

BEITRÄGE ZUR ENTOMOLOGIE

4. BAND . . . N U M M E R 1 . . . B E R L I N MÄRZ 1 9 5 4

Der Saisondimorphismus bei Zikaden der Gattung *Euscelis Brullé*

(*Homoptera Auchenorrhyncha*)

(3. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden)

Von H. J. MÜLLER

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

(Mit 21 Textfiguren)

	Inhalt	Seite
Einleitung		1
I. Das Auftreten der <i>Euscelis plebejus</i> Fall.-Unterarten (W. WAGNERS) im Jahresablauf		5
1. Material und Methodik		5
2. Auswertung von Sammlungsmaterial		9
3. Auswertung von Fängen an bestimmten Fundplätzen im Jahresablauf		17
II. Nachweis des Saisondimorphismus durch Zucht		22
1. Methodik		22
2. Zuchtergebnisse		24
3. Verbreitung des Saisondimorphismus bei anderen Hemipteren		29
III. Der Einfluß von Außenfaktoren auf den jahreszeitlichen Formwandel		31
1. bei Lepidopteren		31
2. bei <i>Euscelis</i>		31
3. Einfluß künstlich varierter Tageslänge		36
a) Vorversuch		36
b) Hauptversuch		38
c) Die sensible Phase und die Erzeugung intermediärer Formen		42
IV. Diskussion der Ergebnisse		44
1. Der systematische Wert der männlichen Genitalapparatur		44
2. Zum Schloß-Schlüssel-Prinzip		47
3. Zur Auslösung der Saisonformen von <i>Euscelis</i> durch die Tageslänge		50
4. Vergleich mit dem Saisondimorphismus der Schmetterlinge und anderer Hemipteren		52
Zusammenfassung		54
Literaturverzeichnis		54

Einleitung

Die Systematik der Zikaden (*Homoptera Auchenorrhyncha*) hat stärker als die vieler anderer Insekten lange darunter gelitten, daß ihr in vielen Gruppen von Familien- und Gattungsumfang (namentlich unter den Cixi-

iden, Araeopiden und Jassiden) weder Farben- noch Gestaltenreichtum oder andere äußerlich leicht faßbare, morphologisch wandelbare Strukturen ihrer Glieder zur Verfügung stehen. Daraus resultierten schwer überschaubare und zweifellos sehr heterogene Riesengattungen wie etwa *Deltocephalus*, *Euscelis*, *Thamnotettix*, *Cixius* u. a., die zugleich eine Ursache für die Vernachlässigung der Zikadenbiologie überhaupt darstellten; denn die Determination der Arten war selbst Spezialisten kaum noch sicher möglich und Synonymie und unnötige Neubeschreibungen häuften sich immer mehr. Bezeichnenderweise ergaben sich dagegen auch in großen uniformen Gattungen (*Calligypona*, Araeopidae) dann keine Determinationsschwierigkeiten, wenn (wie bei *Liburnia* (= *Calligypona*)) die Genital- und Analanhänge äußerlich — wenigstens bei stärkerer Vergrößerung — relativ leicht sichtbar sind und so schon von älteren Systematikern (MELICHAR, HAUPT) benutzt wurden. Erst in dem Maße wie man sich in den letzten Jahrzehnten entschloß (RIBAUT, WAGNER, OSSIAN NILSSON u. a.), die Mühen der Präparation nicht zu scheuen und auch in allen anderen schwierigen Gattungen die Morphologie der meist mehr oder weniger verborgenen Genital- und Analapparaturen der Männchen zur Arten- (und Gattungsdifferenzierung) heranzuziehen, gewann die Systematik dieser unübersichtlichen Gattungsmonstren plötzlich eine wunderbare Klarheit (z. B. die der Typhlocybinen nach der Bearbeitung RIBAUTS in der Faune de France, die von *Cixius*, *Kelisia*, *Aphrodes*, *Oncopsis* durch W. WAGNER usw.), so daß die Determination der Männchen an Hand guter Zeichnungen in den meisten Fällen kaum noch Schwierigkeiten bereitet, leider allerdings nicht die einzeln gefundener Weibchen.

Eine solche Gattung ist auch die Jassidengattung *Euscelis* Brullé 1832, deren mitteleuropäische Arten W. WAGNER 1939 nach dem Bau des Penis klar fassen und abgrenzen konnte. Dabei trat aber nun, für die Homopteren wohl erstmals, deutlich zu Tage, daß auch die Morphologie des Penis nicht immer und überall eine so absolute Artkonstanz aufweist, wie man hätte wünschen und vielleicht auf Grund der bisherigen günstigen Erfahrungen mit diesem Merkmalskomplex hätte erwarten können, wenngleich einen Biologen das Gegenteil nicht überraschen konnte. Bei den „Arten“ *Euscelis lineolatus* Brullé, *pallidior* Kb., *incisus* Kb., *obscurellus* Kb., *albingensis* W. Wagner, *plebejus* Fall, *distinguendus* Kb. ließen sich nämlich die Formen der Penisspitze nach zunehmender Breite sowie Vergrößerung der lateralen Lappen und Dornen zwanglos in eine Reihe ordnen (vgl. Fig. 4), die infolge der offensichtlichen Variationsbreite dieser Merkmale bei den einzelnen Formen lückenlos gleitende Übergänge aufweist (WAGNER 1939, Abb. 284—302, p. 180). WAGNER vermutete deshalb, daß es sich hier um einen ökologischen Rassenkreis handle und faßte *lineolatus*, *incisus*, *albingensis*, *plebejus* und *distinguendus* lediglich als Subspezies von *E. plebejus* Fall. 1806 auf, wobei er *obscurellus* und *pallidior* wegen der zu geringfügigen Unterschiede mit *incisus* für synonym erklärte. Später schied

er (in litt. und 1951) *E. distinguendus* mit Recht wieder aus, da hier die Einbuchtung an der Penisspitze stets tiefer nach unten reicht als die Spitzen der lateralen Dornen, was bei den übrigen *E. plebejus*-Formen nie vorkommt; und ebenso den südeuropäischen *E. lineolatus*. Stattdessen schob er (in litt. 1947) zwischen *albingensis* und *plebejus* noch *subplebejus* ein und fügte hinter *plebejus* noch *superplebejus* an (siehe Fig. 4).

Parallel mit diesem fließenden Wandel der Penisform vom Einfachen zum Komplizierten läuft in dieser Formenreihe sowohl eine allmähliche Zunahme der Gesamtgröße und Flügellänge wie auch eine Abnahme der Pigmentdichte (Fig. 4). Die kleineren Anfangsglieder (*E. lineolatus*, *incisus*) tragen nämlich auf der strohgelben Grundfarbe der Gattung eine sehr

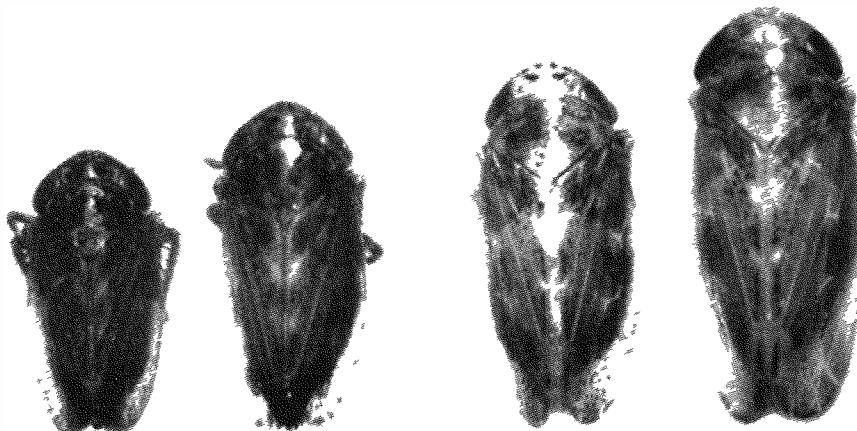


Fig. 4. *Euscelis incisus* Kb. = *Euscelis plebejus* Fall. f. *incisus* (links) und *Euscelis plebejus* Fall. = *Euscelis plebejus* Fall. f. *plebejus* (rechts), je ein typisches Paar. Links jeweils das kleinere dunklere Männchen und rechts davon das größere, schwächer pigmentierte Weibchen. Vergrößerung ca. 13-fach

feinkörnige, teilweise zu kritzeligen Stricheln zusammenfließende dunkle Punktierung, die so dicht ist, daß namentlich die Männchen fast schwarz wirken. (Die übliche Wachsaußscheidung der Jassidenflügel verleiht diesem Schwarz im Leben oft einen bläulichen, perlmuttfarbenen Schimmer.) Die dunkle Pigmentierung wird nun im Laufe der Reihe immer weiter so stark reduziert, daß die größeren Endglieder (*plebejus*, *subplebejus*) oft fast pigmentlos erscheinen, da sie auf der bleich strohgelbbräunlichen Grundfarbe nur noch spärliche dunklere Punktgruppen aufweisen. Allerdings macht sich auch bei Größe und Pigmentierung eine erhebliche Variationsbreite innerhalb der „Unterarten“ bemerkbar, die eben zu der früheren Unsicherheit in der Artabgrenzung und der speziellen Zuordnung einzelner Exemplare führte.

Im allgemeinen haben, soweit wir wissen, die mitteleuropäischen *Euscelis*-Arten (*Euscelis* im weiteren Sinne BRULLÉS, also neben den bisher genannten): *Euscelis (Streptanus) sordidus* Zett., *marginatus* Kb., *aemulans*, *Euscelis (Macustus) grisescens* Zett., *Euscelis (Euscelis) venosus* Kb., *E. obsoletus* Kb., *Euscelis (Euscelidius) schenckii* Kb. u. a. nur eine Generation im Jahre, deren Imagines nicht vor Ende Juni, meist im Juli und August erscheinen. Die Überwinterung erfolgt also wohl bei den meisten im Eistadium. Nur *Streptanus marginatus* macht davon offenbar eine Ausnahme; denn man findet die Imagines neben Altlarven schon sehr früh im Jahre (April, Mai), so daß hier wohl die Altlarven überwintern und vielleicht im Sommer eine 2. Generation auftritt. Auch die *Euscelis*-Arten im engeren Sinne RIBAUTS, einschließlich der WAGNERSchen „Unterarten“ von *Euscelis plebejus* treten nur im Sommer oder gar Spätsommer (Juli bis September) als Imagines auf und scheinen also nur eine Generation zu haben, die demnach als Ei überwintern müßte. Nur *Euscelis incisus* (und der in Deutschland nach W. WAGNER noch nicht nachgewiesene *E. lineolatus*) erscheinen ausschließlich im Frühjahr (April, Mai) und überwintern als L₄ und L₅¹⁾.

Dieses innerhalb einer Gattung merkwürdig verschiedene Verhalten, zusammen mit den mehr oder weniger fließenden Übergängen in der Penisform, Pigmentierung und Körpergröße erregte bei mir den Verdacht, daß es sich zumindest bei *E. incisus* und *E. plebejus* um die Frühjahrs- und Sommergeneration einer einzigen saisondimorphen Art handeln könne.

Nach eingehendem mündlichen und brieflichen Gedankenaustausch mit W. WAGNER ergaben sich zwei Wege, auf denen der Beweis für diese Hypothese angetreten werden sollte. Einmal mußte durch fortlaufende Kontrolle bestimmter Fundplätze im Freien festgestellt werden, ob im Laufe der Vegetationsperiode *E. incisus* und *E. plebejus* einander in der Weise ablösen, daß am gleichen Platz, wo im April und Mai ausschließlich *E. incisus* gefangen werden, im Sommer (ab Anfang Juli) nur *E. plebejus*-Individuen auftreten. Zum anderen mußte versucht werden, direkt durch Zucht ab ovo in Gefangenschaft zu prüfen, ob die Nachkommen der *incisus*-Formen *plebejus*-Tiere ergäben, und ob umgekehrt *plebejus*-Eltern stets *incisus*-Tiere erzeugen, womöglich gar in ununterbrochen fortlaufender Weiterzucht über mehrere Generationen.

Die ersten eindeutigen Ergebnisse dieser Untersuchungen sind (durch freundliche Vermittlung von Herrn W. WAGNER) als vorläufige Mitteilung bereits 1947 im Bombus Nr. 40, p. 173—174 veröffentlicht worden. Es scheint nun an der Zeit, das inzwischen stark angewachsene Material in extenso darzustellen, namentlich weil sich nun die ersten Ansätze einer experimentellen Beeinflussung des saisondimorphen Zyklus ergeben haben, die für das Problem des Saisondimorphismus an sich von allgemeiner Bedeutung sein können.

1) *E. lineolatus* in Südeuropa regelmäßig auch im Herbst (s. auch S. 45!).

