Linzer biol. Beitr.	25/1	205-277	1.7.1993

Vergleichende Morphologie der Fovea facialis und der Stirnseitendrüse bei Apoidea und Sphecidae (Hymenoptera, Aculeata)¹

J. SCHUBERTH & K. SCHÖNITZER

A b s t r a c t : The facial fovea (=FOV) is a specialized cuticular area at the median rim of the eyes between antennal socket and lateral ocellus. 410 species from 106 genera were investigated, part of them by scanning electron microscopy. A FOV was found in all examined species of Colletidae and Andrenidae and also in several species of Halictidae (in Nomiinae and Dufoureinae), Oxaeidae, and Anthophoridae (in Exomalopsini, Eucerini, and Melectini) and in some Sphecidae. The morphology of the most interesting FOV's was comparatively described. There are always tiny pores and generally some setae. Only in *Andrena* the FOV is covered with fine, dense trichomes.

A gland in the head under the FOV ("Stirnseitendrüse") was proved in Andrena, Panurgus, Colletes, Prosopis (= Hylaeus) and Crabro. It is described histologically for several species in males as well as in females.

1 Einleitung

Am Kopf von Bienen verschiedener Gattungen kann man im Gebiet zwischen Antennenbasen, Ocellen und Komplexaugen zwei meist mehr oder weniger stark eingebuchtete Kutikulabereiche finden, die sich strukturell von der Umgebung unterscheiden. Sie liegen paarig am medianen Augenrand und kommen in den verschiedensten Größen und Formen vor. Bei

¹Diese Untersuchung ist die überarbeitete und gekürzte Version der Diplomarbeit des Erstautors, sie wurde bereits als Poster bei der internationalen Entomologentagung in Wien (1991) kurz vorgestellt.

manchen Arten können sie fast die halbe Gesichtsseite einnehmen, bei anderen erreichen sie nicht einmal Ocellengröße. In der Regel sind sie als flache Gruben oder Furchen ausgebildet, sie können aber auch als ebene Flächen oder als tiefe Spalten in Erscheinung treten. Am auffälligsten sind sie bei den Weibchen der Gattung *Andrena*, bei denen sie aufgrund ihrer samtartigen Behaarung oft schon mit bloßem Auge als schimmernde Streifen zu erkennen sind. Im allgemeinen sind sie jedoch erst nach genauerer Untersuchung mit dem Stereomikroskop zu finden und werden dementsprechend häufig übersehen.

Zum ersten Mal erwähnt werden diese Strukturen 1802 in der 'Monographia Apum Angliae' von KIRBY, der sie als "Maculae duae sericeae apud oculos" bezeichnet. Bei THOMSON (1872) werden sie als "Striga frontali" aufgeführt und, je nach Art, durch Angaben wie z. B. "S. f. angusta, nigro-fusca" (bei Andrena bicolor) ergänzt. MORAWITZ (1878) nennt sie "Augenspiegel STOECKHERT (in SCHMIEDEKNECHT 1930) "Augenstreifen" "Samtstreifen" bzw. und WARNCKE (1968) "Augenfurchen". Von PERKINS (1919) werden sie als "sensory groove, bearing a dense tomentum" beschrieben und als Gattungsmerkmal für Andrena-Weibchen angeführt. SALT (1927) verwendet z. B. schon den Ausdruck "Fovea facialis". Diese Bezeichnung ist mittlerweile in der Literatur eingeführt und wird daher auch in der vorliegenden Arbeit verwendet (abgekürzt "FOV").

Eine erste etwas ausführlichere Beschreibung der Foveae faciales findet sich bei SCHMIEDEKNECHT (1882/84) in den 'Apidae Europaeae' (wiederum bei *Andrena*): "Auf der Stirn am Innenrande der Augen befinden sich zwei seichte Längsfurchen, die mit kurzen, seidenartigen Haaren dicht bekleidet sind. Bei den Männchen sind sie nur schwach angedeutet. Die Färbung dieser Stirnstreifen ist zuweilen von Wichtigkeit zur Unterscheidung verwandter Arten; man erkennt sie am besten, wenn man den Kopf von der Seite betrachtet." Beachtenswert bei dieser Darstellung ist vor allem die Nennung der FOV bei den Männchen, denn vielfach wird (bis heute) bei Andrena die FOV nur im Zusammenhang mit den Weibchen erwähnt (z. B. HESELHAUS 1922, WARNCKE 1968, DYLEWSKA 1987).

Trotz ihrer Auffälligkeit bei den meisten Andrena-Weibchen werden die Foveae faciales in der Literatur oftmals übergangen. Das gilt in noch viel stärkerem Maße für die Männchen sowie für andere Bienengattungen, bei denen sie viel weniger ausgeprägt sind (MICHENER 1944, MITCHELL 1960, SNELLING 1981, STEPHEN et al. 1969). Dabei gibt es unterschiedliche, sich zum Teil widersprechende Angaben über das Vorhandensein der Foveae faciales bei verschiedenen Bienengattungen. Von einigen Autoren werden die Foveae für taxonomische oder phylogenetische Betrachtungen herangezogen (WARNCKE 1968, 1977, TADAUCHI 1981, 1982, 1985).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, das Vorkommen der FOV bei Apoidea und verwandten Hymenopteren zu überprüfen sowie ihre Morphologie zu vergleichen, um eine Grundlage für weitere phylogenetische Untersuchungen zu bieten.

Außerdem sollte untersucht werden, inwieweit eine von außen sichtbare FOV als Hinweis auf eine darunterliegende Drüse gedeutet werden kann. HESELHAUS (1922) konnte bei Andrena-Weibchen zeigen, daß sich hinter der FOV eine einschichtige Drüse befindet, die er Stirnseitendrüse nannte (wir schließen uns dieser Bezeichnung an). Die Ultrastruktur wurde mittlerweile von BENEDECZKY et al. (1990) untersucht. Während jedoch diese Autoren die Stirnseitendrüse bei den Männchen ausschließen, zeigen wir in der vorliegenden Untersuchung, daß auch die Männchen von Andrena eine FOV mit darunterliegender Stirnseitendrüse besitzen, die mit der FOV eine funktionelle Einheit bildet Darüber hinaus wird dieser FOV/Stirnseitendrüsen-Komplex für weitere Gattungen von Apoidea sowie Sphecidae beschrieben.

2 Material und Methoden

Für die Untersuchungen mußten vielfach die Antennen und ein Teil der Gesichtsbehaarung entfernt werden. Bei näher untersuchten Andrenen wurde außerdem jeweils bei der linken FOV mit einem zugespitzten Zahnstocher die dichte Samtbehaarung abgeschabt, bis die Kutikula freigelegt war. Bei allen Tieren wurde zunächst der Gesichtsbereich zwischen Komplexaugen, Antennenbasen und Ocelli bei geringer Vergrößerung (ca. 20- bis 90-fach) mit dem Stereomikroskop untersucht. Bei den wichtigsten Arten wurde das Gesicht mit Hilfe eines Zeichenspiegels gezeichnet. Die Größenverhältnisse der FOV wurden mit einem Meßokular ermittelt. Bei Arten, bei denen die FOV nicht oder nur zum Teil deutlich abgegrenzt ist, wurde als Grenzlinie der FOV der Übergang zwischen den unterschiedlichen Kutikulastrukturierungen innerhalb und außerhalb des fraglichen Bereichs zugrunde gelegt.

Zur Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop (REM, Tab.1) wurden die vorbehandelten Köpfe (s. o.) mit Leitsilber auf konventionelle Präparateteller geklebt,

mit Gold besputtert und, meist bei 10 kV, an einem JEOLS ISM-35 CF bzw. Philips XL-20 untersucht. Auf Ultraschallreinigung und Critical-Point-Trocknung konnte verzichtet werden.

Zur Herstellung von Semidünnschnitten der Stirnseitendrüse (SD, Tab.1) wurde jeweils ein Teil der Kopfkapsel in Kunstharz eingebettet. Dazu wurde unter dem Stereomikroskop (im 1:1-Gemisch aus Puffer und Fixierlösung, mit Peltier-Element auf ca. 0°C gekühlt) aus dem Kopf ein möglichst kleiner Bereich herauspräpariert. Dieser sollte außer der FOV noch den Scapus sowie den medianen Rand des Komplexauges zur leichteren Handhabung und Orientierung enthalten. Dieses Teilstück kam dann für 2-3 Stunden in die Fixierlösung. Nach der Fixierung (2,5% Glutaraldehyd, 2% Paraformaldehyd, 0,1 M Phosphatpuffer) und 2 Std. Nachfixierung in 1% OsO4 erfolgte die Entwässerung mit Ethanol und die Einbettung in Spurt's Medium. Die Semidünnschnitte (1 bis 2 μ m dick) wurden mit Richardson's Färbelösung oder 1%iger Phenylendiaminlösung gefärbt und mit DePeX eingedeckt. Ausgewählte Schnitte wurden an einem Zeiss-Axioplan-Fotomikroskop, z. T. mit Phasenkontrast bzw. Nomarski-Interferenzkontrast, bei 100- bis 1000facher Vergrößerung fotografiert.

Um auch ohne Semidünnschnitte sehen zu können, ob an der fraglichen Stelle ein spezielles Gewebe ausgebildet ist oder nicht, wurde das Gebiet der FOV bei Totalpräparaten (TP, Tab. 1) von innen her untersucht. Dazu wurde gleich nach der Tötung die rechte Hälfte der Kopfkapsel abgeschnitten und in 70% igem Alkohol fixiert. Die Präparation erfolgte unter dem Stereomikroskop im Alkohol, wobei alles umliegende Gewebe vorsichtig entfernt wurde, bis nur noch das Gewebe unmittelbar an der Unterseite der FOV übrig blieb.

Zur Überprüfung einer etwaigen Reizreaktion wurde bei mit Essigether frisch betäubten Tieren (RR, Tab.1) die FOV mechanisch gereizt. Dazu wurden sie mit dem Kopf auf einem Kegel aus Silicon-Knetmasse fixiert. Mit einer an der Spitze umgebogenen Insektennadel wurde dann unter dem Stereomikroskop mit steigendem Druck flach über die FOV-Region gerieben.

Da die Bezeichnungen für die einzelnen Kopfpartien bei den Bienen etwas von der üblichen Insektenterminologie abweichen, zeigt Abbildung 1 die wichtigsten Termini. Indices zum Vergleich der verschiedenen Längen- und Breitenverhältnisse der Foveae sind in Tabelle 2 angegeben.

3 Morphologie der Fovea facialis

Die Untersuchungsergebnisse zeigen bei Gattungen, bei denen zahlreiche Arten untersucht wurden, hinsichtlich der Fovea facialis (FOV) vielfach eine große Übereinstimmung bei den verschiedenen Arten. Daher werden im folgenden vor allem solche Arten näher aufgeführt, die entweder für einen bestimmten Fovea-Typ besonders charakteristisch sind oder die besonders davon abweichen. © Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

209



Abb. 1: Topographie eines Bienenkopfes (hier *Perdita octomaculata* Q), nach MICHENER (1944). Ve = Vertex (Scheitel), Oc = Ocellen, Fr = Frons (Stirn, = Supraantennalarea), Fl = Frontallinie, Ab = Antennenbasis, SAA = Subantennalarea, SCA = Supraclypealarea (Stirnschildchen), Sn = Subantennalanaht, En = Epistomalnaht, Cl = Clypeus, PA = Paraoculararea (Gesichtsseite, = Area lateralis), FOV = Fovea facialis, FB = FOV-Breite, FL = FOV-Länge, SL = Stirn-Länge, GH = Gesichts-Hälfte.

3.1 Die FOV bei Andrena-Weibchen

Alle untersuchten Weibchen (Tab. 1) der Gattung Andrena weisen deutliche Foveae auf. Sie unterscheiden sich von den Foveae aller anderen untersuchten Gattungen durch ihre charakteristische dichte Samtbehaarung und in den meisten Fällen durch ihre Größe und Auffälligkeit.

3.1.1 Form und Größe

Die Foveae erstrecken sich in allen Fällen vertikal mindestens über den der Frons benachbarten Bereich der Paraoculararea. Form und Größe variieren jedoch erheblich. Sie reichen dorsal meist in den Vertex hinein und enden ventral oft unterhalb der Höhe der Antennenbasen. Lateral liegen sie dem Komplexauge mehr oder weniger nah an und medial berühren sie nur selten die Grenze zur Frons. Die Tabelle 2 zeigt anhand der Indices typischer und extremer Arten die Variationsbreite der FOV.

Die häufigste Form ist eine mehr oder weniger langgezogene FOV, die sich am medianen Rand nach oben hin in Richtung Ocelli leicht verbreitert, während der laterale Rand in etwa parallel zum inneren Augenrand verläuft (Beispiel: *Andrena alfkenella*, Abb. 4). Der breitere dorsale Teil der FOV ist im allgemeinen weniger deutlich von der umliegenden Kutikula abgegrenzt als der schmalere ventrale. Deshalb ist das obere Ende der FOV nicht immer eindeutig definierbar. Es läßt sich jedoch meist anhand der Samtbehaarung eingrenzen. Der meist sehr schmale Bereich zwischen FOV und Komplexauge ist im allgemeinen weniger skulpturiert als die Paraoculararea, oft auch ganz glatt oder nur punktiert.

...

Die schmalste FOV wurde bei A. figurata (Abb. 7) gefunden. Da sie zudem noch sehr lang ist, ergibt sich ein besonders großer FL/FB-Index von 10,8 (Tab. 2). Sie ist klar abgegrenzt und über die ganze Länge auffallend tief eingesenkt. Eine Besonderheit ist auch das ganz leicht mediad gebogene ventrale Ende und vor allem das dorsale Ende, das zu einer schwachen Spitze ausgezogen ist.

Ebenfalls sehr schmal und rinnenartig vertieft im unteren Teil, dann jedoch nach oben zunehmend ausladender und flacher ist die Fovea z. B. bei *A. nana* (mit ca. dreifacher Breite in der oberen Hälfte, Abb. 3), bei *A. oralis* (vierfache Breite im oberen Drittel), und am extremsten bei *A. iliaca* (Abb. 10), bei der sie sich nach knapp der Hälfte um das Sechsfache verbreitert und sich bis auf einen Ocellendurchmesser dem lateralen Ocellus nähert. Diese FOV stellt im übrigen eine Ausnahme dar, denn dieser verbreiterte dorsale Teil ist so gut wie nicht in die Paraoculararea eingesenkt und bildet dadurch mit der umgebenden Kutikula eine Fläche. Er kann nur anhand der etwas feiner strukturierten Oberfläche und der (nicht sehr dichten) Trichombehaarung erkannt werden.

Bei A. bulgariensis und A. clarkella (Abb. 6) beginnt die mediane Verbreiterung der FOV bereits am ventralen Ende und erreicht dorsal fast den lateralen Ocellus. Während die FOV von A. clarkella ventral in Höhe der Antennenbasen endet, ist sie bei A. bulgariensis stark nach unten verlängert (FL/SL-Index: 1,78), so daß sie beinahe bis zur Epistomalnaht reicht. Dadurch ergibt sich eine besonders großflächige Fovea. Weitere Arten mit sehr breiten und großen Foveae sind z. B. A. rogenhoferi, A. wilkella, A. nitida, A. nycthemera, sowie A. fulva (Abb. 2), bei der die FOV besonders weit nach oben bis zur Höhe des Oberrandes der Seitenocelli reicht.

Fast wie ein rechtwinkliges Dreieck mit abgerundeten Ecken wirkt die FOV, wenn ihr medianer Rand nicht gekrümmt oder geknickt, sondern mehr oder weniger geradlinig von ventrolateral nach dorsomedial verläuft. Ein extremes Beispiel dafür bietet *A. cubiceps* (Abb. 11) mit ihrer klar abgegrenzten und auffallend kurzen FOV (FL/SL-Index: 0,82!). Sie fällt auch im Hinblick auf die Behaarung aus dem Rahmen (siehe Abschn. 4.1.2).

Seltener findet man Foveae, die nicht nach oben verbreitert sind, bei denen also die seitlichen Ränder über die gesamte Länge mehr oder weniger parallel verlaufen. Unter den Arten mit besonders schmalen Foveae ist dies zum Beispiel bei A. bisulcata und A. hystrix der Fall. Bei ihnen ist die rinnenartig vertiefte FOV auch unten etwa so breit wie die FOV von A. figurata in der oberen Hälfte. Relativ große weitgehend parallelseitige Foveae haben z. B. A. nobilis, A. athenensis und A. asiatica. Die sehr breite und besonders lange FOV von A. vaga (Abb. 12) verläuft fast über die gesamte Länge parallelseitig und verschmälert sich erst im unteren Drittel geringfügig. Sie ist flächenmäßig etwa so groß wie das gesamte Komplexauge (!), dessen medianem Rand sie sehr dicht anliegt.

Der laterale Rand der FOV verläuft nicht immer so parallel zum Augenrand wie z. B. bei *A. nobilis* oder *A. truncatilabris*. Vielfach weicht er davon ab, besonders wenn der Augenrand (von vorn gesehen) stärker konkav gebogen ist. Zwar gibt es auch hier Foveae, wie die von *A. clarkella* (Abb. 6) und *A. ovatula*, die trotzdem dem Verlauf des Augenrandes folgen. Meist zieht dann aber der laterale Rand der FOV relativ geradlinig nach ventral. Dadurch ist der Abstand FOV-Auge weiter unten oft mehr als doppelt so groß als oben, wie z.B bei *A. agilissima* (Abb. 13,14) und besonders bei *A. coitana* (Abb. 5). Nur bei wenigen Arten ist die FOV oben weiter vom Auge entfernt als unten, wie z. B. bei *A. bicolorata* (Abb. 8). Besonders deutlich ist dies bei *A. livens* der Fall, bei der die relativ schmale, kurze FOV nach oben kaum verbreitert ist, aber trotzdem fast den lateralen Ocellus erreicht. Gelegentlich findet man Arten, deren Foveae in auffälliger Weise von den üblichen Formen abweichen. Außer bei den oben beschriebenen Foveae von *A. iliaca* und *A. cubiceps* ist dies z. B. auch bei der schmalen Fovea von *A. atrata* der Fall. Bei ihr ist am dorsalen Ende ein schnabelartiger Fortsatz in Richtung des lateralen Ocellus ausgebildet. Außerdem verjüngt sie sich in der unteren Hälfte am lateralen Rand viel stärker als am medianen.

Ungewöhnlich ist auch die FOV von *A. haemorrhoa*. Bei ihr ist der scharf abgegrenzte laterale Rand in halber Höhe auffallend eingebuchtet, während der mediane in gleicher Höhe eingeknickt ist. Dadurch wird die breite obere Hälfte, die fast bis zum lateralen Ocellus reicht, wie durch einen Flaschenhals von der schmalen unteren Hälfte getrennt und es entsteht eine Form, die etwas an einen Tennisschläger erinnert. Sehr ähnlich, zumindest in Bezug auf den lateralen Rand, sind z. B. die Foveae von *A. melanodora*, *A. quintilliformis*, *A. mariae* und *A. cleodora* (Abb. 9). Bei letzterer fällt vor allem auch der völlig unübliche mediane Rand auf. Dort bildet die angrenzende Kutikula der Paraoculararea einen runzeligen Wulst, der sich etwas über den Rand der FOV schiebt. Andeutungsweise ist dies auch bei *A. mariae* der Fall.

Aus dem Rahmen fallen auch die weit nach unten reichenden Foveae von A. bicolorata und A. florentina. Es sind die einzigen, die dorsal schmäler sind als ventral. Zudem ist, besonders bei A. bicolorata (Abb. 8), die FOV knapp oberhalb der Mitte auf beiden Seiten so eingebuchtet, daß sie in etwa die Form einer langgezogenen Schuhsohle annimmt. Sie ist an dieser engen Stelle halb so breit wie an der breitesten Stelle der unteren Hälfte; der Wert der maximalen Breite in der oberen Hälfte liegt genau dazwischen (siehe Tab. 2). Der ungewöhnlich breite Zwischenraum zwischen FOV und Komplexauge fällt auch durch die grob punktierte, glänzende Kutikula besonders auf. Am dorsalen Ende ist der Abstand zum Auge mit etwa einem Ocellendurchmesser genauso groß wie der Abstand zum lateralen Ocellus. Die sonst sehr ähnliche FOV von A. florentina ist lediglich in der Mitte etwas schwächer eingebuchtet.

Bei einigen Andrena-Weibchen kommen im Gesicht gelbe bis weißliche Färbungen der Kutikula vor - sonst eher ein Merkmal, das bei den Männchen verbreitet ist. Oft sind dann diese Flecken nicht auf den Clypeus beschränkt, sondern auch im paraocularen Bereich vorhanden. Die Gelbfär-

bung geht jedoch nicht in die Kutikula der FOV über. Entweder reicht sie dorsad nur bis zum ventralen Ende der FOV, wie z. B. bei *A. schencki*, oder sie umfaßt deren Ende, indem sie an der FOV-Grenze entlangläuft. Beispiele dafür sind *A. armeniaca* und *A. fedtschenkoi*, deren kurze Foveae etwa im unteren Fünftel von der Gelbfärbung umfaßt werden.

3.1.2 Behaarung

Alle Andrena-Weibchen zeigen eine charakteristische dichte Behaarung der FOV, die in dieser Art sonst bei keiner der anderen untersuchten Gruppen gefunden wurde. Sie ist verantwortlich für den samtartigen Schimmer der FOV, der zum Teil schon mit bloßem Auge zu erkennen ist und zu ihrer Bezeichnung als "Samtstreif" (STOECKHERT 1930) geführt hat. Die gesamte Fläche der FOV wird durch diese kurze Behaarung gleichmäßig bedeckt (Abb. 13). Nur vereinzelt ragen längere Haare aus ihr heraus.

