

Grabwespe gegen Grille: (Neuro-)Biologie einer Räuber-Beute-Beziehung

Digger Wasp vs. Cricket: (Neuro-)Biology of a Predator-prey Interaction

WERNER GNATZY

Zusammenfassung: In dem Räuber-Beute-System „Grabwespe gegen Grille“ jagen und paralisieren ausschließlich die Weibchen der Grabwespenart *Liris niger* (Fabricius, 1775) (Sphecidae, Hymenoptera) Grillen zur Versorgung ihrer künftigen Brut. Typische Verhaltensreaktionen der Grillen auf die Annäherung eines jagenden *Liris*-Weibchens sind „Kopfstand“, „Stelzstand“ und „Abwehrkick“. Die Reaktion „Kopfstand“ wird über die cercalen Fadenhaare ausgelöst. Mit den mechanosensitiven Fadenhaaren, die sich auf den Cerci befinden, besitzen die Grillen ein sehr wirkungsvolles Warnsystem. Mit ihrer Jagdstrategie, sich der Beute nicht „im Flug“, sondern „zu Fuß“ zu nähern, gelingt es allerdings den *L. niger*-Weibchen, das cercale Warnsystem der Grillen zu überlisten. Attacken mit taktilem Reiz durch ein jagendes *L. niger*-Weibchen beantworten Grillen mit einem Abwehrkick durch jeweils eines der beiden kräftigen Hinterbeine. Es ließ sich zeigen, dass der Abwehrkick durch campaniforme Sensillen, die morphologisch und funktionell mit großen Fadenhaaren gekoppelt sind, in weniger als 100 ms ausgelöst wird. Berührt ein jagendes Weibchen eine Grille mit den Antennen, entscheidet dieser Kontakt über die Annahme als Beute. Wird die Beute akzeptiert, paralisiert das Weibchen die Grille durch Giftinjektion direkt in deren Nervensystem. Das Gift wird in zwei Drüsensschläuchen produziert, die in einem gemeinsamen Reservoir münden. Das Polypeptidmuster der löslichen Komponenten des Giftreservoirs ist nahezu identisch mit dem von Gifttropfen, die durch „Melken“ gewonnen wurden. Eine gemeinsame dominante Komponente ist ein Glycoprotein von 90 kDa. Die Injektion des Giftes verursacht bei der Grille verschiedene Effekte, die von völliger Bewegungsunfähigkeit (= totale Paralyse) bis zu länger andauernden Veränderungen im Verhalten reichen. Das Gift bewirkt eine Reduktion des Stoffwechsels und der Mortalität der Beute.

Schlüsselwörter: *Liris niger*, *Acheta domestica*, Kopfstand, Stelzstand, Abwehrkick, cercales Warnsystem, Jagd und Paralisierungsstrategien

Summary: In the predator-prey system „digger wasp versus cricket“ females of the palearctic digger wasp species *Liris niger* (Fabricius, 1775) hunt and paralyze crickets and use them as food supply for their brood. The digger wasps are predators of a special sort because of their restricted predation to females and the specificity to their prey. Typical behavioral reactions of crickets to the approach or to attacks of a female of *L. niger* are “headstand”, “stilstand”, and “defensive kick”. The defense reaction headstand is released via the cercal filiform hairs. The cerci, equipped with these extremely sensitive mechanoreceptors, are a very effective warning system for the cricket. In response to an attack and tactile stimulation of the body by a hunting *L. niger* female a cricket can repulse an attacker by kicking backward with the ipsilateral hindleg. It could be shown that this defensive kick is released by stimulation of campaniform sensilla ultimately, which are morphologically and functionally coupled with larger cercal filiform hairs. The total kicking process is completed within less than 100 ms. However, due to their hunting strategy of approaching the prey not “airborne” but “on foot”, *L. niger* females run under the cricket’s cercal warning system, enabling the predator to come unnoticed closer to the prey. The predator touches the prospective prey briefly with its antennae. This contact determines about the suitability of the prey. The *L. niger* females paralyze

single prey items by injection of venom directly into the central nervous system. The venom is produced in two glandular tubules terminating in a common reservoir. Comparison of the venom reservoir contents with the polypeptide pattern of venom droplets revealed that all of the major proteinaceous constituents (a dominant component is a glycoprotein of about 90 kDa) become secreted. The *Liris*-venom induces various effects, ranging from total immobility (= total paralysis) to change in the behavior. The venom also contributes to a marked reduction in both metabolic and mortality rate of the prey.

Keywords: *Liris niger*, *Acheta domesticus*, headstand, stiltstand, defensivekick, cercal warning system, hunting and paralyzing strategies

1. Einleitung

Die Weibchen solitärer Wespen versorgen ihre künftige Brut mit einem Nahrungsvorrat, typischerweise ist es ein anderes Insekt (WITT 1998). Bei der für ihren Fortpflanzungserfolg entscheidenden Jagd können sie nicht auf den Zufall bauen, vielmehr müssen sie die potenzielle Beute aufspüren, jagen und überwältigen. Dabei sind die Weibchen solitärer Wespen, wie die der Grabwespenart *Liris niger* (Fabricius, 1775), die wir über viele Jahre untersucht haben, Räuber einer sehr speziellen Art. Das beruht auf ihrer ungewöhnlichen Jagdstrategie, ihrer ausgeprägten Beutespezifität (beispielsweise jagt *L. niger* ausschließlich Grillen) und der Tatsache, dass nur die Weibchen jagen und Gift injizieren, um die vergleichsweise große Beute zu immobilisieren. Allerdings ergeben sich größere Larven und ausgewachsene Grillen nicht kampflos ihrem Schicksal. Sie reagieren vielmehr auf die Annäherung und die Attacken von *L. niger*-Weibchen mit sehr auffälligen Verhaltensweisen wie „Kopfstand“, „Stelzstand“ und „Abwehrkick“. Das folgende Fallbeispiel gibt Einblick in die Jagd- und Paralyierungsstrategien der Weibchen der Grabwespenart *L. niger*. Es zeigt, auf welche Weise sie ihre Beute aufspüren und mit welchen „einfachen Tricks“ sie das äußerst empfindliche Warnsystem der potenziellen Beutetiere, also der Grillen, überlisten. Die Paralyierungsstrategie der *L. niger*-Weibchen veranschaulicht aber auch, wie es einer kleinen Grabwespe gelingt, durch gezielte Giftinjektion ins Zentral-

nervensystem der Grille das Abwehrverhalten eines sehr viel größeren Beutetieres auszuschalten. Dabei verursacht das *Liris*-Gift verschiedene Effekte, die von totaler Immobilisation (= vollständige Paralyse) unmittelbar nach der Giftinjektion bis zu einem mehrere Tage andauernden lethargischen Zustand (= irreversible transiente Paralyse) reichen, der etwa eine Stunde nach der Giftinjektion einsetzt. Dabei verändert das eingesetzte Gift nicht nur kurzfristig, sondern auch langfristig das spontane Laufverhalten der paralyisierten Beute. Aufgrund der Giftwirkung kann das *L. niger*-Weibchen die große, nun aber bewegungslose Grille zum Nestgang transportieren. Stoffwechsel und Mortalität der Grillen werden ebenfalls durch die Giftwirkung zugunsten der heranwachsenden Grabwespenmaden beeinflusst.

2. Die Grabwespe *Liris niger*: Vorkommen, Kennzeichen, Habitat und Lebenszyklus

Die Grabwespenart *Liris niger*, ein typisches Faunenelement der mediterranen Region (BOHART & MENKE 1976), kommt an geeigneten Stellen in der Provence noch relativ häufig vor (GNATZY 1996). In Deutschland wurde die Art zuletzt 1967 am Kaiserstuhl, einer ausgesprochenen Wärmeinsel im Rheintal, beobachtet (GAUSS & PERRAUDIN 1970; c. f. SCHMIDT 1981).

Eine auffällige Eigenschaft dieser Grabwespenart ist, dass deren Weibchen äußerst energische und effiziente Räuber von Grillen sind (STEINER 1968, 1976; GNATZY

& HEUSSLEIN 1986; GNATZY 1996; ANTON & GNATZY 1998), während die Männchen kein räuberisches Verhalten zeigen. Die Körperfärbung der bis zu 15 mm großen Weibchen ist tiefschwarz (Abb. 1C), besondere Kennzeichen sind drei weiße Streifen am Abdomen. Die meiste Zeit ihres Lebens sind die Weibchen mit der Brutfürsorge beschäftigt. Im Unterschied zu den Männchen besitzen sie einen Stechapparat, mit dem sie Gift in die Beute injizieren, und kräftige Borsten an den Vorderbeintarsen, die beim Graben der Nestgänge eingesetzt werden. Auch die Mandibeln werden zum Bearbeiten (Malaxieren) der Beute und beim Graben eingesetzt. Außerdem bestehen die Antennen der Weibchen lediglich aus zehn Flagellomeren, die der Männchen hingegen aus elf. Die Topographie der antennalen Sensillen der beiden Geschlechter unterscheidet sich ebenfalls erheblich (GNATZY & JATHO 2006). Weibchen wie Männchen ernähren sich von Nektar, den sie in Blüten mit niedriger Blütenkrone (Corolla) finden (z. B. bei Apiaceae, Euphorbiaceae, Compositae und Polygonaceae), sowie von Tautropfen.

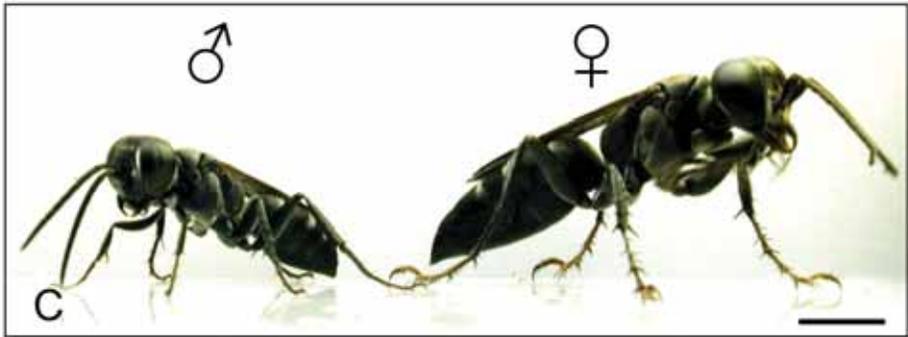
Das typische „Jagdrevier“ von *L. niger*, das die Weibchen auch zur Überwinterung nutzen, ist vegetationsarm und zeichnet sich durch geschützte Lage, starke Hangneigung bzw. steile Böschungswinkel und Südexposition aus (Abb. 1A). Das führt bereits im Frühjahr zu hohen Temperaturen im Bodenbereich ($> +40^{\circ}\text{C}$ in 5 cm Höhe über dem Boden), auch dann, wenn der Mistral bläst und die Temperaturen in der Umgebung tagsüber, trotz strahlendem Sonnenschein, oft die $+20^{\circ}\text{C}$ nicht übersteigen (s. Abb. 3 in GNATZY 1996). Ein weiterer Faktor, der das Vorkommen der *L. niger*-Weibchen wesentlich beeinflusst, ist die Bodenbeschaffenheit: Sand oder Lößböden sind ideal. Nur dann können sie ihre bis zu 10 cm langen Nestgänge (\varnothing : $< 0,5$ cm) in den Boden graben, die sie zur Versorgung ihrer künftigen Brut anlegen. Die Nestgänge, die sich z. B. am Fuß von Weinbergterrassen und Stra-

ßenböschungen, aber auch in Lößwänden befinden (Abb. 1B), bleiben so lange offen, bis die Weibchen bei ihrer Jagd nach Grillen erfolgreich waren und ihr Ei an der Beute abgelegt haben. Erst dann wird der Eingang verschlossen.

Nach eigenen langjährigen Beobachtungen beginnen die Weibchen von *Liris niger* in der Provence mit ihrer Jagd nach Grillen bereits Ende März/Anfang April. STEINER (1968 und pers. Mitteilung) berichtet, dass in der Provence die Jagdperiode witterungsbedingt gelegentlich bis in den August reicht, mit dem Höhepunkt im späten Juni und Anfang Juli. Die neue Grabwespengeneration schlüpft dann im Herbst. Während die Männchen noch im Herbst kurz nach der Paarung sterben, überwintern die begatteten, adulten Weibchen und beginnen erst im Frühjahr mit der Jagd. Uns ist es gelungen, über Jahre *L. niger* unter Laborbedingungen zu züchten (ANTON & GNATZY 1998). Unter den gebotenen konstanten Bedingungen (hohe Temperaturen, geringe Luftfeuchte, gleichmäßiger Hell-Dunkel-Rhythmus im Zuchtraum, Honigwasser *ad libitum* und ausreichend Grillen zur Versorgung der künftigen Brut) entwickelten sich circa zehn Generationen pro Jahr, gegenüber nur einer Generation im Freiland (c. f. STEINER 1968).

3. Die Grille *Acheta domestica*: Verbreitung, Kennzeichen und (potenzielle) Beute

Eine Grillenart, die immer als Beute von den *Liris niger*-Weibchen akzeptiert wurde, ist *Acheta domestica*, besser bekannt als „Heimchen“ (zu Einzelheiten bezüglich der Beutespezifität von *L. niger* s. ANTON & GNATZY 1998). Heimchen sind Allesfresser, Pflanzenmaterial wird bevorzugt, aber auch tote Insekten werden nicht verschmäht. Die Art war ursprünglich wohl nur in ariden und semiariden Teilen Afrikas verbreitet. Heute kommt sie weltweit vor; in kühleren Gebieten wie Mitteleuropa treten die Heimchen beson-



ders in oder in der Nähe von menschlichen Siedlungen auf, da sie ansonsten den Winter nicht überleben würden. In der Provence lebt *A. domesticus* ganzjährig im Freiland (in Deutschland nur am „Kaiserstuhl“; pers. Mitteilung von O. v. HELVERSEN).

Heimchen erreichen eine Körperlänge zwischen 16 bis 20 mm (Abb. 1D), der Legebohrer (Ovipositor) der Weibchen misst zusätzlich 11 bis 15 mm. Die Art ist etwas kleiner und schlanker als die Feldgrille (*Gryllus campestris*). Der Körper hat eine strohgelbe oder gelbbraune Grundfarbe, Halsschild und Kopf sind dunkelbraun bis schwarz gezeichnet. Der Besatz mit feinen Haaren verursacht die matte Färbung des Exoskeletts. Adulte Heimchen haben körperlange Antennen und paarige Cerci am Hinterende des Abdomens (Abb. 1D, 2A). Die Cerci sind kegelförmig, ca. 5 mm lang und mit verschiedenen cuticularen Sensilientypen ausgestattet: mit Fadenhaaren, Keulenhaaren, langen Borsten, campaniformen Sensillen sowie kurzen gustatorischen Borstenhaaren (GNATZY & SCHMIDT 1971, 1972; SCHMIDT & GNATZY 1972) (Abb. 5A). In diesem multimodalen Rezeptorsystem (MURPHEY & CHIBA 1990) sind die ausschließlich mechanosensitiven Fadenhaare und campaniformen Sensillen am häufigsten (GNATZY & HUSTERT 1989).

4. Verhaltensreaktionen von Grillen auf die Annäherung jagender *Liris niger*-Weibchen

Wenn die Weibchen von *Liris niger* im Freiland jagen, rennen sie über den Boden und

spüren die Beute unter Grasbüscheln, in kleinen Höhlungen, unter Steinen und in Bodenspalten auf (STEINER, 1976; GNATZY, pers. Beobachtung). Stößt dabei ein *Liris*-Weibchen in Jagdstimmung plötzlich auf eine Grille, löst das bei der Grille verschiedene Verhaltensreaktionen aus: Zu flüchten wäre wohl eine Erfolg versprechende Reaktion. Wir beobachteten jedoch, dass nur kleine Grillenlarven (Körpergröße: < 1 cm) flüchteten, wenn sich *L. niger*-Weibchen in Jagdstimmung näherten. Die typischen Verhaltensantworten von größeren Larven und adulten Grillen beiderlei Geschlechts auf die Annäherung oder auf Attacken von *L. niger*-Weibchen waren vielmehr: Kopfstand, Stelzstand und Abwehrkick (STEINER 1968, 1976; GNATZY & HEUSSLEIN 1986; GNATZY 1996; HEUSSLEIN et al. 2009). Beim sogenannten Kopfstand (Abb. 2A) hebt die Grille unvermittelt ihr Abdomen aus der Ruhestellung und zwar dann, wenn sich eine Grabwespe von hinten oder von der Seite bis auf 3 cm nähert. Bemerkenswerterweise geschieht das auch, ohne dass es dabei vorher zu einem direkten Kontakt des Weibchens mit der Beute gekommen ist.

