

Zintuigen; de wetenschap

Henk Kok

De honingbij heeft, evenals elk ander organisme, signalen uit de omgeving nodig om effectief te kunnen functioneren. Deze signalen vangt de honingbij op met zijn zintuigen die vervolgens, via zenuwstelsel of haemolymfhe (bloed), getransporteerd en verwerkt worden in de hersenen. Uiteindelijk leiden de signalen tot adequaat gedrag. Van een zintuig wil je weten voor welk signaal het gevoelig is, hoe het zintuig eruit ziet, waar het op het lichaam voorkomt, hoe de werking is, en welk gedrag het ondersteunt.

260 De signalen zijn te verdelen in mechanische (trilling en geluid) en chemische (geur- en smaakstoffen) pheromonen. Daarbij komen nog de elektromagnetische signalen als bijvoorbeeld de verschillende kleuren licht. Voor elk van deze verschillende signalen heeft de honingbij een speciaal daarop afgestemde sensor (ontvanger). De sensor zet via een receptor het ontvangen signaal om in een transporteerbaar signaal. Dit is ofwel een potentiaalverschil waardoor er een elektrische stroom ontstaat die via een zenuw leidt naar een spier. Het kan ook een chemische stof zijn die via de haemolymfhe getransporteerd wordt naar een klier of cellen van andere organen die hierop reageren.



In figuur 1 is een zes-tal sensoren schematisch weergegeven op een detail van de antenne (overgenomen uit BIJEN 10(6)(2001).

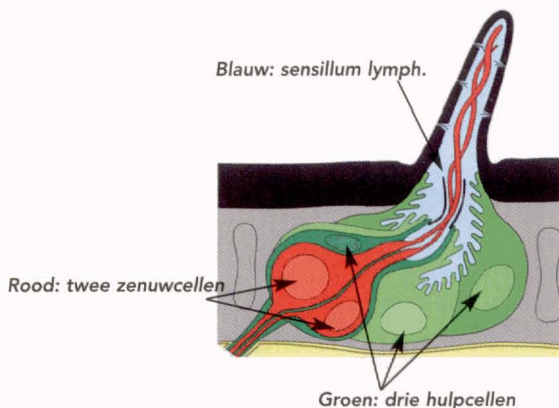
1. plaatvormig orgaan (sensillum placodeum);
2. groot dunwandig pinvormig orgaan (sensillum basiconicum);
3. dikwandige haar (sensillum trichodeum);
4. diepliggend pinvormig orgaan (sensillum coeloconicum);
5. dikwandig pinvormig orgaan (sensillum trichodeum);
6. diepliggend haarvormig orgaan (sensillum ampulaceum).

Op basis van morfologische kenmerken kunnen in totaal negen verschillende typen sensoren worden onderscheiden (figuur 1). De sensoren voor licht en magnetische velden zijn in figuur 1 niet afgebeeld, omdat dit plaatje gemaakt is van een foto van de antenne die op de voorpagina van BIJEN 10(6) (2001) staat. Verder zijn niet zichtbaar, maar wel aanwezig het inwendige *sensillum scolopidium* en de *sensillum coelocapitular* die zich op de antenne vertoont als een gaatje zoals no. 5 en 6 in figuur 1.

In tabel 1 is een overzicht gegeven van het type sensor met het daarbij behorende signaal en het gedrag. Voor het gedrag maken we onderscheid in nestgedrag (geel), voedselvoorziening (blauw) en voortplanting (rood).

Geurbindende eiwitten

De honingbij kan een groot aantal geuren onderscheiden. In de geursensoren op de antenne zijn geurbindende eiwitten (OBP) aanwezig die zich binden aan een geurstof die overgebracht wordt naar receptor-neurons door de sensillum lymfhe (figuur 2). OBP kunnen onderverdeeld worden in pheromoonbindende-proteïnen (PBP) en algemeen geurbindende proteïnen. Als derde categorie van geurbindende eiwitten onderscheidt men chemosensorische proteïnen. De honingbij kan veel geuren onderscheiden. Bij dit onderscheid worden eiwitten gebruikt waarvan sommige heel specifiek voorkomen in de sensillum lymfhe van de sensoren op de antenne. Er worden drie groepen antenne-specifieke proteïnen (ASP) onderscheiden namelijk ASP1, ASP2 en ASP3. ASP3 wordt weer gezien als een chemo sensorisch proteïne.



Figuur 2: receptorneurons door de sensillum lymfhe.

