

H. H. DATHE, Müncheberg

Anmerkungen zu Bau und Funktion sexualdimorpher Antennenstrukturen bei Maskenbienen (Hymenoptera, Anthophila, Colletidae)¹

Zusammenfassung Der auffallende Sexualdimorphismus im Scapus der Maskenbienen (*Hylaeus* F.) wird durch ein spezielles Paarungsverhalten erklärt. Es ist anzunehmen, dass während der Kopulation die Fühler der Weibchen in Gruben zwischen Scapus und Frons der Männchen festgehalten werden. Über sekretorische Flächen auf der Scapusrückseite des Männchens und spezielle chemosensitive Antennenbereiche des Weibchens kann eine Kommunikation zur Erkennung der Artzugehörigkeit, des Geschlechts und des Sexualstatus stattfinden. Entsprechende morphologische Strukturen werden daraufhin untersucht.

Summary **Remarks on structure and function of antennal sexual dimorphism in the genus *Hylaeus* F. (Hymenoptera, Anthophila, Colletidae).** – The conspicuous sexual dimorphism in bees of the genus *Hylaeus* F. is explained by distinctive behaviour during mating. It is probable that during copulation the antennae of females are held immobile in the grooves between scape and frons of the males. Communication on species identity, sex and sexual status may take place through the secretory areas on the reverse side of the scape in the male and special chemosensitive antennal areas in the female. The relevant morphological structures are investigated.

1. Einleitung

Die Arten der Maskenbienen *Hylaeus* FABRICIUS gelten als merkmalsarm und schwierig zu unterscheiden. Die alten Autoren nutzten zur Determination vor allem Kennzeichen des Kopfes, des Propodeums und des Tergum 1. Während die beiden letztgenannten zwischen den Geschlechtern korrespondieren, besteht bei den Farb- und Strukturmerkmalen des Kopfes ein ausgeprägter Sexualdimorphismus. Mit nur wenigen Ausnahmen (in der Paläarktis nur *H. lineolatus* (SCHENCK)) besitzen die Männchen eine „komplette“ Maske, d. h. die Gesichtsseiten an den Orbiten, der Clypeus und die Supraclypealarea sind weiß oder gelb gezeichnet, während sich die helle Färbung bei den Weibchen normalerweise auf ein Seitenflecken-Paar beschränkt (Abb. 1). Der deutsche Name „Maskenbienen“ nimmt Bezug darauf. Im Grunde ist dieses geschlechtsspezifische Merkmal eine Apomorphie für *Hylaeus*, zu dem unter den Bienen nur bei den systematisch weit entfernten Allodapini (*Braunsapis* MICHENER: Apidae) eine gewisse Parallele besteht.

Farbmerkmale können jedoch durch konkrete ontogenetische Entwicklungsbedingungen, vor allem die Temperatur, deutlich modifiziert werden. Als Strukturmerkmal ist deshalb die Bildung des Grundgliedes der Fühler, des Scapus, von besonderer Bedeutung, denn dieser ist bei den Geschlechtern sehr unterschiedlich. Aculeate Hymenopteren besitzen häufig „gekniete“ Antennen, bestehend aus einem verlängerten Scapus

und dem Flagellum, das über ein basales Gelenkglied, den Pedicellus, abgewinkelt gehalten wird. Die Antennen der Weibchen haben 12 Glieder, die der Männchen (meist) deren 13. Der Scapus ist beim Weibchen schlank und annähernd zylindrisch geformt, während es beim Männchen unterschiedlichste Bildungen gibt, die zum Teil geradezu luxurierend ausgeformt erscheinen. Die Bedeutung dieses Unterschieds zwischen den Geschlechtern ist bisher nicht schlüssig erklärt worden, außer dass man natürlich allgemein auf eine Funktion im sexuellen Kontext schließen kann. Bei den kleinen agilen *Hylaeus*-Arten, die sich nur sehr kurz paaren, sind direkte Beobachtungen kaum verfügbar. Detaillierte Daten liegen nur von TORCHIO (1984) an *Hylaeus leptoccephalus* MORAWITZ vor. Die vorliegende Arbeit zeigt Indizien für eine Funktion der Scapusbildungen bei der Partnererkennung auf.