Beim Stelzstand stellt die Grille nicht nur das Abdomen hoch, sondern stemmt plötzlich den gesamten Körper vom Untergrund ab (Abb. 2B). Dies geschieht dann, wenn ein jagendes *L. niger*-Weibchen eine Grille berührt. Werden bei einer derartigen Attacke beispielsweise die Antennen der Grille ausgelenkt, dreht sich die Grille blitzschnell um 180° und nimmt die Position Kopf- oder Stelzstand ein. Außerdem wehrt sie sich

Abb. 1: A Typisches *Liris niger*-Habitat in der Nähe von Vallabrix/Südfrankreich (11. April 1992). **B** Weibchen von *L. niger* nach der Überwinterung vor dem Eingang zu einem Nestgang in einer Lösswand. **C** Männchen und Weibchen von *L. niger*. Maßstab: natürliche Körperlänge eines *L. niger*-Weibchens. **D** Die Beute: Seitenansicht eines adulten Männchens von *Acheta domesticus*. Maßstab: natürliche Körperlänge.

Fig. 1: A Typical *Liris niger* habitat close to Vallabrix/Southern France (April 11, 1992). **B** Female of *L. niger* facing its burrow entrance in a loess wall after overwintering. **C** Male and female of *L. niger*; scale bar: body length of a *L. niger*-female. **D** The prey: side view of an adult male of *Acheta domesticus*; scale bar: body length.



durch gezieltes und schnelles Ausschlagen (Kicken) mit jeweils einem der „bedorneten“ Hinterbeine gegen die angreifende Grabwespe (Abb. 2C). Der Überraschungseffekt beim Kopf- oder Stelzstand einer Grille, durch den ein attackierendes *L. niger*-Weibchen gelegentlich abgeschreckt wird, beruht wohl darauf, dass sich Größe und Form der Grille plötzlich ändern und sie das wesentlich größer erscheinen lässt.

Drohstellungen (wie „standing high“, „headstand“) sind auch vom Balzverhalten der Männchen der nordamerikanischen Grillenart *Teleogryllus commodus* bekannt (LOHER & RENCE 1978); sie sind hier stets gegen andere Grillen gerichtet, sozusagen um sie zu warnen. Derartige Drohstellungen sowie Kicken zeigen auch die Männchen der Schabenart *Periplaneta americana* vor und während Zweikämpfen (BELL & SAMS 1973).

5. Das „Räuber-Signal“

Durch Ausschaltversuche konnten wir zeigen, dass weder optische Reize noch Substratvibrationen die Abwehrreaktionen Kopfstand und Stelzstand auslösen (GNATZY & HEUSSLEIN 1986). Ein sich schnell näherndes *Liris niger*-Weibchen muss also etwas haben, was die Grille als ein „Räuber-Signal“ wahrnimmt (Abb. 4A). Mit einem speziellen, sehr empfindlichen Mikrofon (modifiziert nach BENNET-CLARK 1984) ist es uns (unter Laborbedingungen) gelungen, dieses „Räuber-Signal“, das durch ein laufendes *L. niger*-Weibchen verursacht wird, aufzunehmen und zu analysieren (GNATZY & KÄMPER

1990). Wir stellten fest: *L. niger*-Weibchen erzeugen, wenn sie schnell laufen, Luftpulse mit Luftpartikelgeschwindigkeiten von 1-2 cm/s. Die Frequenzspektren der Signale enthielten nur (Infraschall-)Komponenten unter 50 Hz, mit ansteigenden Intensitäten in Richtung niedriger Frequenzen, besonders unter 10 Hz. Die Messungen mit dem Thermistor-Anemometer erbrachten zudem den Befund, dass laufende Weibchen bei Annäherung oder beim Vorbeilaufen Luftströmungen erzeugen, die länger als 100 ms andauern und die offenbar genügen, um die Grille zu warnen (zur Rolle von Nahfeldoszillationen als adäquatem Reiz s. TAUTZ 1989). Wir nahmen daher an, dass es Mechanorezeptoren sind (Abb. 4C, 6A), die der Grille die Annäherung eines Räubers, im vorliegenden Fall eines *L. niger*-Weibchens, signalisieren.

6. Die Fadenhaare auf den Cerci der Grillen: ein Frühwarnsystem

Ausgehend von unseren vorangegangenen Beobachtungen (s. Abschnitt 5) führten wir eine Reihe von Ausschaltexperimenten durch (Abb. 4B) (GNATZY & HEUSSLEIN 1986). Dazu haben wir verschiedene sensorische Eingänge von Grillen (antennale sowie cercale und paraproctale Afferenzen) ausgeschaltet. Anschließend beobachteten wir, wie diese Grillen auf Attacken von jagenden *L. niger*-Weibchen reagierten (s. Abb. 4B). Aufgrund der Ergebnisse stellten wir die Arbeitshypothese auf, dass der Kopfstand der Grillen durch die äußerst empfindli-

Abb. 2: Antworten eines adulten Männchens von *Acheta domestica* auf ein jagendes Weibchen von *Liris niger* **A** Kopfstand bei Annäherung eines *L. niger*-Weibchens (rechts); Cercus mit Sinneshaaren (Pfeil). **B** Stelzstand nach einer Attacke eines *L. niger*-Weibchens; man beachte, dass die Grille nicht nur das Abdomen, sondern auch den übrigen Körper anhebt. **C** Kopfstand und Abwehrkick einer Grille als Reaktion auf eine Attacke und taktile Reizung durch ein *L. niger*-Weibchen (rechts).

Fig. 2: Responses of an adult male *Acheta domestica* to a hunting female of *Liris niger*. **A** Head-stand, when a *L. niger* female (right side) is approaching; cercus equipped with sensory hairs (arrow). **B** Stilt-stand following an attack of a *L. niger* female; note that the cricket raises not only the abdomen but also elevates the other parts of the body. **C** Head-stand and defensive kick of a cricket as a reaction to an attack and tactile stimulation by a *L. niger* female (right side).



chen windsensitiven cercalen Fadenhaare (Abb. 4C) ausgelöst wird, ohne dass die *L. niger*-Weibchen zuvor die Cerci berühren (s. Abb. 2A). Um das zu überprüfen, haben wir feine Ableitelektroden (\varnothing : $\sim 35 \mu\text{m}$) in die vom letzten abdominalen Ganglion der Grille kopfwärts ziehenden Konnektive implantiert (Inset: Abb. 6C). Die Impulse, die wir unter diesen Ableitbedingungen registrieren konnten, stammten vorwiegend vom lateralen Rieseninterneuron (LGI) und dem medialen Rieseninterneuron (MGI) (GNATZY & HEUSSLEIN 1986; GNATZY 1996; HEUSSLEIN et al. 2009). LGI und MGI empfangen sensorische Eingänge hauptsächlich von den cercalen Fadenhaaren. Hervorzuheben ist, dass sich die Grillen, trotz der implantierten Elektroden, frei in unserem Versuchsterrarium bewegen konnten. Zu derart präparierten Grillen setzten wir dann *L. niger*-Weibchen in Jagdstimmung und zeichneten simultan dazu das Verhalten von Räuber und Beute mit einer Videokamera auf. So konnten wir durch diesen „Lauschangriff“ die Ereignisse im Nervensystem der Grillen dem jeweiligen Verhalten der *L. niger*-Weibchen zuordnen (Abb. 6C).

Mit diesem Versuchsansatz fanden wir heraus: 1. Die durch ein fliegendes *L. niger*-Weibchen erzeugten Wechselströmungen lösen bereits eine Antwort (erhöhte Spikefrequenz) im cercalen Warnsystem der Grille aus, wenn ein Weibchen noch 15–20 cm von der Grille entfernt ist. 2. *L. niger*-Weibchen erreichen Fluggeschwindigkeiten bis zu 50 cm/s bei einer Flügelschlagfrequenz von ca. 150 Hz. 3. Die cercalen Fadenhaare der Grillen reagieren gerade in diesem Frequenzbereich aufgrund ihrer biomechanischen Eigenschaften besonders empfind-

lich (GNATZY & TAUTZ 1980; HEUSSLEIN et al. 2009). 4. Im Gegensatz zu einem fliegenden *L. niger*-Weibchen, wird ein „zu Fuß“ jagendes Grabwespenweibchen, das sich beispielsweise von hinten nähert, von einer Grille erst aus einer Entfernung von 1–3 cm wahrgenommen. 5. Grillen reagieren nur dann mit einem Kopfstand, ohne vorherigen Kontakt, wenn das *Liris*-Weibchen schneller als 20 cm/s läuft. 6. *L. niger*-Weibchen erreichen bei ihren Suchläufen Geschwindigkeiten von bis zu 50 cm/s. Die Temperatur im Terrarium lag während dieser Experimente bei über +40 °C; das deckt sich mit unseren Messwerten am Boden im *Liris*-Habitat.

L. niger-Weibchen haben somit zwei Probleme: I. Zunächst muss die Beute aufgespürt werden; unsere Freilandbeobachtungen haben jedoch gezeigt, dass die Zahl der Grillen im *Liris*-Habitat gering ist. II. Das hoch effiziente Räuber-Alarm-System der potenziellen Beute, d. h. das cercale Warnsystem der Grillen, muss überlistet werden. Im Flug Grillen zu suchen und optisch zu identifizieren, würde zwar die Chancen der *L. niger*-Weibchen erhöhen, Beute zu finden, nachteilig dabei ist: Fliegende Weibchen verraten sich durch die dabei produzierten Wechselströmungen, da ja die cercalen Fadenhaare der Grillen dadurch adäquat gereizt werden. Hinzu kommt, dass Grillen auf den von einem *L. niger*-Weibchen beim Fliegen produzierten Luftschall reagieren, indem sie sofort stehen bleiben und sich ruhig verhalten; als Folge davon werden sie dadurch für die Weibchen unsichtbar.

Um das effiziente Früherkennungssystem der Grillen zu überlisten, besteht die Strategie der *L. niger*-Weibchen zum einem

Abb. 3: Weibchen von *Liris niger* sticht in Richtung des Suboesophagealganglions (Kreis) einer Grille (*Acheta domestica*) (A), bearbeitet und reinigt die Coxen der Vorderbeine der Grille mit ihren Mandibeln (B), hat eine paralysierte, bewegungslose Grille an deren Antennen gepackt und schleppt sie zum Nesteingang (C).

Fig. 3: Female of *Liris niger* stinging in the direction of the suboesophageal ganglion (circle) of a cricket (*Acheta domestica*) (A), squeezes or chews the foreleg base(s) with her mandibles (B), has grasped a paralysed, motionless cricket by its antennae and is dragging it to the entrance of the nest (C).

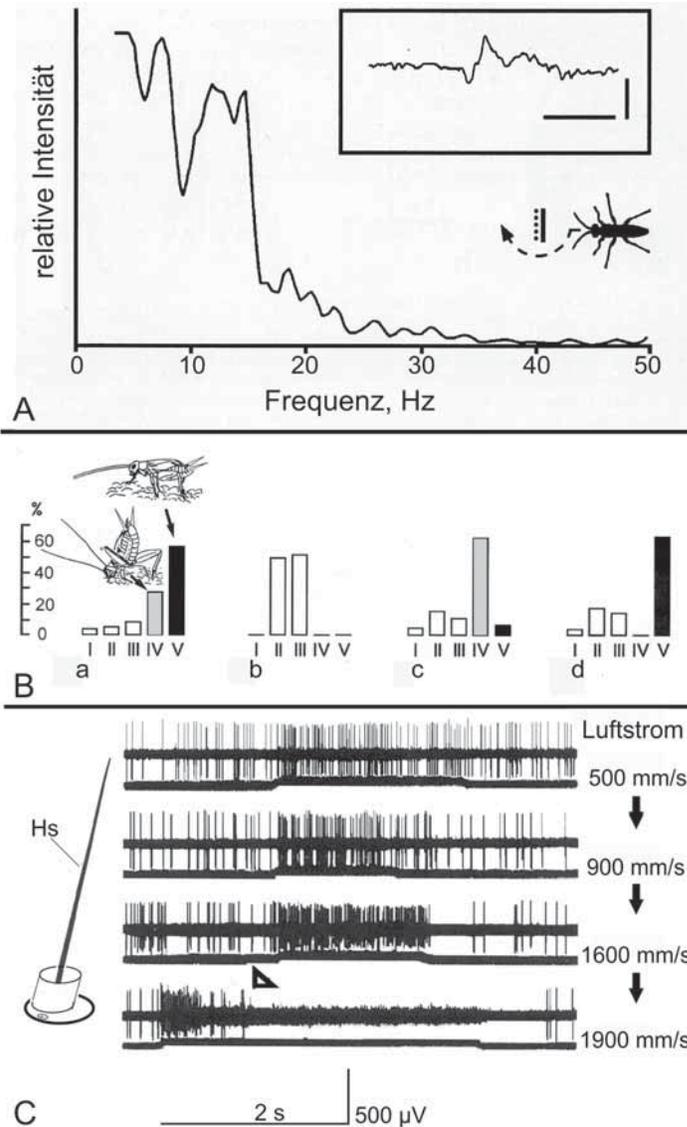


Abb. 4: **A** Frequenzspektrum der Mikrofon-signale eines laufenden *Liris niger*-Weibchens. Inset oben: Mikrofon-signal, Kalibrierung 500 ms, 200 mV (entsprechend einer Luftpartikelgeschwindigkeit von 15-20 mm/s). Inset unten: Laufkurs der Grabwespe in Richtung Mikrofon (gepunktete Linie: Hitzedrahtanemometer; parallele Linie: Mikrofonmembran (Ø etwa 6 mm) (verändert nach GNATZY & KÄMPER 1990). **B** Häufigkeit der Verhaltensreaktionen von intakten oder operierten Grillen (*Acheta domestica*) auf Attacken von jagenden *L. niger*-Weibchen. **(a)** Alle sensorischen Eingänge der Grillen sind intakt (n = 62). **(b)** Alle antennalen Eingänge sowie alle cercalen, epi- und paraproctalen Afferenzen (nach Durchtrennen der Konnektive zwischen Terminalganglion und 6. Abdominalganglion) ausgeschaltet (n = 69). **(c)** Cerci intakt, jedoch alle antennalen Eingänge sowie der sensorische Input von epi- und paraproctalen Haaren ausgeschaltet (n = 45). **(d)** Antennen intakt; cercaler sowie epi- und paraproctaler sensorischer Input ausgeschaltet (n = 143). **I** keine Verhaltensreaktion; **II** Verhaltensreaktion anders als III-IV; **III** „Wegspringen“; **IV** „Kopfstand“; **V** „Stelzstand“.

darin, schnell über den Boden zu rennen. Zum anderen halten sie die Flügel zusammengefaltet und bewegungslos über dem Abdomen und verursachen so nur geringe Luftbewegungen. Berücksichtigt man die hohe Geschwindigkeit eines jagenden Weibchens, bleiben einer Grille lediglich ca. 100 ms Zeit zwischen der Wahrnehmung eines nahenden *L. niger*-Weibchens, einer Flucht und/oder einer adäquaten Abwehrreaktion, bevor sie durch die Grabwespe berührt und als mögliche Beute erkannt wird (GNATZY & KÄMPER 1990). Aufgrund ihrer Jagdstrategie, sich der Beute nicht „im Flug“, sondern „zu Fuß“ zu nähern, gelingt es jedoch den Weibchen, das äußerst empfindliche cercale Warnsystem der Grillen zu unterlaufen. Der Vorteil für die Weibchen: Sie gelangen in die unmittelbare Nähe der potenziellen Beute, ohne vorher bemerkt zu werden.