Trichome: Die Samtbehaarung besteht aus borstenförmigen unechten Haaren (= Trichome), auch wenn gelegentlich die Haarbasen so in die Kutikula eingesenkt sind, daß sie eine Alveole mit Basalring vortäuschen. Sie sind in der Regel verzweigt, wobei die Art der Verzweigung sehr vielgestaltig sein kann, auch innerhalb derselben FOV. So kommen Formen mit ein bis acht kurzen Dornen und/oder längeren Seitenästchen genauso vor wie ein- bis mehrfach gegabelte (Abb. 17). Eine bevorzugte Ausrichtung der Verzweigung ist nur bei manchen Arten zu erkennen, wie z. B. bei *A. alfkenella*, bei der die Seitenästchen schräg nach vorn zur Außenseite hin (latero-distad) orientiert sind.

Die Trichome sind meist ziemlich regelmäßig angeordnet (Abb. 13, 15, 17) und innerhalb der Foveafläche mehr oder weniger anliegend nach unten ausgerichtet, so daß sie in einem spitzen Winkel von der Kutikula abstehen (Abb. 18, 19). Dadurch wirken sie wie nach ventral gekämmt und werden bei bestimmten, eng begrenzten Blickwinkeln optisch so aufgelöst, daß unvermittelt die Kutikula der FOV zu sehen ist.

Die Länge der Trichome variiert stark, auch innerhalb derselben FOV. Vielfach kommen vor allem in der Nähe des medianen Randes Trichome vor, die etwas länger sind als die zentraler gelegenen, während am lateralen Rand eher kürzere zu finden sind. Am deutlichsten ist dies bei der FOV von *A. ovatula* zu sehen, bei der sowohl die kürzesten (15μ m) als auch mit die längsten Trichome (100μ m) aller daraufhin untersuchten Foveae

vorkommen. Eine Korrelation der Trichomlänge mit der Körperlänge der Tiere konnte nicht festgestellt werden. So sind die Trichome in der FOV von *A. nycthemera* mit 30-60 µm eher kürzer als die bis zu 80 µm langen Trichome der halb so großen *A. alfkenella*, während sie bei der gleich großen *A. fulva* etwa doppelt so lang sind.

Aufgrund ihrer geringen Länge, und weil sie mehr oder weniger flach anliegen, erheben sich die Trichome nicht bzw. (bei sehr seichten Foveae) nur wenig über das Niveau der Paraoculararea (Abb. 19). Bei der besonders tiefen FOV von *A. figurata* bleiben sie sogar darunter. Die spaltenförmige untere Hälfte dieser FOV ist so eng, daß die wenigen Trichome, die dort noch Platz haben, kaum sichtbar sind.

Der Durchmesser der Trichome ist, unabhängig von ihrer Länge, relativ konstant. Er beträgt an der Basis in den meisten Fällen etwa 2,5 bis 3 μ m (eventuelle basale Verdickungen nicht mitgerechnet). Besonders dünne Trichome (ca. 2 μ m) wurden bei *A. bicolor* und *A. nycthemera*, besonders dicke (3,5 bis 4 μ m) bei *A. nitida* und *A. cubiceps* gefunden. Der Abstand der Trichome voneinander liegt bei den meisten Arten bei etwa 5-15 μ m, wobei auch innerhalb einer FOV die Abstände eher unregelmäßig sind.

Die Dichte der Trichome variiert dementsprechend von 34-40 Trichomen pro 100 μ m² (bei *A. vaga*) bis über 105 pro 100 μ m² (bei *A. bicolor*). Meist liegt sie im Bereich von etwa 60 bis 70 Trichomen pro 100 μ m², wie z. B. bei *A. alfkenella* und *A. minutula*. Aufgrund dieser dichten Anordnung entsteht der samtene Schimmer oder seidige Glanz der FOV. Durch die dichte Samtbehaarung ist bei normaler Betrachtung der FOV von vorn die darunterliegende Kutikula nicht zu sehen. Da die Trichome aber relativ leicht abbrechen, findet man bei älteren, stark abgeflogenen Tieren manchmal nur noch eine sehr spärliche, schüttere Samtbehaarung.

Die Farben der Trichome sind sehr schwer eindeutig zu benennen, weil ihre Tönungen von vielen äußeren Faktoren beeinflußt werden (Fiederung, Licht, Hintergrund usw.). Sie reichen von schwarz (z. B. bei *A. jacobi*) über weinrot (*A. symphyti*) bis cremeweiß (*A. mariae*). Vorherrschend sind jedoch goldgelbe bis goldbraune Töne. In der Färbung stimmen die Trichome meist mit den Setae in der FOV überein, oft auch mit der Gesichtsbehaarung. Es gibt aber auch ganz unterschiedliche Kombinationen. So sind z. B. bei *A. vaga* die Trichome rostbraun, die Setae schwarz und

die Gesichtshaare grauweiß gefärbt. Die Farbwirkung der Trichombehaarung insgesamt hängt nicht nur davon ab, wie stark, sondern auch in welcher Richtung die Trichome gefiedert oder verzweigt sind. Sie wird daher erheblich vom Licht beeinflußt. Es gibt allerdings einige Arten, bei denen die Eigenfarbe der Trichome so stark ist, daß sie praktisch in jedem Blickwinkel in der gleichen Farbe erscheinen. Bei A. mariae z. B. sind die dicht stehenden und relativ langen Trichome ebenso intensiv cremeweiß gefärbt wie die Setae und die Gesichtsbehaarung. In den meisten Fällen sind die Eigenfarben jedoch so schwach, daß die Trichombehaarung insgesamt fast durchsichtig wirkt und nur bei einem bestimmten Blickwinkel sichtbar wird. Sie werden dann von Strukturfarben überlagert. Deshalb erscheint die FOV auch meist nur in einem Teil hell glänzend, während gleichzeitig der andere dunkel und matt bleibt, weil dann die dunkle FOV-Kutikula durchschimmert. Dieser Effekt hängt vom Blickwinkel genauso ab wie vom Lichteinfallswinkel, und je stärker die Wölbung des Gesichtes im FOV-Bereich, desto stärker tritt er zutage.

Die Trichombehaarung ist in typischer Weise auf die FOV beschränkt. Lediglich am dorsalen Ende kommt es relativ häufig vor, daß die Trichome sich außerhalb der FOV in einem schmalen Saum an ihrem Rand entlang fortsetzen. Bei einigen Arten, wie z. B. A. athenensis, sind zwischen dem mediodorsalen Rand der FOV und dem lateralen Ocellus Haare ausgebildet, die den Trichomen der FOV gleichen, aber viel lockerer stehen.

Aus dem Rahmen fällt die Behaarung der FOV von A. cubiceps, deren stark transparente Trichome unüblich gestaltet sind (Abb. 11). Sie verjüngen sich kaum, sondern sind über die gesamte Länge besonders dick $(3-4 \mu m)$ und z. T. ringsum sehr fein und kurz gefiedert. Dadurch erinnern sie an die übrige Körperbehaarung, die bei dieser Art fast überall nach diesem Prinzip gestaltet ist. Auch sind keine Setae zu finden, allerdings machen die Trichome schon fast einen setaeähnlichen Eindruck und verdecken möglicherweise dazwischenliegende echte Haare. Dies gilt auch für die Trichome der FOV von A. colletiformis. Sie sind sehr lang und stark gefiedert, stehen aber nicht sehr dicht. Die ganze Trichombehaarung dieser relativ großen Fovea wirkt dadurch mehr oder weniger zottig.

S e t a e : Zwischen den Trichomen ragen vereinzelt längere Haare hervor (Abb. 17, 18). Da sie in einer Alveole über Gelenkmembran und Basalring mit der Kutikula der FOV verbunden sind (Abb. 22), handelt es sich um

echte Haare (Setae). Ihre Anzahl variiert ebenso stark wie ihre Form und ihre Länge. Man kann jedoch zwei Haupttypen ausmachen:

- kurze, kräftige Setae, die im Erscheinungsbild den Trichomen gleichen, sich von ihnen aber durch ihre etwa doppelt so große Länge und Dicke unterscheiden (Abb. 17),
- lange, filigrane Setae, die 5- bis 10mal so lang sind wie die Trichome und teilweise durch die feine Fiederung an die Kopfbehaarung erinnern (Abb. 18).

Auch hier ist keine Korrelation der Setaelänge mit der Körperlänge der Tiere festzustellen. Der Durchmesser der Setae beträgt etwa knapp das Doppelte des Trichomdurchmessers und variiert wenig (ca. 3,5 bis 5,5 μ m).

Die kürzesten Setae wurden bei *A. agilissima* (Abb. 13) gefunden. Mit 45-90 μ m sind sie kaum länger als die Trichome, dafür etwa 1½ bis 2mal so dick und unverzweigt. Sie sind sehr weitläufig verteilt (ca. 10 bis 15 Stück pro FOV), und fallen nur dadurch auf, daß sie etwas aufrechter als die Trichome von der Kutikula abstehen. Bei *A. alfkenella* sind es ca. 15 bis 20 Setae pro FOV, die sehr locker verteilt sind und zum Teil fast senkrecht aus ihr herausragen (Abb.17). Sie ähneln bei etwa doppelter Länge (90-160 μ m) in Verzweigungsmustern und Struktur den Trichomen. Vergleichbare Verhältnisse findet man z. B. bei *A. coitana*, *A. hattorfiana* und *A. ovatula*.

Kurze und lange Setae können auch zusammen in einer FOV auftreten. Bei *A. bicolor* (Abb. 15) kommen neben Setae mit etwa doppelter (90-110 μ m) auch solche mit fast vierfacher Trichomlänge vor. Bei *A. nitida* findet man unregelmäßig verteilt sowohl Setae mit etwa doppelter, als auch solche mit fünffacher Trichomlänge (max. 370 μ m); die obere Hälfte der FOV enthält dabei insgesamt ca. 10mal soviele Setae wie die untere Hälfte. Bei *A. nycthemera* sind alle Setae vom langen Typ (300-380 μ m), d.h. bis zu 12mal so lang wie die Trichome, aus denen sie herausragen (Abb. 18). Weitere Arten mit zum Teil sehr langen Setae sind z. B. *A. vaga*, *A. nobilis*, *A. compta* und *A. anatolica*.

Die Setae, insbesondere die langen, brechen entsprechend leicht ab. Deshalb ist die Anzahl der (noch vorhandenen) Setae pro FOV individuell sehr verschieden. Durch Abzählen der Haare lassen sich also keine Aussagen über ihre tatsächliche Anzahl machen. So wurden in der FOV eines abgeflogenen *A. nitida*-Weibchens 12 Setae gezählt, während nach dem Entfernen der Trichome 68 Alveolen mit Basalring in der FOV-Kutikula zu sehen waren.

Vielfach ist die Paraoculararea am medianen FOV-Rand entlang mit einem Saum aus gefiederten Haaren besetzt. Diese können vereinzelt oder dicht nebeneinander stehen, kurz sein oder so lang, daß sie sich über die FOV neigen (Abb. 13, 15). Oft ist zudem die übrige Gesichtsbehaarung so stark entwickelt, daß ein Großteil der FOV davon bedeckt wird. Die langen Setae in der FOV vieler Arten werden dann, wie z. B. bei *A. nycthemera*, von diesen Haaren z. T. mehrfach berührt.

3.1.3 Kutikuläre Strukturen

Die folgenden Beschreibungen der kutikulären Strukturen in den Foveae ausgewählter Andrena-Weibchen beziehen sich auf Foveae, bei denen die Trichome und Setae mechanisch entfernt wurden, so daß nur noch deren Sockel bzw. Basalstrukturen zu sehen sind. Die Ergebnisse stützen sich in erster Linie auf Untersuchungen mit dem REM.

Grobstrukturen: Grundsätzlich unterscheidet sich die Kutikula der FOV von der der Paraoculararea durch die deutlich feinere Struktur. Sie kann eine weitgehend ebene Oberfläche aufweisen, kann aber auch durch zahlreiche Spalten und erhabene Trichomsokel zerklüftet sein. An dieser unterschiedlichen Gestaltung der Kutikulaoberfläche sind nur Epi- und Exokutikula beteiligt (Abb. 19).

Bei A. agilissima (Abb. 13) findet man auf der FOV-Kutikula außer den relativ locker verteilten Trichomsockeln (60 bis 70 pro 100 μ m²) und den Alveolen der Setae lediglich im Randbereich vereinzelt feine Spalten. Ansonsten ist die Oberfläche (abgesehen von den Poren, siehe unten) strukturlos. Sie ist jedoch nicht ganz flach, sondern schwach und unregelmäßig gewellt, besonders in der oberen FOV-Hälfte. Dabei tragen fast alle Erhöhungen einen Trichomsokel, aber nicht alle Trichome gehen aus Erhebungen hervor. Einige sind so in die Kutikula eingesenkt, daß der Eindruck entsteht, sie wären in einer Alveole befestigt. Die 10-15 echten Alveolen der Setae liegen sehr zerstreut, sind schwach trichterförmig eingesenkt und haben einen kaum ausgebildeten Basalring.

Die FOV von A. clarkella (Abb. 6) weist demgegenüber bedeutend mehr feine Spalten auf. Sie sind unterschiedlich lang (zwischen 5 und 20 μ m) und

überwiegend dorsoventrad ausgerichtet. Die wellige Struktur der Kutikulaoberfläche tendiert im dorsomedianen Randbereich zu paralleler Ausrichtung. Die Trichomsockel (ca. 50 pro 100 μ m²) werden meist von leicht kegelförmigen Erhebungen umgeben, so daß hier der Eindruck überwiegt, sie seien alveolar in die Kutikula eingesenkt. Die Basen der Setae sind sehr unauffällig, ihr Durchmesser ist mit ca. 3,5-4 μ m kaum größer als bei den Trichomen.

In der oberen, breiten Hälfte der FOV von *A. nana* (Abb. 3) ist die unregelmäßige Wellenstruktur so stark ausgebildet, daß sie fast wie die abgeschwächte Fortsetzung der Kutikulastruktur des Gesichts wirkt. Die Trichome entspringen hier fast nur den Vertiefungen, und Spalten fehlen fast ganz. Die Setae haben zum Teil gut ausgebildete basale Kutikulawülste, die jedoch nicht immer zu einem Basalring geschlossen sind. Die untere, schmale Hälfte dieser FOV ist kaum strukturiert.

Bei A. minutula (Abb. 21) wird die Wellenstruktur der FOV-Kutikula überlagert von auffällig langgezogenen und verdickten Trichomsockeln (60-70 pro 100 μ m²). Diese werden fast immer von bis zu 20 μ m langen, 0,5 μ m breiten Spalten begleitet, die oft eher an Einstülpungen erinnern (Abb. 23). Das vermittelt bei einigen Trichomsockeln den Eindruck, als wären sie in einer Kutikulatasche befestigt. Daneben sind auch sehr kurze und feinere Spalten zu finden. Eine Besonderheit dieser Art ist der deutliche Übergang vom Trichomsockel zum eigentlichen Trichom, der oft knotenartig verdickt ist. Er sieht wie eine Sollbruchstelle aus und scheint auch so zu wirken. Die deutlich ausgebildeten Basalringe der Setae werden zum Teil noch von ringförmig angeordneten Kutikula-Wülsten umgeben.

In der FOV von *A. bicolor* (Abb. 16) nimmt die Wellenstruktur der Kutikula eine mehr oder weniger gleichmäßige, in etwa dorsoventrad ausgerichtete Form an. Dieser Effekt wird unterstützt durch die zahlreichen 10 bis 50 μ m langen, max. 0,5 μ m breiten Spalten, die sich zwischen den Trichomsockeln hinziehen. Wegen der großen Anzahl der Trichome (bis zu 105 pro 100 μ m²) liegen die Trichomsockel sehr eng beieinander. Sie sind meist leicht erhaben und bilden oft Kutikulaeinfaltungen, die sich als Spalten fortsetzen. Aufgrund der bei dieser Art auffallend dünnen Setae ist der Durchmesser der Alveolen mit ca. 3μ m nicht größer als der der meisten Trichomsockel.

Bei den Foveae von A. fulva, A. ovatula und A. nycthemera ist die Wellenstruktur der Kutikula zunehmend gleichmäßiger dorsoventrad ausgerichtet. Die Erhebungen sind so in die Länge gezogen und durch feine Spalten voneinander abgegrenzt, daß sie wie dicht nebeneinander liegende Wälle aussehen (Abb. 19). Jeder einzelne Wall ist 4-12 μ m breit und bis zu 100 μ m lang, bevor er sich teilt bzw. leicht versetzt in den nächsten übergeht. Die Trichome entspringen fast durchweg den Wällen, während die Basen der Setae schwach trichterförmig in die Kutikula eingesenkt sind.

Besonders vielfältige Strukturen bietet die FOV von A. nitida. Die Wellenstruktur der Kutikula ist, vor allem im oberen Drittel, nur schwach ausgebildet. Auffallend sind die zahlreichen bogenförmig angeordneten Spalten, die sehr lang (bis über 100 µm) sein können. Sie sind z. T. extrem fein (zwischen 0.05 und 0.2 µm breit) und haben, zumindest auf der medianen Seite, meist einen deutlich sichtbaren Wulst. Besonders in der Nähe der Setaebasen können die Spalten über kürzere Strecken hinweg aufklaffen. Auch Querspalten und Y-förmige Spaltbildungen kommen vor. Bemerkenswert sind außerdem einzelne kleine Löcher (ca. 2,4 µm Durchm.), deren dorsaler Rand so nach innen gelappt ist, daß eine sichelförmige Öffnung entsteht. Die Basen der ca. 60 Setae liegen fast alle im oberen FOV-Bereich und sind so auffällig, daß sie schon mit der Lupe gut zu erkennen sind. Sie kommen, entsprechend den verschiedenen Setaetypen, in zwei Größen vor: mit 3,5-4 µm Durchmesser bei den kürzeren und mit 5-5,5 µm Durchmesser bei den längeren Setae. In beiden Fällen liegen sie in flach trichterförmigen Mulden (mit einem Außendurchmesser von bis zu 25 µm) und haben dicke Basalringe ausgebildet.

Bei A. vaga ist der größere Teil der FOV durch parallel ausgerichtete Kutikulawälle und lange Spalten relativ grob strukturiert. Etwa ab der Mitte der FOV zieht sich vom lateralen Rand her ein kleinerer Bereich nach ventral (Abb. 20), der mit seiner wesentlich flacheren und unregelmäßigen Wellenstruktur feiner strukturiert ist. Die Spalten sind hier viel kürzer (max. 50 μ m) und an beiden Rändern mit runzligen Wülsten versehen (Abb. 22). Auffallend große Setae-Basen (ca. 6-7 μ m Durchm.) mit dicken Basalringen kommen vor allem in der Nähe des lateralen Randes vor. Dagegen sind die zahlreichen Setae-Basen in der übrigen FOV mit ca. 3,5-4 μ m Durchmesser kaum größer als die der Trichome. P o r e n : Charakteristisch für die Kutikula der Foveae ist der dichte Besatz mit feinsten Poren. Sie sind erst ab etwa 1000facher Vergrößerung im REM zu erkennen. Ihr Durchmesser liegt meist im Bereich von 0,05 bis 0,1 μ m, kann aber 0,03 bis 0,15 μ m betragen. Die Öffnungen sind mehr oder weniger kreisförmig, nur selten länglich. Sie sind in der Regel schwach trichterartig eingesenkt, können aber auch durch einen erhabenen Rand leicht kraterförmig ausgebildet sein.

Bei A. minutula sind die Poren der FOV mit bis zu 0,15 μ m Durchmesser besonders groß, dafür liegen sie aber nicht sehr dicht beieinander (ca. 300 Poren pro 10 μ m²) und sind ziemlich unregelmäßig verteilt (Abb. 23). Dabei sind die meisten in kleinen Gruppen (zu 2-6) angeordnet. Poren sind auch auf dem unteren Teil der Trichomsockel und sogar im Randbereich der Spalten zu finden. Ebenso kommen sie in den trichterförmigen Vertiefungen der Setaebasen vor, aber nicht auf deren Basalringen. Bei A. bicolor und A. nycthemera sind die Poren kleiner und mit bis zu 700 pro 10 μ m² sehr viel dichter und gleichmäßiger verteilt. Besonders dicht angeordnet (über 1000 pro 10 μ m²) sind die sehr feinen Poren im glatteren Teilbereich der FOV von A. vaga (Abb. 22).

3.2 Die FOV bei Andrena-Männchen

Alle untersuchten Männchen (Tab. 1) der Gattung Andrena haben Foveae faciales, die aber erheblich kleiner sind als die der Weibchen. Sie heben sich nicht klar von der Umgebung ab und sind deshalb bei den meisten Arten nur sehr schlecht zu erkennen. Oft ist nicht einmal eine flache Delle zu sehen, so daß sie im Stereomikroskop nur erahnt werden können. An der vermuteten Stelle ist, neben der schwächeren Skulpturierung der Kutikulaoberfläche, meist auch deren Behaarung mit kurzen trichomähnlichen Haaren ein Hinweis auf die FOV. Nähere Untersuchungen mit dem REM zeigen dort eine deutlich glattere Kutikula mit Poren. Semidünnschnitte bestätigen, daß es sich dabei um dieselbe Gewebeart handelt (Abb. 43). Aufgrund der normalerweise nicht eindeutig definierbaren Begrenzung der FOV lassen sich keine genauen Längen- und Breiten-Verhältnisse ermitteln. Um jedoch einen Vergleich mit den Weibchen zu ermöglichen, wurden die in der Tabelle 2 zusammengestellten Indices aus Näherungswerten errechnet.