I. Das Auftreten der *Euscelis plebejus* Fall. — Unterarten (W. WAGNERS) im Jahresablauf

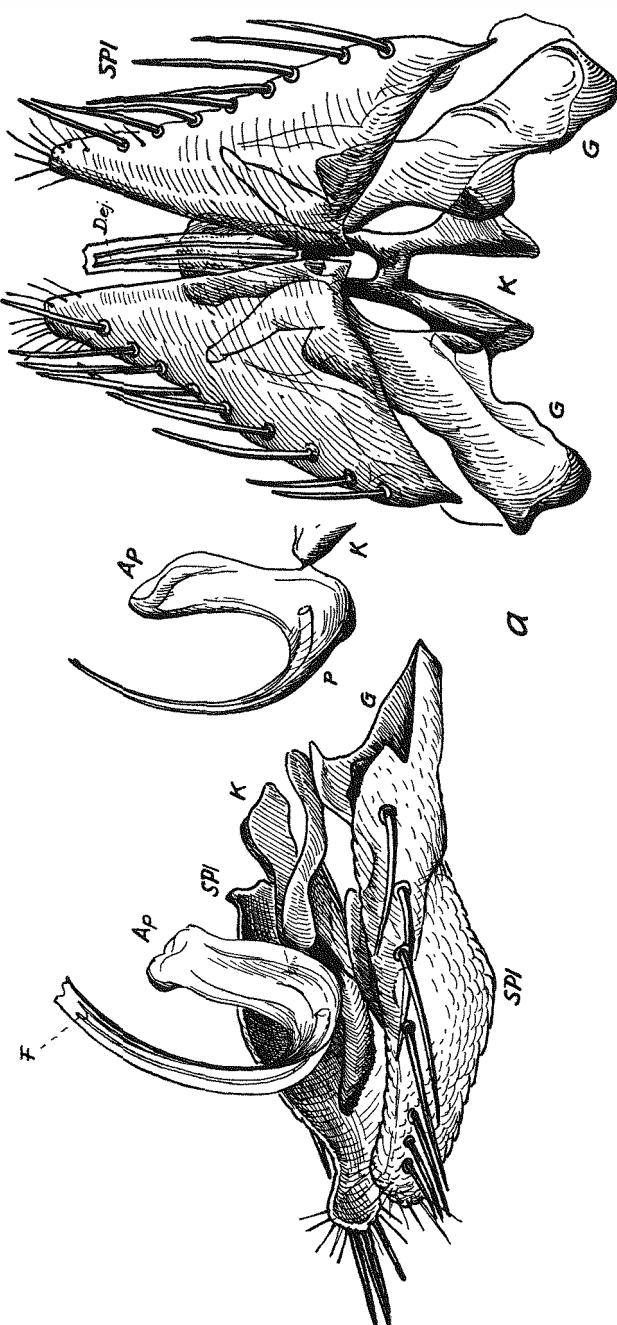
1. Material und Methodik

Zunächst galt es, alles erreichbare Sammlungsmaterial der fraglichen *Euscelis*-Arten (*incisus*, *plebejus*, *albingensis* usw.) von möglichst verschiedenen Fundplätzen auszuwerten. Herr W. WAGNER, Hamburg, war so liebenswürdig, mir zu diesem Zwecke nicht nur seine sämtlichen Funddaten, sondern auch sein umfangreiches *Euscelis*-Material zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danke. Zusammen mit meinen eigenen Wildfangmaterial konnten dadurch 482 ♂♂ und 640 ♀♀ untersucht werden. Die Fundorte liegen überwiegend in Nord- und Mitteldeutschland, einzelne jedoch auch in allen anderen Gegenden Deutschlands. Dauerfangplätze befanden sich am Oberholz südöstlich Leipzig; in Röglitz, zwischen Halle und Leipzig; am Fuchsberg bei Halle sowie an der Bicklinger-Warte bei Quedlinburg.

Wie bei den meisten Jassiden besteht die eigentliche männliche Genitalarmatur auch bei *Euscelis* aus je einem Paar mehr oder weniger dreieckiger Subgenitalplatten, einem Paar gebogener Griffel (Harpagonen), einem unpaaren gabel- oder x-förmigen Verbindungsstück (Konnektiv) und dem ebenfalls unpaaren, stark gebogenen, distal mehr oder weniger bandförmigen Penis (Fig. 2). Die Subgenitalplatten bilden, an das 9. Sternit nach hinten anschließend, den ventralen Verschluß der Genitalkammer nach hinten, deren Dach und Seitenwände vom Pygophor und seinen Anhängen geliefert werden. Den flach gewölbten, außen oft mit Dornen und Borsten besetzten Subgenitalplatten legen sich innen die mehr oder weniger s-förmig geschwungenen, distal zu kräftigen, auswärts gewandten Haken entwickelten Griffel an, die im Verein mit den Seitenplatten des Pygophors als Klammerorgane bei der Paarung dienen. Durch zwei abgeflachte Apodeme stehen die proximalen Teile der Griffel mit den hinteren Armen des Konnektivs in gelenkiger Verbindung. Dieses artikuliert seinerseits distal mit seinen kürzeren Armen am Basalteil des Penis. Der Penis, der eigentlich nichts anderes darstellt als den stark chitinisierten Endabschnitt des Ductus ejaculatorius, besteht aus einem (bei *plebejus*) breiteren oder (bei *incisus*) schmäleren, nach vorn und dorsal aufgebogenen, doppelwandigen Chitinband, das median vom Rohr des Ductus ejaculatorius durchzogen wird. Der Basalteil des Penis setzt sich über der Gelenkstelle mit dem Verbindungsstück dorsalwärts zu einem mächtigen Apodem fort, das der kräftigen Penismuskulatur als Ansatzpunkt dient.

Entsprechend der unterschiedlichen Gesamtkörpergröße (siehe Fig. 1) sind auch die Ausmaße der einzelnen Elemente des Genitalapparates bei *Euscelis plebejus* und *incisus* zwar deutlich, aber nicht auffällig verschieden, wie schon ein Vergleich der Figuren 2a und 2b lehrt. Dagegen erreichen die Unterschiede in der Ausgestaltung des distalen, bandförmigen

Penisteils ein ungleich größeres Ausmaß (vgl. Fig. 3), insbesondere im Spitzenteil. Dieser ist bei *Euscelis plebejus* nicht nur doppelt bis dreifach so breit wie bei *Euscelis incisus*, sondern distal zu zwei Hörnern (Loben) verlängert, die zwischen sich eine mehr oder weniger tiefe mediane Einbuchtung (Apikal-sinus) einschließen und in rückwärts gerichtete, mehr oder weniger geschweifte Dornen (Lateraldornen) auslaufen (Fig. 3). Bei *Euscelis incisus* sind dagegen Sinus, Loben und Dornen nur ganz schwach ange-deutet und fehlen oft fast gänzlich. Den mittleren typischen Unterschied in der Ausbildung der Penisspitze zeigt Figur 3a, in der beide Formen in Höhe des Apikalforamens des Ductus ejaculatorius übereinander gezeichnet sind, während in Figur 3b dasselbe mit den extremen mir vorliegenden Penisspitzen geschehen ist. Von der Fülle der Übergangsformen vermittelt dagegen die — aus räumlichen Gründen —



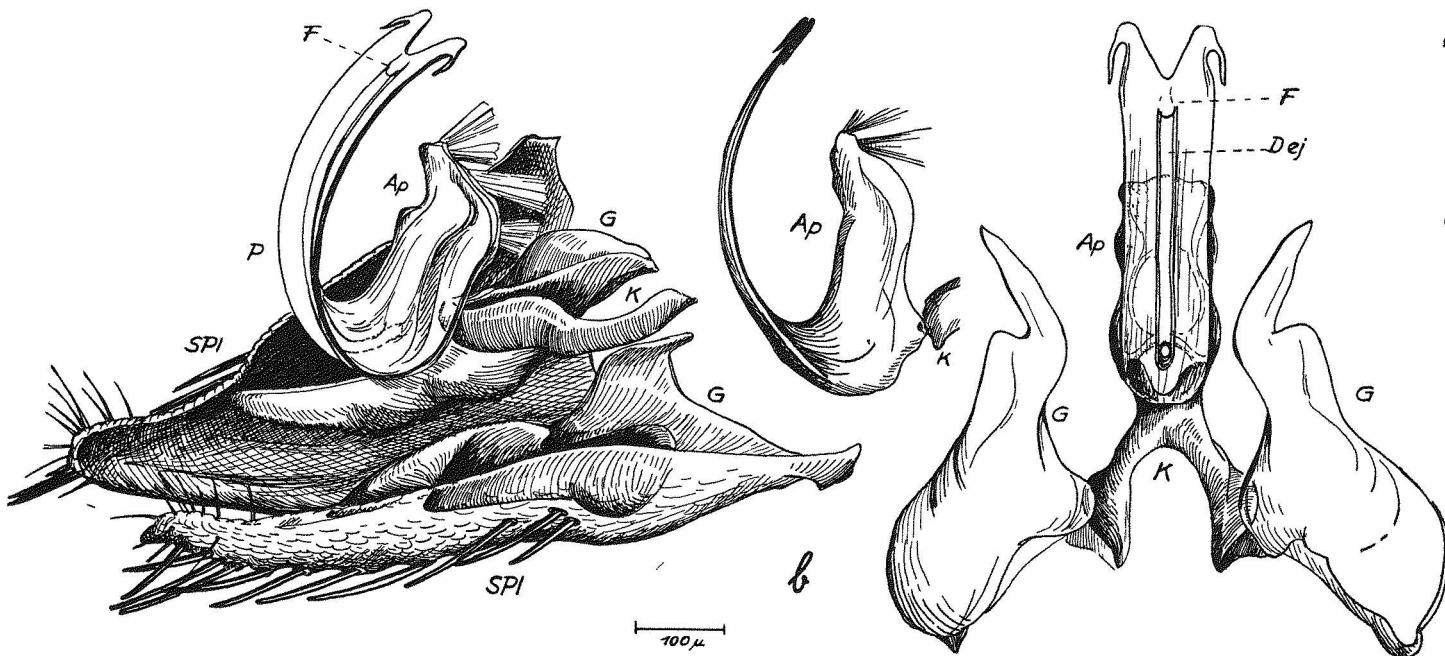


Fig. 2. Die Chitinmorphologie der äußeren Genitalapparatur von *Euscelis incisus* Kb. (a) und *Euscelis plebejus* Fall. (b). Jeweils links: Seitenansicht nach Entfernung des Pygophors von rechts, etwas schräg von hinten und oben; in der Mitte: Profilansicht des Penis genau von rechts; und rechts: Aufsicht von unten auf die Ventralseite, nach Entfernung des 9. Sternits und (nur in b) der Subgenitalplatten. *Ap* = Apodem des Penis, *D. ej.* = Ductus ejaculatorius, *F* = Apikalforamen, *G* = Griffel (Harpagonen), *K* = Verbindungsstück (Konnektiv), *P* = Penis, *Spl* = Subgenitalplatten

kleine Auswahl in Figur 4 einen Eindruck, in der jeweils nur die linke Seite jeder Penisspitze gezeichnet ist. Zugleich sind darunter die WAGNERSchen Subspeziesbezeichnungen eingetragen.

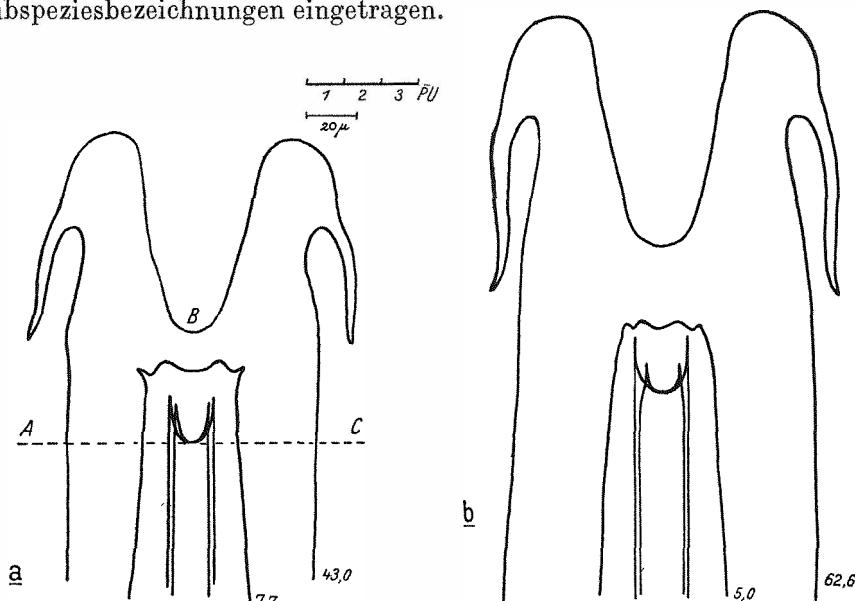


Fig. 3. Umriß (Umfang) der Penisspitze von *Euscelis plebejus* Fall. in Frontalansicht (schematisch). a) Typische Formen von *E. pl. plebejus* und *E. pl. incisus* zum Vergleich übereinander gezeichnet. b) Extreme Formen von *E. pl. plebejus* (größter Umfang) und *E. pl. incisus* (kleinstes Umfang) zum Vergleich übereinander gezeichnet. Vergleichs-Bezugspunkt: Unterkante des Apikalforamens des Ductus ejaculatorius. Ziffern: Maßzahlen des PU (Penismfanges)

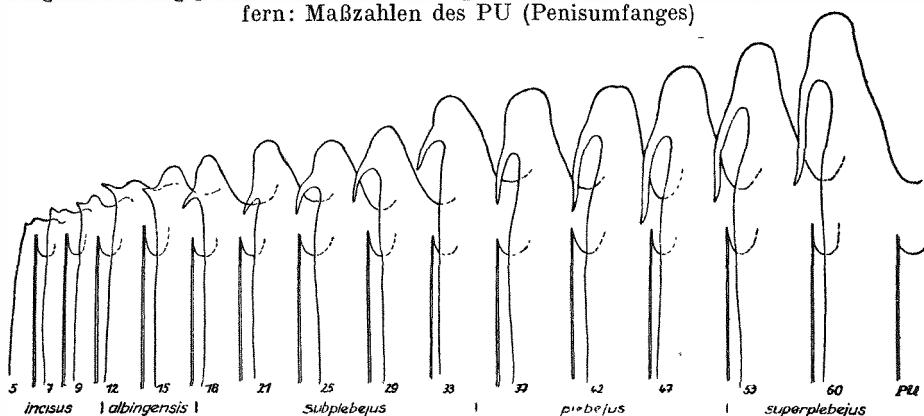


Fig. 4. Eunomische Reihe der Übergangsformen der Penisspitze von kleinsten (*E. pl. incisus*) zu größten (*E. pl. superplebejus*) Typen (Wildfänge). Es ist jeweils nur die linke Hälfte der Penisspitze in Frontalansicht dargestellt. Ziffern: Maßzahlen des PU (Penismfanges). Die Bezeichnungen entsprechen den Subspezies von *Euscelis plebejus* Fall. im Sinne W. WAGNERS 1939

Nach verschiedenen Versuchen, als Vergleichsmaß für die einfachere (*E. incisus*) oder kompliziertere (*E. plebejus*) Form des Penis seine Breite, die Tiefe der distalen Einbuchtung (Sinustiefe) oder die Länge der lateralen Dornen zu benutzen, erwies sich der Umriß (Umfang) der Penisspitze (PU) in Frontalansicht als bestgeeignetes Charakteristikum, in dem alle vorgenannten Merkmale automatisch enthalten sind, da der schmale *incisus*-Penis gleichzeitig eine verschwindend geringe Sinustiefe und zu kleinen Ecken reduzierte Dornen aufweist, indes der breite *plebejus*-Penis große Sinustiefe und lange Lateraldornen besitzt.