Eine andere Jagdstrategie wäre, sehr langsam zu laufen, um somit die Intensität der verärrerischen Luftschallsignale zu reduzieren

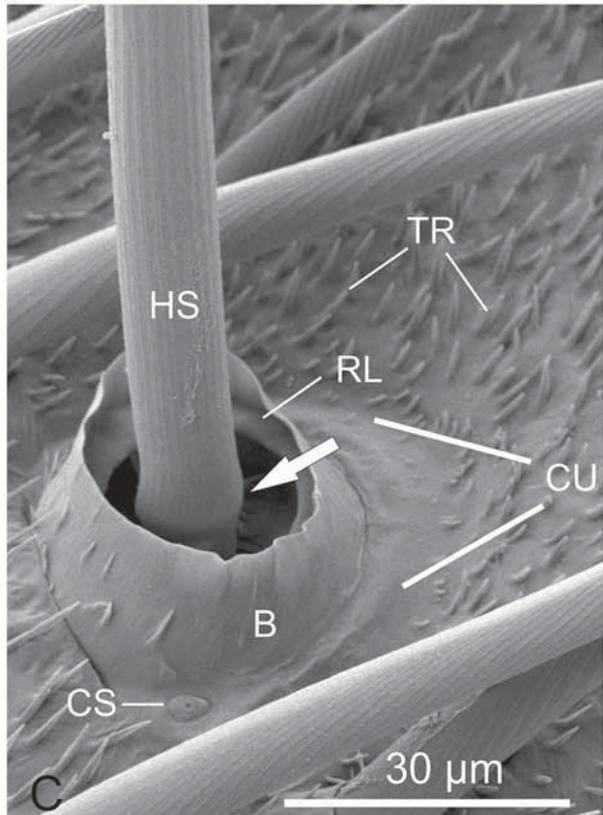
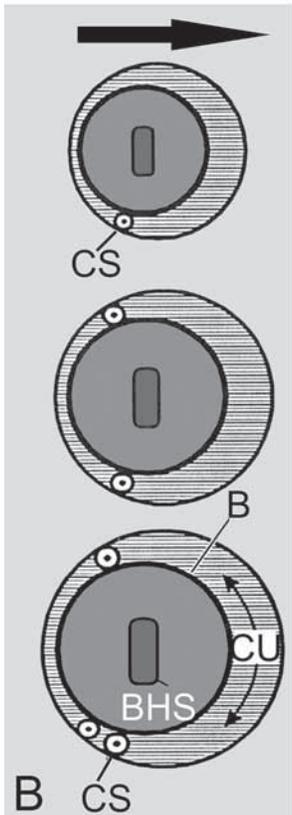
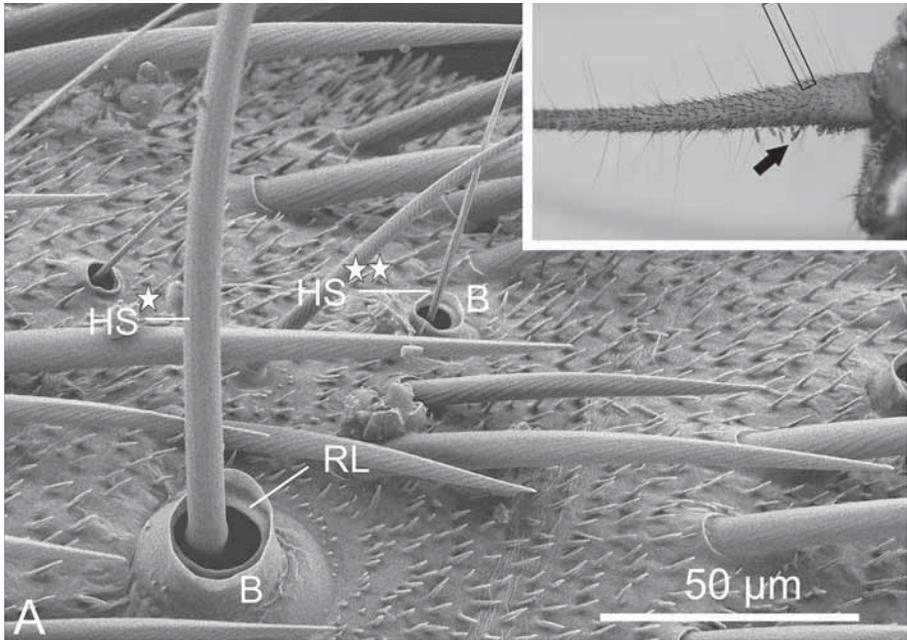
und dadurch unbemerkt noch näher an die Grillen zu kommen. Der Nachteil dieser Taktik: Die Chance der *L. niger*-Weibchen, Grillen im Gelände zu finden, würde sich erheblich schmälern, denn sie könnten innerhalb der wenigen Stunden, die tagsüber zur Jagd geeignet sind, nur ein begrenztes Areal absuchen.

7. Fadenhaare, campaniforme Sensillen und der Abwehrkick der Grillen

Werden Grillen am Abdomen attackiert, kicken sie den Angreifer meistens weg (Abb. 2C). Bei derartigen Attacken werden gewöhnlich die langen Fadenhaare (Abb. 5A, C) auf den Cerci der Grille berührt. Solch eine leichte Berührung, im Experiment durch einen feinen Pinsel, im Biotop durch die Antennen eines *L. niger*-Weibchens, führt zunächst dazu, dass der Haarschaft des berührten Fadenhaares ausgelenkt wird. Als Folge davon kippt der cuticulare Becher, in dem der Haarschaft inseriert. Erst dadurch

Der Abwehrkick ist in I-V nicht berücksichtigt, er kommt sehr häufig im Zusammenhang mit den Verhaltenssituationen IV und V vor, nachdem der Räuber die Grille am Abdomen berührt hat (verändert nach GNATZY & HEUSSLEIN 1986). **C** Impulse der Sinneszelle eines Fadenhaares auf dem Cercus einer Grille (*Gryllus bimaculatus*) bei ansteigender Geschwindigkeit eines Luftstroms. Bei einer Luftströmung von ca. 1900 mm/s schlägt der Schaft des Fadenhaares (HS) am Becherrand an und verliert seine freie Beweglichkeit (Pfeilkopf), wodurch die Zahl der Impulse der Sinneszelle auf Null fällt (verändert nach DUMPERT & GNATZY 1977).

Fig. 4: A Frequency spectra of microphone signals recorded from a running *L. niger* female. Upper inset: microphone signal, calibration 500 ms, 200 mV (corresponding to an air particle velocity of 15-20 mm/s. Lower inset: running course of the digger wasp relative to the microphone probe (dotted line: grid electrode, parallel continuous line: electret membrane (Ø ca. 6 mm) (modified after GNATZY & KÄMPER 1990). **B** Behavioural reactions of intact and operated crickets (*Acheta domestica*) attacked by hunting females of *L. niger*. **(a)** Sensory input intact (n = 62). **(b)** Antennae cut, cercal and epiproctal afference blocked by cutting the connectives between terminal abdominal ganglion and last-but-one abdominal ganglion (n = 69). **(c)** Cerci intact, antennae and sensory input from epi- and paraproctal hairs eliminated (n = 45). **(d)** Antennae intact, cercal and epi- and paraproctal sensory input abolished (n = 143). **I** no reactions; **II** reactions other than III-IV; **III** “jumping”; **IV** “head-stand”; **V** “stilt-stand”. “Kicking” is not included in I-IV; it occurs most frequently in situations IV+V, after the predator touched the cricket from the rear end (modified after GNATZY & HEUSSLEIN 1986). **C** Recordings from the sensory cell of a filiform hair on the cercus of a cricket (*Gryllus bimaculatus*) with progressively increasing intensity of air current stimulation. In an air current of 1900 mm/s the shaft of the filiform hair (HS) strikes the socket wall and hence loses its free mobility (arrowhead), so that the frequency of impulses of the sensory cell falls to zero (modified after DUMPERT & GNATZY 1977).

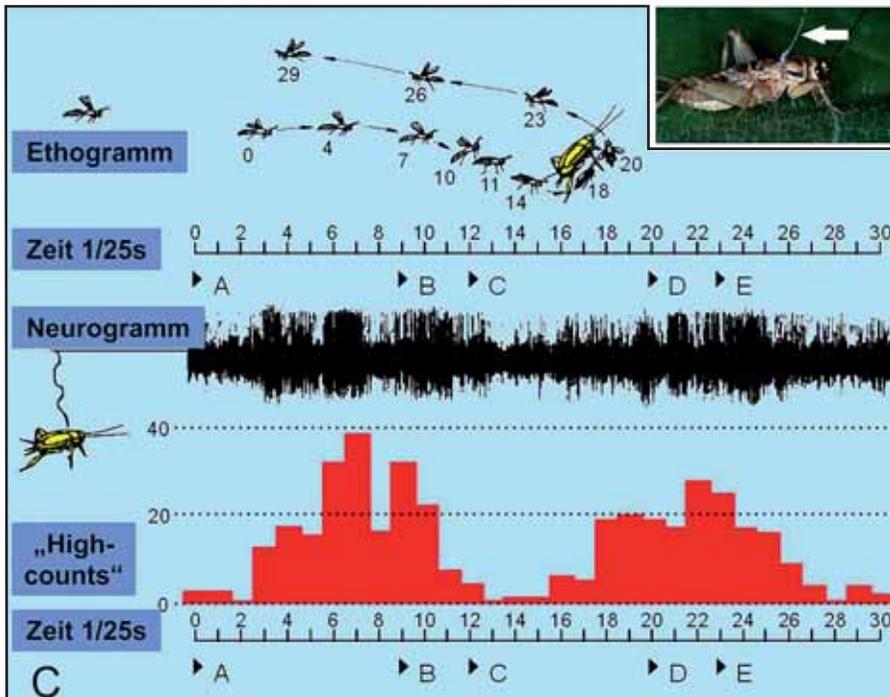
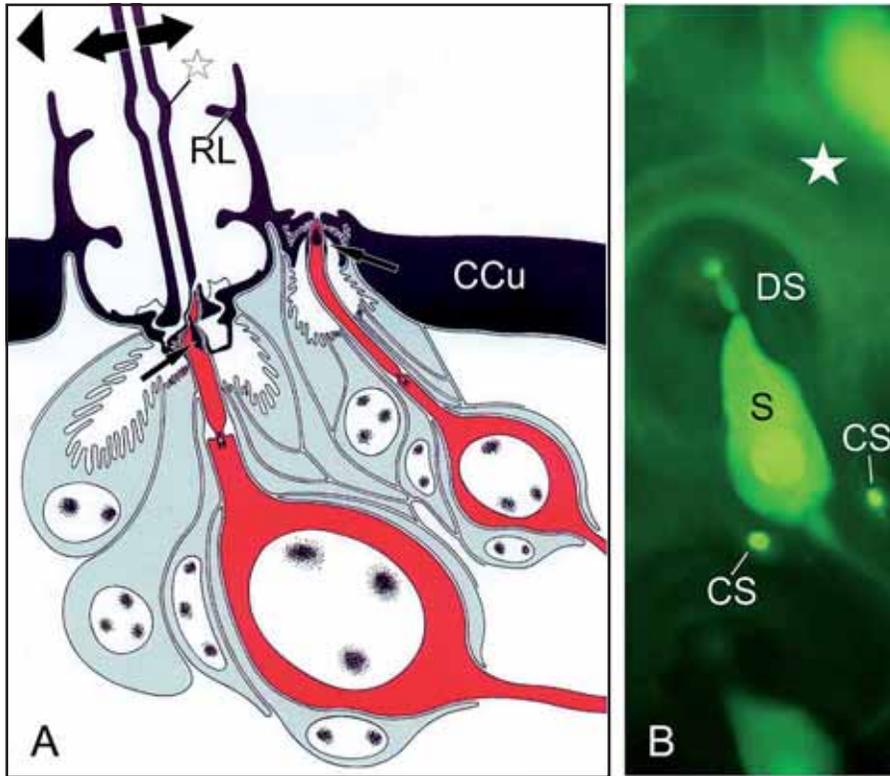


werden die mechanosensitiven, campaniformen Sensillen gereizt. Sie sind in einem typischen Muster (bei *Acheta domestica*: bis zu drei; EDWARDS & PALKA 1974; bei *Gryllus bimaculatus*: bis zu fünf; GNATZY & SCHMIDT 1971; DUMPERT & GNATZY 1977) an der Basis der cuticularen Becher größerer Fadenhaare angeordnet (Abb. 5B). Die Reizung der campaniformen Sensillen löst letztlich die Kickbewegung der Grillenhinterbeine aus. Zwischen den verschiedenen Phasen des Kickvorgangs (Heranziehen des Hinterbeins, dem aktuellen Kick und dem Wiederaufsetzen des Beins auf dem Boden) gibt es

keine Pausen. Der Abwehrkick der Grillen läuft innerhalb von 60 bis 100 ms ab (HUSBERT & GNATZY 1995); demgegenüber dauert er bei der Feldheuschrecke *Locusta migratoria* 500 bis 2000 ms (HEITLER 1974). Der Abwehrkick erfolgt immer mit dem Hinterbein, das ipsilateral zur berührten Körperseite der Grille liegt (also auf der dem Angreifer zugewandten Seite). Die Grillen können aus jeder Stellung der Hinterbeine kicken, wobei die angreifende Grabwespe durch den Kick einige Zentimeter weit weggeschleudert werden kann. Der schnelle Grillenkick basiert auf der dynamischen Co-Kontraktion der

Abb. 5: A Cercusoberfläche einer Grille (*Gryllus bimaculatus*); rasterelektronenoptische Aufnahme. Fadenhaar mit langem Haarschaft (HS*), der in einem großen cuticularen Becher (B), sowie ein Fadenhaar mit einem kurzen Haarschaft (HS**), der in einem kleinen Becher inseriert. Je größer der Becher, umso schmaler ist der relative Abstand zwischen Haarschaft und der oberen Ringlamelle (RL) des Bechers. Inset: Einer der beiden ungegliederten, kegelförmigen Cerci einer Grillenlarve (*Gryllus bimaculatus*). Die Cerci ragen vom Abdomenende der Grille nach hinten. Ein einzelnes Fadenhaar, das über die Cercusoberfläche ragt (Rechteck); Keulenhaar (Pfeil). **B** Schematische Darstellung der Position und Anzahl von campaniformen Sensillen, die mit cercalen Fadenhaaren einer Grille (*A. domestica*) gekoppelt sind. Je größer der Durchmesser des Bechers (B), umso mehr campaniforme Sensillen sind mit dem Fadenhaar assoziiert. Campaniforme Sensillen (CS) an der Basis des Bechers der Fadenhaare; glatte Cuticula (CU, schraffierte Fläche), die die Becher umgibt; Basis des Haarschafts der Fadenhaare (BHS). Der Pfeil im Schema weist in Richtung der Cercusspitze (verändert nach GNATZY 1996). **C** Großer Becher eines Fadenhaares (mit langem Haarschaft) und einem campaniformen Sensillum. Man beachte die Zone aus glatter Cuticula (CU), die den Becher (B) umgibt; hier fehlen die Trichome (TR), die sonst auf allen Teilen des Cercus vorkommen. Die cuticularen Becher dieses Fadenhaartyps, d. h. mit langem Haarschaft (HS), können am leichtesten in Richtung der weitesten Ausdehnung der glatten Cuticula, d. h. in Richtung der Cercusspitze, ausgelenkt werden. Campaniformes Sensillum (CS), obere Ringlamelle (RL), Verdickung des Haarschafts (Pfeil).

Fig. 5: A Scanning electron micrograph of the surface of a cricket (*Gryllus bimaculatus*) cercus showing a filiform hair with long hair shaft (HS*), inserting in a large, and a filiform hair with very short hair shaft (HS**), inserting in a small cuticular socket. Note that the larger the socket, the smaller is the relative distance between hair shaft and upper ring lamella (RL) of the socket (B). Inset: One of the two unsegmented, cone-shaped cerci of a cricket larva (*G. bimaculatus*). The cerci originate at the rear end of the cricket's abdomen. Single filiform hair projecting beyond the cercus surface (rectangle); clavate hair (arrow). **B** Diagrams showing position and distribution of campaniform sensilla coupled with cercal filiform hairs in a cricket (*Acheta domestica*). Note the larger the diameter of the socket (B), the more campaniform sensilla are associated with the filiform hair. Campaniform sensilla (CS), smooth cuticle (CU, hatched area) that surrounds the sockets; base of filiform hair shaft (BHS). The arrow in the uppermost schema indicates the direction towards the cercus tip (modified after GNATZY 1996). **C** Large socket of a filiform hair (with long hair shaft) and one campaniform sensillum. Note that the socket is surrounded by an area of smooth cuticle (CU), where trichomes (TR) contrary to all other parts of the cercus surface are absent. Sockets of this type of filiform hair, i.e. with long hair shaft (HS), can be bent farthest in the direction of largest extension of the smooth cuticle, i.e. toward the cercus tip. Campaniform sensillum (CS), upper ring lamella (RL), thickening of hair shaft (arrow).