2. Scapusformen bei *Hylaeus*-Arten

In der Grundform ist der Scapus der *Hylaeus*-Arten stabförmig, etwas schlanker als das Flagellum und etwa so lang wie drei bis vier Flagellumglieder. Zur Basis verjüngt er sich, und ein davon abgesetzter, annähernd kugelförmiger Gelenkkopf bildet die Einlenkung in die Fühlergrube auf der Stirn. Am oberen Ende des Scapus befindet sich eine mehr oder weniger ausgeprägte Impression, in der das Basisglied des Flagellums ansetzt. Diese Scapusform ist bei den Weibchen durchgehend vorhanden. Bei den Männchen kann der Scapus sehr unterschiedlich geformt sein; er ist oftmals so charakteristisch für die Spezies, dass OSYČNÍK (1970) es für angebracht hielt, in ihrem Bestimmungsschlüssel den Zeichnungen von Masken der Männchen jeweils auch eine Abbildung der Scapusform und -färbung hinzuzu-

Herrn Prof. Dr. Dr.h.c. BERNHARD KLAUSNITZER zur Vollendung des 70. Lebensjahres in herzlicher Verbundenheit gewidmet.

fügen. Als Modifikation ist der Scapus erweitert, von einfachen Verbreiterungen bis zu Kegel-, Ellipsoid- und Schildformen. Auch die Kugelgestalt ist bekannt. Während die funktionelle Vorderseite des Scapus (seine morphologische Unterseite) sich konvex wölbt, ist die in Normalhaltung der Stirn zugewandte Rückseite (die morphologische Oberseite) abgeflacht bis deutlich ausgehöhlt (Abb. 2).

Erweiterte Scapusformen finden sich bei zahlreichen Arten mehrerer paläarktischer Subgenera, schildförmige Bildungen zum Beispiel in den Untergattungen *Proposis* FABRICIUS und *Dentigera* POPOV oder bei afrotropischen *Nothylaeus*-Arten. Extreme Scapus-Erweiterungen kennzeichnen sogar eine ganze Artengruppe, die als Untergattung *Lambdopsis* POPOV eingeführt ist. Die Männchen ihrer Mitglieder besitzen einen schildförmig erweiterten Scapus (Abb. 3). Im Extrem ist er bei *H. rinki*-Männchen gut doppelt so breit wie hoch, eine sofort auffallende Struktur. MÉHELY (1935), der die Untergattung erstmals definierte, nahm merkwürdigerweise keinen Bezug darauf; er stellte den „lambdaförmigen Anhang des 7. Sternits“ als Kennzeichen einer „sehr einheitlichen Untergattung“ heraus. Auch POPOV (1939) erwähnt die Scapusbildung in seinen Untergattungs-Definitionen nicht, obwohl keine Bestimmungstabelle seit FÖRSTER (1871) auf dieses Merkmal verzichten kann. Erst DATHE (1980, 2007) bezeichnet den schildartig erweiterten Scapus des Männchens ausdrücklich als wesentliches Gruppenmerkmal für *Lambdopsis**

3. Der Scapus des *Hylaeus* (*Mehelyana*) *friesei* (ALFKEN, 1904)

Das Subgenus *Mehelyana* SANDHOUSE ist in mehrfacher Hinsicht ein Extrem. Ihm gehört nur eine Art des südwestlichen Balkans an, über die erst wenig bekannt wurde. Mit 8 bis 10 mm Körperlänge ist *H. friesei* vergleichsweise groß, robust gebildet, wobei ausnahmsweise das Männchen größer ist als das Weibchen. Der Kopulationsapparat des Männchens ist eine einzigartige, im Vergleich riesige Sonderbildung, die einen Großteil des Abdomens ausfüllt; das Gesicht mit den Impressionen entlang der Orbiten, der stark verbreiterten Supraclypealarea und den großen schildartigen Scapi (Abb. 4) erscheint geradezu bizarr im Vergleich zu den anderen, konventionell schlichten *Hylaeus*-Arten. Dennoch möge uns die Art hier als Modell dienen, um die Spezifika der Scapus-Konstruktion bei *Hylaeus* deutlich abzubilden.