Der Penisumfang wurde in folgender Weise ermittelt: Den frischtoten oder durch Einstellen in eine feuchte Kammer, bzw. Kochen in Kalilauge erweichten Tieren wurde der Penis mittels Präpariernadeln entnommen und direkt in einen Tropfen „Berlese“ oder besser in Euparal auf einen Objektträger übertragen und mittels Deckglas eingedeckt. Mit Hilfe des ABBÉschen Zeichenapparates wurde dann bei LEITZ-Mikroskop-Objektiv Nr. 7a und Okular 6 (Gesamtvergrößerung linear: 350-fach) in Arbeitstischhöhe eine Umrißzeichnung der Penisspitze angefertigt. Unter Benutzung eines Kurvenmessers (Kurvenräderchens) wurde alsdann der Umfang der Peniszeichnung (von A über B nach C in Fig. 3a) in Zentimeter ausgemessen, wobei eine durch den unteren Rand des Distalforamens des Ductus ejaculatorius gezogene, normal zur Längsachse stehende Linie (A—C) als Basis benutzt wurde. Auf eine Umrechnung der erhaltenen Werte in die wahre Größe des Penisumfanges (1 PU = 1 cm der Zeichnung entspricht 0,01485 mm realer Länge des Präparats) konnte verzichtet werden, da für vergleichende Betrachtung nur die relative Größe des Umfanges wichtig ist. Gesamtkörperlänge, gemessen von der Scheitelpitze bis zum Distalende der Flügel bzw. der darunter hervorragenden Abdomenspitze, und Flügellänge (gemessen von der Flügelwurzel bis zur Distalrundung) wurde unter einem LEITZ-Mikroskop bei Okular 5 und Objektiv 4 bzw. Binokular-Mikroskop Okular 18 und Objektiv 1 mittels eines Okularmikrometers direkt ermittelt und in mm umgerechnet. Die Peniszeichnungen und die ermittelten Maßzahlen für Penisumfang (PU), Flügellänge (FL) und Körperlänge (KL) wurden zusammen mit Fundort, Funddatum und laufender Nr. auf Karteikarten aufgetragen, die eine leichte Zusammenstellung und Ordnung der Befunde nach verschiedensten Gesichtspunkten ermöglichen, da Kartei, Penispräparat und das Trockenpräparat des Tieres selbst die gleiche Nummer tragen. Das gesamte Material befindet sich in meiner Sammlung.

2. Auswertung von Sammlungsmaterial

Betrachtet man die Verteilung der Gesamtheit aller 482 geprüften Wildfang-Männchen auf die einzelnen Werte des Penisumfanges, die nach unserer Skala zwischen 5 und 56 schwanken, so ergibt sich, wie Fig. 5 unten zeigt, eine deutlich zweigipflige Kurve mit einem steilen Maximum um 8 und einem flacheren zwischen 40 und 48, die von einem Minimum getrennt, aber nicht völlig geschieden sind. Ob es sich dabei wirklich um zwei getrennte bzw. trennbare Kollektive handelt, wäre durch eine statistisch mathematische Behandlung nicht ganz einfach und auch nicht mit unbedingter Sicherheit zu ermitteln. Ordnet man das gleiche Material aber in der gleichen Weise, jedoch getrennt für die einzelnen Monate, so zeigt sich (Fig. 5 oben) sofort, daß die Formen mit geringem Penisumfang zwischen 5 und 13, also die *incisus*-Tiere, ausschließlich im Frühjahr, vorwiegend im April und Mai auftreten, während die Tiere mit

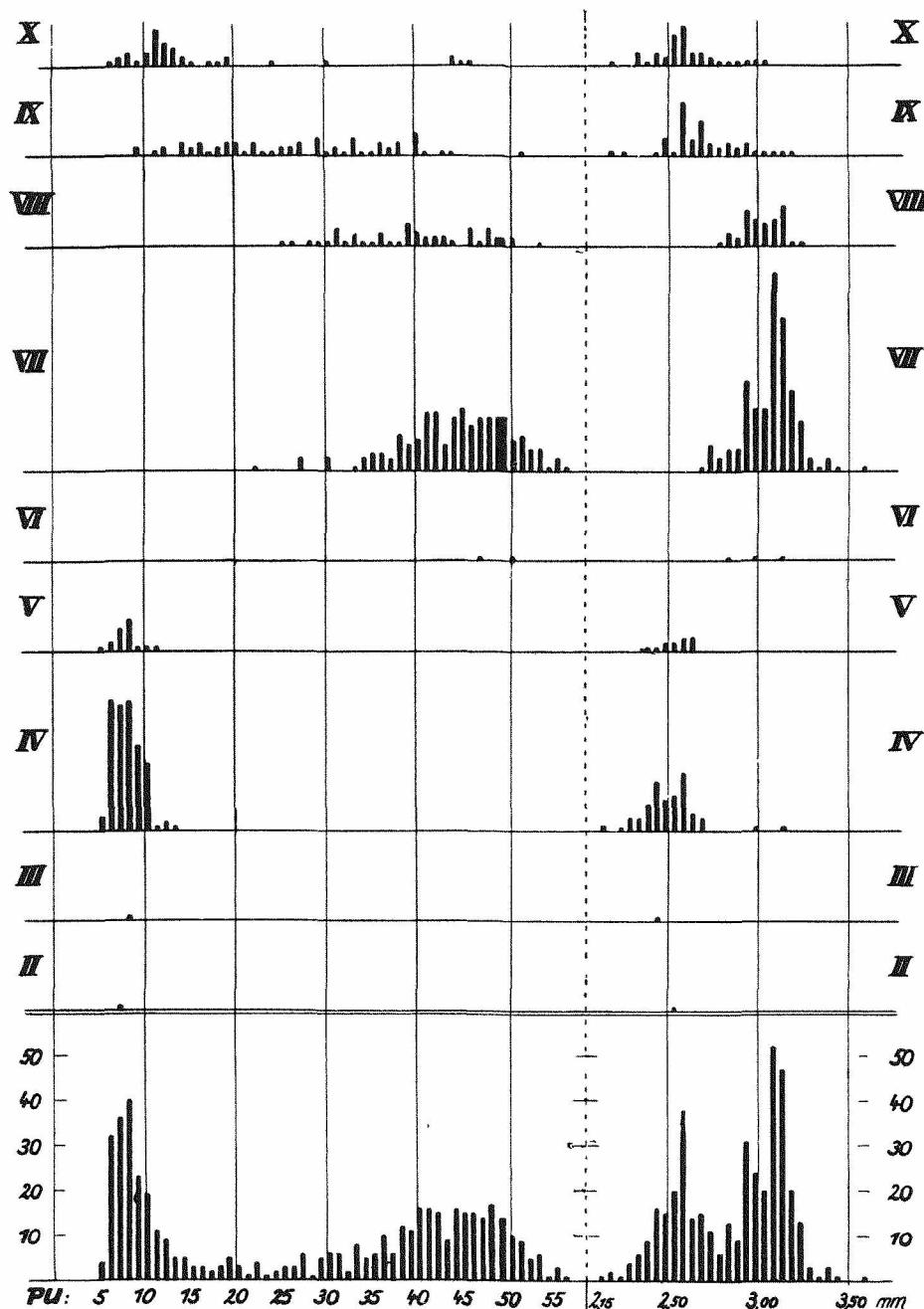


Fig. 5. Häufigkeitsverteilung des Penesumfangs in PU (links) und der Flügellänge in mm (rechts) von 482 Wildfang-Männchen insgesamt (unten) und innerhalb der einzelnen Fangmonate (oben). Arabische Ziffern = Anzahl der Tiere, römische Ziffern = Monate

großem Penismfang, zwischen 25 und 54, also die *plebejus*-Tiere, erst im Sommer, nach vereinzelten Vorläufern im Juni, im Juli und August erscheinen. Läßt man die September- und Oktoberfänge, die vorwiegend aus Jahren mit langem Nachsommer und trocken-warmem Herbst (1947) stammen, zunächst außer Betracht, so ergeben sich zwanglos zwei Kollektive:

1. ein Frühjahrskollektiv mit einem mittleren Penismfang von 7,7 ($\sigma \pm 1,36$) und einer geringen Variationsbreite von 8 (zwischen 5 und 13), dessen Vertreter vorwiegend im April, aber auch noch im Mai gefangen werden. Nur ganz vereinzelt können solche in trocken-warmen Lagen und bei zeitiger Frühjahrserwärmung schon im Februar (19. 2. 35, Bistum bei Leipzig) und März (21. 3. 46, Lieskau bei Halle) erbeutet werden.
2. ein Sommerkollektiv mit einem mittleren PU von 43,0 ($\sigma \pm 6,63$) und einer großen Variationsbreite von 34¹⁾, zwischen 22 bis 56, dessen Angehörige nur ganz vereinzelt schon in der letzten Junidekade (21. 6. 47, Fuchsberg; 30. 6. 46, Fuchsberg), in der Masse aber im Juli erscheinen und auch im August noch in großer Anzahl erbeutet werden.

Die Differenz von 35,3 zwischen den Mittelwerten dieser beiden Kollektive ist viel größer als die dreifache Streuung (1,66), also statistisch weitgehend significant. Zudem besteht zwischen ihnen keine Überschneidung, vielmehr sind ihre einander zustrebenden Extreme (13 bzw. 22) durch eine weite Lücke geschieden, so daß an ihrer Verschiedenheit nicht zu zweifeln ist.

Ein ganz ähnliches Bild ergibt sich, wenn die Häufigkeitsverteilung der Flügellängen der gleichen Wildfang-Männchen in ähnlicher Weise graphisch aufgetragen wird (Figur 5 rechts). Auch hier entsteht eine deutlich zweigipflige Kurve mit Maxima bei 2,60 und 3,10 mm, die sich bei monatsweiser Aufgliederung klar in zwei getrennte Kollektive zerlegen läßt, welche mit denen der Penismänge in der zeitlichen Verteilung völlig übereinstimmen: nämlich

1. in ein nur im April und Mai erscheinendes Frühjahrskollektiv mit einer mittleren Flügellänge von 2,53 mm ($\sigma = \pm 0,1434$) und einer geringen Variationsbreite (zwischen 2,45 und 2,70 mm, — die beiden Apriltiere mit 3,00 und 3,15 mm stellen wohl krankhafte (Parasitierung?) Abweichungen dar —), sowie
2. ein Sommerkollektiv, das im Juli und August auftritt (nur vereinzelte Vorläufer Ende Juni!), mit einer mittleren Flügellänge von

¹⁾ Diese große Variationsbreite ist vorwiegend eine Folge des angewendeten Meßverfahrens, da beim flächenhaften Wachstum (des Penis) infolge der zunehmenden Ausgestaltung der Fortsätze der Penismfang bei *plebejus* rascher wächst als bei *incisus*, wo diese fast fehlen.

3,07 mm ($\sigma = \pm 0,066$) und einer größeren Variationsbreite (zwischen 2,70 und 3,60 mm).

Die Differenz der mittleren Flügellängen beider Kollektive ist mit 0,54 mm viel größer als ihre dreifache Streuung ($\sigma D = \pm 0,012$), die sich mit 0,036 errechnet, so daß der Unterschied also statistisch als weitaus significant gelten kann, wenn sich auch die einander zustrebenden Extreme beider Teilkollektive bei 2,70 mm berühren. Auch hier erscheinen im September und Oktober Übergangsformen, auf die weiter unten einzugehen sein wird.

Schon die vergleichende Betrachtung der Fig. 5 läßt vermuten, daß offenbar eine Korrelation zwischen der Größe des Penismfangs und der Flügellänge besteht; denn es fällt auf, daß sich in beiden Fällen annähernd gleichviele Tiere in die einzelnen Monate einordnen, ganz gleich, ob man die Flügellänge oder den Penismfang als Maßstab verwendet. Bei näherer Nachprüfung zeigt sich, daß z. B. die vereinzelten Werte im Februar, März und Juni in beiden Darstellungen (PU und FL) jeweils zu identischen Tieren gehören. Das läßt sich noch genauer nachweisen, wenn man in das Diagramm der PU wie der FL jeweils statt der schwarzen Kästchen die Nummern der Tiere einträgt. Übersichtlicher wird das, wenn man die Tiere nach ihren PU- und FL-Werten in eine Korrelationstabelle einordnet. Diese könnte allerdings wegen der Häufung vieler Ziffern an einzelnen Stellen drucktechnisch nur mit großem Raumaufwand wiedergegeben werden. Tabelle 1 bringt die Korrelationstabelle (PU/FL) deshalb in abgekürzter Form, in der statt der einzelnen Nummern jeweils die Anzahl aller der Tiere angegeben ist, die die gleichen Maßpaare aufweisen. Die deutlich ansteigende diagonale Anordnung des Gesamtmaterials in der Korrelationstabelle zeigt schon ohne Berechnung eindeutig, daß mit zunehmender Flügellänge auch eine Zunahme des Penismfangs gekoppelt ist. Das heißt, Tiere mit kurzen Flügeln haben einen kleinen, solche mit längeren Flügeln einen größeren Penismfang. Der Korrelationskoeffizient ist positiv und mit $r = +0,812$ sehr hoch, d. h. die Korrelation eng ($m_z = 0,0467$) und viel größer als die dreifache Streuung ihres mittleren Fehlers ($0,812 > 3 \cdot 0,0467$). Die Zweigipfligkeit der beiden Verteilungen spiegelt sich natürlich auch in der Korrelationstabelle wieder, indem sich ein Zentrum von kurzflügeligen Tieren mit geringem Penismfang (links unten) deutlich von einem Zentrum langflügeliger Individuen mit großem Penismfang (rechts oben) abhebt.