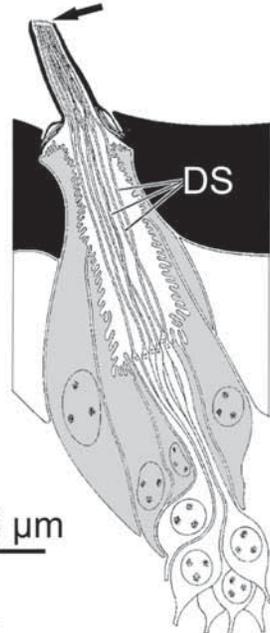
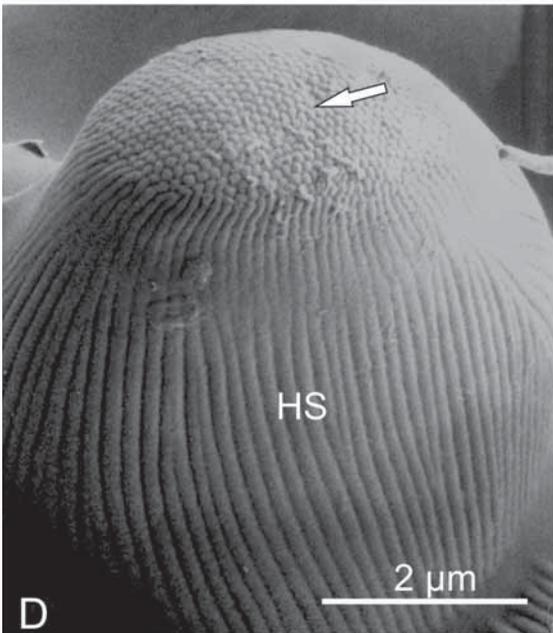
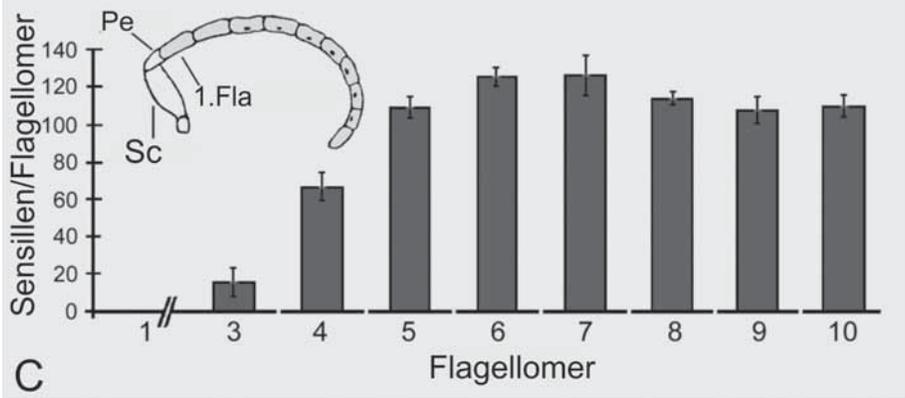
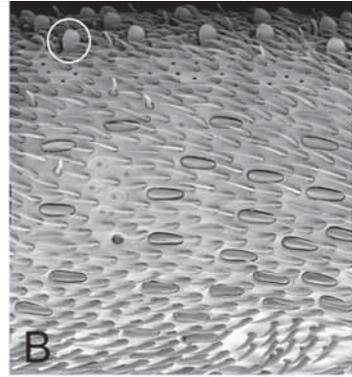
Extensor- und Flexormuskeln der Tibiae während der Knieflexion. Eine zeitraubende statische Co-Kontraktionsperiode vor dem Kick wie bei den Heuschrecken wäre angesichts des nahen Räubers fatal (Details über das Motorprogramm, das dem Abwehrkick bei Grillen zugrunde liegt, s. HUSTERT & GNATZY 1995).

Die feinstrukturelle Organisation der campaniformen Sensillen gleicht der der

Fadenhaare (Abb. 6A) (GNATZY & SCHMIDT 1971). Der wesentliche Unterschied besteht darin, dass dieser Sensillentyp statt eines frei beweglichen Haarschaftes eine konvex gewölbte cuticulare Kappe besitzt, in der das äußere Dendritensegment einer mechanosensitiven bipolaren Sinneszelle endet. Funktionell arbeiten die campaniformen Sensillen wie Dehnmessstreifen wie sie analog dazu in der Technik eingesetzt

Abb. 6: A Bauplan eines cercalen Fadenhaares und eines campaniformen Sensillum einer Grille (*Gryllus bimaculatus*); Längsschnitt. Soma der Sinneszellen beider Sinnesorgane (rot); Somata der Hüllzellen (thekogene, trichogene, tormogene und Neurilemma-Zellen) (grau); cuticularer Becher, der Haarschaft des Fadenhaares sowie die übrige Cercuscuticula (CCu) (schwarz); Haarbecher mit oberer Ringlamelle (RL); Verdickung des Haarschafts (Stern). Tubularkörper im äußeren Dendritensegment des Fadenhaares und des campaniformen Sensillum (schwarze Pfeile); Depolarisationsseite (schwarzer Pfeilkopf); Vorzugsrichtung der Haarauslenkung (Doppelpfeile) (verändert nach GNATZY 2001). **B** Zellsoma (S) und äußeres Dendritensegment (DS) eines Fadenhaares mit zwei campaniformen Sensillen (CS); Immunanfärbung mit Luzifer-Yellow. Innenseite der Cercuscuticula (Stern). **C** Ethogramm eines sich nähernden *Liris niger*-Weibchens und simultan dazu das Neurogramm einer Grille (*Acheta domestica*) mit chronisch implantierten Elektroden. Die Grille bewegte sich nicht, so dass Erregungen, verursacht durch motorische Aktivitäten, die Interpretation der extrazellulären Ableitungen im Neurogramm nicht beeinträchtigten. Die Ableitungen stammen hauptsächlich von Rieseninterneuronen, auf die vorwiegend cercale Fadenhaare aufschalten. Spikes über einem bestimmten Level wurden gezählt („high counts“) und als Histogramm dargestellt. Die Zahlen im Ethogramm korrespondieren mit den fortlaufenden Zeiten. Pfeilköpfe zeigen das Einsetzen der verschiedenen Phasen während des Verhaltensvorgangs: Das *L. niger*-Weibchen fliegt in Richtung Grille (A), landet in Nähe der Grille (B), läuft in Richtung Hinterende der Grille (C), läuft neben der Grille in Richtung von deren Kopf (D) und fliegt ab (E) (verändert nach GNATZY & HEUSSLEIN 1986). Inset: Grille (*Acheta domestica*) mit chronisch implantierten Elektroden (Pfeil).

Fig. 6: A “Bauplan” of a cercal filiform hair and an adjacent campaniform sensillum of a cricket (*Gryllus bimaculatus*); longitudinal section. Soma of the sensory cell of the filiform hair and the campaniform sensillum (red); enveloping cells (thecogen, trichogen, tormogen and neurilemma cell) (gray); cuticular socket, the shaft of the filiform hair as well as the remaining cuticle of the cercus (CCu) (black). Socket of the filiform hair with the upper ring lamella (RL), thickening of the hair shaft (asterisk). Tubular body in the outer dendritic segment of the filiform hair and the campaniform sensillum (black arrows); depolarization side (black arrowhead); preferred direction of hair deflection (double arrows) (modified after GNATZY 2001). **B** Cell soma (S) and outer dendritic segment (DS) of a sensory cell of a filiform hair with two campaniform sensilla (CS); immuno-staining with Lucifer Yellow. Inner surface of cercus cuticle (asterisk). **C** Ethogram of an approaching *L. niger*-female and simultaneous neurogram of a cricket (*Acheta domestica*) with chronically implanted electrodes. In this case the cricket did not move, so that in the neurogram excitation due to motor activities did not impede interpretation of the extracellular recordings. The recording was derived mainly from the giant interneurons known to receive input from the cercal filiform hairs. Spikes above a certain level were counted (“high counts”) and presented as histogram. Numbers in the ethogram correspond to continuing times. Arrowheads indicate the onset of the various phases throughout the behavioral process: The *L. niger* female flies towards the cricket (A), lands near the cricket (B), runs towards the rear end of the cricket (C), takes off beside the head of the cricket (D) and flies away (E) (modified after GNATZY & HEUSSLEIN 1986). Inset: Cricket (*Acheta domestica*) with chronically implanted electrodes (arrow).



werden (BARTH 1986). Fadenhaare mit campaniformen Sensillen weisen im Vergleich zu solchen ohne, eine Reihe struktureller Besonderheiten auf (Abb. 5A, C): So ist der Haarschaft in Höhe der oberen Ringlamelle des cuticularen Bechers deutlich verdickt. Außerdem ermöglicht eine sichelförmige Zone aus sehr dünner Cuticula um den Haarbecher dessen Auslenken nach vorn und nach hinten (weitere Details, s. GNATZY 1996; HEUSSLEIN et al. 2009).

8. *Liris niger*-Weibchen in „Jagdstim-mung“: Wie sie die Beute suchen und erkennen

Liris niger-Weibchen in „Jagdstim-mung“ laufen zunächst „ziellos“ im Gelände herum (Suchverhalten, s. oben). Dabei reagieren sie auf einer Distanz von bis zu 15 cm auf sich bewegende Objekte oder Tiere (visuelle Orientierung; ANTON & GNATZY 1998). Obwohl der optische Input sehr wichtig erscheint, ist die Bewegung der potenziellen Beute jedoch

nicht zwangsläufig nötig, da Weibchen in „Jagdstim-mung“ selbst bewegungslose frische Grillen-Exuvien und frisch tote Grillen attackieren (GNATZY, pers. Beobachtung). Der dritte Schritt besteht in der chemischen Erkennung der jeweiligen Grillenart (ANTON & GNATZY 1998).

Die Befunde unserer Gaze-Experimente (mit unterschiedlichen Maschenweiten) und Videoanalysen haben gezeigt, dass die Grillen nur dann gestochen werden, wenn die *L. niger*-Weibchen mit ihren Antennen in direkten Kontakt mit der Beute kommen (Abb. 7A, 8C). Außerdem ergaben unsere Ausschaltexperimente (Abb. 8A) eine eindeutige Korrelation zwischen der Beuteerkennung und der Topographie der Sensilla basiconica auf den Antennen der *L. niger*-Weibchen (ANTON & GNATZY 1998). Denn dieser Sensillentyp findet sich nur auf der Oberseite der sechs distalen (von insgesamt zehn) Flagellomeren in großer Zahl (Abb. 7B, C). Die Bedeutung der S. basiconica für die Beuteerkennung wird auch

Abb. 7: A *Liris niger*-Weibchen, das mit seinen Antennen das Abdomen einer Grille (*Acheta domestica*) prüft (aus einer Videosequenz). Man beachte die typische Haltung der distalen Flagellomere, wodurch gewährleistet ist, dass nur deren Oberseiten mit dem Exoskelett der Beute in Kontakt kommen (Pfeil). **B** Teil eines distalen Flagellomers der Antenne eines *L. niger*-Weibchens, rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Man beachte die Anordnung der basiconischen Sensillen auf der Antennenoberseite; basiconisches Sensillum (weißer Kreis). **C** Zahl der basiconischen Sensillen pro Flagellomer eines *L. niger*-Weibchens (verändert nach ANTON & GNATZY 1998). Inset: Antenne eines *L. niger*-Weibchens. Scapus (Sc), Pedicellus (Pe), erstes Flagellomer (1. Fla). **D** Einzelnes basiconisches Sensillum eines *Liris*-Weibchens; rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Der kurze Haarschaft (HS) weist Längsrippen auf, die Haarspitze ist in Form einer Porenplatte ausgebildet (Pfeil). **E** Schema eines basiconischen Sensillums auf dem Flagellum eines *L. niger*-Weibchens. Lediglich sechs (von über 120) Sinneszellen sind dargestellt; Hüllzellen (grau), Sinneszellen (weiß). Man beachte die äußeren Dendritensegmente (DS) im Haarschaft, die sich vielfach verzweigen. Porenplatte (Pfeil). **Fig. 7: A** Video picture of a *Liris niger* female probing the abdomen of a cricket (*Acheta domestica*) with their antennae. Note the typical position of the distal antennal flagellomeres, through which the upper side touches the exoskeleton of the prey only (arrow). **B** Scanning electron micrograph of a part of a distal flagellomer of a *L. niger*-female. Note the pattern of sensilla basiconica on the upper side; a single s. basiconicum (white circle). **C** Number of sensilla basiconica per flagellomer of a *L. niger*-female (modified after ANTON & GNATZY 1998). Inset: Antenna of a *L. niger* female. Scapus (Sc), pedicel (Pe), first flagellomer (1. Fla). **D** Single sensillum basiconicum of a *Liris*-female; scanning electron micrograph. The short hair shaft (HS) has longitudinal grooves, the top is constructed as a pore plate (arrow). **E** Schematic diagram of a flagellar sensillum basiconicum of a *L. niger*-female. Six sensory cells (of about 120) are shown; auxiliary cells (gray), sensory cells (white). Note the extensive branching of the outer dendritic segments (DS) within the hairshaft. Pore plate (arrow).

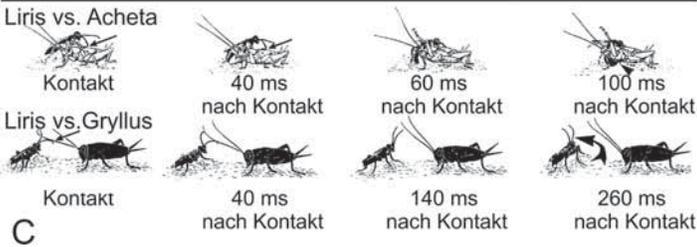
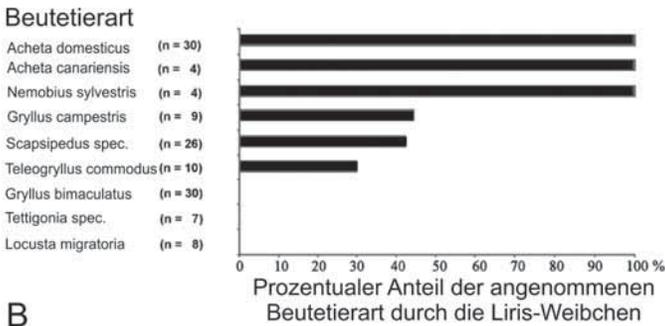
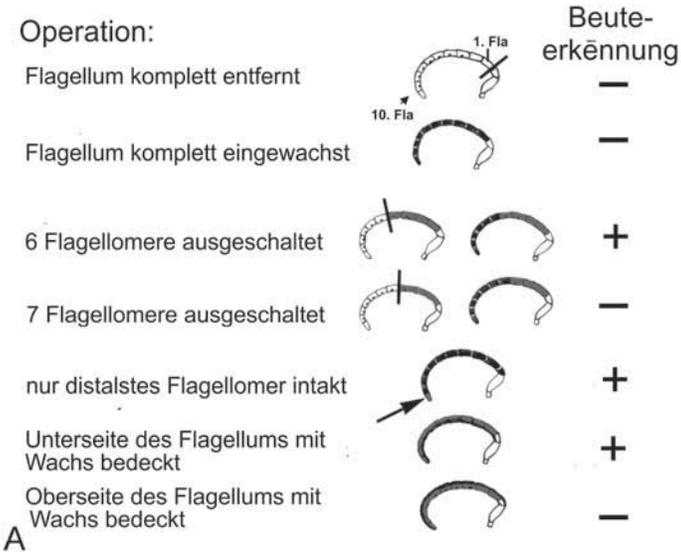


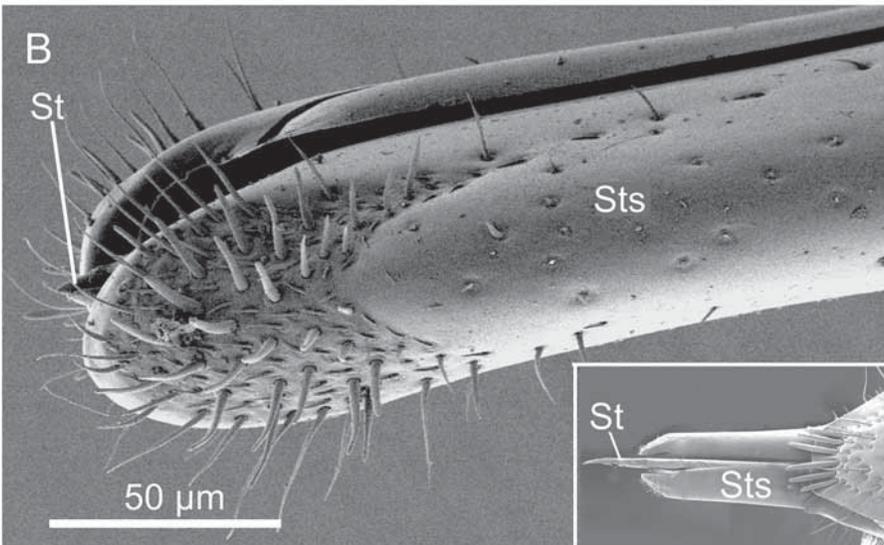
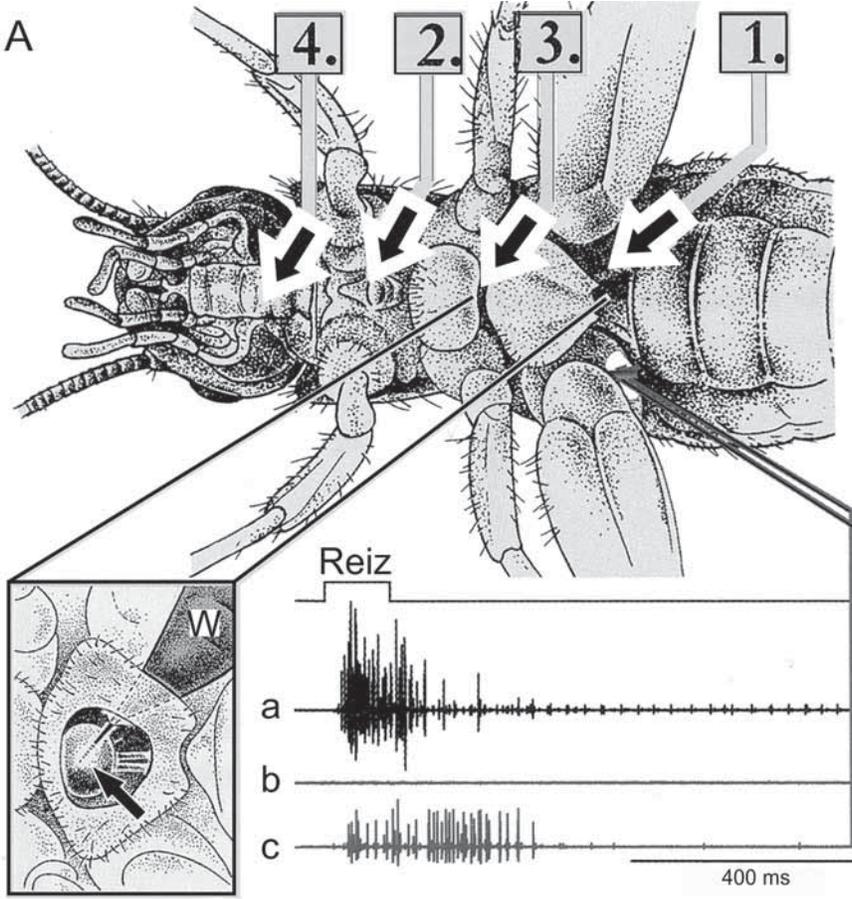
Abb. 8 **A** Fähigkeit der *Liris niger*-Weibchen, nach Ausschalten verschiedener Abschnitte der beiden antennalen Flagellen zwischen den Grillenarten *Acheta domesticus* und *Gryllus bimaculatus* zu unterscheiden. Von den sechs distalen Flagellomeren (Flagellomer 5-10) muss mindestens ein Flagellomer oder die Oberseite der antennalen Flagellen intakt sein, damit die Grabwespenweibchen die beiden Grillenarten unterscheiden können. Unterscheidung möglich (+); Unterscheidung nicht möglich (-), 1. Flagellomer (1. Fla); 10. Flagellomer (10. Fla). **B** Beutespezifität von *L. niger*. Von allen getesteten Grillenarten wurde nur *G. bimaculatus* von allen *L. niger*-Weibchen abgelehnt (Anteil der von *L. niger*-Weibchen akzeptierten Beutetiere in %; Zahl der getesteten Weibchen in Klammern). **C, D** Zeitlicher Verlauf der Beutererkennung durch Weibchen von *L. niger* nach Antennenkontakt (Pfeile) mit *A. domesticus* und *G. bimaculatus* (nach Videosequenzen). **C** Annahme und Paralyse (Pfeilkopf) von *A. domesticus* nach dem Kontakt. **D** Ablehnung und Abwenden (großer Pfeil) von *G. bimaculatus* nach dem Kontakt (A-D verändert nach ANTON & GNATZY 1998).