3.2.1 Form und Größe

Die Foveae liegen bei den Andrena-Männchen dicht am mediodorsalen Rand der Komplexaugen (Abb. 24, 25). Form und Größe variieren wesentlich weniger als bei den Weibchen. Häufig erinnern sie vom Umriß her etwas an die typische, nach unten leicht verschmälerte FOV vieler Weibchen, nur daß sie bedeutend kleiner und von der Umgebung kaum abgesetzt sind. Im Gegensatz zu den Weibchen sind sie bei den Männchen nur wenig oder gar nicht in die Paraoculararea eingesenkt. Sie liegen mit ihrer Kutikulaoberfläche meist nur aufgrund der schwächeren oder fehlenden Skulpturierung etwas tiefer als die Umgebung. Allerdings gehört nicht unbedingt jeder unstrukturierte Bereich in diesem Gebiet zur FOV. Bei A. nycthemera (Abb. 24) z. B. erstreckt sich eine glatte Zone am Augenrand entlang von der Höhe der Antennenbasen bis weit in die Scheitelregion hinein. Sie ist über die gesamte Länge fast gleichmäßig etwa 2/3 Ocellendurchmesser breit. Im REM und an Semidünnschnitten erkennt man jedoch, daß sich die eigentliche FOV auf einen Bereich beschränkt, der erst einen dreiviertel Ocellendurchmesser oberhalb der Antennenbasen beginnt und knapp über der anterioren Vertexgrenze endet. Sehr ähnliche Verhältnisse findet man bei den Männchen von A. vaga (Abb. 26) und A. fulva. Bei manchen Arten entspricht die FOV des Männchens von der Form her auffallend der FOV des Weibchens. So ist die FOV von A. figurata auch beim Männchen besonders schmal und lang, allerdings bei weitem nicht so tief wie beim Weibchen. Ähnlich sind die Verhältnisse bei A. bisulcata und A. hystrix.

Die ungewöhnlichste FOV aller untersuchten Andrena-Männchen wurde bei A. timberlakei gefunden. Sie fällt nicht nur wegen ihrer dichten Samtbehaarung aus dem Rahmen, sondern auch wegen ihrer Lage und Größe. Sie nimmt nämlich fast 3/4 der Fläche zwischen dem dorsalen Ende des Komplexauges und dem lateralen Ocellus ein, wobei ihre Form einem schräg liegenden Ei ähnelt. Die FOV von A. truncatilabris ist ebenfalls besonders auffällig. Auch sie kann man schon mit einer starken Lupe erkennen, vor allem durch ihre im Vergleich zur Umgebung viel glattere Kutikulaoberfläche. Sie ist ringsum klar abgegrenzt und, zwar nicht tief, aber gleichmäßig in die Kutikula der Paraoculararea eingesenkt. Der Abstand zum Komplexauge ist mit ca. 1/3 Ocellendurchmesser größer als bei den Männchen üblich. Recht deutlich sind z. B. auch die Foveae bei A. innesi, A. symphyti und A. tscheki.

Eine besonders undeutliche FOV hat das Männchen von *A. hirticincta.* Weder ihre Form noch ihre Größe sind wirklich erfaßbar, und auch die Kutikula unterscheidet sich dort strukturell kaum von der Umgebung.

3.2.2 Behaarung

Den Foveae der Männchen fehlt die charakteristische dichte Samtbehaarung der weiblichen Foveae. Deren typischer Samtschimmer ist zwar auch bei vielen Männchen andeutungsweise im Stereomikroskop zu sehen, allerdings ungleich schwieriger zu entdecken. Er hängt ebenso wie die Farbwirkung aufgrund der viel geringeren Dichte der Trichombehaarung in besonderem Maße vom Blick- und Lichteinfallswinkel ab. Diese Trichombehaarung ist unterschiedlich stark ausgeprägt (Abb. 26, 27), meist kommen aber pro 100 μ m² nicht mehr als 20 Trichome vor (Q Q bis über 100). Eine Ausnahme stellt wiederum die FOV von *A. timberlakei* dar, die mit einer ungewöhnlich dichten Trichombehaarung und vielen längeren Setae wie eine weibliche FOV wirkt. Ähnlich, aber weniger ausgeprägt ist die Situation bei *A. truncatilabris*.

Bei einigen Arten lassen sich in der FOV zwar die sehr feinen, kurzen Haare, die auch sonst fast überall am Kopf auftreten, finden, jedoch so gut wie keine Trichome. Beispiele dafür sind A. hirticincta, A. ferrugineicrus und A. innesi, wobei die letzte Art zeigt, daß eine kutikulär ausgeprägtere FOV nicht unbedingt mit stärkerer Trichombehaarung einhergeht. Die Trichome sind in der Regel zwischen 30 und 60 µm lang, nur selten verzweigt, verjüngen sich gleichmäßig nach oben und enden spitz. Bei A. nycthemera und A. vaga haben höchstens 10% davon 1 bis 3 kurze Seitenästchen, die anderen sind gänzlich unverzweigt. Bei A. nitida kommen einige gegabelte Formen vor, und bei A. bicolor konnten keine verzweigten Trichome gefunden werden. Sie entspringen in den meisten Fällen aus einer Kutikulavertiefung, wobei die Basis von der Kutikula sehr eng umschlossen wird. Dies erinnert an die Trichome mancher Andrena-Weibchen (z. B. A. clarkella), nur ist es bei den Männchen so ausgeprägt, daß noch viel mehr der Eindruck entsteht, es handle sich um echte Haare. Andererseits gleichen sie nicht nur in der Länge und im Durchmesser (2-3 µm), sondern auch im Aussehen den Trichomen der Weibchen. Dafür, daß diese Haare Trichome

sind, spricht auch, daß bei vielen Männchen daneben noch Setae in der FOV vorkommen, die sich allerdings z. T. nur wenig von den Trichomen unterscheiden. Ihre Basen kann man jedoch meist gut erkennen. Sie sind größer als die der Trichome und haben oft einen Basalring ausgebildet. Die Setae selbst sind nur wenig größer als die Trichome und fallen dadurch kaum auf. Im Verhältnis zur Anzahl der Trichome sind in der FOV der Männchen oft wesentlich mehr Setae als bei den Weibchen vorhanden (z. B. 20 Setae und 50 Trichome in der FOV von *A. ovatula*).

3.2.3 Kutikuläre Strukturen

Die Kutikula der FOV ist bei den Männchen viel weniger strukturiert als bei den Weibchen. Es konnten weder Spalten noch erhabene Trichomsockel gefunden werden. Lediglich eine mehr oder weniger schwache wellige Struktur der Kutikulaoberfläche kommt häufiger vor. Am deutlichsten ist sie bei A. nana (Abb. 27), wo die kräftig skulpturierte Kutikula der Paraoculararea sich in der FOV in stark abgeschwächter Form fortsetzt. Dabei bilden etwa acht Setaebasen mit großen Basalringen weitläufige, sehr flache Mulden, während sich dazwischen sanfte Erhebungen hinziehen, denen die insgesamt etwa 20 Trichome entspringen. Die FOV des Männchens von A. nitida hat (wie auch bei den 99 dieser Art) besonders auffällige Setaebasen mit gut entwickelten Basalringen. Sie sitzen in großen Kratern, die mit bis zu 35 um Außendurchmesser größer sind als bei den Weibchen (trotz des viel kleineren Kopfes der $\delta\delta$). Man findet sie vermehrt am Übergang von der FOV zur Paraoculararea. Interessant ist, daß sie auch dort noch vorkommen, und zwar in einem Gebiet, das einer mittelgroßen weiblichen FOV entspricht. Die eigentliche FOV beschränkt sich aber auf einen sehr schmalen Bereich direkt am dorsomedianen Augenrand und ist daran zu erkennen, daß die Kutikula dort zwischen den Kratern relativ glatt ist.

Die Foveae von A. nychemera (Abb. 24), A. vaga (Abb. 26) und A. fulva ähneln sich nicht nur in Form und Größe, sondern auch in der Struktur der Kutikulaoberfläche. Diese ist bis auf den medianen Rand, an dem der Übergang zur stark skulpturierten Paraoculararea mehr oder weniger fließend ist, sehr glatt. Selbst die Basalringe der nicht sehr dicken Setae (ca. 3-3,5 µm Durchmesser) fehlen. Die locker verteilten Trichome (ca. 20 pro 100 μ m²) entspringen engen Kutikulavertiefungen, die nur wenig kleiner sind als die Alveolen der Setae.

Bei A. cubiceps erscheint die Kutikula der FOV leicht rötlich und hebt sich dadurch etwas von der Umgebung ab. Sie hat stark verkleinert ungefähr die dreieckige Form der eigenartigen Fovea des Weibchens. Ihre Behaarung unterscheidet sich nicht von der in der benachbarten Paraoculararea und Frons, jedoch zieht sich von ihrem dorsalen Ende bis zum Ocellus eine absolut haarfreie Zone mit spiegelglatter Kutikulaoberfläche hin.

Poren: Wie bei den Weibchen ist auch bei den Männchen die Kutikula der FOV dicht mit feinsten Poren besetzt. Ihre mehr oder weniger runden Öffnungen (0,08 bis 0,16 μ m Durchmesser) sind oft von einem im REM hell erscheinenden Hof umgeben, der durch eine leicht trichterförmige Einsenkung der Kutikula um die Pore herum entsteht.

Die Poren sind relativ gleichmäßig verteilt, allerdings ist die Porendichte innerhalb einer FOV oft unterschiedlich. Bei *A. nycthemera* z. B. findet man pro 10 μ m² am medianen Rand der FOV etwa 400, in der Mitte der FOV aber bis zu 750 weitgehend hoflose Poren (etwa so viele wie beim φ). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *A. vaga* (Abb. 26, Inset). Bei *A. ovatula* und *A. nitida* sind die Poren mit einem kleinen Hof umgebenen und erreichen eine Dichte von etwa 600 pro 10 μ m². Bei *A. nana* dagegen kommen die mit einem auffallend großen Hof umgebenen Poren höchstens auf eine Dichte von ca. 350 pro 10 μ m².

Bei den Männchen von *A. nana* und *A. nitida* konnten überaschenderweise auch außerhalb der FOV in der Kutikula des Gesichtes Poren gefunden werden. Sie sind im REM nicht schlechter zu erkennen als die sehr ähnlichen Poren der FOV, liegen aber weniger dicht beieinander (ca. 260 pro 10 μ m²). Bei *A. nana* sind in der Paraoculararea und auf dem Clypeus Poren zu finden, bei *A. nitida* zudem auch noch auf der Stirn, sogar unmittelbar unterhalb der Ocellen.

3.2.4 Stylopisierte Männchen

Um eine etwaige Beeinflussung des Sexualdimorphismus der FOV durch *Stylops* (Strepsiptera) feststellen zu können, wurden einige damit befallene *Andrena*-Männchen mit nicht befallenen Männchen (und Weibchen) verglichen. Dabei zeigte A. nitida auch bei der Untersuchung im REM keine morphologische Veränderung der FOV durch die Stylopisierung.

Bei A. schencki dagegen ist vor allem eine Beeinflussung der Trichombehaarung zu sehen. Das nicht stylopisierte Männchen hat eine schwer abzugrenzende FOV. Sie ist ein knapp ocellenbreiter Bereich mit etwas glatterer Kutikulastruktur, der mit sehr feinen, anliegenden Trichomen nur schütter bedeckt wird. Beim stylopisierten Männchen ist die Kutikulastruktur dieses Bereiches kaum verändert, dafür wirkt aber die Behaarung viel auffälliger: die Trichome sind deutlich länger und ähneln denen der Weibchen. Die FOV ist im oberen Teil ebenfalls kutikulär kaum abgesetzt, durch die relativ großen Trichome und die auffallend zahlreichen, langen Setae jedoch gut abzugrenzen.

Besonders auffällig ist die Beeinflussung bei *A. hirticincta*, deren FOV bei nicht stylopisierten Männchen besonders schlecht erkennbar ist. Stylopisierte Tiere dagegen haben eine für Männchen überaus deutliche FOV entwickelt. Die Indices (Tab. 2) zeigen, daß sie fast schon die Größe der weiblichen FOV erreicht (wenn auch nach oben weniger verbreitert), sie ist relativ gut als flache Mulde zu erkennen. Besonders aber fällt sie durch die dichte Behaarung mit ziemlich langen Trichomen auf, die der Samtbehaarung der Weibchen sehr nahe kommt.

3.3 Andrenidae: Panurgus, Panurginus, Perdita, Melitturga

Alle untersuchten Weibchen und Männchen anderer Gattungen von Andrenidae (Tab. 1) weisen mehr oder weniger deutliche Foveae faciales auf. Bei den Weibchen unterscheiden sich die Foveae von denen der *Andrena*-Weibchen durch das Fehlen der samtartigen Trichombehaarung und vielfach durch ihre geringere Größe und Auffälligkeit. Dagegen sind die Foveae der Männchen oft größer und auffälliger als die der *Andrena*-Männchen. Auch bei den Männchen fehlen Trichome in der FOV, Setae können dagegen vorkommen.

3.3.1 Form und Größe

Von den untersuchten Panurgini hat nur *Panurginus montanus* eine deutliche Fovea (Abb. 29). Sie ist beim Weibchen relativ groß (Indizes Tab. 2) und ringsum klar begrenzt. Ihre gesamte Fläche ist leicht in die Paraoculararea eingesenkt, und die Behaarung besteht aus max. 3 Setae. Die FOV des Männchens ist nur etwa halb so lang (Abb. 31). Bei P. banksianus und P. calcaratus sind die Foveae beider Geschlechter sehr schlecht zu erkennen. Sie sind nur bei manchen Tieren, und dann auch nur zum Teil, ganz schwach in die Kutikula der Paraoculararea eingesenkt. Meist liegen sie mit ihr auf einer Ebene und sind nur an der andersartigen Strukturierung der Kutikulaoberfläche zu erkennen. Da sie keine ausgebildet und sich die allgemeine Samtbehaarung haben Gesichtsbehaarung oft in den Foveae fortsetzt, sind sie noch schwieriger abzugrenzen als bei vielen Andrena-Männchen. Aussagen über Form und Größe der FOV sind daher nur annäherungsweise möglich.

Die Weibchen von *Perdita octomaculata* (Abb. 28) haben eine auffallende, leicht bohnenförmige FOV, die etwa ½ Ocellendurchmesser breit und relativ kurz ist. Ihre gesamte Fläche ist gleichmäßig tief in die Paraoculararea eingesenkt. Beim Männchen (Abb. 30) beginnt die kurze FOV etwa in der gleichen Höhe, ist aber nur knapp einen Ocellendurchmesser lang und höchstens einen halben breit. Am schräg nach lateroventral verlaufenden medianen Rand ist sie stark eingesenkt, an den übrigen Rändern läuft sie jedoch flacher aus.

Die Weibchen von Melitturga clavicornis und M. heinrichi haben große Foveae, die allerdings sehr schlecht zu erkennen sind. Sie erstrecken sich von unterhalb der Antennenbasen mindestens bis zum lateralen Ocellus, das dorsale Ende ist aber nicht eindeutig auszumachen. Beim Männchen von M. clavicornis sind die Komplexaugen ungewöhnlich groß und nach oben konvergierend, so daß sie fast die lateralen Ocelli berühren. Da diese zudem so tief angeordnet sind, daß der mediane Ocellus mit seiner Unterkante fast auf einer Höhe mit der Oberkante der Antennenbasen liegt, ist praktisch keine Frons ausgebildet und der ihr benachbarte Teil der Paraoculararea nur rudimentär vorhanden. Demzufolge ist dort auch keine FOV im üblichen Sinn zu finden. Es ist jedoch ein eigenartiger, schwach gekielter Streifen mit glatter Kutikula zu sehen, der sich vom lateralen Ocellus aus zum Augenrand und an diesem entlang sehr schmal nach oben hinzieht. Bei den Männchen von M. heinrichi und M. pictipes sind die Komplexaugen nicht ganz so ausladend. Insbesondere bei M. pictipes ist die FOV deutlich zu sehen. Sie beginnt knapp oberhalb der Antennenbasis und zieht sich weit über die anteriore Vertexgrenze hinaus nach oben, so

daß über die Hälfte der FOV oberhalb der Ocellen liegt. Dabei wird der laterale Ocellus halb von der FOV eingeschlossen.

3.3.2 Kutikuläre Strukturen

Die Kutikula in der FOV von Panurginus montanus (gg und るる) ist in ähnlicher Weise schuppenförmig skulpturiert wie in der Paraoculararea, allerdings viel weniger erhaben, so daß die Strukturierung nur angedeutet ist. Die einzigen größeren Elemente sind die manchmal vereinzelt vorkommenden, leicht kraterartig eingesenkten Setaebasen, die eine recht weite Alveole (ca. 3,8 µm ø) und einen deutlichen Basalring aufweisen (Abb. 29). Die Kutikulastruktur der FOV von P. banksianus wirkt beim Weibchen durch die sehr feine Chagrinierung matter als die Umgebung. Die durch die Haarbasen hervorgerufene Punktierung der Kutikulaoberfläche dagegen ist in der FOV etwa gleich wie im übrigen Gesicht. Auch die Setae selbst entsprechen der normalen Gesichtsbehaarung. Beim Männchen ist die FOV spärlicher behaart und etwas glänzender. Bei P. calcaratus hat die FOV des Weibchens eine im Vergleich zur Paraoculararea nur geringfügig feinere Struktur der Kutikulaoberfläche, während beim Männchen diesbezüglich praktisch kein Unterschied festzustellen ist. Allerdings ist bei beiden Geschlechtern zwischen dem dorsalen FOV-Ende und dem lateralen Ocellus die Kutikula sehr glatt und kaum punktiert. Die Untersuchung der inneren Kopfkapsel des Weibchens an dieser Stelle läßt die Vermutung zu, daß auch dieses Gebiet noch zur Fovea gehört (siehe Abschn. 4.2). Bei einem Männchen wurden dort außen auf der Kutikula winzige angetrocknete, bernsteinfarbene Tröpfchen gefunden, die sonst nirgends auf diesem Tier vorkommen und als Sekretreste gedeutet werden können.

Die Kutikulaoberfläche der Weibchen von *Perdita octomaculata* hat eine deutliche Strukturierung (Abb. 28). Sie wird durch horizontal angeordnete Kutikulaerhebungen hervorgerufen, die noppenartig rund oder länglich sein können. Während diese in der oberen Hälfte stärker ausgebildet sind, kommen Haarbasen vor allem in den unteren 2/3 der FOV vor. Die Alveolen der etwa 20 bis 30 Basen pro FOV haben einen Durchmesser von ca. 2 μ m und sind von einem deutlichen Basalring umgeben. Die dazugehörigen kurzen Setae sind maximal 30 μ m lang, ein bis zweimal verzweigt und am Ende spitz ausgezogen. Beim Männchen wird die Kutikulaoberfläche der

FOV zum stark eingesenkten medianen Rand hin immer glatter. Nur dort sind einige kurze, kräftige Setae zu finden (Abb. 30).

Bei *Melitturga* ist die Kutikula in der FOV nur wenig feiner strukturiert als die ohnehin relativ glatte Oberfläche des Gesichtes. Die FOV ist nur stellenweise ganz leicht in die Paraoculararea eingesenkt, am deutlichsten beim Männchen von *M. pictipes* zum medianen Rand hin. In dieser FOV ist eine schwache Behaarung aus feinen, zerstreut stehenden Haaren erkennbar, die etwa so lang sind wie die FOV breit. Bei den Weibchen geht die lockere Gesichtsbehaarung aus relativ langen Setae ohne Unterschied in die FOV über.

Poren: Bei allen mit dem REM untersuchten Foveae der Andreniden wurden auch die typischen Poren auf der Kutikulaoberfläche gefunden. So sind beim Weibchen und beim Männchen von *Panurginus montanus* gleichermaßen feine Poren ausgebildet, die dicht beieinander liegen. Neben runden kommen auch ovale bis kommaförmige Porenöffnungen vor (stets kürzer als 0,25 μ m). Auch bei *Perdita octomaculata* sind die Poren der FOV-Kutikula in beiden Geschlechtern gleich ausgebildet. Sie liegen noch dichter beieinander und sind auch auf den Kutikulaerhebungen zu finden.

3.4 Colletidae: Colletes, Prosopis

Alle untersuchten Colletidae (Tab. 1) weisen in beiden Geschlechtern mehr oder weniger deutliche Foveae faciales auf. Diese haben eine glatte Kutikulaoberfläche und sind unbehaart, lediglich vereinzelte Setae können vorkommen. Während bei *Colletes* die Foveae mehr oder weniger flach in der Paraoculararea liegen, sind sie bei *Prosopis* (=*Hylaeus*) tief spaltartig eingesenkt.

