

Die Sensillen auf den Antennen der Grabwespe *Liris niger* (Hymenoptera, Sphecidae)

Werner Gnatzy & Martin Jatho

Zoologisches Institut, J.W. Goethe-Universität Frankfurt am Main

Abstract: The flagellar sensilla of the digger wasp *Liris niger* (Hymenoptera: Sphecidae)

As in other parasitoid hymenoptera, the antennae of females of *Liris niger* play a key role in prey recognition. Furthermore the antennae are important for intraspecific communication. Using scanning and transmission electron microscopy both sexes of *L. niger* were examined. The antennae show sexual dimorphism in structure: 10 flagellomeres in females, 11 in males. Both sexes bear eight morphological types of sensilla: three types of s. trichodea, one type of s. basiconicum, placodeum, ampullaceum, coeloconicum and coelocapitulum, respectively. The number and distribution of the antennal sensilla is remarkably different in both sexes.

Typical arrangement of all sensilla types is existent on flagellomeres 4 to 9 in females and 4 to 10 in males, respectively. On the dorsal surface of such a flagellomer in females, only s. basiconica, s. trichodea type 1 (mechanosensory) and s. trichodea type 2 (gustatory) are located; the remaining surface is dominated by s. placodea (olfactory). At the border between s. placodea and s. basiconica / s. trichodea type 2 a group of s. ampullacea can be found. Somewhat more ventrally on the inner sidewall of the flagellomeres, a field of s. coelocapitula is located. On the ventral surface approximately in the middle of the flagellomer (4th to 9th segment) a marked-off field of s. trichodea type 3 (olfactory) exists. The number of sensilla within this field increases from the 4th to the 9th segment (they are absent on flagellomer 1 to 3 and 10). About 3-5 s. coeloconica can be found on the ventral region of flagellomeres 2-10. The most proximal flagellomer displays only a small number of s. coeloconica. In males the dorsal surface of the flagellomeres (2 to 11) exhibits exclusively about 18.000 s. trichodea type 3 (olfactory). In this region also trichoms are absent. Subsequent to these s. trichodea type 3, s. placodea are expressed on the sidewalls of the flagellomeres together with s. ampullacea, s. coelocapitula, and s. coeloconica. The ventral surface is dominated by s. basiconica and s. trichodea type 2.

Key words: flagellar sensilla, fine structure, number, distribution

Werner Gnatzy, Martin Jatho, Zoologisches Institut der J.W. Goethe-Universität Frankfurt am Main, Siesmayerstr. 70, D-60323 Frankfurt, E-mail: gnatzy@zoology.uni-frankfurt.de

Im Vergleich zu der Vielzahl von Einzeluntersuchungen liegen nur für wenige Insektenarten (z.B. *Manduca sexta*: SHIELDS & HILDEBRANDT 1999 a, b; *Drosophila*: SHANBHAG et al. 1999, 2000) detaillierte Befunde zur Feinstruktur, Zahl und Topographie antennaler Sensillen vor. Die jetzt an *Liris niger* gewonnenen Daten bilden, zusammen mit solchen früherer Untersuchungen (GNATZY 1996, 2001; ANTON & GNATZY 1998; GNATZY & FERBER 1999) die Basis für derzeit laufende immunocytochemische und elektro-physiologische Arbeiten insbesondere am olfaktorischen System dieser solitären Grabwespenart. Dabei gilt unser Interesse dem ausgeprägten Sexualdimorphismus im antennalen Sensilleninventar, wie er im Verlauf dieser Untersuchungen nachgewiesen werden konnte.

Material und Methoden

REM-Untersuchungen: Köpfe bzw. Antennen von Männchen und Weibchen von *Liris niger* FABR. (0 bis 8 Tage alt) wurden für ca. 2 h in 1,5 %-igem Glutaraldehyd in 0,08 M Cacodylatpuffer (pH 7,2) fixiert. Anschließend wurden die Präparate über eine aufsteigende Acetonreihe entwässert, Kritisch-Punkt-getrocknet, auf Aluminiumteller mit Leit-C aufgeklebt, mit Gold besputtert und in einem Feldemissionsraster-elektronenmikroskop (Hitachi S 4500) bei 5 KV untersucht.