durch die Tatsache gestützt, dass bei den *L. niger*-Männchen, die ja nicht jagen, dieser Sensillentyp nur in geringer Zahl auf dem Antennenflagellum vorkommt (GNATZY & JATHO 2006). *S. basiconica* sind ein häufiger Sensillentyp auf den Antennen von verschiedenen Insekten, besonders von Lepidopteren und Hymenopteren. Die Feinstruktur der *S. basiconica* von *L. niger* ist jedoch recht ungewöhnlich (Abb. 7D, E) (GNATZY & JATHO 2006; Gnatzy unpubl.), stimmt aber mit der von verschiedenen anderen Grabwespenarten (MARTIN 1986) überein. Jedes *S. basiconicum* wird von vielen bipolaren chemosensitiven Sinneszellen innerviert (bei *L. niger*: über 120). Ihre mehrfach verzweigten äußeren Dendritensegmente enden an der Spitze des Sensillenhaarschaftes unterhalb einer ovalen Platte mit winzigen Poren. Dadurch unterscheiden sich die basiconischen Sensillen auf den Antennen von *L. niger* substanziell von typischen olfaktorischen Sensillen (bei denen mehr oder weniger der gesamte Haarschaft Poren aufweist) und von typischen Kontaktchemorezeptoren (mit nur einem, bis zu 1 µm großen, gustatorischen Porus an der Spitze des Haarschaftes) (s. Übersicht bei ALTNER & PRILLINGER 1980). Die Notwendigkeit eines direkten Kontakts zwischen den Flagellen der *L. niger*-Weibchen und der potenziellen Beute stützt unsere Annahme, dass die *S. basiconica* von *L. niger*, trotz ihres ungewöhnlichen Baus, als Kontaktchemorezeptoren fungieren. Die gleiche Rolle der *S. basiconica* auf den Antennen der Honigbiene *Apis mellifera* wurde von MARTIN (1965) in einem anderen

Verhaltenskontext (topochemische Orientierung) diskutiert. Die Topographie der *S. basiconica* ist ebenfalls korreliert mit dem Wirtsfinderverhalten von *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera, Braconidae) (NORTON & VINSON 1974) und *Itopectis conquisitor* (Hymenoptera, Ichneumonidae) (BORDEN et al. 1973). Elektrophysiologische Experimente, um den adäquaten Reiz für die Sinneszellen der *S. basiconica* von *A. mellifera* und *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae) herauszufinden, blieben jedoch bisher erfolglos (s. LACHER 1964; DUMPERT 1972).

Für die Beuteerkennung scheint eine attraktive Substanz auf der Cuticulaoberfläche von *Acheta domesticus*, dem bevorzugten Beutetier, entscheidend zu sein. Diese Substanz ließ sich mit polaren Lösungsmitteln (z. B. Wasser) abwaschen und/oder übertragen. So konnten Grillen der Art *Gryllus bimaculatus*, die sonst stets als Beute abgelehnt wurden, für *Liris*-Weibchen attraktiv gemacht werden, indem man sie zunächst gewaschen und dann für kurze Zeit mit einer größeren Zahl von *A. domesticus* in Kontakt gebracht hatte. Umgekehrt ließen sich in gleicher Weise *A. domesticus*-Grillen für *L. niger*-Weibchen unattraktiv machen (weitere Details bezüglich der Beute-Spezifität der *L. niger*-Weibchen, s. GNATZY 1996; GNATZY & ANTON 1998). Die Rolle von cuticularen Lipiden als intra- und interspezifische Botenstoffe ist für verschiedene Insektenarten nachgewiesen (s. Übersicht bei HOWARD & BLOMQUIST 1982). Für Honigbienen (*A. mellifera*) wird angenommen, dass die Verwandtschaftserkennung im Nahbereich nur auf schwerflüchti-

Fig. 8 A Ability of *Liris niger* females to discriminate between the cricket species *Acheta domesticus* and *Gryllus bimaculatus* after ablation of different parts of both antennal flagella. One of the six distal flagellomeres (flagellar segments 5-10) or the upper sides of the antennal flagellomeres have to be intact to enable the wasps to discriminate between the two cricket species. Discrimination possible (+); discrimination not possible (-); 1. flagellar segment (1. Fla); 10. flagellar segment (10. Fla). **B** Prey specificity in *L. niger*. From all cricket species tested only *G. bimaculatus* was rejected (in %) by all females (number of females tested in parentheses). **C, D** Time course of prey recognition of *L. niger* female after antennal contact (arrows) with *A. domesticus* and *G. bimaculatus* (after a video sequence). **C** Acceptance and paralysis (arrowhead) of *A. domesticus* after touching. **D** Rejection and turn-away (big arrow) from a *G. bimaculatus* after touching (A-D modified after ANTON & GNATZY 1998).



gen Substanzen basiert, während leichtflüchtige Substanzen wichtige Botenstoffe bei den meisten anderen Verhaltenskontexten sind (GETZ & PAGE 1991). Von Grillen ist bekannt, dass schwerflüchtige Substanzen bei der intraspezifischen Kommunikation genutzt werden. Bei einigen Grillenarten erfolgt die Geschlechtererkennung über Kontaktchemorezeption, vorausgesetzt, die Männchen können ein arteiliges Weibchen mit ihren Antennen berühren (LOHER & RENCE 1978; HARDY & SHAW 1983; ADAMO & HOY 1994). Die Substanzen, die für die Grillen im Rahmen ihrer intraspezifischen Kommunikation eingesetzt werden, könnten so für die *L. niger*-Weibchen bei der Beuteerkennung eine Rolle spielen.

9. Das Stechverhalten der *Liris niger*-Weibchen: Wie sie eine geeignete Einstichstelle finden und ihr Gift injizieren

Die Eiablagestrategie der *L. niger*-Weibchen besteht darin, eine Grille zu jagen und die künftige Brut damit zu verproviantieren. Hat also ein Weibchen eine Grille aufgespürt und nach kurzem Antennenkontakt

als Beute akzeptiert, versucht sie, trotz der oft heftigen Abwehr der Grille (Abb. 2C) (HUSTERT & GNATZY 1985), auf deren Rücken zu gelangen und sich zu verankern, häufig, indem sie ein Hinterbein der Beute ergreift. Anschließend richtet das *L. niger*-Weibchen seine Abdomenspitze auf der Ventralseite der Grille nach vorn. Sobald es mit Hilfe seiner mit Sensillen besetzten Stachelscheiden (Abb. 9B) eine geeignete Stelle gefunden hat, sticht es zu (Abb. 3A). Der erste Stich geht in die weiche Cuticula (Intersegmentalmembran) zwischen dem Metathorakalsternit und der Coxa entweder des linken oder des rechten Hinterbeins. Das *Liris*-Gift lähmt schlagartig die beiden Hinterbeine, d. h. die Sprungbeine. Damit ist der für die Grabwespe gefährliche Abwehrkick der Beute ausgeschaltet; die Grille kann sich aber weiterhin mit ihren Vorder- und Mittelbeinen fortbewegen. Die Wespe richtet nun die Spitze ihres Abdomens auf der Ventralseite der Beute kopfwärts und sticht wiederum zu. Dieser zweite Stich erfolgt nahe der Intersegmentalmembran zwischen der Sternalplatte und den Coxen der Vorderbeine und lähmt letztere. Anschließend dreht

Abb. 9: A *Acheta domestica*, ventral. Reihenfolge der am häufigsten zu beobachtenden Stichsequenz in die drei thorakalen Ganglien und in das suboesophageale Ganglion, mit der das *Liris niger*-Weibchen sein Gift in die Beute injiziert (schwarze Pfeile). Inset: Phase des Injektionsprozesses, bei dem der Stachel (Pfeil) eines *Liris*-Weibchens (W) am weitesten in das metathorakale Ganglion der Grille eingedrungen ist (nach einer Videosequenz). Die drei Spuren zeigen die elektrische Aktivität eines Hinterbeinners derselben Grille (*A. domestica*) vor (**a**), unmittelbar (**b**) und etwa eine Stunde (**c**) nach Giftinjektion in das metathorakale Ganglion (modifiziert nach GNATZY 2001). **B** Verteilung verschiedener Typen von Sinneshaaren (Mechanorezeptoren und Kontaktchemorezeptoren) an der Spitze der beiden Stachelscheiden (STs) eines *Liris*-Weibchens; Stachel (ST); rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Inset: Von den beiden Stachelscheiden (STs) umschlossener Stachel (ST); rasterelektronenmikroskopische Aufnahme

Fig. 9: A *Acheta domestica*, ventral view. The most commonly observed stinging sequence into the three thoracic ganglia and the suboesophageal ganglion by that the *Liris niger*-female injects her venom into the prey (black arrows). Inset: Phase of the injection process, in which the sting (arrow) of a *L. niger*-female (W) has penetrated farthest into the cricket's metathoracic ganglion (after a video frame). The three traces show the electrical activity of a hindleg nerve of the same cricket (*A. domestica*) before (**a**), immediately (**b**) and about one hour (**c**) after venom injection into the metathoracic ganglion (modified after GNATZY 2001). **B** Distribution of various types of sensory hairs (mechanoreceptors and contact chemoreceptors) on the tip of the two sting sheaths (Sts) of a *L. niger*-female; tip of the sting (ST); scanning electron micrograph. Inset: The sting (ST) enclosed by the two sting sheaths; scanning electron micrograph.

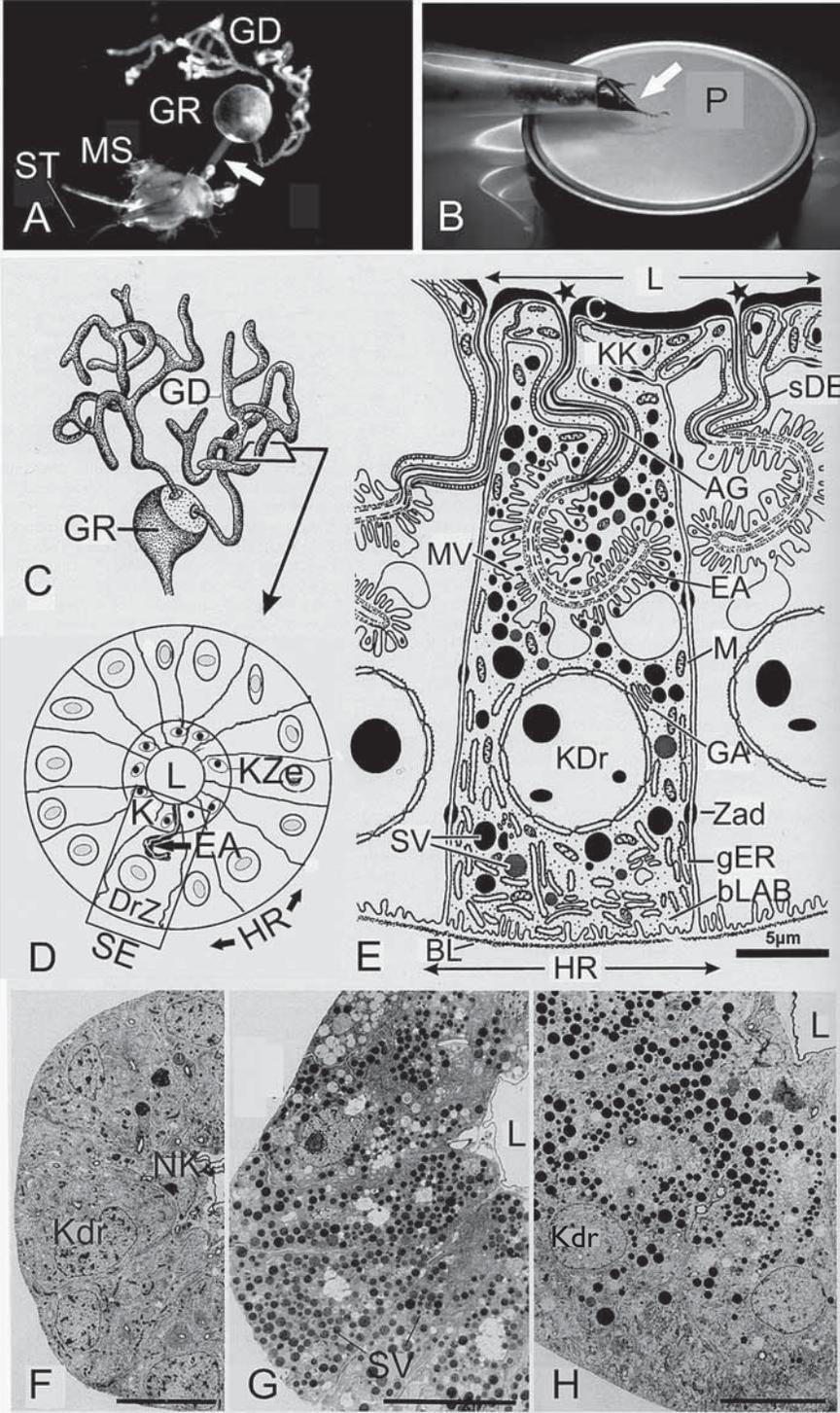


Abb. 10: A Durchlichtaufnahme eines herauspräparierten Stechapparates eines *Liris niger*-Weibchens. Die beiden Giftdrüsenschläuche (GD) enden im gemeinsamen Giftdrüsenreservoir (GR). Der Bulbus des Stachels ist durch Reste des Muskelsystems (MS) verdeckt, das der Pro- und Retraktion des Stachels dient. Bei Bedarf wird das Gift aus dem Reservoir über den Giftdrüsenangang (Pfeil) in den Stechapparat transportiert und dann via Stachel (ST) in die Ganglien der Beute injiziert. **B**, „Giftmelken“: *L. niger*-Weibchen an der Spitze einer 1-ml-Pipette (Spitze abgeschnitten). Auch in dieser Situation kann die Grabwespe die Spitze ihres Abdomens bewegen (Pfeil). Nach vorsichtiger mechanischer Reizung sticht die Grabwespe wiederholt durch die Parafilmmembran (P), die über einen kleinen hohlen Messingzylinder (Ø: 26 mm, Höhe: 50 mm) gespannt ist, und gibt dabei Gifttropfen ab (vgl. mit Abb. 11A). **C** Giftdrüsenschläuche (GD) und Giftdrüsenreservoir (GR). Die Querschnittsebene, wie sie in D zu sehen ist, ist angezeigt. **D** Querschnitt durch den distalen Abschnitt eines Giftdrüsen Schlauches. Die schematische Darstellung zeigt die ringförmige Anordnung der sekretorischen Einheiten (= Drüsenzelle und Kanalzelle) (SE, Rechteck) um das Lumen (L) des zentralen Sammelkanals. Drüsenzelle (DrZ) (vgl. mit Abb. 10 E) mit Endapparat (EA), der mit dem zentralen Lumen (L) des Giftdrüsen Schlauches über einen cuticularen Kanal (K) verbunden ist. Dieser Kanal wird durch die Kanalzellen (KZe) gebildet. Hämolympfraum (HR). **E** Rekonstruktion der Feinstruktur einer sekretorischen Einheit eines Giftdrüsen Schlauches 15 d nach der Imaginalhäutung (vgl. mit G). Basallamina (BL), basales Labyrinth (bLAB), Cuticula (C), Ausführgang (AG), Golgiapparat (GA), granuläres endoplasmatisches Reticulum (gER), Hämolympfraum (HR), Lumen des Sammelkanals im Zentrum des Giftdrüsen Schlauches (L), Mitochondrium (M), Mikrovilli (MV) um den Endapparat (EA), Kern der Kanalzelle (KK), Kern der Drüsenzelle (KDr), elektronendichte sekretorische Vesikel (SV), septierte Desmosomen (sDe), Zonula adhaerens (Zad), Öffnung des Ausführganges in das zentrale Lumen (Stern). **F-H** Feinstruktur von Giftdrüsen Schlauchen; Querschnitte: (**F**) 0-1 Tag nach der Imaginalhäutung; (**G**) 15 d nach der Imaginalhäutung; (**H**) 30 d nach der Imaginalhäutung. Man beachte das Fehlen von elektronendichten sekretorischen Vesikeln (SV) in den Drüsenzellen in F, das Auftreten von elektronendichten Vesikeln in G und die Verteilung der elektronendichten Vesikel in H. Lumen des Sammelkanals im Zentrum des Giftdrüsen Schlauches (L), Kern der Kanalzelle (NK), Kern der Drüsenzelle (KDr), sekretorische Vesikel (SV). Maßstab: 10 µm (F-H verändert nach GNATZY & VOLKNANDT 2000).