3.4.1 Form und Größe

Die Foveae der untersuchten *Colletes*-Weibchen unterscheiden sich nur geringfügig voneinander. Sie liegen dem stark gebogenen medianen Rand des Komplexauges relativ dicht an und haben daher eine mehr oder weniger gekrümmte Form. Oft sind sie unter langen Gesichtshaaren versteckt, die vom medianen Rand her über die FOV ragen. Bei *C. daviesanus* (Abb. 32), *C. floralis*, *C. fodiens* und *C. similis* überschreitet die FOV dorsal knapp die Vertexgrenze, ventral reicht sie bis zur Höhe der Antennenbasen. Die breiteste Stelle (etwa im mittleren FOV-Bereich) entspricht knapp einem Ocellendurchmesser. Die FOV-Fläche ist zum lateralen Rand hin leicht eingesenkt (Abb. 44). Die FOV des Weibchens von *C. succinctus* (Abb. 33) ist größer (Tab. 2) und nach oben verbreitert. Mit ihrer gesamten Fläche ist sie so in die Paraoculararea eingesenkt, daß auch der mediane Rand (allerdings nur schwach) abgesetzt ist. Dadurch fällt sie mehr auf als bei den anderen Arten.

Die Foveae der *Colletes*-Männchen sind nach dem gleichen Prinzip gestaltet wie bei den Weibchen von *C. daviesanus* etc. Sie sind jedoch (außer bei *C. succinctus*) etwas kürzer und viel schmäler. Zum Komplexauge hin sind sie so tief eingesenkt, daß ihr lateraler Rand fast senkrecht abfällt. Bei *C. succinctus* unterscheiden sich (wie bei q q) auch die Foveae der Männchen etwas von denen der anderen Arten. Der laterale Rand der FOV fällt viel weniger steil ab (etwa im 45°-Winkel). Außerdem setzt sich die glatte Kutikulastruktur der FOV in einer Zone von fast der gleichen Länge, aber nur halben Breite nach ventral fort. Es konnte nicht geklärt werden, ob diese Zone noch zur eigentlichen Fovea gehört, da von diesen Männchen keine frisch gefangenen Tiere zur Präparation zur Verfügung standen.

Die Foveae bei Prosopis sind sehr einheitlich gestaltet und unterscheiden sich gravierend von denen aller anderen untersuchten Bienengattungen. Sie liegen tief in die Paraoculararea eingesenkt in der Kopfkapsel (Abb. 35 Inset, 45). Von außen ist nur eine extrem schmale, spaltförmige Öffnung zu sehen (zum Größenvergleich mit anderen Foveae siehe Tab. 2). Sie liegt dem dorsomedianen Augenrand meist ziemlich dicht an und ist dementsprechend gebogen. Beim Weibchen von P. nigrita (Abb. 35) erstreckt sich die FOV von der anterioren Vertexgrenze bis zur Höhe der Antennenbasen. Sie liegt in einer etwa 55 µm (1/3 Ocellendurchmesser) breiten unbehaarten Zone mit glatter Kutikula. Diese Zone wird vom Augenrand durch eine Haarreihe mit ca. 16 kurzen Setae getrennt. Die ungefähr 600 µm lange, 8-10 µm breite und 70-80 µm tiefe FOV-Spalte verläuft ziemlich nah am medianen Rand der glatten Zone. Dort senkt sich die Kutikula relativ scharfkantig senkrecht nach innen, während der Übergang vom lateralen Spaltenrand zum breiteren Teil der glatten Zone. also zum Auge hin, etwas abgerundeter erfolgt (Abb. 35, Inset). Bei einigen Prosopis-Weibchen, wie z. B. bei P. sinuata, sind die FOV-Spalten bogenförmig konvergierend nach dorsal verlängert, so daß sie nahe an den

lateralen Ocellus heranreichen. Bei *P. cornuta* jedoch endet die FOV-Spalte schon etwa 2 Ocellendurchmesser vor dem lateralen Ocellus, während der Bogen sich bis direkt zum Ocellus hin in der gleichen Breite als glatter Kutikulastreifen fortsetzt.

Die FOV des Männchens von *P. nigrita* (Abb. 34) stellt praktisch eine stark verkürzte Form der weiblichen FOV dieser Art dar. Ihre Spaltöffnung ist nur etwa 1/3 so lang und mit 5-7 μ m Breite noch schmäler. Bei etlichen Männchen sind die FOV-Spalten so fein, daß sie in der Skulpturierung der Paraoculararea untergehen und mit dem Stereomikroskop kaum zu entdekken sind. Dafür ist beim Männchen von *P. cornuta* eine riesige, flach eingesenkte Grube mit mehr oder weniger glatter Kutikulaoberfläche zu sehen, die nicht nur die gesamte Frons einnimmt, sondern auch die halbe Paraoculararea daneben. Diese Grube ist allerdings nicht als FOV zu deuten, sondern dient wohl nur zur Aufnahme der übergroßen Scapi.

3.4.2 Kutikuläre Strukturen

Die Kutikula in den Foveae von *Colletes* ist glatt, erscheint aber im Stereomikroskop mehr oder weniger matt. Es fehlen gröbere Strukturen, lediglich vereinzelte Setaebasen können vorkommen. Bei den Weibchen sind es zwischen 5 und 18 Basen, wobei die Anzahl auch innerhalb einer Art schwankt. Ihre Alveolen haben einen Durchmesser von ca. 2,5 μ m und sind in einem Krater mit ca. 10 μ m Außendurchmesser in die FOV-Kutikula eingesenkt. Die Setae selbst sind sehr filigran, 4-10fach gefiedert und höchstens so lang wie die halbe FOV-Breite. Bei den Männchen konnten keine Setaebasen gefunden werden.

Bei *Prosopis* ist die Kutikula der spaltförmigen FOV sehr glatt. In den der Länge nach aufgebrochenen Spalten konnten weder auf den senkrechten Seitenwänden, noch auf dem schmalen Spaltboden Strukturierungen festgestellt werden.

P or e n : Im REM sind ab etwa 1000facher Vergrößerung sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen von *Colletes* deutliche Poren in der FOV-Kutikula zu sehen. Sie sind rund, haben einen Durchmesser von ca. 0,07-0,09 μ m und sind ziemlich gleichmäßig verteilt. Die Poren in der FOV von *Prosopis* konnten aufgrund methodischer Schwierigkeiten (zu dicke Goldbeschichtung) im REM nicht einwandfrei identifiziert werden. Im Längsbruch der FOV-Spalte ist jedoch in der Kutikula des Spaltbodens,

nicht jedoch neben der Spalte, deutlich die gleiche kanalartige Strukturierung wie bei den Weibchen von Andrena nycthemera zu erkennen.

3.5 Halictidae: Conanthalictus, Dufourea, Nomia

Innerhalb der anderen Familien der kurzrüsseligen Bienen konnten weder bei den Melittidae, noch bei den Halictinae Foveae gefunden werden. Nur bei einigen Dufoureinae und Nomiinae (beides Halictidae), sowie den Oxaeidae (siehe unten) sind in der Paraoculararea Foveae zu erkennen (Tab. 1).

Deutliche Foveae wurden bei den Weibchen von Conanthalictus mentzeliae (Abb. 36) und Conanthalictus bakeri (Dufoureinae) gefunden. Sie sind bei beiden Arten sehr ähnlich und sehen aus wie eine auf den Kopf gestellte FOV des Weibchens von Andrena nana (vergleiche die Indices in Tab. 2!). Sie beginnen etwas unterhalb der anterioren Vertexgrenze als schmale Rinne und ziehen sich dicht am medianen Augenrand entlang nach unten, wobei sie sich allmählich verbreitern, bis sie bei den sehr tiefstehenden Antennenbasen enden. Besonders der rinnenförmige obere Teil dieser Foveae ist deutlich eingesenkt, aber auch weiter unten sind die FOV-Ränder gut zu erkennen. Die Kutikulaoberfläche ist innerhalb der FOV viel matter als in der Paraoculararea. Trichome kommen nicht vor, aber sehr fein gefiederte Setae. Diese sind im oberen Teil der FOV noch sehr kurz und spärlich, werden jedoch ventrad immer länger und dichter und gehen in der Nähe der Antennenbasis in die dortige lange Gesichtsbehaarung über.

Von sechs untersuchten *Dufourea*-Arten war nur beim Weibchen von *Dufourea marginata* (Abb. 37) eine FOV zu finden. Sie liegt zwischen Komplexauge und Antennenbasis und ist länglich-oval mit einer Breite von knapp 1/3 und einer Länge von etwa 2 Ocellendurchmesser. Sie ist einigermaßen gut erkennbar, weil sie sich nicht nur strukturell von der Kutikulaoberfläche der Umgebung unterscheidet, sondern auch ganz sanft eingesenkt ist. Wegen der sehr tiefstehenden Antennenbasis liegt die FOV in der unteren Hälfte des Kopfes.

Beim Weibchen von Nomia nortoni ist eine relativ große Fläche als FOV ausgebildet. Sie beginnt in Höhe der Antennenbasen und verbreitert sich

nach mediodorsal fast bis zum lateralen Ocellus. Dort und am lateralen Rand ist sie ganz schwach eingesenkt, sonst ist der Rand nur an der andersartigen Kutikula zu erkennen. Diese ist viel feiner strukturiert und zerstreuter punktiert als die Umgebung. Den Punkten entspringen kurze, sehr zart gefiederte Setae.

Bei den Weibchen von Nomia armata, N. diversipes und N. ruficornis ist ein schmaler Streifen mit längeren Haaren ausgebildet, der sich am Komplexauge entlang hinzieht. Er geht zum Teil an seinen Enden in weitläufigere Gesichtsbehaarung über. Die Kutikula unter diesem Streifen unterscheidet sich jedoch (zumindest lichtmikroskopisch erkennbar) nicht von der Kutikula der Paraoculararea. Es erscheint daher eher unwahrscheinlich, daß dieser Streifen einer FOV entsprechen könnte. Keinerlei Hinweis auf eine FOV konnte bei den Weibchen von Nomia equestris, N. foxii und N. femoralis gefunden werden, ebensowenig beim Männchen von Nomia nortoni.

3.6 Oxaeidae: Oxaea, Protoxaea

Bei den Weibchen der vier untersuchten Arten der Oxaeidae sind in der Paraoculararea Bereiche zu erkennen, die als FOV gedeutet werden. Beim Weibchen von Oxaea ferruginea ist dieser Bereich am größten. Ventral beginnt er in Höhe der Ocellen, die hier extrem weit unten bei den Antennenbasen sitzen und erstreckt sich nach oben bis zu einer Höhe, in der normalerweise die Vertexgrenze liegt. Am medianen Rand wird er von einem schwachen Kiel begleitet, der an seinem ventralen Ende den lateralen Ocellus halb umschließt. Nur an diesem Kiel ist der FOV-Rand leicht eingesenkt. Der FOV-Bereich unterscheidet sich von der Umgebung lediglich durch die unpunktierte, fein chagrinierte Kutikulaoberfläche. Der glatte, glänzende FOV-Bereich beim Weibchen von O. flavescens ist kleiner und liegt, weit vom Augenrand entfernt, bohnenförmig der Antennenbasis und dem lateralen Ocellus an. Ähnlich ist die Situation bei den Weibchen von Protoxaea gloriosa und O. austera, nur sind dort die FOV-Bereiche glatt, nicht glänzend, und noch kleiner. Bei der letzten Art ist er nur noch gut zwei Ocellendurchmesser groß und liegt als kleine Delle direkt neben dem lateralen Ocellus. Bei den Männchen sind die Komplexaugen, ähnlich wie bei Melitturga clavicornis, nach oben zu stark vergrößert, so daß fast kein Platz mehr für eine FOV vorhanden ist. Lediglich bei O. austera liegen die

Komplexaugen des Männchens etwas weiter auseinander. Zwischen Auge und lateralem Ocellus ist die Kutikula relativ glatt und, im Gegensatz zum übrigen Gesicht, unbehaart.

3.7 Langrüsselige Bienen: Exomalopsini, Eucerini, Melectini

Bei den langrüsseligen Bienen konnten nur bei einigen Anthophoriden aus der Unterfamilie Anthophorinae (bei Exomalopsini, Eucerini und Melectini; Tab.1) Foveae gefunden werden. Von den vier näher untersuchten Exomalopsini-Weibchen lassen nur *Chacoana melanorantha* und *Paratetrapedia spec.* eine FOV erkennen, deren Kutikulaoberfläche sich einigermaßen deutlich von der Umgebung unterscheidet. Sie liegt jeweils am Vertex zwischen dem seitlichen Ocellus und dem mediodorsalen Rand des Komplexauges. Bei *Chacoana melanorantha* ist dort eine leichte Delle mit glatter, glänzender Oberfläche, die mit äußerst feinen, kurzen Härchen besetzt ist, während oberhalb und unterhalb davon die Behaarung viel länger ist. Bei *Paratetrapedia spec.* dagegen ist diese Stelle erhaben wie ein kleiner Hügel, dessen Oberfläche sehr fein punktiert ist und dadurch ein schwammiges Aussehen bekommt.

Bei den Eucerini konnten bei den Weibchen von zwei Arten Foveae gefunden werden. Bei Eucera longicornis bildet die Paraoculararea zwischen Antennenbasen und Vertex eine ganz leichte Mulde. Ihre Kutikula ist in einer etwa Ocellendurchmesser breiten Zone glatter als im übrigen Bereich. Diese Zone zieht sich, entlang der ausgeprägten Carina paraocularis, bis zum lateralen Ocellus hin. Sie enthält außer einigen Setaebasen mit knapp 4 µm Durchmesser keine Strukturierungen. Die Kutikulaoberfläche dieser glatten Zone läßt im REM keine Poren erkennen, dafür aber eine runzelige Struktur aus sehr feinen Spalten. Diese sind höchstens 0,1µm breit, etwa 1 µm lang und auf verschiedenste Weise gebogen oder gewellt. Bei E. seminuda ist die etwas größere FOV an ihrer nicht eingesenkten Oberfläche sehr fein aufgerauht. Dadurch fällt sie, nach dem Entfernen der Setae, durch ihr milchiges Aussehen sofort auf. Auch bei einigen anderen Anthophoriden ist in diesem Bereich die Kutikula stellenweise feiner strukturiert und z. T. leicht eingesenkt. Bei einigen Weibchen von Melecta und Tetralonia sind sie noch am ehesten als Foveae anzusprechen; eindeutig zu erkennen ist nur die FOV von *M. punctata*, die der FOV von *Colletes daviesanus* recht ähnlich ist (Abb. 32).

Bei vielen Hummeln (z. B. Bombus terrestris) ist im Bereich zwischen lateralem Ocellus und dorsalem Ende des Komplexauges die Kutikula feiner strukturiert bis spiegelglatt, allerdings nicht eingesenkt (Ocellusorbitalfeld, RASMONT 1984). Durch Präparation konnte gezeigt werden, daß darunter kein Drüsengewebe entwickelt ist, also handelt es sich dabei nicht um eine FOV. Das gleiche gilt für die Königinnen und Arbeiterinnen von Apis mellifica, bei denen diese Region sehr fein chagriniert und unpunktiert ist.

3.8 Sphecidae und andere Hymenopteren

Unter den nicht zu den Apoidea gehörenden Hymenopteren konnten nur bei einigen Spheciden eindeutig Foveae faciales festgestellt werden. Das Weibchen von Crabro cribrarius (Abb. 38, 39) hat eine deutliche FOV, die, leicht schräg zum lateralen Ocellus hin ausgerichtet, knapp unterhalb der anterioren Vertexgrenze liegt. Sie läuft nach unten spitz zu und ist deutlich in die Kutikula der Paraoculararea eingesenkt. Ihre breiteste Stelle entspricht knapp einem Ocellendurchmesser. Im REM zeigt sich die Kutikulaoberfläche dieser FOV bis auf eine schwache Runzelung glatt. Die einzige Strukturierung bilden etwa 30 Alveolen ohne Basalring (ca. 3,5-4 um Durchmesser). Ihnen entspringen dünne, unverzweigte Setae mit ca. 50 bis 100 µm Länge. Auf der ganzen Kutikulaoberfläche der FOV findet man gleichmäßig dicht verteilte, sehr feine Poren. Die Weibchen der anderen untersuchten Crabro-Arten haben ebenfalls eine z. T. sehr schmale FOV, die allerdings nicht bei allen Arten einfach zu erkennen ist. Das gleiche gilt für die Männchen, bei denen wiederum die FOV von C. cribrarius am ausgeprägtesten ist. Sie sieht sehr ähnlich aus wie die des Weibchens, ist aber nur etwa halb so groß. Deutliche, z. T. recht große Foveae findet man bei Lestica. Beim Weibchen von L. clypeata z. B. ist die längliche FOV ringsum deutlich abgegrenzt und gleichmäßig eingesenkt. Auch hier sind in der FOV nur einige Setae zu finden. Beim Männchen erinnert die kleine und sehr schmale FOV an Prosopis, ist aber viel weniger tief. Die Strukturen einiger anderer Gattungen (Tab. 1) lassen sich nicht eindeutig als Foveae ansprechen. Bei den übrigen Spheciden konnten, ebenso wie bei Pompiliden, keine Foveae gefunden werden.

Bei Eumeniden und Vespiden sind in der Paraoculararea keine Foveae oder ähnliche Strukturen zu sehen, auch nicht in den Einbuchtungen der nierenförmigen Komplexaugen. Dafür kann man bei etlichen Eumeniden am Vertex eigenartige Gruben (Scheitelgruben) finden. Beim Weibchen von *Odynerus spinipes* z. B. liegen sie gleich hinter den lateralen Ocelli, haben ungefähr deren Größe, sind tief eingesenkt und stark behaart. Wegen ihrer löchrigen Kutikulastruktur sind sie jedoch mit der FOV nicht vergleichbar. Bei einigen Vespinae (z. B. *Vespa orientalis*) ist die Coronalsutur zwischen den Antennenbasen z. T. als Furche ausgebildet. Sie ist jedoch ebenfalls nicht mit der FOV vergleichbar. Das gleiche gilt für die Gruben auf der Stirn einiger Pompiliden, die zur Aufnahme der Fühlerschäfte dienen (Schaftgruben) sowie für die hellen Flecken im Gesicht vieler Pompiliden, die teilweise eine FOV vortäuschen.

Bei einigen anderen Hymenopteren, wie z. B. den Ichneumoniden, aber auch bei Symphyten (*Sirex, Cimbex, Xiphydria, Arge, Allantus*) wurden Arten mit z. T. mehreren Gruben, Dellen oder Rinnen im Gesicht gefunden (Tab. 1). Sie erinnern teilweise an die Scheitelgruben der Eumeniden, z. T. aber auch an eine FOV. Da sich jedoch die Kopfmorphologie meist stark von derjenigen der Bienen unterscheidet und oft das ganze Gesicht grob skulpturiert ist, fällt es schwer, diese Strukturen zu deuten.

4 Morphologie und Histologie der Stirnseitendrüse

4.1 Semidünnschnitte

Bei allen Arten mit einer FOV, bei denen Semidünnschnitte angefertigt wurden, ist unter der FOV ein stark verdicktes, paketartiges Zylinderepithel zu sehen. Die FOV selbst ist als mehr oder weniger starke Kutikulaeinsenkung zu erkennen. Dieses Drüsenepithel ist bei allen Arten, bei denen es gefunden wurde, nach dem gleichen Prinzip aufgebaut. Die folgende exemplarische Beschreibung basiert auf mit Richardson's Färbelösung gefärbten Semidünnschnitten des Weibchens von Andrena flavipes.

Die Kutikula ist innerhalb der FOV genauso dick (ca. 20 μ m) wie außerhalb, aber etwas anders geschichtet (Abb. 40). Die Endokutikula nimmt neben der FOV etwa 1/3 der Kutikuladicke ein und verjüngt sich am FOV-Rand zunehmend, bis sie in der Grube höchstens noch 1/10 der Kutikula

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

236

ausmacht. Die neben der FOV dunkel gefärbte Exokutikula verbreitert sich im gleichen Maße und erscheint innerhalb der FOV, vor allem in den unteren Schichten, heller. Dies zeigt, ebenso wie ihre erhöhte Elastizität, daß sie dort weniger sklerotisiert ist. Auffallend sind die dicht nebeneinanderliegenden Kanäle, die innerhalb der FOV alle Kutikulaschichten durchqueren. Aufgrund dieser Kanäle sieht die innere Kutikulagrenze z. T. regelrecht zerfranst aus (Abb. 41, 42).

Die unter der Paraoculararea höchstens 4 μ m dicke Epidermis weitet sich unter der FOV zu einem bis zu 70 μ m hohen, kompakten Zylinderepithel und geht zwischen dem lateralen FOV-Rand und der Augenkapsel auf etwa 9-12 μ m zurück (Abb. 40). In EM-Untersuchungen zur Ultrastruktur dieses Epithels bei *Andrena* wurde von BENEDECZKY et al. (1990) sowie SCHUHBECK (1991) nachgewiesen, daß es sich dabei eindeutig um eine Drüse ("Stirnseitendrüse", HESELHAUS 1922) handelt.

Das Zylinderepithel der Stirnseitendrüse besteht aus schmalen, palisadenförmigen Zellen, die in Schnitten parallel zur Kutikula einen runden bis sechseckigen Umriß (ca. 8-12 µm Durchmesser) haben. Die Zellkerne liegen meist in der unteren Hälfte und sind von einem spindelförmigen Hof umgeben. Außerdem kann man Tracheolen sowie zahlreiche Sekretvesikel finden. Letztere fallen lichtmikroskopisch besonders bei der Betrachtung im Interferenzkontrast auf (Abb. 42). Oft sind sie unter der Kutikula perlschnurartig aneinandergereiht, so daß sie einen regelrechten Saum bilden. In vielen Schnitten kann man außer Trichomen auch Setaebasen mit trichogenen Zellen erkennen (Abb. 41). Die histologischen Befunde bei den Semidünnschnitten von Stirnseitendrüsen anderer *Andrena*- Weibchen decken sich weitgehend mit diesen Ergebnissen. Lediglich die Ausformung der FOV-Grube und der Exokutikula darin variiert.