Noch enger ist die Beziehung zwischen Körperlänge und Flügellänge (Tabelle 2), die eine fast ideale ansteigende Diagonale mit nur sehr geringer Streuung und einen sehr hohen Korrelationskoeffizienten ($r = +0,9154$) ergibt. Das heißt: mit zunehmender Körpergröße sind auch absolut längere Flügel eng gekoppelt; oder anders ausgedrückt: das Verhältnis von Flügellänge zu Körperlänge ändert sich mit zunehmender Körpergröße in fast gleichem Ausmaße, so daß absolut kleine Tiere auch

absolut kleine Flügel, größere Tiere entsprechend absolut größere Flügel besitzen. Da andererseits Flügellänge und Penismfang eng korreliert sind, besitzen größere Tiere also auch den größeren Penismfang, kleinere Tiere den geringeren. Da sich die Flügellänge exakter messen läßt als die

Tabelle 1. Korrelationsstabelle zwischen der Flügellänge (FL) und dem Penismfang (PU) von 461 Wildfang-Männchen von *Euscelis plebejus* Fall.

PU FL mm	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53	55	n	♂♂
3,45																											4	
3,40																											3	
3,35																											3	
3,30																											4	
3,25																											111	
3,20																											121	
3,15																											147	
3,10																											31	
3,05																											139	
3,00																											28	
2,95																											31	
2,90																											13	
2,85																											14	
2,80																											7	
2,75																											13	
2,70																											17	
2,65																											26	
2,60																											52	
2,55																											26	
2,50																											26	
2,45																											22	
2,40																											13	
2,35																											6	
2,30																											3	
2,25																											1	
2,20																											2	
2,15																											1	
n →	36	71	39	20	9	4	5	8	3	3	5	6	10	7	13	16	18	25	31	24	30	30	23	14	7	461		

$$r = +0,8119$$

vom Füllungszustande bzw. Schrumpfungsgrade des Abdomens beeinflußte Körperlänge, kann in Zukunft der Penismfang direkt zur Flügellänge in Beziehung gesetzt werden, wobei zugleich die Körpergröße erfaßt ist.

Für unser Problem ergibt sich aus diesen Vergleichen, daß sich die im Frühjahr erbeuteten *E. incisus*-Männchen also durch geringe Körpergröße ($M = 3,25$ mm), geringe Flügellänge ($M = 2,53$ mm) und geringen Penismfang ($M = 7,7$) mit einfachen Umriß auszeichnen, während die ausschließlich erst nach Ende Juni erscheinenden *E. plebejus*-Männchen

H. J. Müller, Saisondimorphismus bei Zikaden

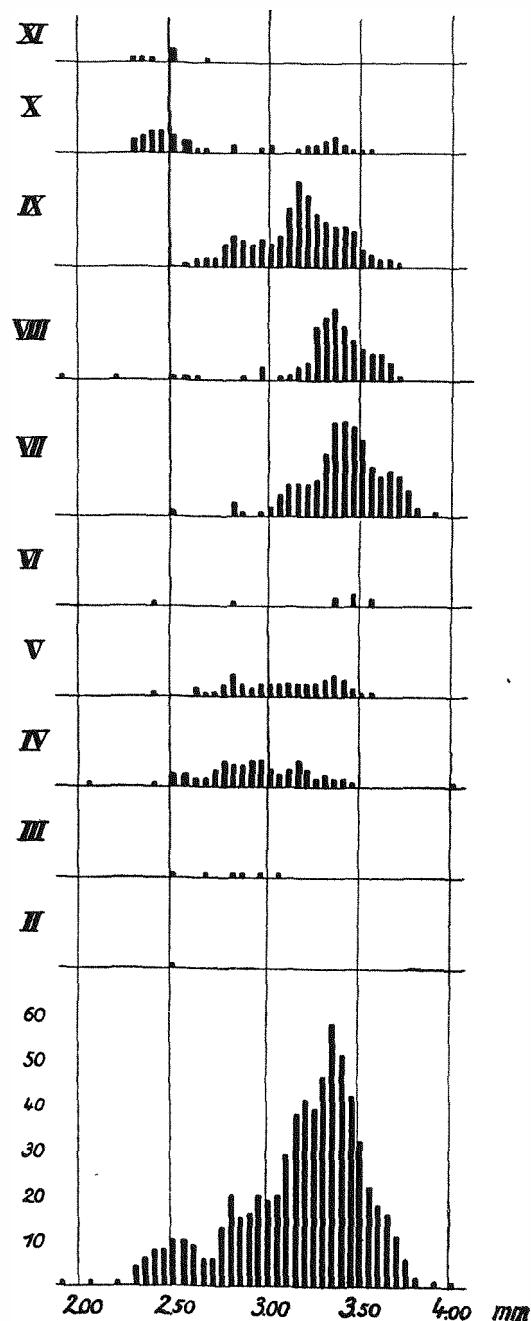
Tabelle 2. Korrelationstabelle zwischen der Körperlänge (KL) und Flugellänge (FL) von 456 Wildfang-Männchen von *Euscelis plebejus* Fall.

KL mm	2,85	2,90	2,95	3,00	3,05	3,10	3,15	3,20	3,25	3,30	3,35	3,40	3,45	3,50	3,55	3,60	3,65	3,70	3,75	3,80	3,85	3,90	3,95	4,00	4,05	4,10	4,15	4,20	4,25	4,30	4,35	4,40	4,45	456
FL mm																																		
3,60																																1	1	
3,55																																3	3	
3,50																																1	1	
3,45																																47	47	
3,40																																21	21	
3,35																																26	26	
3,30																																39	39	
3,25																																25	25	
3,20																																34	34	
3,15																																11	11	
3,10																																		
3,05																																		
3,00																																		
2,95																																		
2,90																																		
2,85																																14	14	
2,80																																8	8	
2,75																																12	12	
2,70																																17	17	
2,65																																25	25	
2,60																																53	53	
2,55																																26	26	
2,50																																26	26	
2,45	1																															21	21	
2,40		1																														15	15	
2,35			1																													6	6	
2,30			1																													4	4	
2,25				1																													1	1
2,20				1																													2	2
2,15				1																													1	1
	3	3	6	5	18	22	53	17	30	11	23	12	13	8	25	12	28	28	27	32	8	25	22	13	6	2	2	1	1	1	456			

größer sind ($M \approx 3,90$ mm), entsprechend große Flügel besitzen ($M = 3,07$ mm) und einen breiten Penis aufweisen, der in Folge reicherer Gliederung seines Umrisses einen viel größeren Umfang (PU im Mittel 43,0) hat. Die drei Merkmale streuen jedoch — in enger Koppelung zueinander — in den beiden Teilkollektiven gleichsinnig. Diese sind durch die im Herbst in geringerer Zahl auftretenden Übergangsformen lückenlos miteinander verbunden und bilden trotz ihrer klaren Trennbarkeit merkwürdigerweise doch offensichtlich eine Einheit. Vereinzelte Tiere mit stark abweichenden Merkmalen dürften wohl auf krankhaften Veränderungen, vor allem Endoparasiteneinfluß (Pipunculidenbefall, Dryiniden? usw.), beruhen. (Daß die Gesamtzahl der Tiere bei den untersuchten Häufigkeitsverteilungen nicht genau gleich ist, beruht darauf, daß von einigen Tieren der Penisumfang, von einigen anderen die Flügellänge oder die Gesamtlänge nicht ermittelt werden konnten, da die betreffenden Organe verloren gegangen oder beschädigt waren.)

Wie oben bereits angedeutet, haben sich im allgemeinen bei den Zikadenweibchen systematisch schwieriger Gattungen bisher keine Merkmale finden lassen, die — entsprechend den Erfolgen der Penismorphologie bei den Männchen — eine schärfere Trennung der Arten gestatten. READIO wies nach, daß Form und Bezahlung der Terebra bei 46 Jassidengattungen höchstens zur Gattungsdiagnostik verwendbar ist. Erst W. WAGNER hat in letzter Zeit (1949, 1950) die Terebra von *Oncopsis*- und *Macropsis*-Arten stellenweise mit einem Erfolg zur Artentrennung benutzt. Bei den

Fig. 6. Häufigkeitsverteilung der Flügellängen von 639 Wildfang-Weibchen insgesamt (unten) und innerhalb der einzelnen Fangmonate (oben, römische Ziffern). Bezeichnungen sonst wie in Fig. 5



vorliegenden *Euscelis*-Arten konnten bei flüchtiger Orientierung am Genitalapparat keine Unterschiede festgestellt werden. Jedoch ermutigten die Befunde an den Flügeln der Männchen, insbesondere die enge Korrelation zwischen Penisumfang und Flügellänge, dazu, auch bei den Flügel- und Körperlängen der Weibchen nach einer Gruppenbildung zu fahnden. Die Gesamtverteilung der 639 Wildfangweibchen nach der Größe der Flügellänge bot jedoch, wie Fig. 6 zeigt, dafür zunächst keinerlei Anhaltspunkte; denn es ergab sich eine zwar etwas schiefe, aber rein eingipflige Verteilung mit einem Maximum bei 3,35 mm. Erst nach der monateweisen Aufteilung des Materials entsprechend den Fangdaten lassen sich wieder zwei Teilkollektive erkennen, die zwar eine bedeutend größere Streuung haben als die der männlichen Flügellängen und sich auch stark überschneiden, aber doch statistisch eindeutig als significant verschieden ($M_D = 0,38 > 3 \cdot \sigma_D = 0,1305$) angesehen werden können. Läßt man auch hier die herbstlichen Übergangsformen zunächst außer Betracht, so ergibt sich ein Frühjahrskollektiv, das vereinzelt ab März, vor allem aber wieder im April und Mai auftritt. Nur ganz vereinzelt werden Anfang Juni noch einzelne Tiere gefangen. Das Mittel liegt mit einer Streuung von $\sigma = \pm 0,278$ bei 2,99, also praktisch 3,00 mm. Das Sommerkollektiv tritt, nach den üblichen vereinzelten Vorläufern Ende Juni, erst im Juli und August auf und weist eine mittlere Flügellänge von 3,37 mm bei einer Streuung von $\pm 0,2137$ auf.

Wie die Korrelationstabelle (Tabelle 3) zeigt, besteht auch bei den Weibchen der *Euscelis*-Gruppe ein enger Zusammenhang zwischen Körper- und Flügellänge ($r = +0,92$) und zwar in ganz ähnlichem Ausmaß wie bei den Männchen.

Die bisherigen Untersuchungen des zur Verfügung stehenden Sammlungsmaterials zeigen also mit aller Deutlichkeit, daß *Euscelis incisus* (mit geringem Penisumfang, geringer Körpergröße und entsprechend kurzen Flügeln) nur im Frühjahr (April und Mai), *Euscelis plebejus* (mit großem Penisumfang, größerer Körperlänge und entsprechend großen Flügeln) nur im Hochsommer (Juli und August) gefangen wird. Danach könnte also ohne weiteres angenommen werden, daß es sich tatsächlich um zwei verschiedene Arten handelt, deren Angehörige in jedem Falle sicher nach dem Penisumfang der Männchen, in beiden Geschlechtern aber meist auch nach Körpergröße und Flügellänge getrennt werden können.

Die lückenlosen Übergänge jedoch, die bei Spätsommer- und Herbstfängen in allen drei untersuchten Merkmalen auftreten und die sich auch in den völlig gleichsinnigen Korrelationen zwischen ihnen auswirken, zwingen aber dennoch zu der Annahme irgendwelcher Zusammenhänge. Diese werden erst deutlicher, wenn an bestimmten, engbegrenzten Fundorten die Abfolge der Generationen der vermeintlichen Arten durch regelmäßige Fänge verfolgt wird; denn das bisher vorgeführte Material läßt ja den Einwand zu, daß die *E. incisus*-Tiere möglicherweise an ganz anderen Lokalitäten gefangen wurden als die *plebejus*-Tiere und deshalb schon rein räumlich ein genetischer Zusammenhang zwischen ihnen ausgeschlossen sei, wenn auch allerdings dieses Material zu einem hohen Prozentsatz schon Tiere enthält, die zu allen Jahreszeiten an den gleichen Fundplätzen gesammelt wurden (s. o.).

3. Auswertung von Fängen an bestimmten Fundplätzen im Jahresablauf

Um den vermuteten Zusammenhang der Arten *Euscelis plebejus* und *Euscelis incisus* zu klären, wurden an verschiedenen Fundplätzen Mitteldeutschlands, so am Fuchsberg bei Halle, am Oberholz bei Leipzig und an der Bicklinger Warte bei Quedlinburg sowie einigen anderen Orten, zu allen Jahreszeiten ausgedehnte Kätscherfänge durchgeführt; aus zeitbedingten Gründen allerdings nicht mit der wünschenswerten Regelmäßigkeit und zeitlichen Dichte, so daß eine statistische Auswertung nicht lohnt.

Die Fundplätze von *E. plebejus* und *E. incisus* liegen in Mitteldeutschland immer in mäßig feuchten, meist aber trockneren und oft mehr oder weniger geneigten Fettwiesen, die sich meist dadurch auszeichnen, daß der Rasenschluß oft nicht ganz vollständig (80—90 %) ist; sie gehören pflanzensoziologisch meist zu den trockneren Ausprägungen des *Arrhenatheretum elatioris* Tx. 1937 oder des *Trisetetum flavescentis* Beyer 1922, seltener zu den reicherem, frischen Varianten des *Mesobrometum erecti* Scherer 1925. Diese aus eigenen Erfahrungen stammende Charakterisierung des typischen Habitats wird in neuester Zeit durch die ausführliche Untersuchung MARCHANDS bestätigt. Nach ihm ist *Euscelis plebejus* als mesophile Art in Nordwestdeutschland fast ausschließlich auf die trockneren Glatthaferwiesen (*Arrhenatheretum elatioris* Subass. von *Briza media*) beschränkt, während sie in den feuchten Bentgraswiesen (Molinien) von *Streptanus sordidus* und in den nassen Sumpfdotter- und Kleinseggenwiesen von *Euscelis obsoletus* vertreten wird. In Bestätigung älterer Angaben bei HAUPT und WAGNER fand ich *Euscelis plebejus* auch zahlreich in älteren Klee- und Luzerneschlägen, die mikroklimatisch den papilionaceenreichen zweischürgigen Mähwiesen offenbar weitgehend entsprechen. Auch RABELER (1952) führt *Euscelis plebejus* unter den charakteristischen Arten der hannoverschen Talfettwiesen (*Arrhenatheretum elatioris*) auf, während er in den viel feuchteren Molinieta-L-Wiesen keine Rolle spielte. KUNTZE (1937) rechnet sie dagegen zu den Ubiquisten, was aber sicher nicht zutrifft. Stets war an allen Fundorten das Knaulgras, *Dactylis glomerata* L., eine Verbands- und Klassencharakterart der *Arrhenatheretalia*, reichlich vertreten. Es dürfte die Hauptbrutpflanze für die Eiablage sein¹⁾.