Gedrag	Signaal	Orgaan/plaats	Sensor
Bewegen, lopen, vliegen	Druk\trek\kracht	Monddelen, basis van antenne, vleugels, poten, angel	Tast: <i>sensillum trichodeum</i> ; <i>sensillum campaniformium</i>
Dansen, zwermen	Trilling\geluid	Poten en antenne	<i>Sensillum scolopidium</i>
Nestbouw, bijdansen	Zwaartekracht	Haren tussen kop, borststuk en achterlijf. En tussen borststuk en poten	Haarplaatjes
Voedselherkenning, verwantschap en broedherkenning	Smaakstof	Monddelen, poten, antenne	<i>Sensillum basiconicum</i>
	Geur	Antenne	<i>sensillum trichodeum</i>
Paren, zwermen, remmen van eierstokontwikkeling bij werksters	Feromonen	Antenne, chitine pantser	<i>Sensillum placodeum</i>
Klimaatbeheersing: relatieve vochtigheid	Waterdamp	Antenne	<i>Sensillum coelocinicum</i>
Klimaatbeheersing: koelen/verwarmen	Temperatuur	Antenne	<i>Sensillum coelocapitular</i>
Herkennen van kleur	Licht (kleur: golflengte)	Facetogen	Fotoreceptoren in ommatidia in onderste deel van het facet oog
Herkennen donker/licht	Licht	Op kop tussen facetogen	Ocelli
Oriëntatie en navigatie	Gepolariseerd licht	Facetogen	Ommatidia in bovenste rand van het facet oog

ASP1 identificeert koninginestof en komt bij darren in grotere hoeveelheden in de antenne voor dan bij werksters. In het bijzonder in de sensilla placodea van darren en werksters en in de sensilla trichodea van werksters.

Door de aanwezigheid van verschillende eiwitten in morfologisch gelijke sensoren is de werking zeer verschillend. De aanmaak van deze eiwitten in de sensoren wordt weer beïnvloed door hormonen en pheromonen, zodat het duidelijk wordt dat kennis over de werking van sensoren veel duidelijk maakt over de wijze waarop honingbijen zich gedragen.

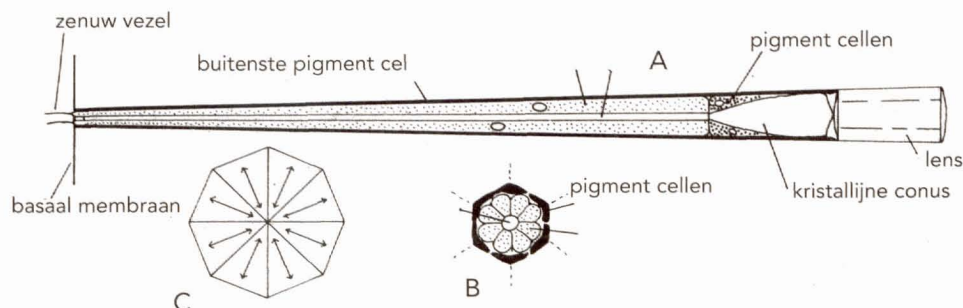
Licht en bijenogen

Bij alle dieren komt het visuele pigment rhodopsin voor in het netvlies met de photoreceptoren. Deze moleculen absorberen lineair gepolariseerd licht als het elektrische veld trilt in de richting van de dipool van het rhodopsinmolecuul. Bij gewervelde dieren zijn de assen van de rhodopsinmoleculen willekeurig

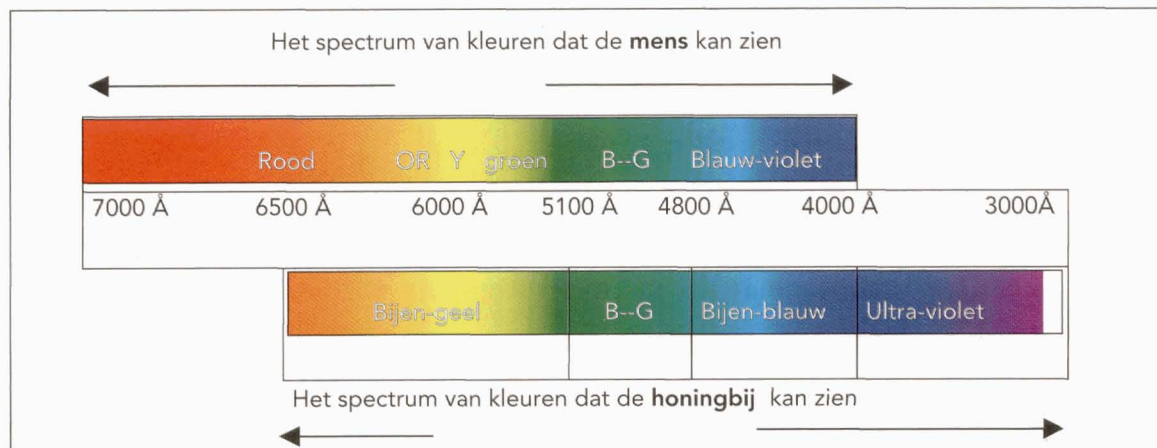
georiënteerd, maar dit is niet het geval in de ogen van insecten.