KOH-Präparate: Um die ins Antennenlumen ragenden cuticularen Strukturen der Sensillen untersuchen zu können, wurden Flagellomere mit einem Mikroskalpell aufgeschnitten. Diese Teile wurden in einer 5%-igen KOH-Lösung bei + 60°C für mehrere Stunden belassen, anschließend gründlich in H₂O gewaschen und dann getrocknet. Ein Teil der Präparate wurde direkt mit doppelklebenden Leit-Tabs auf Aluminiumhaltern befestigt. Zur Identifizierung von Trichomen und Sensillen wurden einige Präparate mit Leit-C so an Nadelspitzen befestigt, dass durch Drehen der Nadel die jeweils sich entsprechende Außen- bzw. Innenseite eines Flagellomere unter dem REM betrachtet werden konnte.

Sensillenzählung: Einzelne ganze Antennen wurden mit Leit-C so an einer Nadelspitze befestigt, dass sie um jeweils 90° gedreht werden konnten. Von den entsprechenden Ansichten wurden unter dem REM Serienaufnahmen bei 800-facher Primärvergrößerung aufgenommen. Diese Aufnahmen wurden mit Hilfe von Photoshop 6.0 zusammengesetzt, die verschiedenen identifizierten Sensillentypen am Monitor markiert und ausgezählt.

TEM-Untersuchungen: Die Antennen von, zuvor mit CO₂ betäubten, Männchen und Weibchen von *L. niger* wurden mit einer Schere abgetrennt und mit einem Mikroskalpell in einzelne Flagellomere zerteilt. Anschließend wurden die Präparate mit 1,5%-igem Glutaraldehyd in 0,08 M Cacodylatpuffer (pH 7,2) + 3,4 % Saccharose vorfixiert und dann für 2 h in 2 %-igem OsO₄ in 0,08 M Cacodylatpuffer + 3,4 % Saccharose nachfixiert. Die mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastierten Schnitte wurden mit 75 KV in einem Hitachi H 500 untersucht.

Ergebnisse

Der Bau der Antennen von Männchen und Weibchen von *L. niger* deckt sich mit dem allgemeinen Grundbauplan der Aculeatanantenne, d.h. die Antennen der Weibchen weisen, neben Scapus und Pedicellus 10, die der Männchen 11 Flagellomere auf. Die Gesamtlänge der Antenne liegt bei einem großen Weibchen (Kopfbreite: 3,6 mm) bei 6,6 mm. Dabei entfallen 1,0 mm auf den Scapus, 0,3 mm auf den Pedicellus und 5,3 mm auf die nach distal immer kürzer werdenden zehn Flagellomere. Die Antennengesamtlänge eines großen Männchens (Kopfbreite: 2,8 mm) liegt bei 5,8 mm. 0,9 mm entfallen auf den Scapus, 0,2 mm auf den Pedicellus und 4,7 mm auf die elf Flagellomere. Beim Männchen ist das erste Geißelsegment der Antennen besonders kurz, das elfte länger als das zehnte. Auf den Antennen der Männchen und Weibchen von *L. niger* konnten morphologisch acht verschiedene Sensillentypen identifiziert werden.

Sensilla trichodea Typ 1 (mechanosensitiv): Dieser Sensillentyp kommt i.d.R. in der Nähe der basiconischen Sensillen vor. Gegenüber den zahlreichen, in etwa gleich langen, nicht innervierten Trichomen, zeichnet sich dieser Sensillentyp durch einen deutlich ausgeprägten Haarbalg aus. Die *S. trichodea* Typ 1 werden von einer bipolaren Sinneszelle innerviert, die im äußeren Dendritensegment als modalitätsspezifische Struktur einen Tubularkörper (GNATZY & TAUTZ 1980) enthält.