Sobald im zeitigen Frühjahr die Bodenerwärmung weit genug fortgeschritten ist, kann man an den Fundplätzen durch Kätschern, bei feuchter Witterung durch direkte Suche am Boden, überwiegend dunkle, oft

¹⁾ Bei Fortführung der Zuchten (s. S. 22) nach Abschluß des Manuskriptes zeigte sich, daß auch *Vicia faba*-Blätter gern zur Eiablage benutzt werden und Larven und Imagines sich rascher und besser an ihnen entwickeln, so daß auch im Freien Leguminosen außerdem als Brutpflanzen zu vermuten sind.

fast schwarze *Euscelis*-Larven mittlerer bis älterer Stadien fangen, die sich in der Zucht wie im Freien, je nach Wärmezufuhr langsamer oder schneller, ausnahmslos zu *incisus*-Tieren entwickeln. Imagines sind zunächst aber (im Februar und März) im allgemeinen noch nirgends zu erbeuten; nur an extrem trockenen Stellen und in Jahren mit sehr früher Erwärmung er-

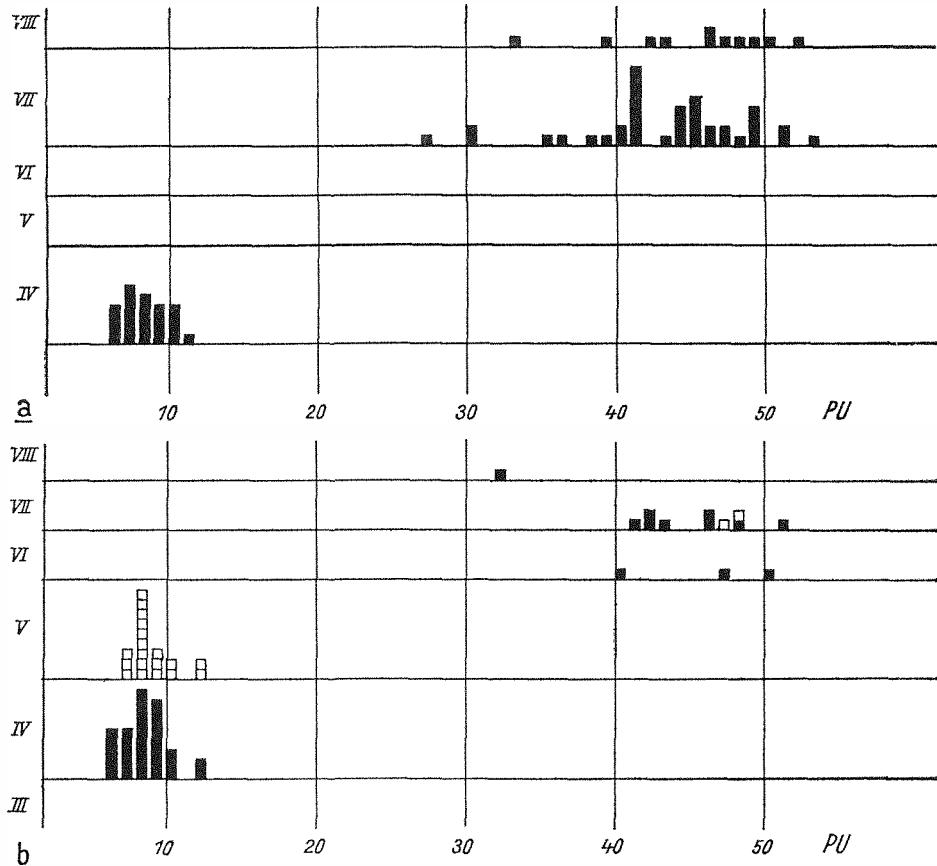


Fig. 7. Häufigkeitsverteilung der Wildfang-Männchen bestimmter Fangplätze (a. Bicklinger Warte bei Quedlinburg, b. Fuchsberg nordwestlich Halle) innerhalb der einzelnen Fangmonate nach der Größe des Penismfangs. Schwarze Quadrate: als Imago erbeutete, weiße Quadrate: als Altlarven erbeutete und in Gefangenschaft zur Imago herangezogene Männchen

scheinen vereinzelt Männchen schon im Februar und im März, so je ein Männchen am 19. II. 1935 am Bistum (Leipzig), am 21. III. 1946 in einem trockenen Muschelkalktälchen bei Lieskau (Halle) und am 21. III. 1953 in einem Lößhohlweg bei Quedlinburg (Bicklinger Warte). Vergleiche hierzu Fig. 16, S. 35).

In größerer Anzahl sind *E. incisus*-Imagines regelmäßig erst in der zweiten Aprildekade zu erbeuten, obwohl dann meist noch die älteren, sehr dunkelbraunen bis blauschwarzen Altlarven in den Fängen überwiegen. Unter den Imagines herrschen — wie immer bei den Zikaden — zunächst die Männchen vor; erst um die April/Mai-Wende beginnt sich dann das

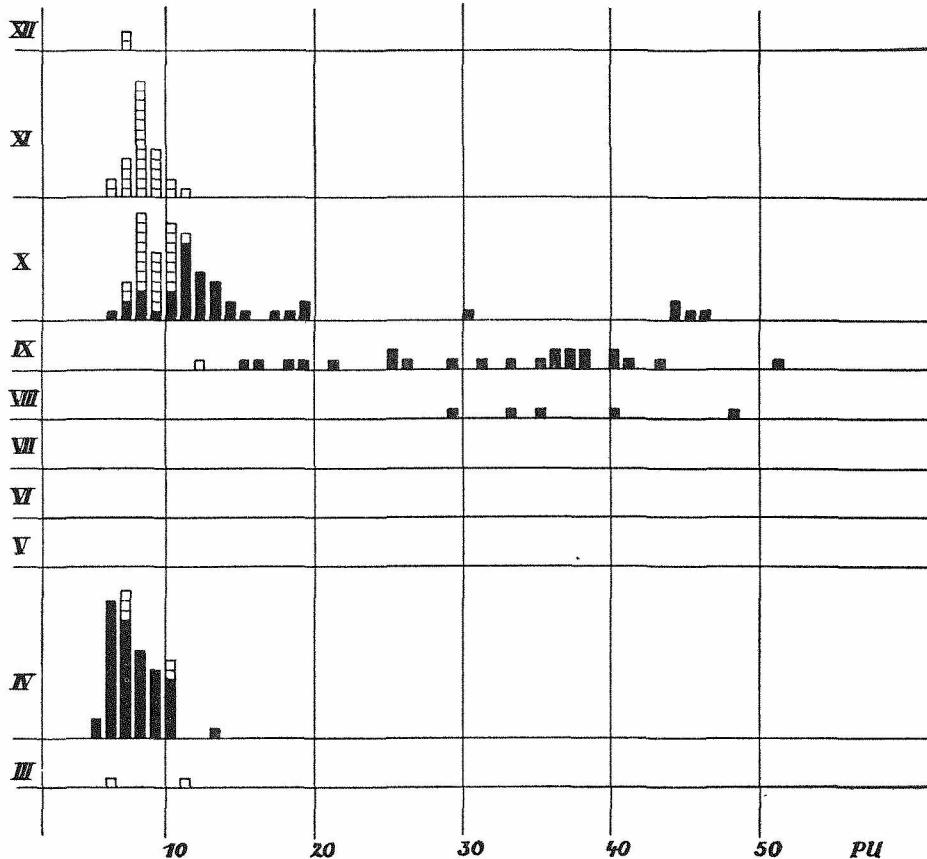


Fig. 8. Wie Fig. 7 für den Fangplatz am Südwestrande des Oberholzes (Universitäts-
holzes) südöstlich Leipzig

Geschlechterverhältnis umzukehren, so daß ab Anfang Mai meist die Weibchen häufiger sind. Ende April verschwinden auch die Altlarven in den Fängen. Schon in der zweiten Maidekade nimmt die Zahl der Imagines stark ab und in der dritten kann man meist nur mit Mühe noch vereinzelte *E. incisus*-Weibchen erbeuten. Niemals wurden an den Kontrollfangstellen nach dem 25. Mai noch *E. incisus*-Imagines erbeutet; andererseits waren bis dahin alle gefangenen Imagines reine *E. incisus*-Tiere, wie die Fig. 7 u. 8 für die Hauptfangplätze bezüglich des Penisumfangs zeigen.

Desgleichen entwickeln sich im März und April gefangene Larven auch in der Gefangenschaft (Zuchtmethodik s. u.) stets ausschließlich zu reinen *E. incisus*-Tieren, wie für Oberholz- und Fuchsberg-Fänge ebenfalls aus Fig. 7 u. 8 ersichtlich ist.

Bis in die letzten Junitage konnten dann an keinem der Dauerfangplätze und in keinem Jahre *Euscelis*-Imagines irgendwelcher Art erbeutet werden. Bei intensiver Nachsuche am Boden sind aber schon in den allerletzten Maitagen an allen *E. incisus*-Fundorten winzige, sehr helle, blaßstrohgelbe *Euscelis*-Junglarven zu finden, die sich im Freien wie in der Zucht im Laufe des Juni und Juli ausschließlich zu reinen *E. plebejus*-Imagines entwickeln! Sie behalten ihre gelbliche Grundfarbe auch in späteren Stadien bei. Die meisten tragen dann in mittleren Stadien ($L_3 + L_4$) jederseits nur einen dunkleren, nach hinten auskeilenden Flankenstreifen. Nur bei stark pigmentierten Stücken verbreitern sich diese Seitenstreifen im fünften Stadium bis auf eine helle Medianlinie so stark, daß diese Altlarven dann wieder recht dunkel schokoladenbraun wirken können. Nie sind sie aber so (blau-)schwarz wie die älteren *E. incisus*-Larven des Frühjahrs. Nur ausnahmsweise (s. o. S. 11) erscheinen die ersten *E. plebejus*-Imagines schon in der letzten Junidekade (am 30. VI. 1946 3 Männchen am Fuchsberg bei Halle, dem xerothermsten der Dauerfangplätze, in dem extrem kontinentalen Sommer 1947 am gleichen Ort sogar am 21. VI. 1 Männchen und 1 Weibchen). Meist sind um diese Zeit vorerst nur ältere Larven zu erbeuten, die erst nach Mitte Juli völlig zu verschwinden pflegen. Daneben häufen sich etwa ab 10. VII. die *E. plebejus*-Imagines in den Fängen, wobei zunächst, fast bis Ende des Monats, wieder die Männchen überwiegen. Erst ab Anfang August pflegen dann die Weibchen in den Fängen häufiger zu sein als die Männchen. Dieser Zustand hält dann — bei immer weiter abnehmenden Männchen-Anteil — bis in den Spätsommer (Mitte September) hinein an. Vereinzelte *E. plebejus*-Weibchen werden noch bis weit in den Oktober (12. X. 1946 2 Weibchen Fuchsberg, 30. X. 1952 1 Weibchen Bicklinger Warte) hinein erbeutet. Im Oktober häufen sich dagegen an allen Fundplätzen wieder die dunklen, fast schwarzen *Euscelis*-Larven, aus denen in der Gefangenschaft bei Zimmertemperatur noch im Oktober, November und später ausschließlich reine *E. incisus*-Tiere hervorgehen, wie Fig. 8 für die Penisumfänge der Oktober-Larven-Fänge vom Oberholz klar erweist. Im Freien tritt das in Jahren mit normaler Herbstwitterung nicht ein. Vielmehr pflegen, nach dem völligen Aussterben der *E. plebejus*-Tiere im Herbst, diese dunklen (*incisus*)-Larven auf mittleren bis älteren Larvenstadien in der Grasnarbe der Fundplätze zu überwintern, wo man ihnen erst in den nächsten Vorfrühlingstagen wieder begegnet (s. o.).

Dieser an mitteldeutschen Fundorten festgestellte Ablauf der Entwicklung der *Euscelis incisus*- und *Euscelis plebejus*-Populationen dürfte mit geringen zeitlichen Verschiebungen auch im übrigen Mitteleuropa gelten.

Wenn man nicht die unwahrscheinliche Annahme machen will, daß einerseits die Eier der *E. incisus*-Tiere erst im Herbst schlüpfen und andererseits die von *E. plebejus* überwintern, um erst ab Ende Mai zu schlüpfen, beide Arten also nur je eine Generation haben und, dergestalt ineinander geschachtelt, nebeneinander ganz die gleichen Biotope bewohnen, so ist mit diesen Freilandbeobachtungen schon ein ganz eindeutiger Indizienbeweis dafür erbracht, daß die bisher als verschiedene Arten angesehenen Jassiden *Euscelis incisus* Kb. und *Euscelis plebejus* Fall. offenbar die Frühjahrs- und Sommergeneration ein und derselben Art, *Euscelis plebejus* Fall., darstellen, die normalerweise in regelmäßigm Wechsel auseinander hervorgehen, und wobei die mittleren Larven der Frühjahrsform das Überwinterungsstadium bilden.

Nur in Gegenden mit milder Herbstwitterung, etwa dem nordwestdeutschen Küstengebiet, entwickelt sich ein mehr oder weniger großer Teil der Nachkommen der *E. plebejus*-Generation mehr oder weniger regelmäßig, in Jahren mit extrem heißen Nachsommer und langem trockenwarmen Herbst, wie z. B. 1947, auch andernorts, noch im Herbst bis zum Imaginalstadium weiter, somit den Ansatz einer 3. Generation bildend (siehe Fig. 16). Diese überwiegend im September und Anfang Oktober auftretenden Nachkommen der *E. plebejus*-Tiere stellen nun jene Übergangsformen dar, die in Penisumfang, Flügel- und Körperlänge zwischen den reinen *E. plebejus*-Tieren des Sommers und den reinen *E. incisus*-Tieren des Frühjahrs vermitteln und den lückenlosen Anschluß zwischen den beiden anscheinend so verschiedenen Generationen bzw. Arten auch morphologisch herstellen (siehe Fig. 5, 6, 7 u. 8 und Tabelle 1, 2, 3). Es sind die *subplebejus*- und *albingensis*-Formen WAGNERS, für die er die Zeit vom 3. VIII. bis 9. IX. als Erscheinungszeit angibt.