De samengestelde facetogen van insecten worden gevormd door honderd tot duizenden enkelvoudige ogen, ommatidia genoemd (figuur 3). Elk ommatidium bezit zijn eigen lens, daaronder een kristallijne conus, en negen photoreceptorcellen die stervormig gearrangeerd zijn. Het lichtgevoelige deel van deze cellen zijn de 'microvilli': een matrix van buisvormige membranen waarin het pigment rhodopsin is opgesloten. Alle microvilli van de photoreceptorcellen van een ommatidium zijn naar het centrum van de ster gericht, die samen een lichtdoorlatende golfgoet vormen: de rhabdom. Dus in principe is elke ommatidium maximaal gevoelig voor gepolariseerd licht in de richting van de microvilli.

De honingbij heeft ongeveer 5.000 ommatidia, elk met negen photoreceptorcellen. De helft van de ommatidia zijn klokwijs gedraaid; de andere helft



Figuur 3: schematisch overzicht van ommatidium. A: lengte doorsnede; B: dwarsdoorsnede door het rhabdom en de reticulacellen; C: Het polaroidmodel van B volgens Von Frisch. Het model bestaat uit acht driehoeken met polarisatie-assen (pijlen).



tegen de klok in.

262 De meeste visuele cellen van de ommatidia zijn 180 graden gedraaid, waardoor de gevoeligheid voor gepolariseerd licht teniet wordt gedaan, behalve voor de photoreceptorcellen die gevoelig zijn voor gepolariseerd licht.

Kleur- en vormzien

Bijen kunnen drie kleuren onderscheiden: groen, blauw en ultraviolet. De kleur rood kan een bij dus niet zien. Elk ommatidium heeft twee photoreceptoren voor de kleuren blauw, ultraviolet en groen. Daarbovenop zijn nog twee van de negen photoreceptoren bedoeld voor één van deze kleuren. Welke kleur hangt af van de locatie van het ommatidium in het facetoog. Bijvoorbeeld dat deel van het oog dat vooral naar beneden kijkt heeft twee extra ommatidia voor de kleur groen. De negende receptorcel in het ommatidium is gevoelig voor gepolariseerd ultravioletlicht. In tegenstelling tot de acht ommatidia die kleuren zien doet deze negende photoreceptorcel niet mee aan het zien van vorm. Deze negende cel heeft vooral een functie bij de oriëntatie ten opzichte van de zon. Waarom de keuze voor ultraviolet licht? Ultraviolet licht is beter zichtbaar door wolken heen dan de overige golflengtes en is daarom een betrouwbaarder zonnekompas.

Gepolariseerd-UV licht zien

Reflecterend zonlicht is vaak gepolariseerd. Als een bij rondvliegt zou deze gedesorieënterd raken door het vele weerkaatste gepolariseerde licht. Om deze reden zijn de ogen van insecten, die gepolariseerd licht gebruiken om zich te oriënteren, alleen in het omhooggerichte deel van hun ogen gevoelig voor gepolariseerd licht.

De gevoeligheid voor gepolariseerd licht kan in een ommatidium uitgezet worden als de photoreceptor-

cellen met de ommatidia getordeerd zijn om hun lengte-as. Hierdoor worden de microvilli-buisjes op verschillende hoogten in verschillende richtingen geöriënteerd zodat hun voorkeur voor gevoeligheidsrichtingen uitgemiddeld wordt.

Voor meer informatie over de werking van sensoren en hoe zij eruit zien verwijs ik naar www.bijenhouden.nl

Referenties

- Grozier, C.M., Sharabash, N.M. en Robinson, G.E. (2003) Pheromone-mediated gene expression in the honeybee brain. PNAS 2003 vol 100 suppl2 14519-14525, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.2335884100
- Goodman, L.J. (2003). Form and Function in the Honey Bee. ISBN 0 86098 243 2 softback edition.
- Briand, Loïc (2002). Characterization of a chemosensory protein (ASP3c) from honeybee as a brood pheromone carrier. Eur J. Biochem. 269, 4586-4596.
- Briand, Loïc, C. Nespoulous, J.-C. Huet, M. Takahashi, J.-C. Pernellet (2001) Ligand binding and physico-chemical properties of ASP2, a recombinant odorant-binding protein from honeybee. Eur. J. Biochem 268. 752-760
- Danty, Emmanuelle (1999) Cloning and Expression of a Queen Pheromone-Binding Protein in the Honeybee: an Olfactory-Specific, Developmentally Regulated Protein. The Journal of Neuroscience 19(17) 7468-7475
- Steinbrecht, R.A.; Odorant (1998) Binding Proteins; Expression en Function. Annals of the New York Academy of Sciences 855: 323-332
- Briand, L., Perez, V., Huet, J.C., Danty, E., Masson, C., Pernellet, J.C. (1999). Optimization of the production of a honeybee odorant-binding protein by *Pichia pastoris*. Protein Expr. Purif 15(3) 362-9
- Danty, E., Arnold, G., Huet, J.C., Huet, D., Masson, C., Pernellet, J.C. (1998). Separation, characterization and sexual heterogeneity of multiple putative odorant-binding proteins in the honeybee. Chemical Senses 1998 23(1) 83-91
- Casaula, G., Krieg, J. en Spies, W. (1985) Der Schweizerische Bienenvater (1985).