Sensilla trichodea Typ 2 (gustatorisch): Der leicht S-förmig gebogene Haarschaft ist zwischen 10-18 µm lang, wobei die Spitze des Haarschaftes stets in Richtung Antennenspitze zeigt. Dieser Sensillentyp kommt auf allen Flagellomeren, sowohl bei Männchen wie Weibchen vor, wobei die Zahl der Sensillen von proximal nach distal leicht zunimmt und das distalste Flagellomer noch einmal deutlich mehr Sensillen dieses Typs besitzt. Außer der mechanosensitiven Sinneszelle, deren äußeres Dendritensegment an der Haarbasis inseriert, ziehen die Dendriten von 3-4 chemosensitiven Sinneszellen durch das Lumen des Haarschaftes und enden unterhalb des gustatorischen Porus an der Haarspitze.

Sensilla trichodea Typ 3 (olfaktorisch): Bei den Männchen beträgt die Haarschaftlänge 13-16 µm, bei den Weibchen 10-12 µm. Der Haarschaft ist bei den Männchen deutlich stärker in Richtung Antennenspitze gebogen als bei den Weibchen. Die Poren sind über den Haarschaft verteilt. Bei den Weibchen findet man diesen Sensillentyp auf den Flagellomeren 4-9 auf der Antennenunterseite, jeweils in einem glatten, von der übrigen Oberfläche der Antennencuticula deutlich abgegrenzten ovalen Bereich. Die Zahl der Sinneshaare pro Bereich erhöht sich von proximal nach distal von 5 auf 25. Demgegenüber nimmt bei den Männchen dieser Sensillentyp die Antennenoberseite komplett ein. Dabei steigt die Sensillenzahl (insgesamt über 18.000 pro Flagellum) von Flagellomer 2-4 von ca. 1500 auf 3000 pro Flagellomer an und nimmt dann gleichmäßig ab; auf dem 11. Flagellomer ist nur noch der proximale Bereich der Antennenoberseite mit ca. 400 Sensillen dieses Typs besetzt. Bei den Männchen werden die *S. trichodea* Typ 3 i.d.R. von 3, bei den Weibchen von 3 bis 5 Sinneszellen innerviert.

Sensilla basiconica: Sie fallen aufgrund ihres sehr breiten Schaftes (Durchmesser: $6 \times 4 \mu\text{m}$) auf. Der Haarschaft selbst ist nur ca. $7 \mu\text{m}$ lang und zur Antennenspitze hin geneigt. Die regelmäßig gefelderte Kuppel ist in Richtung Antennenbasis leicht abgeschrägt. Zwischen den Aufwölbungen befinden sich Poren (ca. 80 Poren pro $1 \mu\text{m}^2$). Die *S. basiconica* kommen bei den Weibchen nur auf den Flagellomeren 3-10 bzw. 4-11 bei den Männchen vor. Ihre Anzahl nimmt zunächst zu und ist dann auf den fünf distalen Flagellomeren weitgehend konstant. Dort beträgt ihre Anzahl bei den Weibchen ca. 70-80 und bei den Männchen ca. 30-40 pro Flagellomer. Die *S. basiconica* werden von bis zu 120 bipolaren Sinneszellen innerviert. Zu ihrer möglichen Rolle bei der Beuteerkennung s. ANTON & GNATZY (1998).

Sensilla placodea: Ihre Struktur ähnelt einem umgedrehten Bootskiel, der sich nur wenig über die Oberfläche der Antennencuticula erhebt und in Richtung der Antennenspitze einen kleinen Vorsprung aufweist. Die cuticularen Außenstrukturen haben eine Länge von 12-14 μm und eine Breite von 5-6 μm . Die Poren verlaufen in Doppelreihen vom „Kiel“ zum Sockel des Sensillum; ihre Dichte beträgt etwa 30 pro μm^2 . *S. placodea* kommen bei den Männchen auf allen Flagellomeren vor, wobei ihre Anzahl von Flagellomer 2 (ca. 200) bis Flagellomer 11 (ca. 100) kontinuierlich abnimmt; auch auf Flagellomer 1 ist ihre Zahl im Vergleich zu Flagellomer 2 geringer. Bei den Weibchen fehlen *S. placodea* nur auf dem 1. Flagellomer. Insgesamt ist die Anzahl der *S. placodea* auf den Antennen der Weibchen (ca. 1200) gegenüber den Männchen (ca. 1700) geringer. Die *S. placodea* werden bei den Männchen i.d.R. von 16, bei den Weibchen von ca. 20 Sinneszellen innerviert.