Das Männchen besitzt nicht nur den erweiterten Scapus mit einer tiefen Nut auf der Rückseite, auch die auffallend eingedrückten Gesichtsseiten scheinen dazu in

Beziehung zu stehen. Bei entsprechender Scapushaltung bilden beide zusammen einen annähernd dorsoventral verlaufenden Hohlraum mit einer Innendurchmesser von etwa 0,2 mm. Es fehlt die Beobachtung – die Art ist extrem selten –, aber man kann sich gut vorstellen, dass das Flagellum des Weibchens (Außendurchmesser am 8. Glied 0,18 mm) wie ein Schlüssel zum Schloss in den männlichen Scapushohlraum passt (Abb. 5). Möglicherweise wird nur das Fühlerende in die Furche gelegt, denn die Höhlung erscheint am oberen Rand geschlossen. In Übereinstimmung damit finden sich umgrenzte sensorische Areale an der Unterseite der Fühlerglieder 3 bis 12 des Weibchens. Offensichtlich korrespondieren diese mit verteilten Poren in der Oberfläche der männlichen Scapus-Nut, die Ausführungsgänge exokriner Drüsen darstellen dürften. Der Eingang zur Höhlung des Scapus (im Bild rechts) ist etwas erweitert und zeigt eine glatte Fläche mit konischen Sensillen (Tastsinn?). Zum Fundus schließt sich eine schuppige Struktur mit glatten Rändern an, die sich von der Mitte an deutlich in ihrer Richtung und zu gefransten Schuppenrändern hin verändert (Abb. 6, Detailbild links). In der Mitte oben konzentrieren sich besonders zahlreiche Poren in einer rauen Skulptur (Abb. 6, Detailbild rechts). Über die tatsächliche funktionelle Lagebeziehung zu den Porenplatten der weiblichen Flagellen kann nur die direkte Beobachtung befinden.

4. Diskussion

Die Befunde signalisieren einen plausiblen Zusammenhang der betrachteten sexualdimorphen Strukturen mit bestimmten Funktionen im Sexualverhalten von *Hylaeus*-Arten. Zur erfolgreichen Verpaarung müssen jeweils präzise Informationen über die Artzugehörigkeit, das Geschlecht und den Sexualstatus des Partners ermittelt und ausgetauscht werden. Dazu sind die sensorischen Körperpole prädestiniert. Anhand unserer Befunde ist zu vermuten, dass die Weibchen verschiedener *Hylaeus*-Arten bei der Paarung ihre Fühler unter den Scapus des Männchens stecken. Das Verhalten ist anscheinend bei Arten mit erweitertem Scapus besonders ausgeprägt – oder auch nur besonders auffallend.

Wie schon WALTHER (1981, 1983) befand, stellen die antennalen Sensillennuster bei Hymenopteren für phylogenetische Analysen gut verwertbare Merkmale dar. Außerdem unterscheiden sich darin generell die Geschlechter. Die nähere Betrachtung der Mikrostruktur an unserem Objekt bestätigt diese Feststellungen. Auf den Antennen der untersuchten *Hylaeus*-Weibchen finden sich im distalen Bereich Felder mit zahlreichen Porenplatten (Sensilla placodea), die allgemein als olfaktorische Rezeptoren gelten. Sie sind ca. 12 µm im Durchmesser, größer und dichter beieinander als beim Männchen, das allerdings ebenfalls entsprechende Areale auf den Flagellen besitzt. Der männliche Scapus ist auf der Rückseite mit sekretorischen Flächen ausgestattet, über die eine chemische Kommunikation veran-

* Allerdings ist kürzlich eine Ausnahme bekannt geworden, *H. melba* (WARNCKE, 1992), bei dem die ♂ einfache, schlankere Scapi besitzen, weswegen übrigens WARNCKE selbst das Subgenus verkannte.



Abb. 1: Sexualdimorphismus in der Gattung *Hylaeus*, Beispiel *H. nigratus* (FABRICIUS), ♂ und ♀. Neben der auffälligen Maske ist auch das Grundglied der Antennen, der Scapus, bei den Geschlechtern meist sehr unterschiedlich gestaltet.



Abb. 2: *Hylaeus dilatatus* (KIRBY) (= *H. annularis* auct.), ♂. Auf der Rückseite des Scapus (rechts) befindet sich eine tiefe Furche, etwa so tief und weit wie das Fühlerende des Weibchens.