In Mitteldeutschland konnten solche Zwischenformen lediglich 1947 am Oberholz erbeutet werden (s. Fig. 8), einem Jahr, das sich ja bekanntlich bis weit in den Herbst hinein als extrem warm und trocken erwies, so daß sich die Nachkommen der *E. plebejus*-Tiere noch im September zu Imagines entwickelten, ja es traten dann später, gegen Ende Oktober (23. X. 1947), hier sogar auch reine *incisus*-Tiere auf, während zugleich noch die letzten *E. plebejus*-Tiere gefangen wurden. So notierte ich nach Penispräparation in diesem bemerkenswerten Jahr in den Oberholzfängen: am 5. X.: 3,35 *E. plebejus* und 18,10 *E. albingensis* (wobei die *E. albingensis*-Weibchen natürlich nicht sicher einzuordnen waren) und am 23. X.: 1,5 *E. plebejus*, 3,1 *E. albingensis* und 8,2 *E. incisus*, neben zahlreichen Larven aller Stadien (Fig. 8). Ganz offensichtlich entstanden also zunächst im September aus den heranwachsenden, frühgeborenen Nachkommen der *E. plebejus*-Tiere nur *subplebejus*- und *albingensis*-Formen, später im Oktober dann aus den spätgeborenen und also später heranwachsenden mehr oder weniger reine *incisus*-Formen. Alle diese Zwischenformen starben offensichtlich im Herbst aus, denn im April 1948 am gleichen Platz gefangene Tiere gehören alle zum reinen *incisus*-Typ. Es ist auch nicht anzunehmen, daß diese Übergangsformen der *albingensis*-Gruppe im Freien überhaupt zur Fortpflanzung kommen. Dieser Ansatz einer Herbstgeneration endet vielmehr blind und ist besser als ein stark verfrühter Populationsanteil der nächstjährigen Frühjahrsgeneration anzusehen. Das gelegentliche Auftreten von Zwischen-

formen im regelmäßigen Wechsel morphologisch sonst scharf getrennter saisondimorpher Generationen weist natürlich stark darauf hin, daß hierbei Umwelteinflüsse in erheblichen Maße variiert und wirken.

II. Nachweis des Saisondimorphismus durch Zucht

So überzeugend die bisher vorgebrachten Beweise für den genetischen Zusammenhang der beiden vermeintlichen Arten *Euscelis incisus* und *plebejus* auch sein mögen, der experimentelle Beweis konnte nur durch die Zucht ab ovo erbracht werden.

1. Methodik

Entsprechend früheren Erfahrungen (siehe H. J. MÜLLER 1942) wurden die *Euscelis*-Wildfänge zunächst unter Stoffgazebeuteln an kleinen Rasenstücken gehalten, die den Fundstellen entnommen und in Blumentopfe eingesetzt wurden. Für die Aufzucht von Wildfanglarven genügt diese Anordnung, da *Euscelis plebejus* wie viele Zikaden oligophag zu sein scheint und die Entwicklung spätestens in einigen Wochen beendet ist. Die Bindung an bestimmte Wirtspflanzen beruht bei den meisten Zikaden vielmehr auf den Anforderungen, die sie infolge des Baues ihrer Legeapparatur an das Substrat für die Eiablage stellen. Für eine erfolgreiche Aufzucht vom Ei an, muß deshalb die natürliche Brutpflanze ermittelt werden. In verschiedenen Zuchtvierungen erwies sich für *Euscelis incisus* und *Euscelis plebejus* das Knaulgras, *Dactylis glomerata L.*, als geeignete Wirtspflanze. Auch im Freien wurden daran gelegentlich einzelne Eier gefunden, ob aber im Freien nur an dieses Gras abgelegt wird, ist bei der verstreuten Ablageweise nicht mit Sicherheit zu sagen, besonders da in der Zucht gelegentlich auch in *Poa* Arten abgelegt wurde. Auf jeden Fall werden die Eier einzeln und nur in die distalen Spreiten teile breiterer, weicher und unbehaarter Grasblätter — völlig versenkt — eingestochen (MÜLLER 1942 und 1951). Zunächst wurden, auch für Eiablagen der Wildfänge, kleinere *Dactylis*-Bulte der Fundplätze eingetopft und als Unterlage benutzt. Die Nachteile dieser Methode bestehen darin, daß diese Wildpflanzen nicht immer und sofort anwachsen und dann die älteren Blätter mit den Eiablagen oft welken oder verdorren, bevor die Larven geschlüpft sind, oder aber sich mit der Zeit so uppig entwickeln, daß selbst unter Gazebeuteln ein dumpfes und lichtarmes Milieu entsteht, das Pilzwachstum und Faulnis Vorschub leistet. Zudem besteht immer die Gefahr der Einschleppung von Ameisen, Blattläusen, Milben und anderen storenden Mitbewohnern. Deshalb verwende ich jetzt mit viel besseren Erfolg aus Samen selbst angezogene *Dactylis*-Pflanzen. Bei regelmäßiger Aussaat in Blumentopfe (in Abständen von 4—8 Wochen) stehen jederzeit geeignete Bulte jeder Größe zur Verfügung. Zur Eiablage werden ältere, reicher bestockte Bulte verwandt, zur Larvenaufzucht junge mit wenigen Halmen¹⁾.

Über die eingetopften Grasbulte wurde anfangs ein Beutel aus Stoffgaze gestulpt, der durch drei oder vier in die Erde gesteckte Holzstäbchen ausgespannt gehalten wurde. Die Anordnung sichert zwar eine ausreichende Belüftung und verträgt selbst unmittelbare Sonneneinstrahlung, gibt aber meist zu viel Schatten und ist wegen der mangelnden Durchsicht nur umständlich zu kontrollieren. Die in dieser Beziehung viel günstigeren Glaszyylinder (mit Gazedeckel) beschlagen dagegen leicht mit Kondenswasser. Sie können ohne bedeutende Kosten auch kaum so groß hergestellt werden, daß die heranwachsende Bulte auf die Dauer darunter Platz findet. Für die Aufzucht der Larven, bei der die Pflanze häufiger ausgewechselt oder auf wenige Halme zurück geschnitten werden kann, bewahren sie sich (lichte Weite 10 cm, Höhe 16 cm) aber aus-

¹⁾ Viel besser und einfacher erwies sich in jüngster Zeit die Aufzucht an jungen *Vicia faba*-Pflanzen, an denen die Entwicklung auch viel rascher abläuft. (Siehe auch Fußnote S. 17.)

gezeichnet. Erwachsene Tiere, die Eier ablegen sollen, halte ich dagegen in Käfigen, die — im Prinzip dem KENNEDYSchen Blattlaus-Massensucht-Käfig nachgebildet — die Vorteile der Gazebeutel- und der Glaszylinerzucht weitgehend vereinen (Fig. 9). Der Blumentopf ($\varnothing 12$ cm) mit der Knaulgrasbulle wird bis unter seinen oberen Rand in eine entsprechende zentrale Bohrung einer quadratischen Vinidur-Platte (38×38 cm) eingehängt, die lose auf Klotzen (z. B. umgekehrten Blumentopfen) ruht und drei gavez verschlossene Luftungslöcher ($\varnothing 5$ cm) tragt. Auf diese Grundplatte wird eine fast kubische Haube ($33 \times 33 \times 40$ cm) aufgesetzt, die an drei Seiten Glas, an der vierten sowie der oberen (Dachseite) Stoffgaze tragt, also sowohl ausreichende Durchlüftung

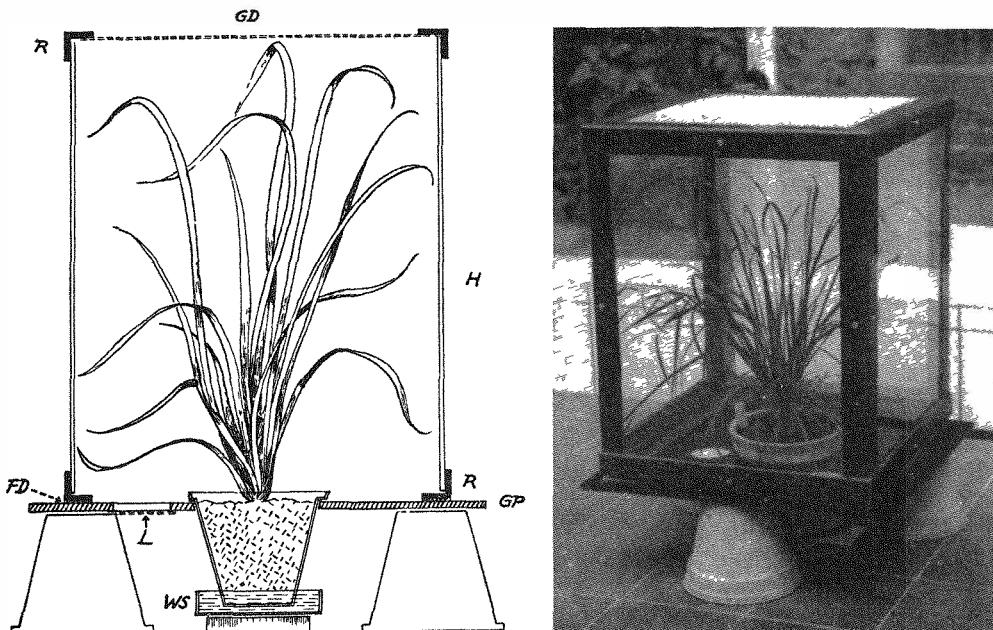


Fig. 9. Zuchtkäfig für Jassiden links im Aufriß, rechts in Totalansicht. Erläuterungen im Text. H = abnehmbare Haube mit FD = Filzdichtung und GD = Gazedach; R = Vinidur-Winkelrahmen der Haube; L = gazeverschlossenes Luftungslöch in der Grundplatte; GP = Grundplatte aus Vinidur; WS = Wasserschale

als auch gute Sicht gestattet. Es muß nur dafür gesorgt werden, daß einige der älteren Blätter dem Boden (der Vinidur-Platte) aufliegen und andere die Wände berühren, damit abgesprungene Tiere muhelos und rasch wieder zur Nahrpflanze finden. Die Abdichtung zwischen Haube und Grundplatte wird durch Filz- oder durch Schwammgummistreifen gewährleistet, die den unteren Kanten der Haube angeklebt werden. Die Feuchtigkeitszufuhr erfolgt am besten durch eine Wasserschale, die nach Bedarf zeitweilig unter den Blumentopf geschoben wird, so daß sich die Erde vollsaugen kann. In diesen Käfigen gedeihen, selbst bei unmittelbarer Sonneneinstrahlung, Pflanze und Jassiden gleichermaßen gut, so daß fast alle Blätter — wie im Freien — langer leben, als die in ihnen eingestochenen Eier zu ihrer Entwicklung benötigen. Zum besseren Auffinden der abgestorbenen Elterntiere — die ja als Beleg aufgesammelt werden müssen — wird das Erdreich der Blumentopfe mit einer ca. $\frac{1}{2}$ cm starken Schicht eines weißen Sandes bedeckt. Zum Einsetzen werden die Tiere leicht mit Äther narkotisiert. Das Herauslesen der Junglarven geschieht zweckmäßig unter einer größeren Haube

($65 \times 65 \times 65$), in die man den gesamten Käfig hineinstellen kann und deren Boden mit schwarzem Tuch oder Papier ausgelegt ist, so daß die hellen Junglarven leicht aufgesammelt werden können. Spätestens nach Erreichen des dritten Larvenstadiums müssen die Elterntiere, soweit sie nicht inzwischen gestorben sind, von den Nachkommen getrennt werden, damit die Generationen klar geschieden werden können.

2. Zuchtergebnisse

Als Maßstab für die Prüfung und Darstellung der Zuchtergebnisse wird im Folgenden vorwiegend der Penisumfang der Männchen benutzt, da sich dieser Merkmalskomplex — wie die bisherige Darstellung zeigte — als empfindlichstes Kriterium zur Trennung der saisondimorphen Formen erwies, während bei Flügel- und Körperlänge, insbesondere der Weibchen, Überschneidungen vorkommen und nur sehr großes Material eine Trennung gestattet.

a) 1946: Der erste Zuchtversuch wurde im Frühjahr 1946 mit 11 Männchen und 23 Weibchen begonnen, die am 14. April am Fuchsberg bei Halle gefangen worden waren. Wie Fig. 10 zeigt, besitzen alle 11 Männchen

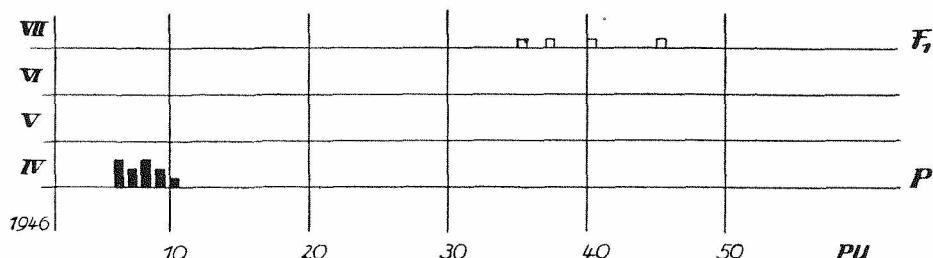


Fig. 10. Häufigkeitsverteilung der PU-Werte der Elterngeneration (P = schwarze Quadrate) und ihrer Nachkommen (F_1 = weiße Quadrate) der Frühsommerzucht 1946

typische *incisus*-Penisumfänge zwischen 6 und 10 (Mittel 7,59). Die 23 Weibchen weisen eine mittlere Flügellänge von 2,95 mm auf, die also noch etwas unter dem Mittel der gesamten weiblichen Frühjahrswildfänge (2,99 mm, s. S. 16) liegt. Entsprechend der noch sehr unvollkommenen Zuchtmethodik (Gazebeutel über zu dichter Bülte) erreichten von den zahlreichen Nachkommen (F_1) dieser Ausgangspopulation nur 5 Männchen und 9 Weibchen das Imaginalstadium. Die Männchen erwiesen sich jedoch ausnahmslos als reine *plebejus*-Formen; denn die 4 meßbaren Penisumfänge — ein Exemplar wurde beschädigt — schwanken zwischen 35 und 45 (Mittel 39,25). (Die Flügellängen der Weibchen liegen dagegen mit einem Mittel von 2,92 mm in der unbestimmbaren Überschneidungszone zwischen Sommer- und Frühjahrskollektiv und lassen keine klare Entscheidung zu.) Man kann einwenden, daß die im Freien gefangenen bereits von anderen, nicht erbeuteten Männchen schon vor dem Fang begattet gewesen sein können und daher das Ergebnis nicht stichhaltig sei. Wenn man aber bedenkt, daß im Frühjahr, wie an allen anderen Fundorten, auch am Fuchs-

berg stets nur *incisus*-Männchen zu finden waren, so entfällt dieser Einwander praktisch und schon dieses schmale Ergebnis beweist, daß sich tatsächlich die Nachkommen der *incisus*-Tiere zu *plebejus*-Formen entwickeln.