Sensilla ampullacea: Sie gehören zu den sog. Grubensensillen. Von außen ist nur eine kreisrunde Öffnung (Durchmesser: ca. $2 \mu\text{m}$) sichtbar. Auf KOH-Präparaten ist dieser Sensillentyp leicht an der markanten cuticularen Röhre, die bis zu $35 \mu\text{m}$ lang ins Antennenlumen ragt, zu erkennen. *S. ampullacea* kommen bei den Weibchen auf den Flagellomeren 2-10 vor, wobei ihre Anzahl von proximal (7) nach distal (16) zunimmt. Bei den Männchen ist dieser Sensillentyp, bei einer geringfügigen Zunahme der Anzahl von proximal (4) nach distal (7), auf den Flagellomeren 1-10 anzutreffen. Insgesamt befinden sich auf den Antennen der Weibchen mit 93 Sensillen dieses Typs etwa doppelt so viele wie bei den Männchen (46). Jedes *S. ampullaceum* wird von einer großen bipolaren Sinneszelle innerviert.

Sensilla coeloconica: Sie gehören wie die *S. ampullacea* zur Gruppe der Grubensensillen. Allerdings besitzt die Grubenkammer dieses Sensillentyps im Vergleich zu den *S. ampullacea* eine wesentlich größere Öffnung (Durchmesser: ca. $5 \mu\text{m}$) an der Antennenoberfläche. Die cuticularen Kammern der Weibchen sind kugelförmig aufgetrieben und ragen bis zu $10 \mu\text{m}$ ins Antennenlumen hinein, die der Männchen hingegen laufen, bei in etwa gleicher Größe, spitz zu. *S. coeloconica* kommen bei Männchen und Weibchen in etwa gleicher Anzahl (38 bzw. 41) und Lage vor. Mit Ausnahme des ersten, befinden sich auf jedem Flagellomer stets 3-7 Sensillen dieses Typs, die von jeweils 3 Sinneszellen innerviert werden.

Sensilla coelocapitula: Sie weisen außen eine flache, ovale Mulde (Durchmesser: ca. $8-10 \mu\text{m}$) auf, in deren Zentrum sich eine Öffnung befindet. In dieser Öffnung sitzt ein schwach aufgewölbter cuticularer Pfropf (Durchmesser: ca. $1,5 \mu\text{m}$), der die Öffnung aber nicht vollständig verschließt. Die Verteilung der *S. coelocapitula* zeigt bei Weibchen und Männchen große Übereinstimmung. Sie finden sich auf allen Flagellomeren, wobei auf dem 1. Flagellomer besonders viele Sensillen dieses Typs (10-12) im Vergleich zu den übrigen Flagellomeren (3-7) zu finden sind. Die *S. coelocapitula* werden von 2 Sinneszellen innerviert.

Diskussion

Vergleicht man die Sensillentypen beider Geschlechter von *Liris niger*, so fällt zunächst auf, dass das Sensilleninventar gleich ist. Weibchen und Männchen besitzen acht verschiedene Sensillentypen auf den Flagellen. Diese acht Sensillentypen sind auch von anderen Hymenopterenarten bekannt (z.B. *Apis mellifera*: ESSLEN & KAISLING 1976; *Philanthus triangulum*: HERZNER et al. 2003). Allerdings unterscheiden sich bei Männchen und Weibchen von *L. niger* die Topografie und teilweise auch die Gesamtzahl der jeweiligen Sensillentypen erheblich. Dies gilt insbesondere für die (olfaktorischen) Sensilla trichodea Typ 3. Dieser Sensillentyp ist bei den Weibchen von *L. niger* stets auf ein kleines, von der übrigen Antennencuticula deutlich abgesetztes Areal, auf der Unterseite der Flagellomere 4-9 beschränkt. Insgesamt ließen sich bei den Weibchen pro Flagellum nur knapp 100 Sensillen dieses Typs feststellen. Bei den Männchen von *L. niger* hingegen kommen *S. trichodea* Typ 3 nur auf der Oberseite der Flagellomere 2-11 vor. Eine weitere auffällige Besonderheit ist, dass zwischen den *S. trichodea*, im Unterschied zur übrigen Antennenoberfläche, weder Trichome