Auch die Stirnseitendrüsen der Andrena-Männchen zeigen histologisch ein ähnliches Bild (Abb. 43). Unterschiede gibt es vor allem hinsichtlich der Größe der Stirnseitendrüse. Sie ist, den Foveae entsprechend, wesentlich kleiner und flacher als bei den Weibchen, ihre Zellen sind demzufolge kürzer und schmäler. Die subkutikulären Sekretansammlungen sind bei weitem nicht so ausgeprägt wie die der Weibchen. Der Rand der Stirnseitendrüse hängt kaum oder nicht über, sondern geht, vor allem auf der medianen Seite, ohne Knick in die Epidermis der Paraoculararea über. SCHUHBECK (1991) konnte ultrastrukturell nachweisen, daß es auch bei den Männchen eindeutig um eine Drüse handelt.

Die Stirnseitendrüsen der Weibchen von *Colletes* (Abb. 44) ähneln stark denen der *Andrena*-Weibchen. Sie sind den Foveae entsprechend relativ klein und hängen am Rand leicht über. In Semidünnschnitten sind histologisch keine Unterschiede festzustellen. Bei den Weibchen von *Prosopis* sind die Stirnseitendrüsen trotz der schmalen Foveae auffallend groß, weil sie die tief eingestülpte FOV-Spalte vollständig und gleichmäßig dick umschließen (Abb. 45). Die Kutikula ist innerhalb des eingesenkten Teils der Spalte wesentlich dünner als bei den Foveae der anderen Gattungen. Histologisch sind aber auch hier keine Unterschiede gegenüber *Andrena*-Weibchen festzustellen.

Zur Kontrolle wurden von einem *Halictus*-Weibchen (bei dem keine FOV ausgebildet ist) Semidünnschnitte durch die Paraoculararea angefertigt. Sie zeigen keinerlei verdicktes Epithel, sondern lediglich undifferenzierte Epidermis wie bei *Andrena* neben der Stirnseitendrüse.

4.2 Totalpräparate

In den Totalpräparaten der Köpfe (Tab. 1) ist bei allen Tieren, die eine FOV ausgebildet haben, innerhalb der Kopfkapsel die Stirnseitendrüse als deutlich sichtbares Gewebepaket zu sehen. Sie sieht bei den verschiedenen Arten recht einheitlich aus und entspricht in ihrem Umriß der jeweiligen FOV, auch bei den z. T. extrem unterschiedlichen Formen und Größen der Foveae verschiedener Andrena-Weibchen. Meist ist sie ringsum zum Rand hin abgerundet (die Form erinnert oft an einen Brotlaib). Zum Teil geht sie sanft abfallend in die Epidermis der Paraoculararea über, oft aber hängt sie, besonders am medianen Rand, mehr oder weniger stark über. Außer mit der Epidermis hat sie nirgends Verbindung zu anderen Geweben des Hämolymphraumes. Das alkoholfixierte Gewebe erscheint sehr zart und hat einen gelblich-weißen bis beigen Farbton. Hebt man es vorsichtig von der Kutikula ab, so erkennt man schon unter dem Stereomikroskop deutlich die einzelnen palisadenförmigen Drüsenzellen. Viel kleiner und zarter, aber ebenso eindeutig zu erkennen, ist die Stirnseitendrüse bei den Männchen. Sie ist weniger kompakt als bei den Weibchen und geht meist sanft abfallend in die umliegende Epidermis über.

Beim Weibchen von *Panurgus calcaratus* ist ein deutliches Gewebepaket zu sehen, das jedoch viel weitflächiger ist, als die schlecht abzugrenzende FOV von außen erkennen läßt. Es liegt größtenteils am Augenrand unter der Stelle, die noch am ehesten als FOV gedeutet werden kann, zieht sich aber dorsal sehr flach noch fast bis zum lateralen Ocellus hin. Da an dieser Stelle die Kutikulaoberfläche außen sehr glatt und kaum punktiert ist, ist anzunehmen, daß dieser Ausläufer noch zur Stirnseitendrüse gehört. Die Stirnseitendrüse von *Colletes* ist ähnlich zart und klein wie die der *Andrena*-Männchen, aber, zumindest bei den Weibchen, etwas gedrungener und am Rand oft überhängend. Bei *Prosopis* ist sie viel auffälliger, da sie relativ dick ist und weil sie, wegen der tiefen FOV-Spalte, die sie gänzlich umschließt, weit in die Kopfkapsel hineinragt.

Von den meisten Arten anderer Gattungen der Apoidea, deren FOV von außen nicht eindeutig zu erkennen ist, konnten leider keine Tiere aufpräpariert werden, da kein Frischmaterial verfügbar war.

Für den Außengruppenvergleich wurden einige Sphecidae präpariert (Tab. 1). Dabei konnten bei allen untersuchten Crabro-Arten, auch bei solchen, deren FOV sehr unscheinbar ist, in beiden Geschlechtern deutliche Stirnseitendrüsen gefunden werden. Sie unterscheiden sich in keiner Weise von den Stirnseitendrüsen der Apoidea. Bei den anderen Hymenopteren mit foveaähnlichen Gruben, Dellen oder Rinnen im Gesicht (Ichneumoniden, Symphyten) wurden keine Gewebepakete im Sinne einer Stirnseitendrüse gefunden. Allerdings ist z. B. einem bei Allantus-Weibchen (Tenthredinidae) die Epidermis unter den Dellen bei den Antennenbasen und den lateralen Ocellen jeweils zu einem Gewebe verdickt, das aber für eine Stirnseitendrüse zu wenig kompakt ist. Auch die Dellen erinnern weniger an eine FOV als an die Scheitelgruben der Eumeniden,

4.3 Sekretion

Um überprüfen zu können, ob auf eine direkte Reizung der FOV eine wahrnehmbare Reaktion erfolgt, wurde die FOV bei einigen frisch gefangenen Tieren mechanisch gereizt ("RR" in Tab. 1). Dazu wurden nicht nur Arten verwendet, die eine eindeutige FOV aufweisen, sondern auch solche, bei denen sie nicht sicher erkannt werden kann. Zudem wurden Arten ohne FOV gereizt, um durch Vergleiche feststellen zu können, inwieweit eine Reaktion vorgetäuscht werden könnte. Dabei zeigte sich, daß eventuell sehr feine, silbrig schimmernde Haare den Eindruck eines Fäden ziehenden Sekretes erwecken können. Außerdem kann sich durch Kondenswasser (bzw. Essigätherniederschlag) Flüssigkeit ansammeln und ein Sekret vortäuschen.

Von 17 Andrena-Weibchen zeigten 12 eine mehr oder weniger deutliche Reaktion. Bei einigen trat schon wenige Sekunden nach Beginn der Reizung eine klare, schwach viskose Flüssigkeit zwischen den Trichomen hervor, die beim langsamen Wegziehen der Reizungsnadel feine, kurze Fäden bildete. Bei einem Tier ließ sich bei der rechten FOV erst nach längerer und intensiver Reizung eine Reaktion feststellen, während die linke schon nach wenigen Sekunden ein Sekret freisetzte. Dieses leicht klebrige Sekret läßt sich in geringsten Mengen sammeln, indem man wiederholt mit einer an der Spitze zur Öse umgebogenen Minutie über die FOV fährt. Manche Tiere zeigten frisch betäubt keine oder nur eine schwache Reaktion, dafür einige Stunden später umso deutlicher. Bei zwei Tieren konnte auch noch 24 Stunden nach der Tötung eine eindeutige Reaktion festgestellt werden, wobei das Sekret deutlich zäher war als bei den frisch betäubten Tieren. Bei zwei Tieren ließ sich zwei Stunden nach der Tötung eine weißliche, kleisterartige Substanz aus der FOV gewinnen. Diese Substanz konnte auch noch Tage später von den luftgetrockneten Tieren aus der FOV geschabt werden, ohne daß sie an Feuchtigkeit eingebüßt hätte. Eine ähnliche, aber trockenere Substanz wurde in der FOV mancher Tiere gefunden, die keine Reizreaktion zeigten. Verstreicht man das Sekret mit der Nadel z. B. auf dem Komplexauge, so bildet es flache Tropfen, die nicht verlaufen, auch wenn man den Kopf kippt. Es dauert oft Wochen, bis diese Tropfen gänzlich zu einem klaren, leicht bernsteinfarbigen Rest eingetrocknet sind.

Bei den Männchen von Andrena konnte keine Reizreaktion festgestellt werden. Von den anderen Gattungen zeigte nur jeweils ein Weibchen von Colletes und Panurgus eine, wenn auch sehr schwache, Reaktion. Bei Colletes waren bei starker Vergrößerung feinste Tröpfchen zu erkennen, die aus der FOV-Kutikula langsam heraustraten.

5 Diskussion

5.1 Methodische Probleme bei der Untersuchung der FOV

Im Laufe dieser Untersuchungen der Foveae faciales traten verschiedene technische Schwierigkeiten auf, die mit ihren spezifischen Eigenschaften zusammenhängen. Um sie bei künftigen Untersuchungen von vornherein vermeiden zu können, seien hier die Hauptprobleme genannt.

Bei der Untersuchung mit dem Stereomikroskop kann man die FOV vielfach nur unter einem sehr eng begrenzten Blick- und Lichtwinkel erkennen, der sich aber nicht generell für alle Arten gleich einstellen läßt. Oft gelingt es erst nach vielen Versuchen mit verschiedenen Lichtquellen, Vergrößerungsstufen und Drehungen des Bienenkopfes, die Fovea zu entdecken. Hat man dann aber die richtige Kombination gefunden, so ist sie meist auch deutlich zu sehen und leicht wiederzuerkennen. Der Kopf von Arten, bei denen man eine FOV vermutet, sollte zunächst bei geringer Vergrößerung (20-30fach) danach abgesucht werden, da dann eine eventuelle Schattenbildung durch die FOV leichter auffällt. Ist keine Fovea im eigentlichen Sinn (als "Grube") ausgebildet, so hilft oft erst ein häufiger Wechsel zwischen schwacher und starker Vergrößerung, um an der entsprechenden Stelle eine zur Umgebung unterschiedliche Kutikulastruktur erkennen zu können. Das punktförmige Licht einer zweiarmigen Glasfaser-Kaltlichtleuchte erwies sich als günstig, wobei die Verwendung von Fokussierlinsen oder Streufolien keine Verbesserung brachte. Mit der Helligkeit sollte man aber etwas spielen. Oft ist es günstig, bei festgestecktem Objekt das Ende eines Glasfaserarmes dicht vor dem Bienenkopf langsam hin und her zu bewegen, da manche Kutikulastrukturen erst aufgrund der dadurch bewegten Schattierungen auffallen. Vielfach lassen sich nur so die Grenzen der FOV einigermaßen gut erkennen.

Ähnliches gilt auch für die Behaarung der FOV, vor allem bei Andrena. Selbst die auffällige Samtbehaarung der Weibchen ist in ihrem Erscheinungsbild (Farbe, Glanz, Dichte) stark abhängig von äußeren Faktoren. Auch hier ist es unerläßlich, verschiedene Kombinationen auszuprobieren, um voreilige Schlüsse zu vermeiden. Es empfiehlt sich, zum Vergleich die Tiere auch bei Sonnenlicht mit der Handlupe zu betrachten. Insbesondere bei vielen Andrena-Männchen sowie bei Arten, bei denen nur eine sehr schüttere Behaarung ausgebildet ist, hat man oft große Schwierigkeiten,
überhaupt Haare zu entdecken. In den meisten Fällen ist es am günstigsten, den Kopf fast senkrecht von oben zu betrachten, so daß die FOV nicht mehr als Fläche zu sehen ist.

Auch die zeichnerische Wiedergabe der Foveae birgt Probleme. In den meisten Fällen ist es aufgrund diffuser Ränder unmöglich, einen wirklich exakten und vollständigen Umriß zu zeichnen. Daher muß ein zwangsläufig subjektiver Kompromiß eingegangen werden. Dennoch erzielt man mit einiger Übung durchaus reproduzierbare Ergebnisse.

Aus den oben genannten methodischen Schwierigkeiten geht hervor, daß es nicht sinnvoll ist, bei den Foveae faciales exakte Angaben zur Größe zu machen. Gleichwohl gibt DYLEWSKA (1987) die Indices z. T. bis auf 4 Stellen hinter dem Komma an, wobei sie nur die FOV-Breite in Höhe der Mittelocelle berücksichtigt. Leider sind ihre Meßergebnisse nicht immer zuverlässig. So gibt sie für *Andrena figurata* den FOVW/0,5FW- Index mit 0,29 an, während er nach eigenen Messungen (auch nach ihrer Methode an mehreren Exemplaren) 0,13 beträgt. Die in der vorliegenden Arbeit angegebenen Indices sollen nur als Näherungswerte verstanden werden und den Vergleich zwischen den unterschiedlichen FOV-Größen bei verschiedenen Arten erleichtern.

Auch die Zeichnungen der Foveae lassen methodische Schwierigkeiten erkennen. Meist werden sie nur stark schematisiert im Umriß dargestellt, ohne Rücksicht darauf, wie klar die FOV überhaupt abgegrenzt ist. Allerdings ist das oft die einzige Möglichkeit, die Foveae verschiedener Arten zeichnerisch vergleichend darzustellen, und wird deshalb auch in der vorliegenden Arbeit angewendet. OSYTSHNJUK (1977) stellt von vielen Andrena-Weibchen die FOV schematisch dar. Leider entsprechen diese Darstellungen nicht immer den tatsächlichen Gegebenheiten. So ist z. B. die FOV von A. humilis mit einer Einbuchtung in der Mitte des lateralen Randes gezeichnet. Dabei wurde offensichtlich der Fovea-"Boden" nachgezeichnet, da an dieser Stelle der FOV-Rand flacher abfällt als daneben. Die eigentliche FOV-Grenze in Höhe der Paraoculararea verläuft jedoch geradlinig. Gelegentlich werden die linke und die rechte FOV eines Kopfes stark unsymmetrisch wiedergegeben (z. B. in TADAUCHI & HIRASHIMA 1988 bei Andrena halictoides,), was aber nicht der Realität, sondern der unterschiedlichen Schattenbildung durch ungleichmäßige Beleuchtung entspricht. Auch eine nicht ganz exakt frontale Ausrichtung des Kopfes

kann schon dazu führen, daß linke und rechte FOV unterschiedlich geformt erscheinen (Abb. 12).

Die Samtbehaarung der FOV von Andrena-Weibchen wird bei GUSENLEITNER (1984) durch dicht punktierte Felder dargestellt. WARNCKE (1966) läßt z. B. die als gestricheltes Feld gezeichnete FOV von A. melba oben wie abgeschnitten aufhören, obwohl das dorsale Ende der FOV natürlich abgerundet ist und höher liegt. Problematisch sind Angaben zur Farbe der Samtbehaarung bei den Andrena-Weibchen, da bei den meisten Arten die Eigenfarbe der Trichome von Strukturfarben überlagert wird. Die Farbwirkung hängt dann sehr von den oben genannten äußeren Faktoren ab. Nur bei THORP (1969) war ein Hinweis auf diese Effekte zu finden. Auch die Optik des Mikroskops kann, neben der Farbtemperatur der Lichtquelle, die Farbe verfälschen, ganz abgesehen vom subjektiven Farbempfinden. Die Farbangaben in der Literatur (z. B. DYLEWSKA 1987) sind daher mit Vorsicht zu genießen. Sie stimmen vielfach mit den eigenen Beobachtungen nicht überein.

5.2 Morphologie der Foveae im Vergleich

Die Untersuchungen zeigten trotz aller Unterschiede zumindest bei allen einwandfrei nachgewiesenen Foveae im Prinzip das gleiche Bild: Die Kutikulaoberfläche ist innerhalb der FOV anders (in der Regel feiner) strukturiert als in der Umgebung, sie ist durchsetzt mit feinsten Poren, und ihr entspringen in den meisten Fällen wenigstens einige, meist sehr filigrane, Setae. Die Trichombehaarung der FOV bei *Andrena* ist eine Ausnahme.

Die Unterschiede bei den Foveae faciales sind zwischen den einzelnen Gattungen meist stärker als zwischen den Geschlechtern einer Art. Generell läßt sich jedoch für alle Arten der verschiedenen Gattungen sagen, daß die Foveae bei den Weibchen in der Regel nicht nur größer, sondern auch deutlicher ausgebildet sind als bei den Männchen. In Form und Struktur aber sind sie sich bei beiden Geschlechtern prinzipiell meist sehr ähnlich, außer bei Andrena. Bei dieser Gattung ist der Sexualdimorphismus der FOV besonders ausgeprägt. Die Foveae der Andrena-Männchen unterscheiden sich von denen der Weibchen nicht nur durch die viel geringere Größe und völlig andere Form, sondern auch durch die weitaus schwächere Trichombehaarung. Bis auf A. timberlakei wurde kein Männchen gefunden, dessen FOV die Größe und Deutlichkeit der weiblichen FOV erreicht.

Bei stylopisierten Männchen treten allgemein weibliche Merkmale deutlicher auf. Mit der Beeinflussung des Sexualdimorphismus der Fovea durch Strepsipteren (Fächerflügler) der Gattung *Stylops* hat sich SALT (1927) eingehender beschäftigt. Seine Untersuchungen zeigen, daß eine Beeinflussung bei einigen damit befallenen *Andrena*-Männchen gar nicht, bei anderen jedoch z. T. sehr deutlich zu sehen ist. Diese unterschiedlich starke Wirkung der Stylopisierung kommt auch bei verschiedenen Männchen der gleichen Art vor. Die Ergebnisse von SALT (1927) können hier bei *Andrena hirticincta* bestätigt werden.

5.3 Morphologie der Stirnseitendrüse im Vergleich

Die Stirnseitendrüse wurde bisher von HESELHAUS (1922) lichtmikroskopisch (bei Andrena fulva und A. clarcella), und von BENEDECZKY et al. (1990) elektronenmikroskopisch (bei A. variabilis) untersucht. Während in beiden Arbeiten ausdrücklich betont wird, daß diese Drüse nur bei den Weibchen gefunden wurde, konnte in der vorliegenden Untersuchung eindeutig gezeigt werden, daß auch die Andrena-Männchen ein deutliches Drüsenepithel unter der FOV besitzen. Dies wird von SCHUHBECK (1991) bestätigt, der neben den Weibchen weiterer Andrena-Arten auch deren Männchen mit dem EM untersuchte.

Die Stirnseitendrüse besteht bei allen untersuchten Gattungen sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen aus einer Lage langgestreckter, gleichmäßiger Drüsenzellen, die nach NOIROT & QUENNEDY (1974) der Klasse I, nach BILLEN (1987) dem Typ B entsprechen. Die EM-Untersuchungen bei *Andrena* zeigen, daß das Cytoplasma vom sehr stark ausgebildeten glatten endoplasmatischen Retikulum erfüllt ist, während in der spindelförmigen Kernregion überwiegend freie Ribosomen vorkommen. Außerdem fallen Tracheolen sowie zahlreiche Sekretvesikel auf, besonders im subkutikulären Bereich, der bei den Weibchen höhlen- und kanalartig erweitert ist. Die Drüse selbst ist nicht innerviert, es ziehen aber Nervenfasern zu den Setae, deren Basiszellen als Mechanorezeptoren aufgebaut sind. Die im Semidünnschnitt oft hell erscheinende Zelle unter einer Seta (Abb. 41) stellt nach diesen Befunden eine tormogene Zelle dar, die eine von der thekogenen Zelle umfaßte Sinneszelle mit Dendrit enthält SCHUHBECK (1991).

Die Totalpräparate der Kopfkapseln zeigen nur bei solchen Apoidea und Sphecoidea, die eine FOV aufweisen, an dieser Stelle auch ein mehr oder weniger kompaktes Gewebepaket unter der Kutikula. Es kann davon ausgegangen werden, daß es sich dabei jeweils um homologe Drüsenorgane handelt. Die von außen sichtbare Fovea ist also ein guter Hinweis auf das Vorhandensein einer Stirnseitendrüse. Andererseits läßt sich durch die Totalpräparation klären, ob eine von außen als FOV schlecht zu deutende Kutikulastruktur tatsächlich eine solche darstellt oder nicht (z. B. *Panurgus calcaratus*).

5.4 Vorkommen der Foveae faciales

Über die Verbreitung der Foveae faciales bei den Apoidea herrscht in der Literatur keineswegs Klarheit. Insbesondere Gattungen mit undeutlichen Foveae werden in diesem Zusammenhang oft nicht erwähnt. Nach STEPHEN et al. (1969) kommen die Foveae außer bei allen Gattungen der Andrenidae nur bei den meisten Gattungen der Colletidae, bei den Weibchen der Oxaeidae, sowie bei einigen Exomalopsini (Anthophoridae) vor. Davon abweichend geben MICHENER (1944) und SNELLING (1981) bei einigen Arten der Halictidae das Vorkommen von Foveae faciales an, verneinen es jedoch bei den Oxaeidae, MICHENER (1944) zudem noch bei den Gattungen *Melitturga* (Fam. Andrenidae) und *Caupolicana* (Fam. Colletidae). MITCHELL (1960) dagegen führt bei *Caupolicana* die Foveae ausdrücklich an, schließt sie dafür bei allen anderen Familien außer Andrenidae und Colletidae aus. Von RICHARDS (1956) wird eine FOV für *Andrena* und *Crabro* angegeben.