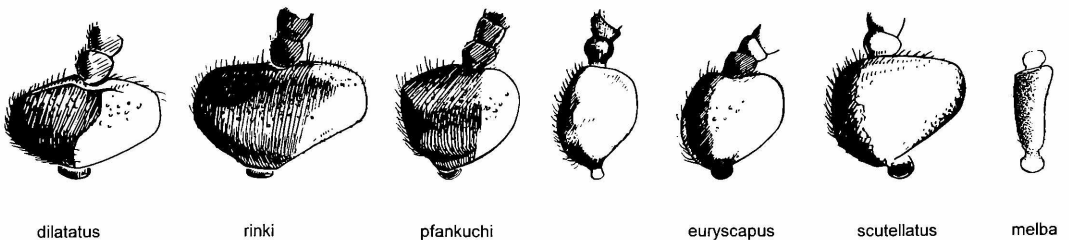


Abb. 3: Charakteristische Scapusformen bei Männchen der UnterGattung *Lambdopsis*: *H. dilatatus* (KIRBY), *H. rinki* (GORSKI), *H. pfankuchi* (ALFKEN), *H. crassanus* (WARNCKE), *H. euryscapus* FÖRSTER, *H. scutellatus* (SPINOLA), *H. melba* (WARNCKE). – Nach DATIIE 1980, verändert.



Abb. 4: *Hylaues friesei* (ALFKEN), ♂; links frontal, rechts von seitlich unten. Der Scapus besitzt auf der Rückseite eine Hohlrinne, die mit der Impression entlang der Orbiten korrespondiert.

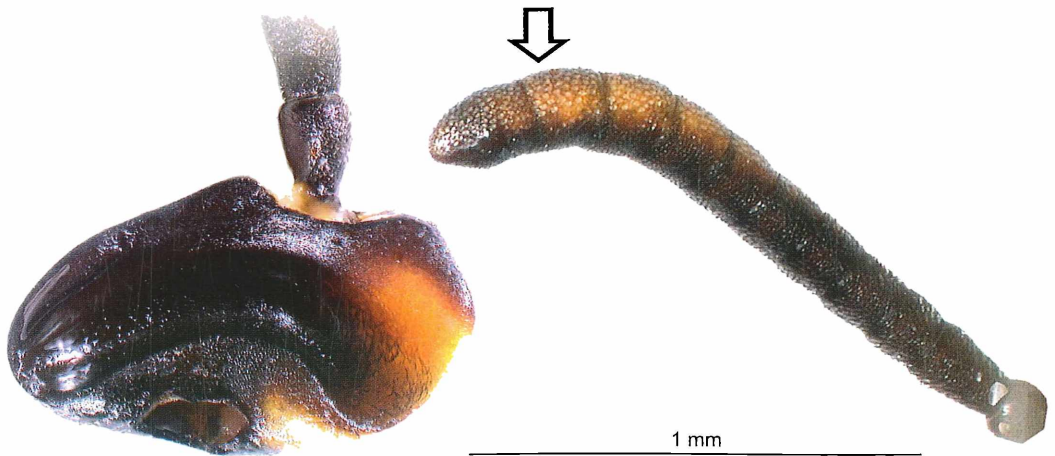


Abb. 5: *Hylaues friesei* (ALFKEN). Links Scapus des Männchens (Rückseite; links dorsale, rechts ventrale Seite), rechts Flagellum des Weibchens ventral. Nach Form und Größe passt das Ende des weiblichen Flagellums in die Aushöhlung des männlichen Scapus. Auf der hellen Flagellumfläche sind deutlich Porenplatten erkennbar (Pfeil).

lasst werden kann. HOUSTON (1975) berichtete bei Männchen australischer *Hylaues* über sekretorische Scapus-Areale, die bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich in Form und Größe ausgebildet sind. Die allen gemeinsame Sekretionsfunktion konnte er mit histologischen Untersuchungen belegen.

Im übrigen zeigte sich im Nachgang – wenn man weiß, worauf man achten muss – dass offenbar auch weniger luxurierend gebildete Scapi für diese Art der Kommunikation geeignet und entsprechend ausgestaltet sind. Bei einer Reihe von Arten mit schlankerem Scapus befindet sich auf der Innenseite eine deutliche Aushö-

lung, die zur Fixierung der weiblichen Antenne dienen kann (Beispiel *H. difformis* EVERSMAAN, Abb. 7). Andere Männchen, so etwa *Nesoprosopis*-Arten der Orientalis (Abb. 8), besitzen einen scharfen Grat entlang der Orbiten, der durchaus als Einrichtung zur Führung und Fixierung weiblicher Antennen interpretiert werden darf. Es ist selbstverständlich notwendig, diese Vermutungen durch die Beobachtung zu erhärten, aber die Indizienkette ist zunächst vollständig.