Fig. 10: A Transmitted light micrograph of a dissected sting apparatus of a *Liris niger* female. Both venom gland tubules (GD) terminate in a common venom reservoir (GR). The bulbus of the sting is masked by residues of the muscular system (MS) serving the sting's pro- and retraction. If necessary, the venom is transported out of the reservoir through the ductus venatus (arrow) in the sting apparatus and then injected via the sting (ST) into the ganglia of the prey. **B** "Venom-milking": *L. niger* female on top of a 1ml pipette (with the terminal tip cut off), which allows the wasp to move its abdomen (arrow). Following gentle mechanical stimulation the wasp stings repeatedly through the parafilm-membrane (P), which is tightened on top of a small hollow brass cylinder (Ø: 26 mm, height: 50 mm) secreting venom droplets (cf. with Fig. 11A). **C** Free tubules of venom gland (GD) and venom reservoir (GR). The plane of the cross section as in fig. D. **D** Schematic drawing of a cross section through the distal part of a venom gland tubule showing the arrangement of the secretory units (= secretory cells and duct cells) (SE, rectangle) around the lumen (L) of the central collecting canal. Secretory cell (DrZ) (cf. with Fig. E) with end apparatus (EA) that is connected to the central lumen (L) of the free tubules via a cuticular ductule (K) secreted by the duct cell (KZe). Haemolymph space (HR). **E** Reconstruction of the ultrastructural organization of a secretory unit of a venom gland tubule 15 d after imaginal ecdysis (cf. Fig. G). Basal lamina (BL), basal labyrinth (bLAB), cuticle (C), ductule (AG), Golgi apparatus (GA), granular endoplasmic reticulum (gER), haemolymph space (HR), lumen of the collecting canal within the centre of the venom gland tubule (L), mitochondrium (M), microvilli (Mv) around the end apparatus (EA), nucleus of the duct cell (KK), nucleus of the secretory cell (KDr), electron-dense secretory vesicles (SV), septate desmosomes (sDe), zonula adhaerens (Zad), opening of the cuticular ductule into the central lumen (asterisk). **F-H** Fine structure of venom gland tubules; cross sections: (**F**) immediately after imaginal ecdysis (**G**), 15 d after imaginal ecdysis (**H**), about 30 d after imaginal ecdysis. Note the absence (F), the appearance (Fig. G) and the distribution of electron-dense secretory vesicles (SV) within the secretory cells (Fig. H). Lumen (L) of the collecting canal within the centre of the venom gland tubule, nucleus of the duct cell (NK), nucleus of the secretory cell (KDr), secretory vesicles (SV). Bars 10 µm (F-H modified after GNATZY & VOLKNANDT 2000).

das *L. niger*-Weibchen sein Abdomen nach hinten und setzt den dritten Stich, nun in die Intersegmentalmembran des Mesothorax. Sind auf diese Weise auch die Mittelbeine der Grille gelähmt, fällt diese meist auf die Seite. Nach einer kleinen Pause folgt der letzte Stich in die Halsregion zwischen Kopf und Prothorax (in den Bereich des Suboesophagealganglions) (Abb. 3A), wodurch die Mundwerkzeuge und die Mandibeln der Grille gelähmt werden. Diese Stichfolge (Abb. 9A) ist mehr oder weniger stereotyp. Gelegentlich wird jedoch die Reihenfolge des zweiten und dritten Stiches vertauscht; manchmal werden auch zusätzliche Stiche gesetzt oder der letzte Stich fällt aus. Auf jeden Stich folgt gewöhnlich ein kurzes Zucken der betroffenen Beinglieder. Unterbleibt einer der vier Stiche, wird die Motorik des entsprechenden Körpersegments nicht beeinträchtigt. Nach einer vollständigen Stichsequenz können die Beine der Grille deren Gewicht nicht mehr tragen, sie fällt daher um und verharrt, auf dem Rücken liegend, still am Boden (STEINER 1962, 1986; GNATZY et al. 1992; GNATZY & OTTO 1996). Wenn die *L. niger*-Weibchen stechen, geschieht dies ohne optische Kontrolle. Die Frage ist also: Wie lokalisieren sie diese Stellen? Vergleicht man den Stechapparat von Honigbienen mit dem von *L. niger* oder anderen Grabwespenarten, fällt ein Unterschied sofort auf: Die Stachelscheiden der Bienen haben nur eine dünne Cuticula und besitzen innen und außen keine Sinnesorgane (GNATZY, unpubliziert). Da Bienen ihren Wehrstachel relativ unspezifisch einsetzen, benötigen sie keine besondere sensorische Leistungsfähigkeit zum Auffinden der Einstichstelle. Demgegenüber sind die Stachelscheiden von Grabwespen, wie etwa die von *L. niger* (Abb. 9B) (GNATZY 1996) und *Philanthus triangulum* (RATHMAYER 1962), stark sklerotisiert und mit zahlreichen Sinnesorganen besetzt: Unsere elektronenoptischen Untersuchungen ergaben, dass an der Spitze der Stachelscheiden von *L. niger*-Weibchen

insgesamt gut 200 Sensillen (drei Typen von Kontaktchemorezeptoren, zwei Typen von ausschließlich mechanosensitiven Haaren) lokalisiert sind. Zusätzlich haben wir im Inneren des Stachels Skolopodialorgane gefunden (PFEIL & GNATZY, unpubl.). Die Verteilung der Sensillen auf der Stachelscheide spricht dafür, dass zuerst die Mechanorezeptoren und anschließend die mehr seitlich sitzenden Kontaktchemorezeptoren mit der Ventralseite der Beutetiere in Berührung gebracht werden. Ein *L. niger*-Weibchen sticht also erst zu, wenn es eine geeignete dünne Einstichstelle in der im Übrigen stark sklerotisierten Cuticula der überwältigten Beute gefunden hat.

10. Der Giftdrüsen- und Stechapparat der *Liris niger*-Weibchen

Der Giftdrüsenapparat (Abb. 10) der *L. niger*-Weibchen liegt im Abdomen zwischen Nervensystem und Enddarm. Es ist ein modifizierter orthopteroider Ovipositor, der dem Stechapparat aller Hymenopteren zugrunde liegt (MASCHWITZ & KLOFT 1971). Gleich dem von anderen Aculeaten besteht er aus drei Elementen, (1) einem Drüsenteil mit der Giftdrüse (Abb. 10A) und der Dufour-Drüse (GNATZY & VOLKANANDT 2000; GNATZY et al. 2004), (2) einem cuticularen Injektionsapparat und (3) den neuromuskulären Elementen, welche die Funktionen der Drüsen und Skelettelemente synchronisieren und das ganze System in Bewegung setzen. Die Giftdrüse selbst besteht aus zwei bäumchenartig verzweigten Drüsenschläuchen, die in einem gemeinsamen großen Reservoir münden (Abb. 10A). Die beiden Giftdrüsenschläuche, die zuführenden Gänge zum Giftreservoir und die Kappenregion innerhalb des Reservoirs werden von Drüseneinheiten vom Typ 3 (entsprechend der Nomenklatur von QUENNEDEY 1998) gebildet. Das Cytoplasma in den mittleren und distalen Abschnitten der Giftdrüsenzellen weist ein ausgeprägtes, raues endoplas-

matisches Retikulum auf, wie es für Zellen typisch ist, die Proteine produzieren. (Abb. 10E) (GNATZY & VOLKNANDT 2000). Die Sekretionsprodukte der Giftdrüenschläuche gelangen über einen mit Cuticula ausgekleideten Zentralkanal zum Reservoir. Beim Stich wird das Gift durch Pumpbewegungen über den Giftdrüsenangang in den Stachelkolben gepumpt. Der Giftapparat von *L. niger* gehört somit zum Ventilpumpentyp, im Gegensatz zum Injektionstyp, wie er beispielsweise für Faltenwespen typisch ist (VAN MARLE & PIEK 1986).

Die Frage, wohin die Grabwespen ihr Gift injizieren, ob direkt ins Zentralnervensystem oder nur in die Körperhöhle, wird seit langem sehr kontrovers diskutiert (s. STEINER 1986; GNATZY 1996). Um diese Frage für *L. niger* zu klären, haben wir Grillen jeweils ein „Fenster“ in das Metathorakalsternit (sklerotierter Bereich auf der Ventralseite des dritten Thoraxsegments) geschnitten und gleichzeitig elektrophysiologisch den Zeitpunkt der Giftwirkung auf das Zentralnervensystem der Grille festgestellt (Abb. 9A) (GNATZY & HEUSSLEIN 1986; FERBER et al. 1999). Unter mikroskopischer Kontrolle haben wir den Weg des knapp 2 mm langen *Liris*-Stachels im Grillenkörper verfolgt und das mit einer Videokamera dokumentiert. Auf diese Weise ließ sich nachweisen, dass die *L. niger*-Weibchen tatsächlich in die Ganglien stechen (Inset: Abb. 9A). Das deckt sich mit dem Befund, dass das *Liris*-Gift mit seinem Anteil an hochmolekularen Polypeptiden (s. u.), auf die Außenhülle (Neurilemm) eines Grillenganglions aufgebracht, nicht in dessen Inneres einzudringen vermochte und/oder das Verhalten der Grillen beeinflusste (GNATZY et al. 1992; s. Fig. 39 b in GNATZY 1996; GNATZY & OTTO 1996; FERBER et al. 1999). Im Unterschied dazu entfaltet das Gift des Europäischen Bienenwolfs, *Philanthus triangulum*, mit seinen überwiegend niedermolekularen Bestandteilen (PIEK et al. 1980) seine volle Giftwirkung bereits, wenn es durch einen Stich in die Hämolymphe

der Biene gelangt. Die Stichstelle, die meist in einem Bereich zwischen den Coxen der Vorderbeine der Biene liegt, garantiert, dass die Giftwirkung, also die Lähmung der Bienenmuskulatur, sehr schnell und vollständig eintritt. Nur ausnahmsweise stechen die *P. triangulum*-Weibchen in die Bienenganglien (RATHMAYER 1962).

11. Das *Liris*-Gift: Biochemische Aspekte, Wirkung auf das Nervensystem der Grille und Wirkmechanismen

Mit Hilfe von SDS-Gelelektrophorese und durch Silberfärbung ließen sich im Gift und in Gifttropfen von *Liris niger* zahlreiche Polypeptide in der Größenordnung von 3,5 bis 120 kDa nachweisen (GNATZY & VOLKNANDT 2000), wobei das größte Polypeptid als ein breites Band mit einer Molekularmasse von 90 kDa wandert (Abb. 11B). Weitere Hauptbestandteile des Giftes haben ein Molekulargewicht von 32, 40 und 70 kDa. Ein damit weitgehend übereinstimmendes Polypeptidmuster weisen die löslichen Anteile der Giftdrüenschläuche auf, insbesondere was deren Hauptbestandteile betrifft. Die Übereinstimmung im Polypeptidmuster zeigt sich besonders deutlich, wenn man mit feinen Glaskapillaren die löslichen Komponenten direkt aus den Giftdrüenschläuchen entnimmt und dann untersucht. Zwei Proteine mit hoher Molekularmasse sind allerdings in den Gifttropfen nicht nachweisbar. Darüber hinaus ist ein kleines Polypeptid mit einem Molekulargewicht von 3,5 kDa, das mit der Kapillarmethode gewonnen wurde, lediglich im Gift nachweisbar, das durch „Melken“ gewonnen wurde. Obwohl sich auch für die Dufour-Drüse zahlreiche lösliche Polypeptide nachweisen ließen, ist deren Polypeptidmuster, im Vergleich zu dem der Giftdrüse, bemerkenswert verschieden (Einzelheiten s. GNATZY et al. 2004). Bei den Polypeptiden der Giftdrüse handelt es sich um Glykoproteine. Größere dieser Lectin bindenden

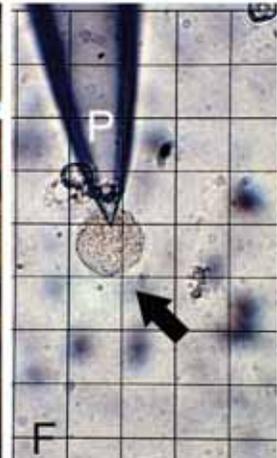
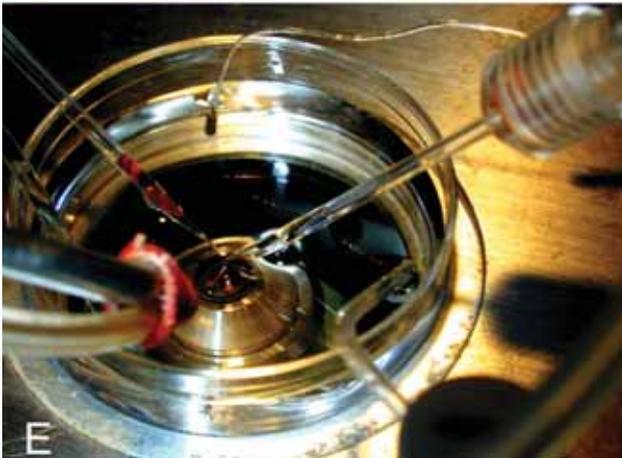
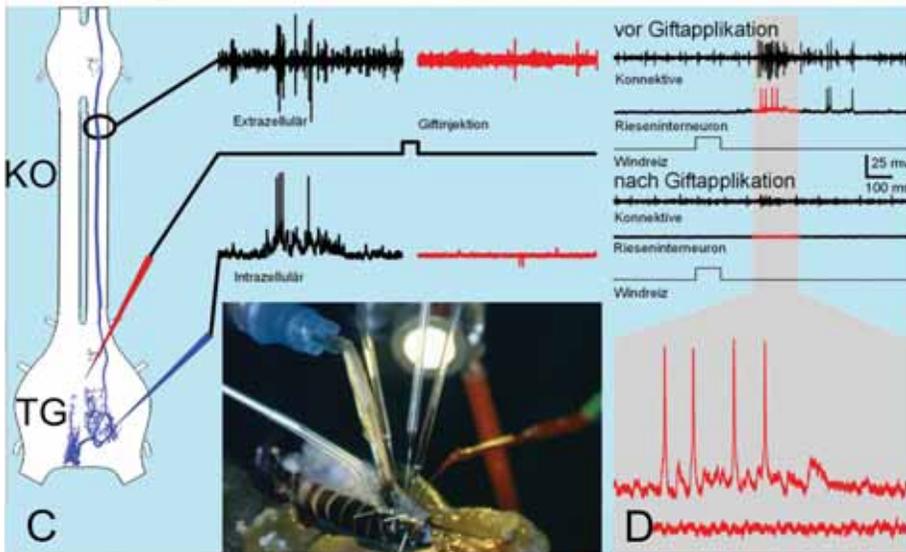
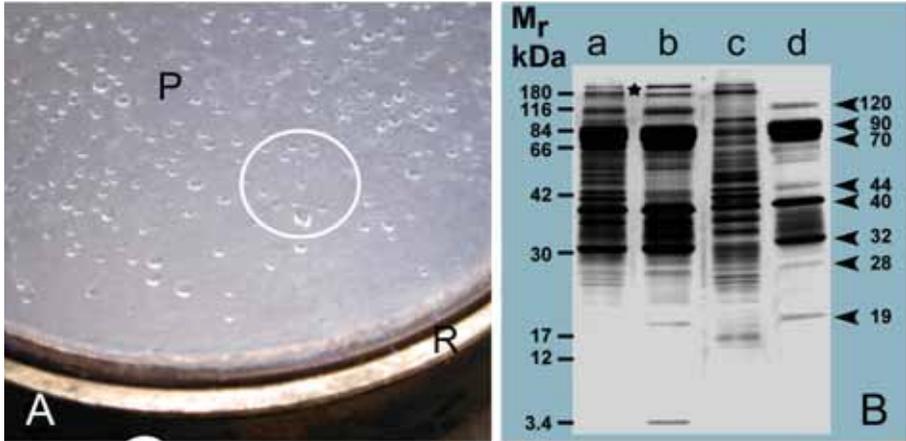