Eine Aufzucht der Nachkommen von Sommerwildfängen (*plebejus*-Tieren) scheiterte 1946 aus äußereren, zeitbedingten Gründen.

b) Deshalb wurde 1947 die Aufzucht wiederholt. Dabei wurde, um den obigen Einwander von vornherein auszuschließen, im April eine Parallelzucht mit L_5 -Wildfängen angelegt, so daß die Begattung erst während der Zucht mit kontrollierbaren Männchen stattfinden konnte. Von den am 12., 15.

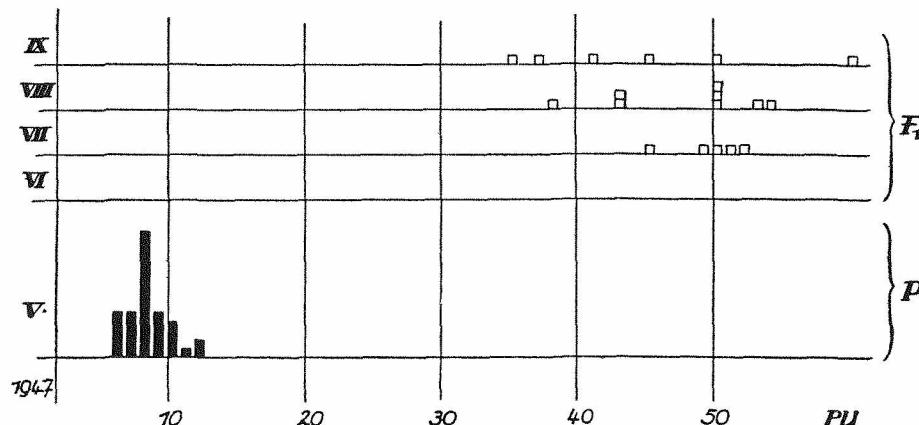


Fig. 11. Häufigkeitsverteilung der PU-Werte der Elterngeneration (P = schwarze Quadrate) und der Nachkommen (F_1 = weiße Quadrate) der Frühsommerzucht 1947

und 25. April in der Umgebung von Halle/S. (z. T. am Fuchsberg) gefangenen 31 Altlarven entwickelten sich 19 zu reinen *incisus*-Männchen (Penismfang: 6,3—12,0; Mittel 8,25), und 12 zu Weibchen (mit einer mittleren Flügellänge von 3,435 mm). Die gleichzeitig oder später (11. V.) gefangenen 17 erwachsenen Männchen (Penismfang: 6,25—11; Mittel 8,36) und 24 Weibchen (mittlere Flügellänge 2,92 mm) gehören ebenfalls eindeutig zum *incisus*-Typ.

Aus den Eiablagen dieser Wildfänge schlüpften zahlreiche Larven, von denen sich im Juli, August und September 19 zu *plebejus*-Männchen (Penismfang: 35—60, Mittel 47,05) (Fig. 11) und 30 zu Weibchen (Flügellänge: Mittel 2,85 mm) entwickelten. Auch in den mit *incisus*-Larven begonnenen Zuchten ergaben sich wie zu erwarten keine Abweichungen.

Wenn allein schon durch die Ergebnisse dieser Frühjahrszuchten 1946 und 1947 der spezifische Zusammenhang der „Arten“ *Euscelis plebejus* und *Euscelis incisus* als bloße Saisonformen einer Art, *Euscelis plebejus* nachgewiesen war (MÜLLER 1947, vorläufige Mitteilung), so mußte das

natürlich noch durch das Gegenexperiment mit der Aufzucht von Nachkommen von *plebejus*-Tieren erhärtet werden.

Im August und September 1947 wurden deshalb in der Umgebung von Halle und Leipzig (Oberholz) 12 Männchen (Penismfang: 29—51, Mittel 37,92) und 94 Weibchen (Flügellängenmittel 3,34 mm), also eindeutig Tiere der *plebejus*-Form, gefangen und zur Zucht angesetzt. Von den zahlreichen Larven, die aus den Eiern dieser Sommerpopulation schlüpften, erreichten unter Laborverhältnissen (18—20° C) 34 Männchen und 23 Weibchen schon im November und Dezember 1947, die letzten im Januar

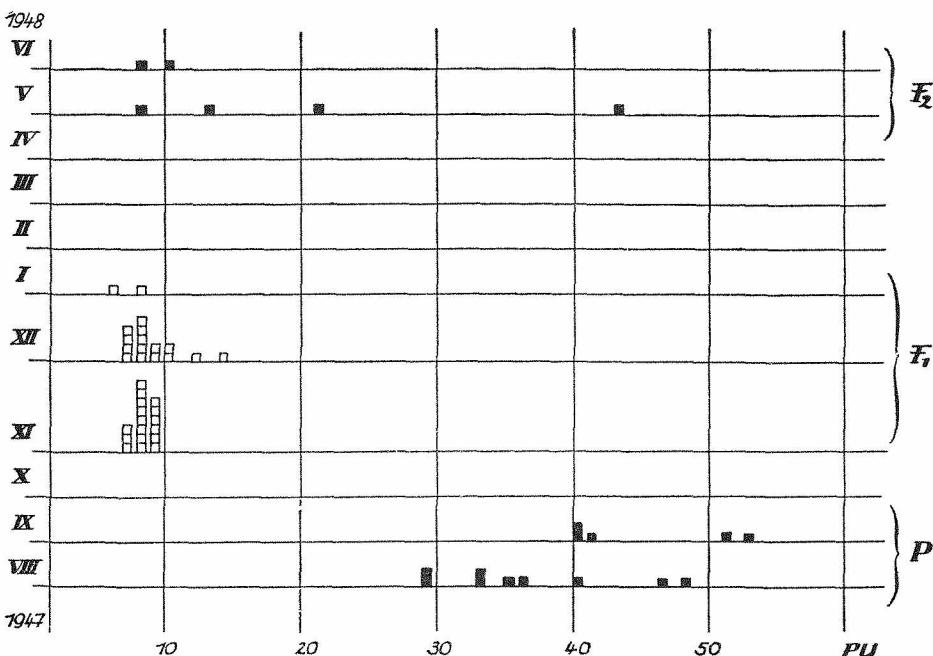


Fig. 12. Häufigkeitsverteilung der PU-Werte der Elterngeneration (P-Wildfänge = schwarze Quadrate unten), der 1. Filialgeneration (F_1 = weiße Quadrate, Mitte) und der 2. Filialgeneration (F_2 = schwarze Quadrate oben) in der Zucht 1947/48

1948, das Imaginalstadium. Mit einem mittleren Penismfang von 8,65 (6,00—14,00) erweisen sich diese Nachkommen von *plebejus*-Eltern demnach eindeutig als *incisus*-Tiere (Fig. 12), die sich allerdings infolge der fehlenden Wintertemperaturen schon gegen Jahresende zum Reifezustand entwickelt hatten, während ihre Geschwister im Freiland dieses Stadium fast ausnahmslos erst im Frühjahr 1948 erreichten. Auch die Weibchen entsprechen mit einer mittleren Flügellänge von 2,76 mm dem *incisus*-Typ.

c) Um die bisherigen Befunde durch weiteres Material zu erhärteten, und zu prüfen, ob auch bei einer fortgesetzten Weiterzucht über mehrere

Generationen der Wechsel der Saisonformen in der erwarteten Regelmäßigkeit eintrat, wurde im Frühjahr 1952 unter verbesserten Zuchtbedingungen erneut eine Zucht begonnen.

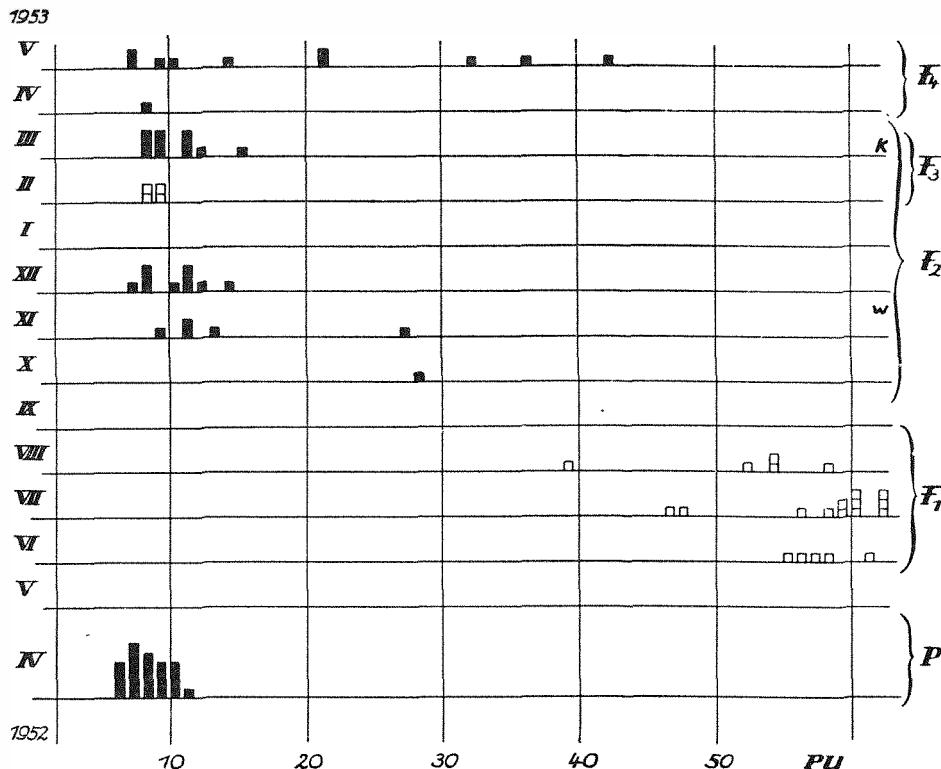


Fig. 13. Häufigkeitsverteilung der PU-Werte der Elterngeneration (P-Wildfänge = schwarze Quadrate, links unten), der F_1 (weiße Quadrate, rechts), der F_2 (schwarze Quadrate, Mitte links), der F_3 (vier weiße Quadrate oben links) und der F_4 (schwarze Quadrate oben) der Zucht 1952/53. K = als „Kaltzucht“ im fast ungeheizten Gewächshaus, W = als „Warmzucht“ bei Zimmertemperatur aufgezogener Teil der F_2

Als Ausgangsmaterial dienten dazu 24 Männchen (Penisumfang 6,40 bis 11,93; Mittel 8,51) und 27 Weibchen (Flügellänge 2,95—3,35 mm; Mittel 3,11 mm), also eine normale *incisus*-Frühjahrspopulation, die vorwiegend am 20. IV., die Weibchen z. T. auch noch am 8. und 25. Mai an dem Dauerfangplatz an der Bicklinger Warte bei Quedlinburg gefangen wurden. Die F_1 -Nachkommenschaft dieser Wildfänge (P) entwickelte sich ab Ende Juni, vorwiegend im Juli (— die letzten lebten bis 12. IX. —) zu 22 Männchen und 19 Weibchen. Diese stellen eine reine *plebejus*-Generation dar; denn die Penisumfänge der 22 Männchen messen 39,70 bis 62,60; Mittel 56,67 (Fig. 13), ihre Flügel 2,84 bis 3,16 mm, im Mittel

3,04 mm (Fig. 14); (die Flügel der 19 Weibchen 2,84 bis 3,53 mm, im Mittel 3,20 mm).

Diese F_1 -*plebejus*-Generation wurde nun an einer neuen Grasbülte weiter gehalten und erzeugte Ende August und Anfang September zahlreiche Junglarven. Aus später zu erörternden Gründen wurde diese F_2 -Larven-Nachkommenschaft schon Mitte September in zwei Zuchten geteilt. Die eine Teilpopulation wurde in einer beheizten Veranda — jedoch ohne zusätzliche Beleuchtung — aufgestellt und als „Warmzucht“ bei 18—25°C weitergeführt, die andere in ein nur bei Frostgraden beheiztes Kaltgewächshaus gebracht, wo sie bei Temperaturen zwischen —4 und +12° als „Kaltzucht“ gehalten wurde. Beide Teilzuchten lebten also

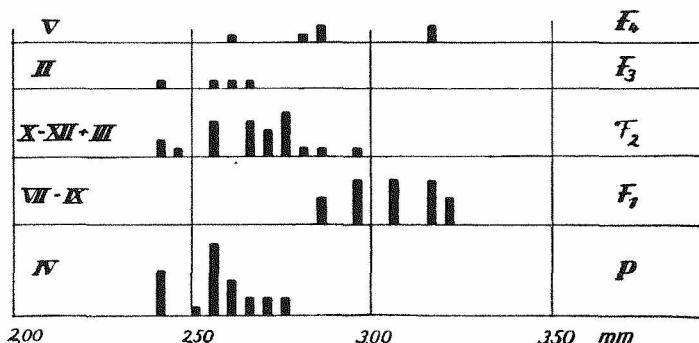


Fig. 14. Häufigkeitsverteilung der Flügellängen der Männchen der Zucht 1952/53 (gleiche Tiere wie in Fig. 13), getrennt nach Generationen und Erscheinungsmonaten

unter winterlichen Lichtverhältnissen (Kurztag), die Kaltzucht aber bei nicht wesentlich über den Außenbedingungen liegenden Temperaturen, die Warmzucht dagegen im milden Wintergartenklima. Ganz entsprechend dieser unterschiedlichen Wärmeszufuhr erreichten die F_2 -Larven der Warmzucht noch im Altjahr, vorwiegend im November und Dezember, den Imaginalzustand, während die Kaltzuchtinsassen sich erst ab Ende Februar 1953, mit der Hauptmasse erst im März, zu Vollkerfen entwickelten. Insgesamt entstanden in der F_2 27 Männchen und 16 Weibchen. Mit Ausnahme von zwei bereits im Oktober und Anfang November erwachsenen Männchen der Warmzucht, die Übergangsformen darstellen (Penismumfang 28,04 und 27,60) und auf die weiter unten noch einzugehen sein wird, erwiesen sich alle diese F_2 -Nachkommen der Frühjahrswildfänge als normale *incisus*-Tiere, ganz gleichgültig, ob sie sich je nach der Geschwindigkeit der Temperaturzufuhr rascher oder langsamer zu Imagines entwickelt hatten (siehe Fig. 13 u. Fig. 14). Der Penismumfang der Warmzuchttiere schwankt zwischen 7,30 und 14,60 (Mittel: 10,78), der der Kaltzuchttindividuen zwischen 8,33 und 15,13 (Mittel: 10,60), ihre Flügellänge entsprechend zwischen 2,44 und 2,74 mm (Mittel: 2,66 mm) bzw. 2,42 und

2,74 mm (Mittel: 2,58 mm). Die Flügellänge der Weibchen liegt im Mittel bei 3,01 mm (2,63 bis 3,37).