Die folgende Übersicht über das Vorkommen der Foveae faciales bei den Apoidea und Sphecoidea wird ergänzt durch die Angaben in Tab. 1.

Colletidae und Stenotritidae: Bei allen untersuchten Arten der Colletidae sind in beiden Geschlechtern mehr oder weniger deutliche Foveae ausgebildet: bei *Colletes* als flache Delle, bei *Prosopis* (*=Hylaeus*) als tiefe Spalte. Bei beiden Geschlechtern konnte unter der FOV eine z. T. recht deutliche Stimseitendrüse gefunden werden. In der Literatur wird allgemein davon ausgegangen, daß außer Colletes und Prosopis nur ein Teil der anderen Gattungen der Colletidae eine FOV ausgebildet haben (MICHENER 1944, 1989, MITCHELL 1960, SNELLING 1981, STEPHEN et al. 1969). MICHENER (1944) gibt noch für Euryglossa, Hylaeoides, und Scrapter eine FOV als enge Grube parallel zum inneren Augenrand an, MICHENER (1965) auch für Stenotritinae und MITCHELL (1960) für Caupolicana.

Halictidae: Innerhalb der Halictiden konnten nur bei einigen Weibchen der Nomiinae und Dufoureinae Foveae gefunden werden. Die Angaben von MICHENER (1944) über das Vorkommen von Foveae bei *Conanthalictus* können bestätigt werden. Sonst schreibt MICHENER (1944) nur noch einer afrikanischen Halictidenart (*Nomia hadrosoma*) eine FOV zu. In den Beschreibungen der Triben der Halictinae erwähnt MICHENER (1978) nirgends eine FOV. Bei MITCHELL (1960) ist in den ausführlichen Beschreibungen nordamerikanischer Halictiden keine FOV erwähnt, auch nicht bei *Dufourea marginata* und *Nomia nortoni*, deren Weibchen nach eigenen Untersuchungen Foveae haben. Bei letzterer heißt es lediglich: "...areas on each side densely tessellate and impunctate".

Andrenidae: Alle untersuchten Andrenidae haben in beiden Geschlechtern eine FOV. Bei den Weibchen von Andrena (sowie Ancylandrena und Megandrena, siehe unten) unterscheiden sie sich aufgrund der charakteristischen dichten Samtbehaarung, sowie vielfach durch ihre Größe und Auffälligkeit, beträchtlich von den Foveae aller anderen untersuchten Gattungen und Familien. In allen Fällen wurden unter den Foveae deutliche Stirnseitendrüsen gefunden. In der Literatur werden vor allem die Foveae der Andrena-Männchen oft übergangen (z. B. MITCHELL 1960, SALT 1927), bzw. zwar als Struktur erkannt, aber nicht mit der FOV der Weibchen homologisiert (LANHAM 1949, THORP 1969). Bei RUZ & TORO (1983) sind die vorwiegend schmalen Foveae bei (Panurginae) auch bei Liphanthus den Männchen ausführlich berücksichtigt, ebenso wie bei Calliopsini, Protomeliturgini und Perditini in Ruz (1991).

O x a e i d a e : Bei den Weibchen von Oxaea und Protoxaea sind Stellen in der Paraoculararea zu erkennen, die als FOV gedeutet werden. Ob sich allerdings darunter eine Drüse befindet, konnte mangels frischer Tiere nicht festgestellt werden. In der Literatur wurde nur bei PLATEAUX-QUÉNU (1972) der Hinweis auf eine FOV gefunden, sowie bei STEPHEN et al. (1969) die Erläuterung: "Facial foveae present on females as broad, flat areas."

Melittidae und Megachilidae: Bei diesen Familien konnten keine Foveae gefunden werden, ebensowenig Hinweise darauf in der Literatur.

Anthophoridae und Apidae: Innerhalb der Anthophoridae konnten bei den Weibchen einiger Anthophorinae Foveae gefunden werden: bei den Exomalopsini Chacoana und Paratetrapedia sowie bei Eucera und Melecta. Die Strukturen bei manchen Anthophora- und Tetralonia-Weibchen sind schwer zu deuten. Auch PLANT (briefl. Mitteilung) fand bei mehreren Arten aus verschiedenen Gattungen der Eucerini eine FOV. DALY et al. (1987) erwähnen und zeichnen bei Manuelia (Xylocopinae) eine großflächige "circumalveolar depression" auffällige und ստ die Antennenbasen beider Geschlechter herum. Leider wird diese Struktur nicht näher beschrieben. Das Ocellusorbitalfeld von Bombus entspricht trotz gewisser Ähnlichkeiten (siehe REM-Abb. in RASMONT 1984 p.144) mangels darunterliegender Drüse keinesfalls einer FOV.

S p h e c i d a e : Bei *Crabro* und *Lestica* konnten in beiden Geschlechtern eindeutig Foveae faciales festgestellt werden, die vielfach gut zu erkennen sind. Im Totalpräparat erkennt man deutlich die Stirnseitendrüse unter der FOV. Auch PLANT (briefl. Mitteilung) fand bei einigen Crabroninae und Pemphredoninae Foveae. MENKE (1992) und EIGHME (1989) zeigen in REM-Bildern Foveae bei *Larra* bzw. *Diodontus*.

Andere Hymenopteren: Bei keiner der anderen untersuchten Hymenopterengattungen konnten Arten mit einer FOV im eigentlichen Sinn gefunden werden. Allerdings gibt es z. B. bei Vespoidea und Ichneumoniden Arten mit z. T. mehreren Gruben, Dellen, Rinnen oder unpunktierten Flecken im Gesicht. Die Untersuchungen von CUMMING & LEGGETT (1985) zur Morphologie der Scheitelgruben ("cephalic foveae") bei Eumeniden zeigen, daß deren äußeren Strukturen genausowenig einer FOV entsprechen wie die darunterliegenden azinösen Drüsenzellen der Stirnseitendrüse. Auch die furchenartige Coronalsutur einiger Vespinae ist nicht mit der FOV vergleichbar, sondern bildet mit den umliegenden Strukturen einen sensorischen Komplex ("frons plate", ISHAY & GANOR 1992). Bei KIMSEY & BOHART (1990) werden für *Caenochrysis* (Chrysididae) "facial foveae" beschrieben und abgebildet, die paarig etwas oberhalb der Antennenbasen liegen und tief eingesenkt sind. Es ist aber auch hier unwahrscheinlich, daß sie der FOV homolog sind. Bei den Ichneumoniden konnten keine klaren Anhaltspunkte bezüglich einer möglichen FOV gefunden werden.

Auch bei Symphyten, vor allem Siricoidea und Tenthredinoidea, sind vielfach im Gesicht Strukturen ausgebildet, die an eine FOV erinnern. Bei SCHEDL (1991) wurde dazu der Hinweis auf eine "Supraantennalgrube (Fovea)" gefunden. Totalpräparate lassen darunter z. T. ein spezielles Gewebe erkennen. Die Deutung dieser Strukturen ist sehr schwierig und ohne eingehendere Untersuchungen nicht möglich, könnte aber für phylogenetische Betrachtungen bei den Hymenopteren von großem Interesse sein.

5.5 Taxonomische Aspekte der Foveae faciales

Die FOV ist, zumindest bei den Andrena-Weibchen, ein relativ stabiles arttypisches Merkmal. Trotzdem werden sogar auffällige Foveae, auch in Arbeiten, wo sie taxonomischen Wert hätten, oft übergangen. Selbst bei Revisionen und Gruppen- bzw. Untergattungsbeschreibungen werden sie manchmal gar nicht mit einbezogen (z. B. PERKINS 1919, HEDICKE 1933). Auch in dem ausführlichen Bestimmungsschlüssel der mitteleuropäischen Andrenen von STOECKHERT (1930) werden die Foveae kaum berücksichtigt, das Hauptgewicht liegt vielmehr auf z. T. sehr instabilen Merkmalen (z. B. Haarfarbe).

DYLEWSKA (1987) und WARNCKE (1968) beziehen die FOV stärker mit ein, leider jedoch mit z. T. fehlerhaften Angaben. Besonders bei WARNCKE (1968) trifft die Beschreibung der FOV bei einigen Untergattungen auf viele dazugehörige Arten nicht zu. So passen z. B. Andrena bisulcata und A. hystrix mit den auffallend schmalen und langen Foveae der Weibchen in keiner Weise zur Untergattung Aenandrena, deren Typusart (A. aeneiventris) viel kürzere, nach oben verbreiterte Foveae hat. TADAUCHI (1981, 1982a,b,c, 1983, 1985) geht in seinen taxonomischen Untersuchungen der japanischen Andreniden auch auf die Foveae genauer ein. Mit Hilfe eines Computerprogrammes führte er Faktorenanalysen durch, wobei die Analyse der Skulpturierung des Integuments (TADAUCHI 1982c) unter anderem zu einem Faktor aus folgenden Merkmalen führt: Abstand der FOV vom Augenrand, Tiefe der FOV und Dichte der Punktierung am Vertex, wobei die beiden FOV-Merkmale untereinander auf einen Korrelationswert von 0,56 kommen. Diese Assoziation von tiefer FOV mit großem Augenabstand wird als charakteristisch für die Untergattung *Trachandrena* ROBERTSON, 1902 bezeichnet. In dieser Untergattung dominieren in der Tat sehr charakteristische Foveae. Allerdings trifft der große Augenabstand, kombiniert mit einer tiefen FOV, meist nur auf die untere Hälfte der FOV zu (Abb. 9). Die dadurch mehr oder weniger tennisschlägerartig geformten Foveae sind typisch für diese, von DYLEWSKA (1987) als *haemorrhoa*-Gruppe bezeichnete Untergattung. WARNCKE (1968) stellt *Trachandrena* als Synonym zur Untergattung *Biareolina* DOURS, 1873, deren Foveae er allerdings so beschreibt, daß sie nur auf *Trachandrena*-Arten zutreffen können, nicht jedoch auf die Typusart *A. lagopus* (vergleiche auch LABERGE 1973).

Die Berücksichtigung der FOV kann bei der Klärung der Untergattungsproblematik, insbesondere bei den Andrenen, in vielen Fällen hilfreich sein. Arten, die wegen einer stark abweichenden FOV-Form aus einer bestehenden Untergattung herausfallen, müssen bei genauerer Untersuchung auch aufgrund anderer Merkmale aus der Untergattung herausgenommen werden. Ein auffälliges Beispiel dafür ist *Andrena iliaca*, die von WARNCKE (1969) zur Untergattung *Nobandrena* gestellt wird, deren au-Bergewöhnliche FOV (Abb. 10) aber in keiner Weise zu den anderen Arten dieser Untergattung paßt. Es hat sich allerdings gezeigt, daß, vor allem in der Kutikulastruktur der FOV, auch große Unterschiede bei nah verwandten Arten bestehen können (z. B. bei Andrena fulva und A. clarkella-Weibchen). Auch die Trichombehaarung kann sich deutlich unterscheiden. So wurde in den Foveae zweier nah verwandter Männchen einerseits eine besonders dichte (bei A. truncatilabris) und andererseits eine besonders schwache Trichombehaarung (bei A. ferrucineicrus) gefunden.

Auf Art-Niveau ist die FOV ein wertvolles Merkmal zur Klärung von unsicheren (Unter-) Arten. GUSENLEITNER (1984) unterscheidet durch die größere FOV-Breite der Weibchen Andrena susterai von A. dorsata, und A. fuscipes von A. simillima. Die letzte Art wird von DYLEWSKA (1987) als Synonym zu A. nigriceps betrachtet, wobei sie eine große Variabilität der FOV-Breite angibt. OSYTSHNJUK (1977) jedoch unterscheidet nicht zuletzt wegen der breiteren FOV A. simillima als eigene Art von A. nigriceps.

Schließlich können manche Bestimmungsprobleme mit Hilfe der Foveae vermieden werden. Die Weibchen von Andrena humilis und Andrena taraxaci sind z. B. nach dem Bestimmungsschlüssel von STOECKHERT (1930) kaum eindeutig voneinander zu unterscheiden. Weiß man jedoch (was in diesem Schlüssel nicht angegeben ist), daß die FOV von A. humilis breiter ist und parallelseitiger verläuft als die von A. taraxaci, so kann man daran leicht die richtige Art erkennen. Bei DYLEWSKA 1987 wird dies berücksichtigt. Auch die Weibchen von A. cinerea und A. cinereophila können am sichersten an der Form der FOV unterschieden werden (GRUNWALDT, pers. Mitteilung): Sie ist bei A. cinerea im oberen Teil deutlich verbreitert, wodurch der Abstand zwischen FOV und lateralem Ocellus i.d.R. kleiner als der Ocellenduchmesser ist). A. coitana wird von GUSENLEITNER (1985) an deutlich nach hinten verlängerten Augenfurchen von allen anderen mitteleuropäischen Arten unterschieden. Allerdings entspricht dies nicht dem Befund im REM (Abb. 5), so daß dieser Eindruck offenbar durch die Samtbehaarung der FOV entsteht.

5.6 Phylogenetische Aspekte der Foveae faciales

Dank ihres unterschiedlichen Vorkommens bei den verschiedensten Familien bieten sich die Foveae faciales für phylogenetische Betrachtungen geradezu an. Daß es sich bei der FOV um ein homologes Merkmal handelt, zeigt allein schon die Tatsache, daß bei so extrem unterschiedlich ausgebildeten Formen wie den großflächigen Foveae der *Andrena*-Weibchen und den spaltenartigen Foveae von *Prosopis* darunter ein gleichartiges Drüsengewebe entwickelt ist.

Das Vorkommen von FOV und Stirnseitendrüse auch bei vielen Grabwespen ist ein weiterer Hinweis für deren nahe Verwandtschaft mit den Bienen (siehe auch MALYSHEV 1968, MICHENER 1974, BROTHERS 1975, KÖNIGSMANN 1978, GAULD und BOULTON 1988). Es stellt sich natürlich die Frage, wann in der Evolution der Hymenopteren dieses Merkmal entstanden ist. Aussagen hierzu lassen sich derzeit nicht machen, da weder der Stammbaum der Hymenopteren genügend geklärt, noch das Vorkommen der FOV genügend untersucht ist. Möglicherweise ist sie viel weiter verbreitet, als bisher angenommen. Falls die fraglichen Strukturen z. B. bei Ichneumoniden oder gar Symphyten tatsächlich den hier behandelten Foveae mit Drüsengewebe entsprächen, könnten sich daraus wertvolle phylogenetische Hinweise ergeben.

Das gilt genauso für die Foveae innerhalb der Apoidea, zumal auch hier vieles noch ungeklärt ist. WARNCKE (1977) berücksichtigt die FOV bei seinen phylogenetischen Betrachtungen und schreibt: "Augenfurchen treten nur bei primitiveren Bienengattungen auf, sie sind z. T. nur noch angedeutet", schließt dabei aber die Halictidae aus. Dem widersprechen jedoch unsere Ergebnisse über Foveae bei Anthophoriden bzw. Halictiden.

MICHENER (1944) sieht in der FOV ein primitives Merkmal, dessen Fehlen den spezialisierten Zustand darstellt, das aber auch bei einigen langrüsseligen Arten zum Ausbruch kommen kann. Der Verlust ist also teilweise reversibel und kann als Kryptotypus gedeutet werden, wofür es in der Literatur verschiedene Beispiele gibt (SUDHAUS & REHFELD 1992).

Da bei den Spheciden sowohl kurze, relativ breite als auch lange, schmale Foveae vorkommen können, ist es schwierig, eine Aussage über die ursprünglichere Form zu machen. Deswegen läßt sich davon auch kein ursprünglicher FOV-Typ für die Apoidea ableiten. Man kann aber davon ausgehen, daß die besonders schmalen und zugleich tief eingesenkten Foveae (*Prosopis*), sowie die großen, breiten (*Andrena* Q Q) nicht den plesiomorphen Zustand repräsentieren. Ganz besonders gilt das für die Trichombehaarung der FOV bei *Andrena*, *Ancylandrena* und *Megandrena*. MICHENER (1986) bezeichnet diese Behaarung als "synapomorphy unique among bees". *Megandrena* wird von LANHAM (1949) als die ursprünglichste Gattung innerhalb der Andrenidae betrachtet und ihre Ähnlichkeit in vielen Merkmalen mit *Stenotritus* (Colletidae; nach MCGINLEY 1980 eigene Fam.) betont. Den Hauptunterschied zwischen den beiden Gattungen sieht er im Fehlen von behaarten Foveae bei *Stenotritus*.

Aufgrund der vielfältigen Formen der FOV ist es auch innerhalb der Gattungen außerordentlich schwierig, den jeweils ursprünglicheren Zustand auszumachen. Insbesondere bei den *Andrena*-Weibchen stößt man auf erhebliche Schwierigkeiten, da unser derzeitiges Wissen über die phylogenetische Systematik innerhalb dieser Gattung trotz formal bestehender Gliederung in Untergattungen sehr unzureichend ist (SCHÖNITZER et. al.

1993). LABERGE (1986) sieht in Notandrena, Gonandrena sowie vor allem Andrena s.str. die ursprünglichsten Untergattungen. Die darin vereinten Arten zeichnen sich jedoch z. T. durch besonders große Foveae aus (z. B. A. clarkella, Abb. 6). Dagegen sieht WARNCKE (1968) die Grundform in kurzen, fast rechteckigen Foveae, wie sie in der Untergattung Avandrena vorkommen. Seine Darstellung, wie er sich die Entwicklung zu größeren Foveae vorstellt (Seite 6-7) ist nicht ganz verständlich geschreiben. Unter anderm nennt er dabei einen "humilis-Zweig" und einen "bicolor-Zweig", ohne diese irgendwo zu erläutern. Außerdem sind seine Aussagen zumindest für A. bicolor sicher unzutreffend. Wir vermuten, daß relativ kleine FOV-Formen, ähnlich wie sie bei Colletes vorkommen, ursprünglich für Andrena sind.

Wegen des weitgefächerten Spektrums an unterschiedlichen FOV-Typen und der weiten Verbreitung der Foveae müßten für sinnvolle phylogenetische Schlußfolgerungen noch weit mehr Gattungen ausführlich untersucht werden. Dies gilt insbesondere für die langrüsseligen Bienen einerseits und für die übrigen Gruppen der Hymenopteren andererseits. Aufgrund der vorliegenden Untersuchungen lassen sich jedoch folgende Punkte zusammenfassen:

- Die Fovea facialis ist ein gemeinsames Merkmal vieler Apoidea und Sphecoidea, das zumindest für die Apoidea plesiomorph ist

- eine leicht eingesenkte Grube, vereinzelte Setae und fehlende Trichome sind plesiomorphe Merkmale der FOV

- die Trichombehaarung der FOV bei Andrena, Ancylandrena und Megandrena ist ein synapomorphes Merkmal

- die tiefe FOV-Spalte bei *Prosopis* und einigen anderen Colletidae ist ebenfalls apomorph.

5.7 Funktionelle Aspekte der Foveae faciales

Über die Funktion der Stirnseitendrüse fehlen ernsthafte Untersuchungen, es wurde bisher lediglich darüber spekuliert. RICHARDS (1956) spricht von einer "possibly sensory area" und HESELHAUS (1922) wird (bei *Andrena* q q) histologisch an tätige Wachsdrüsen erinnert, hält aber eine Duftdrüse für wahrscheinlicher. SCHUHBECK (1991) stellt einen hypothetischen Sekretionsweg vor und geht dabei von einem proteinfreien, dünnflüssigen und leichtflüchtigen Sekret aus. Er vergleicht es mit dem Sekretionsprodukt der Mandibeldrüse, das als Pheromon im Fortpflanzungsverhalten eine Rolle spielt und oft einen deutlich wahrnehmbaren Geruch ausströmt. BENEDECZKY et al.(1990) vermuten ebenfalls eine Pheromonproduktion bei der Stirnseitendrüse. TENGO & BERGSTRÖM (1976, 1977) und BERGSTRÖM & TENGO (1973) untersuchten bei den Analysen des Mandibelsekrets von Andrena bzw. Prosopis z. T. die ganzen Bienenköpfe, ohne jedoch die Foveae dabei zu berücksichtigten.

Bei den Reizungsversuchen wurde eine schwache Viskosität sowie eine sehr langsame Verdunstung des Sekrets festgestellt. Dies macht einen Duftstoff weniger wahrscheinlich als z. B. eine Substanz zum Auskleiden des Nestes oder zur Kokonherstellung. Dafür lassen sich aber sonst keine Anhaltspunkte finden. Entweder sind schon andere Drüsen nachgewiesen, die diese Funktionen erfüllen, oder es ergeben sich keine Korrelationen zwischen dem Verhalten der Tiere (siehe WESTRICH 1990) und dem Vorkommen der FOV. Die Tatsache, daß bei drei sehr früh geschlüpften und gleich gefangenen Andrena-Weibchen (2 A. bicolor, 1 A. fulva) im Gegensatz zu den etwas später gefangenen Tieren keine Reizreaktion auszulösen war, läßt vermuten, daß das Sekret anfangs noch keine wesentliche Rolle spielt. Andererseits haben BENEDECZKY et al. (1990) bei sehr spät gefangenen Weibchen von A. variabilis eine Dominanz von degenerierten Drüsenzellen feststellen können.