noch andere Sensillentypen zu finden sind. Dadurch hebt sich die Oberseite der entsprechenden Flagellomere deutlich von der übrigen Antennenoberfläche ab. Insgesamt wurden über 18.000 S. trichodea Typ 3 pro Flagellum festgestellt. Eine derart massive Anhäufung von Sensillen eines Typs ist unseres Wissens bisher von keiner anderen Insektenantenne bekannt. Zwar übertrifft die Zahl der (olfaktorischen) Sensilla placodea auf den Flagellen der Drohnen von *Apis mellifera* mit über 20.000 (ESSLEN & KAISLING 1976) die Zahl der S. trichodea von *L. niger*. Die S. placodea sind aber, im Unterschied zu den S. trichodea Typ 3 von *L. niger*, nicht auf einen bestimmten Bereich des Flagellums konzentriert, sondern nahezu über dessen gesamte Oberfläche verteilt. Außerdem sind zwischen den Porenplatten noch andere Sensillentypen lokalisiert. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den ca. 17.000 Sensilla trichodea auf der Antenne der Männchen von *Bombyx mori* (STEINBRECHT 1970). Somit bietet die ungewöhnliche Topographie der antennalen Sensillen von *L. niger* gute Voraussetzungen, um mit immunocytochemischen Methoden die Projektionen der verschiedenen Sensillentypen in die Antennalloben zu verfolgen.

Dank

Für exzellente technische Assistenz danken wir O. DITTBERNER, M. RUPPEL und M. STÖHR.

Literatur

- ANTON, S. & GNATZY, W. (1998): Prey specificity and the importance of close-range chemical cues in prey recognition in the digger wasp, *Liris niger*. – J. Insect Behavior 11: 671-690.
- DUMPERT, K. (1972): Bau und Verteilung der Sensillen auf der Antennengeißel von *Lasius fuliginosus* (LATR.) (Hymenoptera, Formicidae). – Z. Morph. Tiere 73: 95-116.
- ESSLEN, J. & KAISLING, K.E. (1976): Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). – Zoomorphologie 83: 227-251.
- GNATZY, W. (2001): Digger wasp vs. cricket: (Neuro-) Biology of a predator-prey-interaction. – Zoology 103: 125-139.
- GNATZY, W. & FERBER, M. (2001): Jagd- und Paralysestrategien solitärer Wespen. – Biologie in unserer Zeit 29: 223-237.
- GNATZY, W. & TAUTZ J. (1980): Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: stimulus transmitting structures and sensory apparatus of the cercal filiform hairs of *Gryllus*. – Cell Tiss. Res. 213: 441-463.
- HERZNER, G., SCHMITT, T., LINSENMAIR, K.E. & STROM, E. (2003): Flagellar sensilla in male and female European beewolfes, *Philanthus triangulum* F. (Hymenoptera: Sphecidae). – Entomol. Fenn. 14: 237-247.
- SHANBHAG, S.R., MÜLLER, B. & STEINBRECHT, R.A. (1999): Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster*. 1. Types, external organisation, innervation and distribution of olfactory sensilla. – Int. J. Insect Morphol. Embryol. 28: 377-397.
- SHANBHAG, S.R., MÜLLER, B. & STEINBRECHT, R.A. (2000): Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster*. 2. Internal organisation and cellular architecture of olfactory sensilla. – Arthropod Structure & Development 29: 211-229.
- SHIELDS, V.D.C. & HILDEBRAND, J.G. (1999 a): Fine structure of antennal sensilla of the female Sphinx moth *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). I. Trichoid and basiconic sensilla. – Cand. J. Zool. 77: 290-301.
- SHIELDS, V.D.C. & HILDEBRAND, J.G. (1999 b): Fine structure of antennal sensilla of the female Sphinx moth *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). II. Auriculate, coeloconic and styliform complex sensilla. – Cand. J. Zool. 77: 302-313.
- STEINBRECHT, R.A. (1970): Zur Morphometrie der Antenne des Seidenspinners, *Bombyx mori* L.: Zahl und Verteilung der Rietsensillen (Insecta, Lepidoptera). – Z. Morphol. Tiere 68: 93-126.