Abb. 11: **A** Durchsichtige Gifftropfen (weißer Kreis) auf der Innenfläche der Membran aus Parafilm (P) nach dem „Melken“ eines *Liris*-Weibchens. Außenwand des Messingzylinders (R). **B** Vergleich der Polypeptidmuster der löslichen Komponenten in der Giftdrüse (**a, b**) und der Dufour-Drüse (**c**) von *Liris niger*. Proteinmuster von Gifftropfen (**d**). Die Polypeptidzusammensetzung der Gifftropfen und der löslichen Komponenten der Giftdrüse ist sehr ähnlich. Hochmolekulare Komponenten, die in Gifftropfen nicht nachweisbar sind (Stern). Größere Komponenten des Giftes mit ihrem Molekulargewicht (Pfeilköpfe rechts). Das Proteinmuster der Inhalte der Dufour-Drüse (**c**) unterscheidet sich deutlich vom dem der Giftdrüse (**a, b**). Molekulargewicht von Proteinen, die zur Kalibrierung genutzt wurden (links) (verändert nach GNATZY & VOLKHANDT 2000). **C** Schematische Darstellung der Ableitsituation, mit der die Daten zur Giftwirkung auf das Cercalsystem der Grillen gewonnen wurden. Die elektrische Aktivität in einzelnen Rieseninterneuronen (blau) im Terminalganglion (TG) einer Grille (*Acheta domestica*) wurde intrazellulär (blaue Elektrode) vor (schwarz unterlegt), während und nach (rot unterlegt) der Injektion von *Liris*-Gift (rote Elektrode) abgeleitet. Gleichzeitig wurde auch die elektrische Aktivität im Konnektiv (KO) extrazellulär abgeleitet (schwarze Elektrode). Inset: Aufpräparierte Grille (*A. domestica*), bei der gerade die elektrische Aktivität von Rieseninterneuronen im Terminalganglion abgeleitet wird. Nb. Mikrokapillaren für Ableitung und Giftapplikation (verändert nach GNATZY & FERBER 1999). **D** Cercalsystem einer Grille vor und nach Giftapplikation auf einen Windreiz. Nur vor der Giftapplikation wird der Windreiz mit einer Salve von Aktionspotenzialen im Cercalsystem beantwortet. Vergleicht man die intrazellulär abgeleitete Antwort eines Rieseninterneurons (rot) vor und nach der Gifteinjektion, verschwinden außer den Aktionspotenzialen auch postsynaptische Potenziale, d. h. die elektrische Aktivität im betroffenen Ganglion kommt durch die Blockade von Signalübertragung und Signalweiterleitung vollständig zum Erliegen. Inset unten, grau hinterlegt: Vergrößerte Ansicht der Aktivität eines Rieseninterneurons vor und nach Giftapplikation (C und D verändert nach GNATZY & FERBER 1999). **E** Versuchsaufbau für intrazelluläre Ableitungen von Neuronen im intakten Grillenganglion mit der „single electrode voltage clamp“-Technik. **F** „Whole cell patch-clamp“-Ableitung von einem Neuron (Pfeil; $\varnothing \sim 10 \mu\text{m}$) aus einer Kultur eines Grillenganglions. Austrittsöffnung der Patch-Pipette (P) $\sim 1 \mu\text{m}$.

Fig. 11: **A** Secreted clear venom droplets (white circle) adhering to the inner surface of a parafilm-membrane (P); external wall of the brass-cylinder (R). **B** Comparison of the polypeptides of soluble constituents derived from venom gland (**a, b**) and Dufour's gland (**c**) of *Liris niger*. Lane (**d**) illustrates the protein pattern of venom droplets; note the rather similar polypeptide composition of venom droplets and soluble components of the venom gland. High molecular mass components not detectable in the secreted venom (asterisk). Major components of the venom with their respective apparent molecular masses (arrowheads on the right). The protein pattern of Dufour's gland contents (**c**) is obviously different from that of venom gland (**a, b**). Left: The apparent molecular masses of proteins used as calibration standard (modified after GNATZY & VOLKHANDT 2000). **C** Schematized recording arrangement used to obtain data about venom effects on the cercal system of crickets. The electrical activity of single giant interneurons (blue) within the terminal abdominal ganglion (TG) of a cricket (*Acheta domestica*) was recorded intracellularly (blue electrode) before (black coloured), during and after (red coloured) injection of *Liris* venom (red injection electrode). Simultaneously the electrical activity within the connective (KO) was recorded extracellularly (black electrode). Inset: Dissected preparation of a cricket (*A. domestica*). In this case the electrical activity of giant interneurons was recorded in the terminal ganglion. Note the micro capillaries for recording and venom application. **D** Response of the cercal system of a cricket following an air puff before and after venom application. Only before venom application stimulation by an air puff causes a burst of action potentials in the cercal system. When comparing the responses of a giant interneuron (red) recorded intracellularly before and after venom application not only the capacity to produce action potentials but also the generation of postsynaptic potentials is lost. Thus, the electrical activity in the affected ganglion stops completely by the blockade of signal transmission and signal propagation. Inset below (grey-shadowed): Enlarged view of giant interneuron activity before and after venom application (C and D modified after GNATZY & FERBER 1999). **E** Set-up for intracellular recordings from neurons in an intact cricket ganglion under single electrode voltage clamp. **F** Whole patch-clamp recording from a cultured neuron (arrow; $\varnothing \sim 10 \mu\text{m}$) of a cricket ganglion. Outlet of the patch-pipette (P) $\sim 1 \mu\text{m}$.

Proteine wandern bei 28, 32 und 90 kDa, wobei das mit 90 kDa die deutlichste Bande liefert. Das abgegebene Gift enthält also ausschließlich Polypeptide, die als lösliche Bestandteile in den Giftdrüsen-schläuchen gebildet werden.

Die durch das *Liris*-Gift hervorgerufenen Wirkungen auf das ZNS von Grillen lassen sich in zwei Phasen untergliedern: Direkt nach einer erfolgreichen Stichsequenz sind die Grillen vollständig gelähmt. Diese erste Phase der totalen Paralyse kann bis zu einer Stunde andauern und geht dann allmählich in die zweite Phase oder irreversible transiente Paralyse über, die für den Rest des Lebens der Grillen bestehen bleibt. In dieser Phase können sich die Grillen zwar koordiniert bewegen, verharren aber trotzdem weitgehend bewegungslos, d. h. sie zeigen keine spontane Laufaktivität. Bei Grillen in diesem Zustand lassen sich Reaktionen nur durch starke äußere Reize auslösen (die Grille wird zur „reflex machine“; s. STEINER 1986). Die anfängliche totale Paralyse der Grillen ist also reversibel und geht dann in eine transiente irreversible Paralyse über.

Wir haben zunächst die Mechanismen untersucht, die die kurzzeitige vollständige Paralyse im Nervensystem der gelähmten Grille bewirken. Das war nur möglich, weil wir die Giftwirkung experimentell auch unter *in vitro*-Bedingungen untersuchen konnten (GNATZY & FERBER 1999; FERBER et al. 1999). Das für solche Experimente benötigte Gift gewannen wir durch „Melken“ der *Liris*-Weibchen (Abb. 10B, 11A) (Angaben zur Methode s. GNATZY & VOLKNANDT 2000). Das Gift wurde dann bei den Experimenten durch einen kurzen Pressluftpuls mittels einer Mikrokapillare in jeweils eines der Grillenganglien injiziert (Abb. 11C). Nur so ließen sich die Aktivität von einzelnen identifizierten Neuronen im ZNS der Grillen vor und nach der Giftapplikation feststellen und die Wirkmechanismen des *Liris*-Giftes aufklären (Abb. 11C-F).

Fazit: Unabhängig davon, wie das Gift injiziert wurde (durch das *L. niger*-Weibchen selbst oder experimentell durch Mikroinjektion), bestand die erste physiologisch nachweisbare Wirkung des Giftes zunächst in einem dramatischen Anstieg der Entladungsrates der Nervenzellen im „gestochenen“ Ganglion. Dies führte dazu, dass sich die Muskulatur des betroffenen Segments krampfartig kontrahierte und damit die Bewegungen der Grillenextremitäten unterbunden wurden. Normalerweise klang diese Phase gesteigerter Erregung nach weniger als 30 s ab (FERBER et al. 1999); sie konnte insbesondere dann, wenn das Gift in sehr geringen Dosen injiziert wurde auch völlig ausfallen. Anschließend kam die neuronale Aktivität in den peripheren Nerven, wie auch im betroffenen Ganglion, vollständig zum Erliegen (Abb. 11C). Zu diesem Zeitpunkt ließ sich nur in den peripheren Nerven die Aktivität von sensorischen Neuronen (von Sinnesorganen) ableiten. Dieser Befund ist nicht so überraschend, da bei Insekten der größte Teil der sensorischen Neuronen (primäre Sinneszellen) im peripheren Nervensystem lokalisiert ist und die Injektion des Giftes ja in das Zentralnervensystem der Grille erfolgte. Weiterhin bestätigten diese Befunde unsere bereits zuvor gemachten Beobachtungen: Die Giftwirkung bleibt stets auf das gestochene Ganglion beschränkt, breitet sich also nicht im peripheren Nervensystem aus. Dies ließ sich durch gleichzeitiges Ableiten der elektrischen Aktivität von peripheren Nerven verschiedener Ganglien nachweisen. Durch intrazelluläre Ableitungen von verschiedenen Typen von Nervenzellen ließ sich zudem nachweisen, dass die Wirkung des *Liris*-Giftes nicht auf einen bestimmten Neuronentyp beschränkt ist. Alle von uns untersuchten Neuronentypen (wie Interneuronen, Motoneuronen, neurosekretorische Zellen) verloren als Folge der Giftinjektion die Fähigkeit, Aktionspotenziale zu erzeugen. Das Gift verhindert aber auch, dass Aktionspotenziale entlang von Axonen

weitergeleitet werden und während der totalen Paralyse die synaptische Übertragung zwischen den Neuronen des „gestochenen“ Ganglions blockiert wird (FERBER et al. 1999; FERBER et al. 2000).

Im Anschluss an die Phase völliger Inaktivität kehrte die neuronale Aktivität langsam wieder zurück. Extrazelluläre Ableitungen wie auch Verhaltensexperimente zeigten jedoch, dass die ursprüngliche Aktivität nicht mehr erreicht wurde. Dies galt selbst dann, wenn nur in ein Grillenganglion Gift injiziert wurde. Der Stich in das Unterschlundganglion ist somit entgegen früheren Annahmen (STEINER 1986) für das Entstehen von Langzeiteffekten nicht zwingend notwendig. Allerdings wird das Spontanverhalten der Grille nur dann unterdrückt, wenn das Gift in deren Unterschlundganglion injiziert wurde.

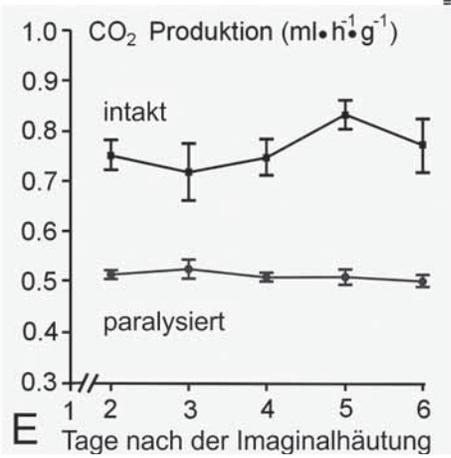
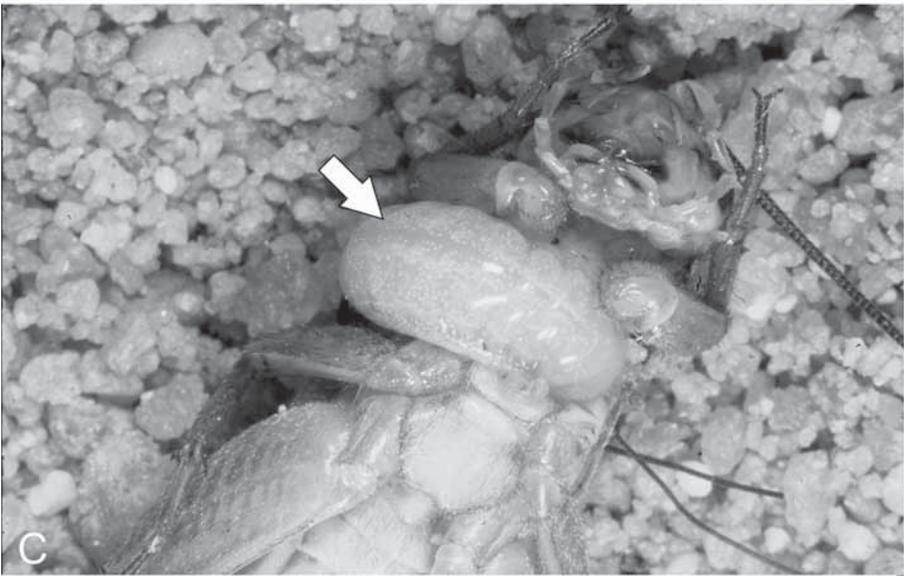
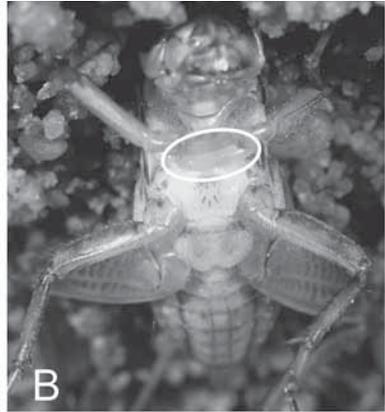
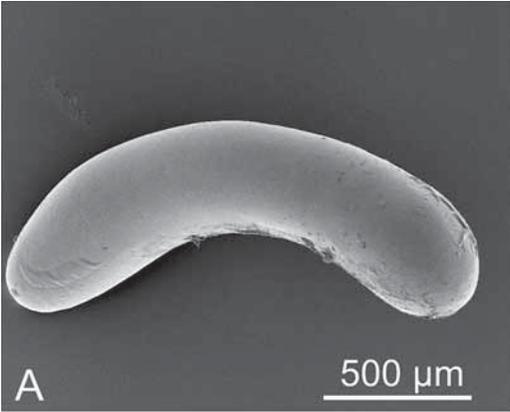
Die kurze Phase starker Erregung im Nervensystem der Grille, die jeweils einem Stich von *L. niger* folgt, kann verschiedene Ursachen haben: Unsere intrazellulären Ableitungen zeigten, dass das Membranpotenzial der Neuronen durch das *Liris*-Gift nicht beeinflusst wird (FERBER et al. 1999). Durch intrazelluläre Ableitungen von verschiedenen Nervenzelltypen konnten wir nachweisen, dass deren Eingangswiderstand durch das *Liris*-Gift nicht verändert wird. Damit ließ sich eine Erhöhung der Membranleitfähigkeit als Wirkmechanismus ausschließen (FERBER et al. 1999). Darüber hinaus haben wir Hinweise darauf, dass das Gift spannungsgesteuerte Natriumkanäle, die maßgeblich an der Entstehung und Fortleitung von Aktionspotenzialen beteiligt sind, reversibel blockiert (FERBER et al. 2000). Weiterhin ergaben unsere Experimente, dass während der totalen Paralyse die synaptische Übertragung zwischen den Neuronen des gestochenen Ganglions unterbunden wird (FERBER et al. 2000). Dies lässt sich nicht mit dem Fehlen von Aktionspotenzialen erklären, da die synaptische Übertragung durch das Neurotoxin TTX (Tetrodotoxin), wel-

ches Aktionspotenziale durch eine Blockade der spannungsgesteuerten Natriumkanäle verhindert, nicht beeinflusst wird. Weitere Experimente legen eine ebenfalls reversible präsynaptische Hemmung der synaptischen Übertragung nahe (FERBER et al. 1999).