Auch die eigenen Verhaltensbeobachtungen ergaben keine Rückschlüsse auf die Funktion des Sekrets, weder im Freiland, noch unter dem Stereomikroskop. Die damit längere Zeit beobachteten, in Gläsern verschiedenster Art eingeschlossenen Tiere zeigten keine Verhaltensweisen, die mit der FOV in Zusammenhang gebracht werden könnten. So gab es z. B. kein verschmiertes Sekret an den Glaswänden und auch beim Antennenputzen konnten keine Putzbewegungen beobachtet werden, die z. B. daran denken ließen, daß mit dem Putzapparat eventuell Sekret von der FOV aufgenommen werden könnte (SCHÖNITZER 1986). Besonders die dichte Trichombehaarung in der FOV bei *Andrena* ist funktionell schwer zu deuten, da sie die Sekretion ja in irgendeiner Weise beeinflußt und somit wiederum eine Funktion erfüllen muß. Bei den sensorischen Setae kann man davon ausgehen, daß sie für das Funktionieren der FOV von Bedeutung sein müssen, da bei allen Gattungen (außer in den FOV-Spalten von *Prosopis*) in jeder FOV wenigstens einige davon gefunden wurden. Bei den Reizungsversuchen gelang es aber nicht, nur durch Berühren der Setae eine Reaktion hervorzurufen.

Stark behaarte Drüsenfelder kennt man z. B. bei den Büschelkäfern (*Atemeles*), deren Sekret von Ameisen aufgeleckt wird. Dicht behaarte Drüsenfelder mit porenartigen Öffnungen werden von POST & JEANNE (1982) bei *Mischocyttarus* (Vespidae) beschrieben. Sie sind auf den Sterniten einiger Männchen zu finden und haben unterschiedlich lange Haare. Dabei wird das Auftragen eines Sekrets auf ein Substrat diskutiert, für die kurzbehaarten Formen werden jedoch lediglich "different functions" vermutet. Denkbar wäre auch eine Vergrößerung der Verdunstungsfläche durch die Trichome, ähnlich den Evaporationsfeldern bei den Stinkdrüsen vieler Wanzen (EISENBEIS & WICHARD 1985, CARVER 1990). Die bei den Reizungsversuchen festgestellten Sekrets die Adhäsion vermutlich zu schwach ist, um es an den Trichomen hinaufkriechen zu lassen.

Eine andere Möglichkeit wäre, daß die Trichombehaarung die FOV vor Verschmutzungen schützen soll, indem sie wie ein Gitter Fremdstoffe fernhält. Dies würde auch erklären, warum diese dichte Behaarung nur bei den Andrena-Weibchen ausgebildet ist, da wegen der z. T. riesigen FOV-Fläche die Notwendigkeit eines Schutzes natürlich besonders gegeben wäre. Daraus könnten sich Schlußfolgerungen dahingehend ergeben, daß innerhalb der Andrena die großflächigen Foveae den plesiomorphen Zustand widerspiegeln (was wiederum LABERGE 1986 unterstützen würde) und die kleinen, schmalen den apomorphen, da sie ebenfalls behaart sind. Allerdings ist damit nicht die spärliche Trichombehaarung der doch meist winzigen Foveae der Andrena-Männchen erklärt.

Zur Klärung der Frage nach der Funktion FOV und der Stimseitendrüse wäre eine Analyse des Sekrets hilfreich. Diese konnte im Rahmen dieser Arbeit natürlich nicht durchgeführt werden. Es konnte aber gezeigt werden, daß die Möglichkeit besteht, auf recht einfache Weise geringe Mengen dieses Sekrets für weitere Untersuchungen zu sammeln.

Danksagung

Wir danken ganz besonders Herrn Dr. W. Grünwaldt (München) für seine zahlreichen wertvollen Hinweise und Anregungen. Sowohl er als auch Herr E. Diller von der Zoologischen Staatssammlung München haben uns großzügig Material zur Untersuchung zur Verfügung gestellt. Herr J. Plant (Freiburg, Wien) hat uns wertvolle Hinweise gegeben. Ihnen allen danken wir herzlich.

6 Zusammenfassung

Bei verschiedenen Gattungen vor allem kurzrüsseliger Bienen sowie einigen Spheciden befindet sich im Gesicht zwischen Antennenbasen und Ocellen am medianen Rand der Komplexaugen ein meist mehr oder weniger stark eingebuchteter Kutikulabereich (Fovea facialis = FOV), der sich strukturell von der Umgebung unterscheidet. 410 Arten aus 106 Gattungen wurden auf das Vorkommen einer FOV hin untersucht, z. T. rasterelektronenmikroskopisch. Außerdem wurde geprüft, ob unter den Foveae jeweils ein Drüsengewebe (Stirnseitendrüse) ausgebildet ist und ob sich bei mechanischer Reizung der FOV eine physiologische Reaktion auslösen läßt.

Bei Colletes ist die FOV nur eine kleine, flache Mulde mit wenigen Setae. Bei Prosopis (= Hylaeus) findet man eine tiefe, sehr schmale, unbehaarte Spalte. Bei Andrena sind Form und Größe der FOV von Art zu Art sehr unterschiedlich. Sie kann bei manchen Weibchen fast die ganze Gesichtsseite einnehmen. Nur bei dieser Gattung ist die FOV mit Trichomen behaart, die bei den Weibchen einen dichten, samtartig schimmernden Überzug bilden. Zusätzlich findet man längere (Sinnes-) Haare. Die sehr kleinen und undeutlichen Foveae der Männchen enthalten nur relativ wenige Trichome. Bei Panurgus und Perdita sind in den eher kleinen Foveae nur einzelne Setae zu finden. Bei Melitturga ist die FOV nur als undeutliche, mehr oder weniger breite, flache Zone zu erkennen, ebenso bei Oxaea-Weibchen und den Weibchen von Dufourea und Nomia (Halictidae). Dagegen ist die FOV bei Conanthalictus-Weibchen ausgesprochen deutlich. Bei einigen Exomalopsis-Verwandten und Eucera (Anthophoridae) sind bei den Weibchen diffuse, foveaähnliche Strukturen ausgebildet. Bei den anderen untersuchten Bienengattungen wurden keine entsprechenden Foveae gefunden. Bei Crabro, Lestica und einigen anderen Spheciden sind z. T. recht deutliche Foveae ausgebildet. Zahlreiche weitere Hymenopteren (z. B. Ichneumonidae, aber auch Symphyten) weisen ähnliche Strukturen im Gesicht auf, die aber nicht sicher gedeutet werden konnten.

Im REM erkennt man, daß die Kutikulaoberfläche der FOV mit feinsten Poren (Durchm. ca. 0,07 - 0,09 μ m) dicht übersät ist. Nach Aufpräparieren der Kopfkapsel findet man unter der Cuticula ein kompaktes Organ, das in Lage und Form dem von außen sichtbaren Umriß der FOV entspricht. Semidünnschnitte lassen ein Gewebe mit palisadenförmigen Zellen erkennen, wie es für einschichtige Hautdrüsenepithelien typisch ist.

Es wurde nachgewiesen, daß nicht nur die Andrena-Weibchen, sondern auch die Männchen, sowie Pamurgus (Andrenidae), Colletes und Prosopis (Colletidae) und Crabro (Sphecidae) Stirnseitendrüsen besitzen, die mit den Foveae funktionelle Einheiten bilden. Trotz teilweise erheblicher Unterschiede in der äußeren Morphologie der FOV handelt es sich also um ein homologes Organ. In der Diskussion wird auf die daraus folgenden taxonomischen und phylogenetischen Aspekte eingegangen, wobei angenommen wird, daß eine schwach eingesenkte Grube, vereinzelte Setae und fehlende Trichome den plesiomorphen Zustand der FOV bei Bienen darstellen.

Die Funktion der Stirnseitendrüse bleibt weiterhin unklar. Es konnte aber in Reizungsversuchen vor allem bei *Andrena*-Weibchen ein klares, leicht zähflüssiges Sekret nachgewiesen werden, das in geringster Menge aus der FOV austritt und sehr langsam verdunstet.

7 Literatur

- BENEDECZKY I., L. TANACS & L. MOCZAR (1990): Electron microscopic structure of the cephalic gland of the bee Andrena varians SMITH. — Acta Biol. Hungarica, 41: 341-361.
- BERGSTRÖM G. & J. TENGÖ (1973): Geranial and neral as main components in cephalic secretions of four species of *Prosopis* (Hym., Apidae). — Zoon Suppl., 1: 55-99.
- BILLEN J. (1986): Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in dolichoderine ants (Hymenoptera, Formicidae). — Ins. Soc. Paris, 33: 278-295.
- BILLEN J. (1987): Morphology and ultrastructure of the exocrine glands in social Hymenoptera. — In: Chemistry and Biology of Social Insects. Proceedings of the 10th International Congress of the IUSSI. J. Peperny, München, S. 81-84.
- BROTHERS D.J. (1975): Phylogeny and Classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. Univ. Kansas Sci. Bull., 50: 483-648.

- CARVER M. (1990): Integumental morphology of the ventral thoracic scent gland system of *Poecilometis longicornis* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae). — Int. J. Insect Morphol. Embryol., 19: 319-321.
- CUMMING J.M. & F. LEGGETT (1985): Cephalic foveae of eumenine wasps (Hymenptera: Vespidae). — J. Nat. Hist., 19: 1197-1207.
- DALY H.V., MICHENER C.D., MOURE J.S. & S.F. SAKAGAMI (1987): The relictual bee genus *Mamuelia* and its relation to other Xylocopinae (Hymenoptera, Apoidea). — Pan-Pacific Entomologist, 63: 102-124.
- DOURS M. (1873): Hyménoptères du basin méditerranéen Andrena (suite). Rev. Mag. Zool. 3.ser., 1: 274-325.
- DYLEWSKA M. (1987): Die Gattung Andrena FABRICIUS (Andrenidae, Apoidea) in Nord- und Mitteleuropa. — Acta Zool. Cracov., 30: 359-708.
- EIGHME L. E. (1989): Revision of *Diodontus* (Hymenoptera: Sphecidae) in America North of Mexico. — Ann. Entomol. Soc. Am., 82: 14-28.
- EISENBEIS G. & W. WICHARD (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. 434 S., Stuttgart.
- GAULD I. & B. BOULTON (eds.) (1988): The Hymenoptera. 332 S., Oxford Univ. Press, Oxford.
- GUSENLEITNER F. (1984): Faunistische und morphologische Angaben zu bemerkenswerten Andrena-Arten aus Österreich (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). — Linzer biol. Beitr., 16: 211-276.
- GUSENLEITNER F. (1985): Angaben zur Kenntnis der Bienengattung Andrena in Nordtirol (Österreich) (Insecta: Hymenoptera, Apoidea, Andrenidae). — Ber. nat.- med. Verein Innsbruck, 72: 199-221.
- HEDICKE H. (1933): Beiträge zur Systematik der Gattung Andrena F. (Hym. Apid.). Mitteilungen Zool. Mus. Berlin, 19: 199-220.
- HESELHAUS F. (1922): Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 43: 369-464.
- ISHAY J.S. & E. GANOR (1992): External micrimorphology of the frons plate and its adjacent areas in workers of the Oriental Hornet. - J. Morphol., 213: 1-13.
- KIMSEY L.S. & R.M. BOHART (1990): The Chrysidid Wasps of the World. 652 S., Oxford.

KIRBY W. (1802): Monographia Apum Angliae. — Ipswich.

- KONIGSMANN E. (1978): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). — Dtsch. Entomol. Z., 25: 365-435.
- LABERGE W.E. (1973): A revision of the bees of the genus Andrena of the Western Hemisphere. Part VI. Subgenus Trachandrena. — Trans. Amer. Ent. Soc., 99: 235-371.
- LABERGE W.E. (1986): The zoogeograpy of Andrena FABRICIUS (Hymenoptera: Andrenidae) of the Western Hemisphere. In: G.K. CLAMBEY & R.H. PEMBLE (eds.). The Prairie: Past, Present and Future. Proc. 9th North American Prairie Conference. North Dakota, S. 110—115.
- LANHAM U.N. (1949): A subgeneric classification of the new world bees of the genus Andrena. — Univ. Calif. Publ. Entomol., 8: 183-238.
- MALYSHEV S.I. (1968): Genesis of the Bees (Apoidea). In: Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. London, S. 254-286.
- MCGINLEY R.J. (1980): Glossal morphology of the Colletidae and recognition of the Stenotritidae at the family level (Hymenoptera: Apoidea). — J. Kansas Entomol. Soc., 53: 539-552.
- MENKE A.S. (1992): Mole Cricket Hunters of the Genus Larra in the New World (Hymenoptera: Sphecidae, Larrinae). J. Hym. Res., 1: 175.
- MICHENER C.D. (1944): Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). — Bull. Am. Mus. nat. Hist., 82: 151-326.
- MICHENER C.D. (1965): A classification of the bees of the Australian and South Pacific Regions. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 130: 1-362.
- MICHENER C.D. (1974): The Social Behavior of Bees. 404 S., Belknap Press, Cambridge, Mass.
- MICHENER C.D. (1978): The Classification of Halictine Bees: Tribes and Old World nonparasitic genera with strong venation. Univ. Kansas Sci. Bull., 51: 501-538.
- MICHENER C.D. (1981): Comparative Morphologie of the Middle Coxae of Apoidea. — J. Kansas Entomol. Soc., 54: 319-326.
- MICHENER C.D. (1986): New Peruvian Genus and a Generic Review of Andreninae (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). — Ann. Entomol. Soc. Am., 79: 62-72.

- MICHENER C.D. (1989): Classification of American Colletinae (Hymenoptera, Apoidea). — Univ. Kansas Sci. Bull., 53: 622-703.
- MITCHELL T.B. (1960): Bees of the Eastern United States Vol. I. Tech. Bull. North Carolina Agr. Exp. Station, 141: 1-538.
- MITCHELL T.B. (1962): Bees of the Eastern United States Vol. II. Tech. Bull. North Carolina Agr. Exp. Station, 152: 1-557.
- MORAWITZ F. (1878): Nachtrag zur Bienenfauna Caucasiens. Hor Soc. ent. Ross., St. Petersbourg, 14: 3-110.
- NOIROT C. & A. QUENNEDEY (1974): Fine structure of insect epidermal glands. Ann. Rev. Ent., 19: 61-80.
- OSYTSHNJUK A.Z. (1977): Fauna Ukrajiny. Kiev, 12/5: 1-328.
- PERKINS R.C.L. (1919): The British species of Andrena and Nomada. Trans. Ent. Soc. London: 218-319.
- PLATEAUX-QUÉNU C. (1972): La biologie des Abeilles primitives. Les Grandes Problemes de la Biologie, Monographie, 11: 1-200.
- POST D.C. & R.L. JEANNE (1982): Sternal glands in three species of male social wasps of the genus *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). - J. New York Entomol. Soc., 90: 8-15.
- RASMONT P. (1984): Les bourdons du genre *Bombus* LATREILLE sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale (Hymenoptera, Apidae). — Spixiana, 7: 135-160.
- RICHARDS O.W. (1956): Hymenoptera. Introduction and keys to families. Handbooks for the identification of british insects, 6/1: 1-94.
- ROBERTSON C. (1902): Synopsis of Andrenae. Trans. Amer. Ent. Soc., 28: 187-194.
- RUZ L. (1991): Classification and phylogenetic relationships of the Panurgine bees: the Calliopsini and allies (Hymenoptera, Andrenidae). --- Univ. Kansas Sci. Bull., 54: 210-256.
- RUZ L. & H. TORO (1983): Revision of the Bee Genus Liphanthus (Hymenoptera: Andrenidae). — Univ. Kansas Sci. Bull., 52: 235-299.
- SALT G. (1927): The Effects of Stylopization on Aculeate Hymenoptera. J. Experim. Zool., 48: 223-331.

- SCHEDL W. (1991): Hymenoptera: Unterordnung Symphyta: Pflanzenwespen. In: Handbuch der Zoologie Bd. 4, Teilbd. 31, Berlin.
- SCHMIEDEKNECHT O. (1882/1884): Apidae Europaeae (Die Bienen Europas) per Genera, Species et Varietates. Dispositae atque Descriptae. — 866 S.
- SCHMIEDEKNECHT O. (1930): Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. Mit Einschluß von England, Südschweiz, Südtirol und Ungarn. Nach ihren Gattungen und zum großen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. — 2. Aufl., 1062 S., Jena.
- SCHONITZER K. (1986): Quantitative Aspects of Antenna Grooming in Bees (Apoidea: Hymenoptera). — Ethology, 73: 29-42.
- SCHÖNITZER K., J. SCHUBERTH & W. GRÖNWALDT (1993): Untersuchungen zur Phylogenie innerhalb der Gattung Andrena. — Kurzfassungen vom 2. Jenaer Bienenkundlichen Symposium (Hrsg. E. J. HENTSCHEL) (in Druck).
- SCHUHBECK A. (1991): Morphologie und Ultrastruktur der Stirnseitendrüse bei Bienen der Gattung Andrena (Hymenoptera, Andrenidae). — Unveröffentlichte Diplomarbeit am Zool. Inst. München.
- SNELLING R.R. (1981): Systematics of Social Hymenoptera. In: HERMANN H. R.: Social Insects. Vol.2, S. 369-453, London.
- STEPHEN W.P. & G.E. BOHART, & P. F. TORCHIO (1969): The Biology and External Morphology of Bees. — 140 S., Oregon State University Corvallis.
- STOECKHERT E. (1930): Andrena F. In: SCHMIEDEKNECHT, O., Die Hymenopteren Mitteleuropas. 2.Aufl., S. 897-986, Jena.
- SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. - 241 S., Stuttgart.
- SVENSSON B.G. & J. TENGO (1976): Andrena (Hym., Apoidea) on the Island of Öland, Sweden, with key to species. I. Subgenus Andrena (s.s.) FABRICIUS. — Entomol. Tidskr., 97: 78-89.
- TADAUCHI O. (1981): Taxonomic working system by computer (SAC) with application to Japanese Andrenid bees. — Esakia, 17: 161-182.
- TADAUCHI O. (1982a): Character Correlations of Hairs in the Japanese Andrenid Bees. — Kontyu, 50: 411-424.

- TADAUCHI O. (1982b): A Numerical Taxonomic Study of the Genus Andrena (Hymenoptera, Andrenidae) of Japan. — J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 26: 169-191.
- TADAUCHI O. (1982c): Factor Analysis of Integumental Sculptures in the Japanese Andrenid Bees. — Esakia, 19: 135-150.
- TADAUCHI O. (1983): Summarization of taxonomic information in the Japanese Andrenid bees by principal component analysis. — Kontyu, 51: 351-357.
- TADAUCHI O. (1985): The effect of using various character subsets on numerical taxonomy in the Japanese Andrenid bees. — Esakia, 23: 29-40.
- TADAUCHI O. & Y. HIRASHIMA (1988): Synopsis of Andrena (Stenomelissa) with a new species from Japan (Hymenoptera, Andrenidae). — J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 33: 67-76.
- TENGO J. & G. BERGSTROM (1976): Comparative Analyses of Lemon-smelling Secretions from Heads of Andrena F. (Hymenoptera, Apoidea) Bees. — Comp. Biochem. Physiol., 55B: 179-188.
- TENGO J. & G. BERGSTROM (1977): Comparative Analyses of Complex Secretions from Heads of Andrena Bees (Hym. Apoidea). — Comp. Biochem. Physiol., 57B: 197-202.
- THOMSON C.G. (1872): Hymenoptera Scandinaviae. Tom II (Apis LINN.). 286 S., Lundae.
- THORP R.W. (1969): Systematics and ecology of the bees of the subgenus *Diandrena* (Hymenoptera: Andrenidae). Univ. Calif. Publ. Enomol. Berkeley, 52: 1-146.
- WARNCKE K. (1966): Beitrag zur Kenntnis der Bienengattung Andrena F. im Kaukasus, mit Beschreibung einer neuen Art aus Südeuropa (Hymenoptera). — Acta ent. bohemoslov., 63: 116-127.
- WARNCKE K. (1967): Beitrag zur Klärung paäarktischer Andrena-Arten (Hym. Apidae). — EOS, 43: 171-318.
- WARNCKE K. (1968): Die Untergattungen der westpaläarktischen Bienengattung Andrena F. – Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra, 307: 1-111.
- WARNCKE K. (1969): A contribution to the knowledge of the genus Andrena (Apoidea) in Israel. —Israel J. Entomol., 4: 377-408.
- WARNCKE K. (1977): Ideen zum natürlichen System der Bienen (Hymenoptera, Apoidea). — Mitt. Münch. Ent. Ges., 67: 39-63.

261

WARNCKE K. (1986): Die Wildbienen Mitteleuropas, ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Insecta: Hymenoptera). — Entomofauna, Suppl., 3: 1-128.

WESTRICH P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs, Allgemeiner und Spezieller Teil. — 2. Aufl., 972 S., Stuttgart.

Anschrift der Verfasser:	Dipl. biol. Johannes SCHUBERTH,		
	Priv.Doz. Dr. Klaus SCHÖNTTZER,		
	Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,		
	D-80333 München, Deutschland.		

Korrespondenz bitte an: Priv.Doz. Dr. Klaus SCHÖNITZER, Zoologische Staatsammlung München, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Deutschland.

<u>Tab. 1:</u> Liste der untersuchten Arten. + = FOV nachgewiesen, ? = FOV nicht eindeutig; Untersuchungsmethoden: REM = Rasterelektronenmikroskop, TP = Totalpräparat, SD = Semidünnschnitt, RR = Reizreaktion, sonst nur lichtmikroskopisch. Ziffer in Klammern = Anzahl der unbestimmten Arten einer Gattung. Soweit nicht anders angegeben, wurden beide Geschlechter untersucht.

