarau  
[benno.wullschleger@nksa.ch](mailto:benno.wullschleger@nksa.ch)