12. Die Vorteile der Gifteinjektion für die *Liris niger*-Weibchen

Noch während die Grillen vollständig gelähmt sind, transportieren die *L. niger*-Weibchen ihre bewegungslosen Opfer zu den vorher angelegten Nestgängen. Dazu packen sie mit ihren Mandibeln die Grillen an deren Antennenbasen und schleppen sie vorwärts laufend ab (Abb. 3C). Die Unfähigkeit der paralysierten Grille, sich zu bewegen, erleichtert dabei den Transport der im Vergleich zum Jäger doch recht großen Beute. Im Nestgang legen die Weibchen jeweils ein länglich-oval geformtes Ei zwischen den Vorder- und Mittelbeinen der Grillen ab (Abb. 12B, C), nachdem sie zuvor diese Stelle mit ihren Mandibeln bearbeitet (malaxiert) hatten (Abb. 3B). Anschließend verschließen die Weibchen von außen den Nestgang.

Nach der Rückkehr der neuronalen Aktivität einer paralysierten Grille sind für die erfolgreiche Entwicklung der (unter Laborbedingungen) nach nur etwa zwei Tagen aus dem Ei schlüpfenden *L. niger*-Made zwei Faktoren lebenswichtig: Erstens sollte die Grille, wenn auch eingeschränkt, weiterleben. Denn stirbt die Grille unmittelbar nach der Paralyse, würde sie im Nestgang sehr schnell verwesen und als Folge davon würden sich die Lebensbedingungen für die Made dramatisch verschlechtern. Zweitens sollte die Grille nicht versuchen, sich zu befreien, da hierbei u.a. viel Energie verloren geht. Dieses Ziel wird durch die „Fürsorge“ des *L. niger*-Weibchens in zweifacher Weise erreicht: Der Stich in das Unterschlundganglion der Grille bewirkt ja eine irreversible Verhaltensänderung,



d.h. die Grille zeigt kein spontanes Laufverhalten mehr. Gleichzeitig wird durch die Giftwirkung ihr Sauerstoffverbrauch und damit auch ihr Energieverbrauch deutlich reduziert, wie der Vergleich der CO₂-Produktion von paralysierten mit der von nicht paralysierten Grillen erbrachte (Abb. 12E) (ROCES & GNATZY 1997). Die paralysierte Grille verliert also, obwohl sie keine Nahrung mehr aufnimmt, nur wenig an Energiereserven, die ja schließlich der *L. niger*-Made zugute kommen sollen. Unter konstanten Laborbedingungen wuchsen die Maden innerhalb weniger Tage heran, während sie in der Provence witterungsbedingt dazu wohl einige Tage länger benötigen. In dieser Zeit häuteten sie sich mehrmals. Nach etwa einer Woche fertigten sie zunächst aus Speicheldrüsensekreten ein Seidengespinnst und dann einen Kokon, der durch eingelagerte Sandkörner extrem hart ist. Die anschließend in der Puppe einsetzenden Metamorphoseprozesse führten später zur Umwandlung von der Larve zur Imago.

In der Provence paaren sich die aus den Puppen schlüpfenden Männchen oder Weibchen noch im Spätsommer bzw. Herbst. Während die Männchen nach der Kopula sterben, überdauern die begatteten Weibchen den Winter und beginnen im nächsten Frühjahr mit ihrer Jagd.

Danksagung

Ich danke all meinen Mitarbeitern und Studenten, die im Projekt mitgemacht haben und deren Beiträge geholfen haben, Einsicht in das Räuber-Beute-System „Grabwespe gegen Grille“ zu bekommen. Mein besonderer Dank gilt SYLVIA ANTON, MICHAEL FERBER und RALPH HEUSSLEIN. Ich danke KONRAD SCHMIDT und PAUL WESTRICH, die uns „Labor-Zoologen“ bei unserer ersten Exkursion in die Provence unterstützten, *Liris niger* zu finden. Für ausgezeichnete technische Assistenz danke ich HILDEGARD HENKEL, MARION STÖHR, OLAF DITTBERNER (†) und MANFRED RUPPEL. Dank auch an die Kollegen REINHOLD HUSTERT, GÜNTER KÄMPER, DIETMAR OTTO, FLAVIO ROCES, JÜRGEN TAUTZ, WALTER VOLKNANDT und STEFAN SCHULZ, mit denen ich über die Jahre verschiedene Untersuchungen im Zusammenhang mit unserem Projekt durchgeführt habe. Außerdem danke ich FRANZ HUBER für sein enthusiastisches Engagement und viele hilfreiche Diskussionen im Verlauf unserer Untersuchungen. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts und für Anmerkungen dazu danke ich den Herausgebern von „Entomologie heute“.

Viele der in den vergangenen Jahren publizierten Ergebnisse wurden dankenswerterweise durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Abb. 12: **A** Bohnenförmiges Ei von *Liris niger*; rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. **B** Ei von *L. niger*, das zwischen den Coxen der Vorder- und Mittelbeine einer paralysierten Grille (*Acheta domestica*) angeklebt ist (weiße Ellipse). **C** Aus dem Ei schlüpft nach ca. zwei Tagen die Made (Pfeil). Sie ernährt sich extraoral von der paralysierten Grille. **D** Ständig fressend erreicht die Made nach fünf bis sieben Tagen ihre volle Größe und spinnt dann mit Hilfe von Speicheldrüsensekreten einen Kokon, der durch eingelagerte Sandkörner extrem hart ist. **E** Die Stoffwechselaktivität (s. CO₂-Produktion) von paralysierten Grillen ist gegenüber nicht paralysierten Kontrolltieren signifikant niedriger (verändert nach ROCES & GNATZY 1997).

Fig. 12: **A** Bean-shaped egg of *L. niger*; scanning electron micrograph. **B** Egg of *L. niger* ventrally glued between the front and middle pair of legs of a paralysed cricket (*Acheta domestica*) (white ellipse). **C** The maggot (arrow) hatches after about two days and feeds extra-orally on the paralysed cricket. **D** Continuously eating, the maggot reaches full size in five to seven days and then, using secretions of the salivary glands, spins a cocoon which due to enclosed sand grains is exceedingly hard. **E** In contrast to non paralysed crickets the metabolic rate (s. CO₂-production) of paralysed crickets is significantly lower (modified after ROCES & GNATZY 1997).

Literatur

- ADAMO, S.A., & HOY, R.R. (1994): Mating behaviour of the field cricket *Gryllus bimaculatus* and its dependence on social and environmental cues. *Animal Behaviour* 47: 857-868.
- ALTNER, H., & PRILLINGER, L. (1980): Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and hygroreceptors and its functional significance. *International Review of Cytology* 67: 69-139.
- ANTON, S., & GNATZY, W. (1998): Prey specificity and the importance of close range chemical cues in prey recognition in the digger wasp, *Liris niger*. *Journal of Insect Behavior* 11: 671-690.
- BARTH, F.G. (1986): Zur Organisation sensorischer Systeme: die cuticularen Mechanorezeptoren der Arthropoden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 79: 69-90.
- BELL, W.J., & SAMS, G.R. (1973): Aggressiveness in the cockroach *Periplaneta americana* (Orthoptera, Blattidae). *Behavioral Biology* 9: 581-593.
- BENNET-CLARK, H.C. (1984): A particle velocity microphone for the song of small insects and other acoustic measurements. *Journal of Experimental Biology* 108: 459-463.
- BOHART, R.M., & MENKE, A.S. (1976): *Sphecids wasps of the world. A generic revision.* University of California Press; Berkeley, Los Angeles, London.
- BORDEN, J.H., MILLER, G.E., & RICHESON, J.V. (1973): A possible new sensillum on the antennae of *Itoplectis conquisitor* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Canadian Entomology* 105: 1363-1367.
- DUMPERT, K. (1972): Alarmstoffrezeptoren auf der Antenne von *Lasius fuliginosus* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 76: 403-425.
- DUMPERT, K. & GNATZY, W. (1977): Cricket combined mechanoreceptors and kicking response. *Journal of Comparative Physiology* 122: 9-25.
- EDWARDS, J.S., & PALKA, J. (1974): The cerci and abdominal giant fibres of the house cricket *Acheta domestica*. I. Anatomy and physiology of normal adults. *Proceedings of the Royal Society London B* 185: 83-103.
- FERBER, M., CONSOLAS, C., & GNATZY, W. (1999) Digger wasp vs. cricket: Immediate actions of the predator's paralytic venom on the CNS of the prey. *Journal of Neurobiology* 38: 323-337.
- FERBER, M., HÖRNER, M., CEPOK, S., & GNATZY, W. (2000): Digger wasp versus cricket: Mechanisms underlying the total paralysis caused by the predators venom. *Journal of Neurobiology* 47: 207-222.
- GAUSS, R., & PERRANDIN, W. (1970): Neufunde, Nachträge und Berichtigungen zur Hautflüglerfauna im badischen Gebiet. *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz, N F* 10: 355-363.
- GETZ, W.M., & PAGE, R.E. JR. (1991): Chemosensory kin communication systems and kin recognition in honey bees. *Ethology* 87: 298-315.
- GNATZY, W. (1996): Digger wasp vs. cricket: Neuroethology of a predator-prey interaction. Pp.1-92 in: LINDAUER, M. (ed.), *Information Processing in Animals Vol 10.* Gustav Fischer; Stuttgart New York.
- GNATZY, W., & TAUTZ, J. (1980): Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: Stimulustransmitting structures and sensory apparatus of the cercal filiform hairs of *Gryllus*. *Cell and Tissue Research* 213: 441-463.
- GNATZY, W., & HEUSSLEIN, R. (1986): Digger wasp against crickets: I. Receptors involved in the antipredator strategies of the prey. *Naturwissenschaften* 73: 212-215.
- GNATZY, W., & HUSTERT, R., (1989): Mechanoreceptors in behavior. Pp. 198-226 in: HUBER, F., MOORE, THOMAS, E., & LOHER, F.(eds): *Cricket behavior and neurobiology.* Cornell University Press; Ithaca, London.
- GNATZY, W., & JATHO, M., (2006): Die Sensillen auf den Antennen der Grabwespe *Liris niger* (Hymenoptera Sphecidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie.* 15: 417-420.
- GNATZY, W., & KÄMPER, G. (1990): Digger wasp against crickets: II A signal produced by a running predator. *Journal of Comparative Physiology* 167: 551-556.
- GNATZY, W., & OTTO, D. (1996): Digger wasp vs. cricket: Application of the paralytic venom by the predator and changes in behavioural reactions of the prey after being stung. *Naturwissenschaften* 83: 467-470.
- GNATZY, W., & FERBER, M. (1999): Jagd und Paralysisstrategien solitärer Wespen. *Biologie in unserer Zeit* 29: 223-237.

- GNATZY, W., & SCHMIDT, K. (1971): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* DeG. (Saltatoria, Gryllidae). I. Faden und Keulenhaare. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie 122: 190-209.
- GNATZY, W., & SCHMIDT, K. (1972): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* DeG. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. Journal de Microscopie 14: 75-84.
- GNATZY, W., & VOLKNANDT, W. (2000): Venom gland of the digger wasp *Liris niger*: Morphology, ultrastructure, age related changes and biochemical aspects. Cell and Tissue Research 302: 271-284.
- GNATZY, W., VOLKNANDT, W., & SCHULZ, W. (2004): Dufour gland of the digger wasp *Liris niger*: Structure and developmental and biochemical aspects. Cell and Tissue Research 315: 125-138.
- GNATZY, W., VOLKNANDT, W., OTTO, D., & HAAS, M. (1992): Digger wasp vs. cricket: Action of the predator's paralytic poison on the CNS of the prey. P. 169 in: ELSNER, N., & RICHTER D.W. (eds): Proceedings of the 20th Göttingen Neurobiology Conference 169. Thieme; Stuttgart, New York.
- HARDY, T.N., & SHAW, K.C. (1983): The role of chemoreception in sex recognition by male crickets: *Acheta domesticus* and *Teleogryllus oceanicus*. Physiological Entomology 8: 151-166.
- HEITLER, W.J. (1974): The locust jump: specialisations of the metathoracic femoraltibial joint. Journal of Comparative Physiology 89: 93-104.
- HEUSSLEIN, R., GRAS, H., & GNATZY, W. (2009): Functional coupling of cercal filiform hairs and campaniform sensilla in crickets. Pp. 203-233 in: GORB, S.N. (ed.): Functional surfaces in Biology, Vol. I. Springer; Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- HOWARD, R.W., & BLOMQUIST, G.J. (1982): Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. Annual Review of Entomology 27: 149-179.
- HUSTERT, R., & GNATZY, W. (1995): The motor program for defensive kicking in crickets: Performance and neural control. Journal of Experimental Biology 198: 1275-1283.
- LACHER, V. (1964): Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxid, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und Drohne (*Apis mellifera* L.). Zeitschrift für vergleichende Physiologie 48: 578-623.
- LOHER, W., & RENCE, B. (1978): The mating behavior of *Teleogryllus commodus* (Walker) and its central and peripheral control. Zeitschrift für Tierpsychologie 46: 225-259.
- MARTIN, H. (1965): Leistungen des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 50: 254-292.
- MARTINI, R. (1986): Fine structure and development of the large sensilla basiconica on the antennae of sphecids wasps. Tissue & Cell 18: 143-151.
- MASCHWITZ, U., & KLOFT, W. (1971): Morphology and function of the venom apparatus of insects, bees, wasps, ants and caterpillars. Pp. 31-60 in: BÜCHERL W., & BUCKLEY E.E. (eds): Venomous Animals and their Venoms, Vol. 3. Academic Press; New York.
- MURPHEY, R.K., & CHIBA, A. (1990): Assembly of the cricket cercal sensory system. Genetic and epigenetic control. Journal of Neurobiology 21: 1201-1217.
- NOIROT, CH., & QUENNEDEY, A. (1974): Fine structure of insect epidermal cells. Annual Review of Entomology 19: 61-80.
- NORTON, W.N., & VINSON, S.B. (1974): Antennal sensilla of three parasitic Hymenoptera. International Journal of Insect Morphology and Embryology 3: 305-316.
- PIEK, T. (1986): Venoms of the Hymenoptera. Biochemical, pharmacological and behavioral aspects. Academic Press; London.
- PIEK, T., MAY, T.E., & SPANJER, W. (1980): Paralysis of locomotion in insects by the venom of the digger wasp *Philanthus triangulum* F. Pp. 219-226 in: Insect Neurobiology and Pesticide Action (Neurotoxicology 79). Society of Chemical Industry; London.
- QUENNEDEY, A. (1998): Insect epidermal gland cells: Ultrastructure and morphogenesis. Pp. 177-207 in: HARRISON, F.W., & LOCKE, M. (eds): Microscopic anatomy of invertebrates, insects. Vol. 11A. Wiley; London.
- RATHMAYER, W. (1962): Das Paralyseproblem beim Bienenwolf *Philanthus triangulum* F. (Hym. Sphecidae). Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45: 413-462.
- ROCES, F., & GNATZY, W. (1997): Reduced metabolic rate in crickets paralysed by a digger wasp. Naturwissenschaften 84: 362-366.

- SCHMIDT, K. (1981): Materialien zur Aufstellung einer Roten Liste der Sphecidae (Grabwespen) Baden-Württembergs. III. Oxybelini, Larrinae (außer *Trypoxylon*), Astatinae, Sphecinae und Ampulicinae. Veröffentlichungen zu Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 53/54: 155-234.
- SCHMIDT, K., & GNATZY, W. (1972): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). III. Die kurzen Borstenhaare. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie 126: 206-222.
- STEINER, A. (1962): Etude du comportement prédateur d'un Hyménoptère Sphégien: *Liris nigra* V. d. L (= *N. p.* Panz.). Annales Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale Serie 12, 4:12: 11-26.
- STEINER, A. (1968): Behavioral interactions between *Liris nigra* van der Linden (Hymenoptera: Sphecidae) and *Gryllulus domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae). Psyche 75: 256-273.
- STEINER, A. (1976): Digger wasp predatory behavior (Hymenoptera, Sphecidae) II Comparative study of closely related wasps (Larrinae: *Liris nigra*, Palearctic; *L. argentata* and *L. aequalis*, Nearctic) that all paralyze crickets (Orthoptera, Gryllidae). Zeitschrift für Tierpsychologie 42: 343-380.
- STEINER, A. (1986): Stinging behaviour of solitary wasps. Pp. 63-160 in: PIEK, T. (ed.), Venoms of the Hymenoptera: Biochemical, Pharmacological and behavioural aspects. Academic Press; London.
- TAUTZ, J. (1989): Medienbewegung in der Sinneswelt der Arthropoden. P. 159 in: LINDAUER, M. (ed.): Information processing in Animals Vol. 6. Gustav Fischer; Stuttgart, New York.
- VAN MARLE, J., & PIEK, T. (1986): Morphology of the venom apparatus. Pp. 17-44 in: PIEK, T. (ed.): Venoms of the Hymenoptera. Academic Press; London.
- WITT, R. (1998): Wespen beobachten, bestimmen. Naturbuchverlag; Augsburg.

Prof. Dr. Werner Gnatzy
 Hesselmühle 1
 D-63695 Glauburg
 E-Mail: gnatzy@aol.com

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Gnatzy Werner

Artikel/Article: [Grabwespe gegen Grille: \(Neuro-\)Biologie einer Räuber- Beute-
Beziehung. Digger Wasp vs. Cricket: \(Neuro-\)Biology of a Predator-prey
Interaction 19-52](#)