<u>Colletidae</u>	+Andrena alfkenella	(REM, TP)
+Colletes daviesanus (REM, TP, SD, RR)	+Andrena anatolica	
+Colletes floralis	+Andrena anthrisci 🖇	
+Colletes fodiens	+Andrena argentata	
+Colletes similis	+Andrena armeniaca 🖁	
+Colletes succinctus (REM, SD)	+Andrena esiatica	
+Colletes sp. (3)	+Andrena assimilis 9	
+Prosopis brevicornis	+Andrene athenensis	
+Prosopis communis (SD, RR)	+Andrene etrata 9	
+Prosopis confusa	+Andrena barbilabris	
+Prosopis cornuta	+Andrena bicolor	(REM, RR)
+Prosopis nigrita (REM)	+Andrena bicolorata	
+Prosopis rinki	+Andrena biguttata ¥	
+Prosopis signata (TP)	+Andrena bimaculata ¥	
+Prosopis sinuata	+Andrena bisulcata	
<i>+Prosopis</i> sp. (9) (TP, SD, RR)	+Andrena braunsiana	
	+Andrena bucephala V	
Halictidae	+Andrena byrsicola ¥	
+Conanthalictus bakeri ¥	+Andrena bytinscii	
+Conanthalictus mentzeliae ¥	+Andrena carbonaria	
Dufourea femorata 🖗	+Andrena chrysosceles	
Dufourea malacothricis ¥	+Andrena cineraria	
+Dufourea marginata V	+Andrena cinerea	
D, marginata d	+Andrena cinereophila	
Dufourea monardae ¥	+Andrena clarkella ¥	(REM)
Dufourea mulleri	+Andrena cleodora	
Dufourea novaeangliae ¥	+Andrena coitana ¥	(REM)
Halictus maculatus (TP)	+Andrena colletitormis ¥	
Halictus rubicundus 9	+Andrena combaella	
Halictus scabiosae ¥	+Andrena combinata	
Halictus tumulorum ¥	+Andrena compta	
Halictus sp. (4) (TP, SD, RR)	+Andrena cordialis	
Lasioglossum albipes V	+Andrena cubiceps	
Lasioglossum calceatum (TP)	+Andrena curvungula	
Lasioglossum fulvicorne	+Andrena decipiens	
Lasioglossum laticeps	+Andrena distinguenda ¥	
Lasioglossum morio V (TP, RR)	+Andrena dorsata	
Lasioglossum pauxillum	+Andrena elegans	
Lasioglossum sp. (/)	+Andrena ledischenkol ¥	
TNomia armata ¥	+Andrena Terrucineicrus	
?Nomia diversipes ¥	+Andrena figurata	·
Nomia equestris ¥	+Andrena flavipes	(REM, SD)
Nomia femoralis ¥	+Andrena flavobila	
Nomia Ioxii ¥	+Andrena florea d	
+Nomia nortoni ¥	+Andrena florentina	
N. nortoni d	+Andrena forsterella	
Nomia ruficornis ¥	+Andrena fulva	(REM, RR)
Sphecodes ferruginatus *	+Andrena fulvitarsis ¥	
Sphecodes gibbus (TP, RR)	+Andrena funerea	
Sphecodes pellucidus	+Andrena naemorrnoa	
Sprecodes sp. (4)	TANGLENA NATTOFILANA	(REM)
Systropha curvicornis	TANGLENA NESPELIA	
Systropna planidens ¥	TANGLENA NIIATIS	
Nu due ad da a	TANGTENA NITTICINCTA	
Angrenigae	TA. DITTICINCTA (Stylopisiert	.es σ)
TANGTENA ACULIIADIIS	TANGTENA NUMIIIS	
TANGTENA AENELVENTTIS	TANGTENA NYACINTHINA ¥	
TANGTENA AGIIISSIMA (REM, TP, SD)	TANGTENA NYSTTIX	
TANGTENA AIDOPUNCTATA	+Anarena lilaca	

263

+Oxaca flavescens ♀ O. flavescens ♂

	1	
+Andrena	innesi σ	
+Andrena	jacobi	(TP, RR)
+Andrena	lagopus	
+Andrena	lathyri d	
+Andrena	livens 9	
+Andrena	longicens d	
· Andrena	Tongiceps c	
+Andrena	magunta	
+Andrena	mariae ¥	
+Andrena	mariformis	
+Andrena	melanodora	
+ Andrena	merula d	
1 Badmana		
TAnarena	melittoides	•
+Andrena	milwaukeensis	¥
+Andrena	minutula	(REM, RR)
+Andrena	minutuloides \$	(RR)
+Andrena	mucida 9	• •
+ andrene		(DPM)
+ Autor Bria	//	(ALIA)
+Anarena	nasonii	
+Andrena	nasuta ¥	
+Andrena	neocypriaca	
+Andrena	nitida	(REM)
+A niti	da (stylopisier	tes d) (REM)
		ccb 0) (1021)
+Anarena	hitidiuscula +	
+Andrena	nobilis	(REM)
+Andrena	nycthemera (1	REM, SD, RR)
+Andrena	ovatula	(REM)
+Andrena	pallidicincta	2
· Mada chia	parrie ca	•
TAnarena	probata	
+Andrena	propinqua	
+Andrena	prunorum	
+Andrena	pusilla 9	
+Andrena	- muintilliformi	A
+Andrena	rufiventrie	-
+Andrena		
+Andrena	savignyi	
+Andrena	sayi ¥	
+Andrena	schencki	
+A. sche	ncki (stylopisi	ertes ď)
+Andrena	schulzi	,
+ Badmana		
+Alice ella	Sericala +	
+Andrena	serraticornis	
+Andrena	similis ¥	
+Andrena	symphyti	
+A. symp.	hvti (stylopisi)	ertes \$)
+andrene	taravaci	
1 Norderena		
+Andrena	timberlaxel	
+Andrena	tomentosa ¥	
+Andrena	tringa	
+Andrena	trimmerana 💡	
+Andrena	truncatilabria	(REM)
+Andrene	tschecki d	()
+andres-	Vaga	(DEM)
Anurena	vaya	(KEN)
+Andrena	vulpecula	
+Andrena	wilkella	
+Andrena	sp. (6)	(TP, SD, RR)
+Melittu	rga clavicornia	8
7 0 01-00	icornie d	•
IN-12-A	LOINIB V	
+Melittu	rga neinrichi	
+Melittu	rga pictipes	
+Panurgu	s banksianus	
+Panurgu	s calcaratus	(TP, RR)
+Panurai	nus montanus	(REM)
+ Dardi + -	heligtoider	(nun)
Peruita	maile colues	(0.54)
<i>+perdita</i>	octomaculata	(REM)
<u>Oxaeidae</u>		
+Oxaca a	ustera 🖁	
70. Aug+	era d	
toran f	errugiaes 0	
TUXACA I	erradruca k	

•

+Protoxaca gloriosa 9	
Protoxaea gloriosa d	
Melittidae	
Dasypoda hirtipes 🖇	
Macropis fulvipes 🖇	
Macropis labiata	(TP, RR)
Melitta laporina	(RR)
Relitta lepolina	
Megachilidae	
Anthidium manicatum	(TP)
Anthidium oblongatum	
Anthidium strigatum Chalastone distingtum 9	
Chelostoma florisomne §	(TP)
Coelioxys elongata 9	
Coelioxys sp. 9	
Dioxys tridentata 🖇	
Heriades truncorum 9	
Negachile centuncularis	
Negachile ericetorum	
Megachile versicolor 9	(TP)
Megachile willughbiella	
Megachile sp. (4) 9	(RR)
Osmia bicolor	
Osmia caerulescens ¥	(TP, RR)
Osmia cornuta Osmia fulviventris 2	
Osmia rufa ¥	(RR)
Osmia sp. (5) ¥	(RR)
Stelis breviuscula	
Stelis nasuta 🖁	
Stelis punctulatissima 🧣	
Anthophoridae	
Ancyla nitida 🖇	
Ancyla oraniensis	
Anthophora acervorum	
Anthophora albiginea ¥	
Anthophora crinines	
Anthophora garrula d	
Anthophora plagiata	
Anthophora quadrifasciata	
7Anthophora tarsata ¥	
Centris sp. ¥	
Ceratina cucurditina Ceratina cyanea	
+Chacoana melanorantha §	
Cyanocentris haemorrhoidalis	ę
Epeoloides coecutiens §	
Eucera cinerea 🖇	
+Eucera longicornis ¥	(REM)
E. longicornis σ +Eucera seminuda θ	
Eucera tuberculata	(RR)
Exomalopsis otomita 🖇	
Exomalopsis pulchella 🖇	
Lestis bombylans	
(Melecta albovaria ¥ 2Melecta luctuora 9	
+Melecta punctata Q	
M. punctata d	
-	

264

Nomada ferruginata 9 Nomada flava 9 Nomada lathburiana 9 Nomada sp. (8) (TP, RR) +Paratetrapedia sp. 9 ?Tetralonia dentata 🖇 Tetralonia fulvescens § Tetralonia hungarica ?Tetralonia macroglossa \$ T. macroglossa d **?Tetralonia** nana 9 **?Tetralonia ruficornis \$** Tetralonia scabiosae Thyreus affinis Thyreus histrionicus Thyreus orbatus Thyreus ramosus Thyreus sp. (3) Xylocopa valga Xylocopa violacea Apidae Apis mellifica 9,9 (TP) Bombus lapidarius Bombus sylvarum Bombus terrestris (TP, RR) Psithyrus sylvestris \$ Sphecidae Ammophila sabulosa 9 Bembix rostrata \$ (TP) Cerceris rybyensis \$ (REM, TP, RR) +Crabro cribrarius +Crabro peltarius ¥ +Crabro scutellatus 9 +Crabro sp. (5) (TP, RR) (TP, RR) +Ectemnius cephalotes +Lestica clypeata +Lestica subterranea ?Mellinus arvensis 🖗 (RR) Mellinus crabroneus ?Oxybelus uniglumis \$ Oxybelus sp. (2) 💡 (RR) Philanthus triangulum ?Podalonia sp. 9 Psenulus sp. 7Sphex padulosus § Pompilidae Agenioideus cinctellus Agenioideus coronatus ¥ Anoplius sp. 8 Aporus unicolor 9 Batozonellus lacerticida Cryptocheilus octomaculatus Cryptocheilus richardsi 🖇 Cryptocheilus rufatus ? Episyron rufipes § Pompilus cinereus §

Eumenidae Ancistrocerus sp. 9 Delta unguiculatum § Eumenes coarctatus? **Odynerus** alpinus (RR) Odynerus spinipes \$ Symmorphus bifasciatus Symmorphus crassicornis Symmorphus murarius Symmorphus mutinensis \$ Vespidae Dolichovespula saxonica Paravespula germanica Paravespula rufa Polistes gallicus 9 Polistes nimpha Vespa crabro \$ Vespa orientalis Andere Apocrita Camponotus ligniperda (Formicidae) Formica rufa \$ (Formicidae) (RR) Formica polyctena (Formicidae) Lasius niger 9 (Formicidae) Myrmica rubra 9 (Formicidae (Formicidae) Tetramorium caespitum (Formicidae) Mutilla europaea (Mutillidae) Smicromyrme rufipes (Hutillidae) 9 (RR) Tiphia femorata (Tiphiidae) 9 Scolia flavifrons (Scoliidae) Chrysis ignita (Chrysididae) Hedichrum sp. (Chrysididae) & Omalus sp. (2) (Chrysididae) Trichrysis imperiosa (Chrysididae) Amblyteles sp. ? (Ichneumonidae) Ichneumon sp. (4) (Ichneumon.)(TP,RR) Ophion sp. (2) % (Ichneumonidae) Pimpla instigator (Ichneumonidae) Protichneumon sp. (2) (Ichneumon.) (RR) Rhyssa persuasoria (Ichneumonidae) Podagrion bellator (Torymidae) Symphyta Allantus sp. ? (Tenthredinidae) (TP) Arge cyanocrocea (Argidae) Athalia sp. 9 (Tenthredinidae) Cimber sp. & (Cimbicidae) Megalodontes sp. (Megalodontidae) Nematus sp. ? (Tenthredinidae) Pamphilius sp. (Pamphiliidae) Rhogogaster viridis (Tenthred.) Sirex gigas & (Siricidae) Tenthredo sp. (5) (Tenthred.) (TP,RR) Urocerus gigas & (Siricidae) Xiphydria sp. 9 (Xiphydriidae)

Tab. 2: Indices zur FOV-Größe ausgewählter Arten (siehe Abschn. 5.1), z. T. anhand von REM-Aufnahmen ermittelt, sonst am Stereomikroskop mit Okularmikrometer. Alle Angaben nur Näherungswerte (Extremwerte in Fettdruck). FL/FB-Index = FOV-Länge zu maximaler FOV-Breite; FB-min/GH-Index = minimale FOV-Breite zu Gesichts-Hälfte (nur bei Foveae angegeben, bei denen die Verschmälerung eindeutig zu messen ist); FB-max/GH-Index = maximale FOV-Breite zu Gesichts-Hälfte; FL/SL-Index = FOV-Länge zu Stim-Länge.

a.					10/62m
Andrena bicolorata 🕴	(Abb. 8)	5,1	0,12	0,24	1,46
Andrena bisulcata 9		8,3	0,11	0,13	1,32
Andrena bulgariensis ¥		2,85		0,48	1,78
Andrena clarkella 🕴	(Abb. 6)	2,05	0,31	0,51	1,48
Andrena cubiceps 9	(Abb.11)	1,55		0,44	0,82
Andrene distinguende 9		5,14	0,07	0,25	1,44
Andrena figurata 9	(Abb. 7)	10,8	0,06	0,13	1,65
Andrene hirticincte \$ A. hirticincte ∉ (stylopisiert)		2,17 2,8	0,25 0,22	0,43 0,28	1,09 1,04
Andrena iliaca ¥	(Abb.10)	2,8	0,09	0,52	1,5
Andrena nana 9 A. nana đ	(Abb. 3) (Abb.25)	5,8 4,9	0,06	0,19 0,1	1,13 0,56
Andrena nycthemera V A. nycthemera d	(Abb.24)	2,37 3,14	0,22	0,45 0,13	1,28 0,58
Andrena oralis 9		4,2	0,08	0,31	1,48
Andrena schulzi 9 A. schulzi d		4,57 7,2	0,3 	0,32 0,11	1,33 0,78
Andrena truncatilabris 9 A. truncatilabris d		3,9 3,12	0,22 0,15	0,28 0,20	1,18 0,69
Andrena vaga 9	(Abb.12)	2,95		0,44	1,74
Andrena wilkella 9		2,92		0,39	1,53
Panurginus montanus ¥ P. montanus ♂	(Abb.29) (Abb.31)	9,33 4,86	0,08	0,12 0,1	1,33 0,57
Perdita octomaculata 9 P. octomaculata d	(Abb.28) (Abb.30)	4,9 2		0,13 0,15	0,6 0,25
Colletes daviesanus 9 C. daviesanus d	(Abb.32)	4,2 8,5		0,14 0,06	0,72 0,6
Colletes succinctus 9	(Abb.33)	3,6		0,2	0,9
Prosopis nigrita 9 P. nigrita d	(Abb.35) (Abb.34)	68 32		0,013 0,01	0,84 0,34
Conanthalictus mentzeliae9	(Abb.36)	5	0,06 (obeni)	0,19 (unteni)	0,75
Dufourea marginata 9	(Abb.37)	2,71		0,19	0,40
Nomia nortoni ¥		2,8		0,35	1,13
Crabro cribrarius 9 (GH in Böhe des ventralen FOV-Endes gemessen)	(Abb.38)	2,8		0,22	0,35

266



Abb. 2: Kopf von Andrena fulva q, Antennen und z. T. Gesichtshaare entfernt, linke FOV rasiert; Pfeile geben die Grenzen der FOV an. (Maßbalken 1 mm).

267





Abb. 3-6: Gesichtshälften verschiedener Andrena $_{\mathcal{Q}}_{\mathcal{Q}}$, Trichombehaarung der FOV und z. T. Gesichtshaare entfernt; Pfeile geben die Grenzen der FOV an. (Maßbalken jeweils 100 µm).



Abb. 7 Andrena figurata &



Abb. 9 Andrena cleodora &



Abb. 11 Andrena cubiceps &



Abb. 8 Andrena bicolorata 9



Abb. 10 Andrena iliaca 2



Abb. 12 Andrena vaga 9

Abb. 7-12: FOV von Andrena q q, z. T. rechts schematisierte Profile der FOV-Kutikula (jeweils in Pfeilhöhe). (Maßbalken jeweils 0,5 mm).



Abb. 13-16: Vergleich von rasierter FOV (rechts) mit unbehandelter FOV (links, mit Trichombehaarung) bei Andrena $\varphi \varphi$, Gesichtshaare z. T. entfernt, S = Setae. (Maßbalken jeweils 100 µm). oben: Gesichtshälften von Andrena agilissima, unten: dorsales FOV-Ende von Andrena bicolor.

270

Abb. 17-19: Behaarung der FOV von Andrena ç ç

FOV mit Trichombehaarung, mit einzelnen herausragenden Setae (=S); (Maßbalken: 100 μm)



Abb. 17: Andrena alfkenella 9



Abb. 18: Andrena nycthemera ♀



Abb. 19: Andrena nycthemera ♀

Längsbruch durch die FOV-Kutikula, Trichombehaarung mit zwei herausragenden Setae (von diesen nur etwa das erste Drittel zu sehen) (Maßbalken: 10 µm)

Querbruch durch den medianen FOV-Rand, links Beginn der Paraoculararea (=PA); zwischen den Trichomen Längsspalten in der FOV-Kutikula (Maßbalken: 10 µm)



Abb. 20-23: Kutikulastrukturen; oben: Ausschnitt aus der FOV von Andrena vaga \circ (links) und Andrena minutula \circ (rechts), unten: jeweils Detail mit Poren (P), Spalten (S), Setaebasen (SB), Trichomsockel (TS), Trichome (T).



Abb. 24-27: FOV bei Andrena $\delta \delta$, nur Gesichtshaare teilweise entfernt; links: Andrena nycthemera (oben) und die sehr ähnliche FOV von Andrena vaga (unten) mit spärlicher Trichombehaarung; Inset: Poren (Maßbalken: 1 µm); rechts: Andrena nana, unten Detail aus der oberen FOV-Hälfte.



Abb. 28-31: FOV bei den Andrenidae Perdita octomaculata und Panurginus montanus; oben: q q, unten: d d; Gesichtshaare z. T. entfernt. Pfeile geben die Grenzen der FOV an. (Maßbalken jeweils 100 µm).

274



Abb. 34: Prosopis nigrita 8

Abb. 35: P. nigrita q

Abb. 32-35: FOV bei Colletidae; oben: Colletes daviesanus \wp und Colletes succinctus \wp (rechts; mit deutlichen Setaebasen = SB, Setae abgebrochen, schwarze Pfeile); unten: Prosopis nigrita, links \eth , rechts \wp , Inset: Querbruch durch die FOV-Spalte. Weiße Pfeile geben die Grenzen der FOV an. (Maßbalken jeweils 100 µm).

_

275



Abb. 36: Conanthalictus mentzeliae o

Abb. 37: Dufourea marginata q



Abb. 38: Crabro cribrarius q



Abb. 39: Crabro cribrarius o

Abb. 36-39: oben: FOV bei Halictiden: Conanthalictus mentzeliae φ (links) und Dufourea marginata φ (rechts), schematische Darstellung. (Maßbalken jeweils 0,5 mm). unten: FOV bei Spheciden: Crabro cribrarius φ (REM-Aufnahmen).

276

Abb. 40-42: Semidünnschnitte (quer) durch die FOV mit Stirnseitendrüse bei Andrena o o

Übersicht (Maßbalken: 100 μm): links Antennenbasis (=AB), rechts Komplexauge (=KA); Stirnseitendrüse (=SSD), Lobus opticus (=LO), Vesikelzellen (=VZ);



Abb. 40: Andrena flavipes q







Abb. 42: Andrena nycthemera q

lateraler Rand der Stirnseitendrüse mit 2 Setae (=S) und Haarbasiszellen (=HB); spindelförmige Kernregion (=KR); Kutikula (=K); (Maßbalken: 10 µm)

Drüsengewebe mit Zellkernen (=ZK) und Sekretvesikeln (=SV), Kutikula mit Porenkanälen (=PK); (Interferenzkontrast; Maßbalken: 10 µm)


Abb. 43 Andrena nycthemera d'



Abb. 44 Colletes daviesanus 9



Abb. 45 Prosopis nigrita 9

Abb. 43-45: Querschnitte durch linke FOV mit Stirnseitendrüse von Andrena δ und Colletiden: Semidünnschnitte, halbschematische Darstellung. KA = Komplexauge, PA = Paraokulararea, K = Kutikula, SB = Setaebasis, E = Epidermis, SSD = Stirnseitendrüse, ZK = Zellkern, SV = Sekretvesikel. (Maßbalken jeweils 100 µm).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Linzer biologische Beiträge

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 0025_1

Autor(en)/Author(s): Schuberth Johannes, Schönitzer Klaus

Artikel/Article: <u>Vergleichende Morphologie der Fovea facialis und der</u> <u>Stirnseitendrüse bei Apoidea und Sphecidae (Hymenoptera, Aculeata). 205-</u> <u>277</u>