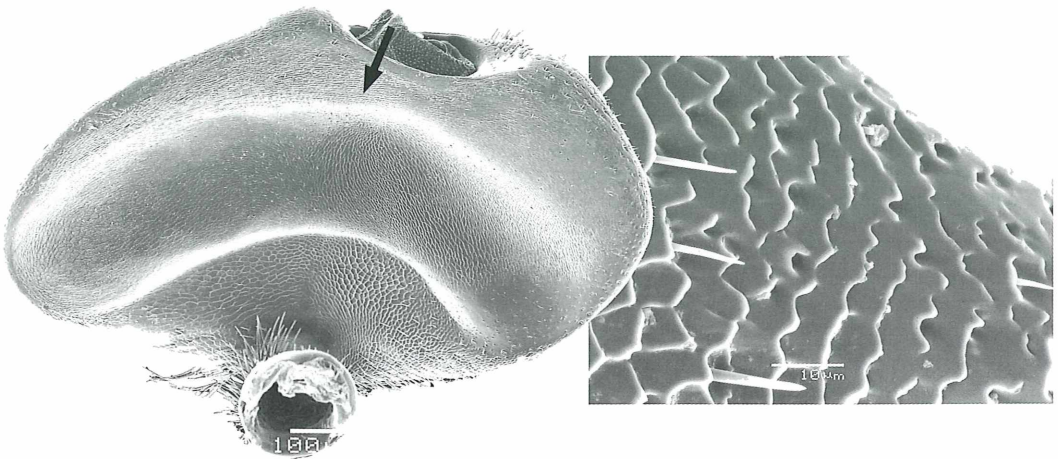


Abb. 6: *Hylaeus friesei* (ALFKEN). Linker Scapus des Männchens (REM-Aufnahme). Links Totalansicht der Rückseite (Orientierung wie in Abb. 5), rechts Details der Oberfläche im distalen Bereich der Höhlung (Pfeil). Zwischen den Schuppen der Fläche befinden sich Poren, die als Drüsenöffnungen dienen können.



Abb. 7: *Hylaeus difformis* (EVERSMANN), ♂. Der relativ schlanke Scapus ist auf der Innenseite eingedrückt.

Abb. 8: *Hylaeus (Nesoprosopis) matsumurai* BRIDGWELL, ♂. Art mit schlankem Scapus, aber Leisten entlang der Orbiten (Pfeil) können zur Fixierung der Antennen der Weibchen dienen.

Vergleichbare Strukturen und Verhaltensweisen in Bezug zur Scapusbildung sind von anderen Bienen nicht beschrieben. Allerdings ist das Prinzip der chemischen Kommunikation im Paarungsverhalten, bei dem die Weibchen mittels bestimmter Körperanhänge vorübergehend fixiert werden, gut bekannt. So berichtete OSTEN (1989) von spezialisierten Mandibel- und Tarsenbildungen bei Holzbienen (Xylocopini). WITTMANN & BLOCHTEIN (1995) beschrieben epidermale Duftdrüsen

in den vorderen Basitarsen verschiedener Arten von Megachilidae. Bei diesen sind Teile der männlichen Mandibeln und Kopfkapseln so modifiziert, dass die Weibchen damit festgehalten und ihre Antennen in Kontakt mit den Drüsenausgängen gebracht werden können. Diesbezüglich gut untersucht ist *Megachile willughbiella* KIRBY, bei der die Männchen deutlich erweiterte und farblich abgesetzte Basitarsen I besitzen. In der Paarung drückt das Männchen mittels seiner

Fronttarsen die Flagella des Weibchens auf dessen Frons, wobei die Enden der Flagellen in Aussparungen an der Mandibelbasis gepresst werden. In dieser Lage wird das Weibchen weitgehend immobilisiert und zur Wahrnehmung chemischer Signale aus den Tarsen veranlasst. Gleichzeitig bedeckt das Männchen mit seinen verbreiterten, lange Borsten tragenden Tarsen die Komplexaugen des Weibchens. Das optische Signal führt zur Beruhigung des weiblichen Tieres. Weitere Strukturen, die einem insgesamt sehr komplexen Verhalten dienen, sind vorhanden und werden ebenfalls diskutiert. Hier möge es genügen, das Funktionsprinzip als mögliche Parallelentwicklung zu erkennen.

WITTMANN & BLOCHTEIN (1995) weisen schließlich auf ähnliche Verhältnisse bei manchen Spheciden hin. Möglicherweise bestehen auch Parallelen zwischen bestimmten Grabwespen und *Hylaeus*. Von beiden Gruppen sind frontale Fühlerkontakte der Partner bei der Paarung bekannt. BLÖSCH (2000: Abb. 29) zeigt ein Foto, auf dem die Antennen des Weibchens eines *Oxybelus argentatus* CURTIS zwischen den Clypeuszähnen des Männchens festgehalten werden. In jedem Falle darf begründet vermutet werden, dass die besondere Bildung des Scapus der *Hylaeus*-Männchen in diesem Kontext von funktioneller Bedeutung ist. Das Verhalten kann möglicherweise uraltes Spheciden-Erbe sein; andererseits wäre es aber auch nicht verwunderlich, wenn die Erkennungsweise der Artzugehörigkeit und der Geschlechter mittels der dafür ohnehin prädestinierten Antennen mit ihren chemischen Sinnesorganen vor allem funktionell determiniert ist und sich mehrfach unabhängig entwickelt hat.

5. Danksagung

Für die Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop des DEI und anregende Diskussionen sowie für die Durchsicht des Manuskriptes danke ich den Herren Dr. STEPHAN M. BLANK (SDEI Müncheberg) und Dr. PAUL WESTRICH (EUCERA Kusterdingen).

Literatur

- BLÖSCH, M. (2000): Die Grabwespen Deutschlands, Sphecidae s. str., Crabronidae. Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. – In: DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, 71. Teil. Kelttern: Goecke & Evers.
- DATHE, H. H. (1980): Die Arten der Gattung *Hylaeus* F. in Europa (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae). – Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin 56 (2): 207-294.
- DATHE, H. H. (2007): Key to the Palearctic subgenera of *Hylaeus*. – S. 200-202 in: MICHENER, C. D., The Bees of the World. 2. Auflage. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- FÖRSTER, A. (1871): Monographie der Gattung *Hylaeus* F. (Latr.) – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 21: 873-1084.
- HOUSTON, T. F. (1975): A revision of the Australian hylaeine bees, I. – Australian Journal of Zoology, suppl. series no. 36: 1-135.
- MEHELY, L. (1935): Naturgeschichte der Urbiene. – Budapest: Stephaneum, 214 S. + 60 Taf.
- OSTEN, T. (1989): Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen des Paarungsverhaltens von *Platynopoda* und *Mesotrichia* (Hymenoptera: Xylocopini). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 433: 1-18.
- OSYČNÍK, A. Z. (1970): Bdžoli - Koletidi (Apoidea, Colletidae). – Fauna Ukrainy 12 (4): 5-158, Kiev.
- POPOV, V. V. (1939): Subgeneric groupings of genus *Prosopis* F. – Doklady Akademii Nauk SSSR 25: 167-170.
- SCHÖNITZER, K., HOWER, E., MELZER, R. & DILLER, E. (2000): Sensilientypen und Tyloide an den Antennen der Gattung *Dirophanes* (Ichneumonidae, Ichneumoninae, Alomyini). – Beiträge zur Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart 2000: 57-59.
- TORCHIO, P. F. (1984): The nesting biology of *Hylaeus bisinuatus* Förster and development of its immature forms (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 57: 276-297.
- WALTHER, J. R. (1981): Cuticular sense organs as characters in phylogenetic research. – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 3: 146-150.
- WALTHER, J. R. (1983): Antennal patterns of sensilla of the Hymenoptera. A complex character of phylogenetic reconstruction. – Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (N.F.) 26: 373-392.
- WESTRICH, P. (2000): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2. Aufl. – Stuttgart: Eugen Ulmer.
- WITTMANN, D. & BLOCHTEIN, B. (1995): Why males of leafcutter bees hold the females' antennae with their front legs during mating. – Apidology 26: 181-195.

Manuskripteingang: 26.11.2009

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. sc. nat. Holger H. Dathe

Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut

Eberswalder Straße 90

D-15374 Müncheberg

E-Mail: holger.dathe@senckenberg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Dathe Holger Heinrich

Artikel/Article: [Anmerkungen zu Bau und Funktion sexualdimorpher Antennenstrukturen bei Maskenbienen \(Hymenoptera, Anthophila, Colletidae\). 151-156](#)