Die Zucht 1952 bestätigt also die Ergebnisse der früheren Jahre eindeutig und zeigt, daß unter annähernd natürlichen Zuchtbedingungen ein regelmäßiger Wechsel zwischen der *incisus*- und der *plebejus*-Form stattfindet, genau so, wie schon auf Grund der systematischen Fänge an bestimmten Fundplätzen mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden mußte. (Auf die Weiterzucht der F_2 -1952 und die Züchtung von Übergangsformen wird in einem späteren Kapitel einzugehen sein (s. S. 33)).

Die Beweiskette für den spezifischen Zusammenhang der beiden *Euscelis*-Arten in Form eines regelmäßigen Wechsels zwischen einer kleineren, dunkleren Frühjahrsform (*Euscelis plebejus Fall. forma vernalis*) mit kleinem Penismfang und einer größeren, helleren Sommerform (*Euscelis plebejus Fall. forma aestivalis*) mit viel größerem Penismfang ist damit geschlossen. Da FÄLLÉN *Euscelis plebejus* bereits 1806 gültig beschrieb, KIRSCHBAUM *Euscelis incisus* aber erst 1858, muß die Art in Zukunft *Euscelis plebejus Fall. 1806* heißen. Da Saisonformen nach den Nomenklaturregeln keine bindenden Namen erhalten, bereitet es keine Schwierigkeit, die Frühjahrsform für unsere Zwecke als forma *incisus Kb.*, die Sommerform als forma *plebejus Fall.* zu bezeichnen.

Hingegen sind die von WAGNER 1939 aufgestellten Rassenkreis- bzw. Subspecies-Namen *Euscelis plebejus lineolatus Brullé*, *incisus Kb.*, *albigenensis W. Wgn.*, *plebejus Fall.*, *subplebejus W. Wgn.* (in litt.) zu streichen bzw. zu nomina nuda zu erklären, da es sich nicht um ökologische (oder geographische) Rassen, sondern um saisonale Modifikationen ein und der selben Art, *Euscelis plebejus Fall.* handelt.

3. Verbreitung des Saisondimorphismus bei anderen Hemipteren

Für die Homoptera Auchenorrhyncha dürfte dies der erste experimentell belegte Fall von Saisondimorphismus sein, der bekannt wird; denn die Angaben HILLS (1937) über das Auftreten von dunkleren Formen von *Circulifer tenellus Baker* im Winter, grünlichen im Frühling und strohfarbenen im Sommer beruht wohl nur auf Beobachtungen an Wildfängen ohne genauere Analyse durch die Zucht. Erst nach der Veröffentlichung unserer vorläufigen Mitteilung über den Fall bei *Euscelis* berichteten QUADRI & AZIZ (1950) in ihrer gehaltvollen Monographie des vorderindischen Zuckerrohrsädlings *Pyrilla perpusilla Walker* (*Lophopinae*) ebenfalls von Färbungsunterschieden zwischen den fünf jährlichen Generationen. Danach erscheint der dunkler gefleckte Typ in der ersten Generation (von Ende Juli bis Oktober), der hellere in der III. und IV. (November bis März), während in der II. und V. Generation beide Typen gemischt auftreten. Auch hier steht eine genauere experimentelle Analyse durch

individuelle Aufzucht noch aus. Sowohl bei *Circulifer* wie bei *Pyrilla* handelt es sich um Färbungsunterschiede, die zudem einer erheblichen Variabilität unterliegen. Bei *Euscelis* dagegen tritt neben solchen schwer exakt faßbaren Zeichnungsdifferenzen in der unterschiedlichen Ausbildung der Penisspitze ein chitinmorphologisches Gestaltmerkmal in Erscheinung, das eine scharfe Trennung und meßbare Charakterisierung der verschiedenen Morphen gestattet. Dies ist einer der wesentlichen Vorzüge, der den Saisondimorphismus von *Euscelis* vor allen Modifikationen ähnlicher Art bei den übrigen Insekten auszeichnet und der ihn — neben anderen, weiter unten zu erörternden günstigen Eigenschaften — für eine Kausalanalyse so viel mehr geeignet erscheinen läßt als der klassische der Schmetterlinge.

Wenn man von dem bekannten, normalerweise zwar ebenfalls mehr oder weniger saisonbedingten Gestaltwechsel bei den Aphiden absieht, da er mit Heterogenie verbunden ist, so ist auch unter den übrigen Hemipteren Saisondimorphismus nur in vereinzelten Fällen nachgewiesen worden. Bei den Psylliden unterscheidet man seit längerem von *Psylla piri* L., *P. piricola* Förster, *P. pisuga* Förster und *P. melanoneura* Förster dunkler pigmentierte Winter- und (teilweise mehrere) hellere Sommertypen, deren Auftreten, Größen- und Färbungsverhältnisse zuletzt H. P. WILLE für Schweizer Verhältnisse 1950 übersichtlich und eingehend dargestellt hat; nachdem SCHÄFER bereits 1949 durch ein Zuchtexperiment nachgewiesen hatte, daß die dunkle *P. simulans* Förster (nec HAUPT) die Winterform von *P. piricola* Förster, also keine eigene Art darstellt. Letzterer konnte auch zeigen, daß die Flügellänge (zugleich als Ausdruck der Gesamtkörperlänge) bei der Winterform (*simulans*) konstant größer ist als bei den hellen Sommertypen, bei denen sie von Anfang Mai bis Mitte September kontinuierlich abnimmt. Auch bei den Psylliden differieren die Saisonformen also nur hinsichtlich der Färbung vor allem der Flügel und der sehr variablen Körpergröße, während alle gestaltlichen Merkmale, z. B. des Kopfes (besonders der Stirnkegel), der weiblichen und männlichen Genitalanhänge einschließlich der Penisform und der Gonopoden, nach der eingehenden Untersuchung H. P. WILLES keine Unterschiede aufweisen und als völlig konstante Artcharaktere der 4 Arten ausdrücklich angeführt werden.

Nicht zu verwechseln mit diesen saisondimorphen generativen Färbungsunterschieden ist der individuelle imaginale Färbungswandel (Umfärbung), der auch bei den Imagines mancher Psylliden, z. B. von *Psylla mali*, beobachtet wird (SPEYER), besonders aber bei überwinternden Wanzen der Gattungen *Eurydema* (MICHALK 1938), *Palomena* (NICKERL, TISCHLER und SCHIEMENZ) und verschiedenen Miriden (KULLENBERG, E. WAGNER) in den letzten Jahren exakt festgestellt wurde. Jedoch hat E. WAGNER an einigen Miriden (*Notostira erratica* (L.), *Stenodema trispinosum* Reut.) kürzlich auch für Wanzen echten Saisondimorphismus nachge-

wiesen, der sich allerdings auch hier wieder nur auf Größen- (Fühlerglieder) und Färbungsmerkmale erstreckt.

III. Der Einfluß von Außenfaktoren auf den jahreszeitlichen Formwandel

1. bei Lepidopteren

Auch bei den klassisch gewordenen Fällen von Saisondimorphismus der Schmetterlinge, insbesondere bei *Araschnia (Vanessa) levana-prorsa* bestehen die Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommertypen vor allem in Farbe und Zeichnung. Da diese bekanntlich bei vielen Lepidopteren schon im Normalfall stark von Temperatur und Luftfeuchtigkeit während der postembryonalen Entwicklung, insbesondere während der Metamorphose, beeinflußt werden, nimmt es nicht Wunder, daß man von Anfang an in diesen Faktoren, besonders in verschiedenen hohen Temperaturen während der Verpuppung die Ursachen für den saisonalen Formenwechsel suchte. Nach DÖRFMEISTER haben vor allem AUGUST WEISMANN, MERRIFIELD und zuletzt wieder SÜFFERT tatsächlich nachweisen können, daß durch Einwirkung niedriger Temperaturen (0—10° C) auf die Puppen der Sommertypen statt dieser Falter der Frühjahrsform (*levana*), und umgekehrt durch Einwirkung von Wärme auf die jungen Puppen der Frühjahrtypen im Herbst noch einmal Falter der *prorsa*-Generation erzeugt werden können. Allerdings gelingt diese künstliche Umwandlung nicht immer bei allen, den veränderten Bedingungen unterworfenen Individuen und nicht immer in gleicher Weise, indem ein Teil der Tiere sich überhaupt nicht zur Umwandlung zwingen läßt, ein anderer diese nur teilweise durchführt, so daß sich Zwischenformen in verschiedensten (— SÜFFERT unterscheidet fünf —) Abstufungen ergeben, die sich, weil sie Farb- und Musterelemente betreffen, kaum exakt fassen lassen. Diese Komplikation beruht zweifellos darauf, daß sich die beiden Generationen auch in ihrem Entwicklungsmodus grundlegend verschieden verhalten, indem sich die Puppen der Sommertypen subitan, die der Frühjahrtypen erst nach einer längeren Latenzzeit — nach der Überwinterung im Frühjahr — zum Falter entwickeln. Besonders SÜFFERT hat die hohe Bedeutung der Diapause für die Ausbildung der Saisonformen erkannt, indem er nachwies, daß sich die Frühjahrsform sowohl durch Kälte (*Kälte-levana*) ohne Diapause, wie auch durch Latenz (das ist der Normalfall!) erzeugen läßt usw. Da andererseits bekanntlich befristete Einwirkung niedriger Temperaturen bei vielen Arthropoden zur Unterdrückung bzw. Unterbrechung der Diapause führt, ist es sehr schwierig, den Ursachenkomplex zu entwirren, der die Ausbildung von Saisonformen bei Holometabolen bedingt.

2. bei *Euscelis*

Die oben (S. 26 ff.) zuletzt geschilderten Zuchtversuche 1952/53 zeigen dagegen, daß bei *Euscelis* die Verhältnisse offenbar nicht so unübersichtlich sind und zu einer Analyse des Einflusses der Umweltfaktoren auf

die Ausbildung von Saisonformen weit besser geeignet sind als bei Schmetterlingen. Die Teilung der F_2 -Aufzucht 1953 in eine „Warmzucht“ und eine „Kaltzucht“ wurde daher aus zwei Gründen durchgeführt: erstens nämlich, um zu sehen, ob die winterliche Entwicklungsverzögerung der *Euscelis*-Larven auf einer echten Diapause beruhe oder nur durch den Temperaturrückgang bedingt sei, und zweitens, um zu erfahren, ob eine Steigerung der Aufzuchttemperatur die Entwicklung der *incisus*-Larven zu *plebejus*-Formen umzustimmen vermöchte.

Die Ergebnisse sind — wie wir oben sahen — völlig eindeutig (siehe Fig. 13 u. 14). Erstens entwickeln sich die *incisus*-Larven in der Wärme sofort weiter, so daß schon Ende November/Anfang Dezember der Imaginalzustand erreicht wird. Das Gleiche erfuhren wir ja schon in den zahlreichen Aufzuchten von *incisus*-Larven, die im Herbst als Junglarven im Freien gefangen worden waren. Auch diese entwickelten sich bei Zimmertemperatur stets spätestens bis Weihnachten zu Imagines. *Euscelis plebejus* ist demnach eine Art mit nicht-fixiertem Reaktionstyp. Ihre Entwicklungsgeschwindigkeit wird im wesentlichen von der Höhe der Temperatur geregelt und weist keine Diapauseerscheinungen auf. Während unter den mitteleuropäischen Freilandbedingungen dabei normalerweise nur 2 Generationen entstehen (— eine dritte bildet sich, wie wir sahen, nur ansatzweise in Jahren mit langanhaltender Spätsommer- und Herbstwärme aus —), lassen sich im Gewächshaus bei Durchschnittstemperaturen um 20° an *Dactylis glomerata* etwa 4—5 erzeugen. Dieses Fehlen von Latenzstadien ist natürlich sowohl für das Experimentieren an sich, wie auch für die Aufklärung des Saisondimorphismus von großem Vorteil.

Zugleich zeigt sich jedoch zweitens, daß unabhängig von der durch Wärme induzierten Steigerung des Entwicklungstemplos aus den wildgefangenen wie aus den selbst erzogenen Nachkommen der *plebejus*-Generation stets *incisus*-Tiere entstehen (F_2 1952), ganz gleichgültig, ob sie sich bei Zimmertemperatur rasch, bis November/Dezember (F_2W), oder bei Temperaturen im ungeheizten Gewächshaus (bei etwa —2 bis $+10^\circ\text{C}$) langsam (und fast unter Freilandbedingungen) erst im März des folgenden Jahres zu Imagines entwickeln (F_2K). Dieser an sich klare Befund ist im Hinblick auf den Saisondimorphismus jedoch nicht eindeutig. Entweder nämlich ist die wechselweise Aufeinanderfolge der saisondimorphen Generationen überhaupt völlig starr und irgendwie genetisch verankert, so daß unabhängig von den Umwelteinflüssen auf eine *plebejus*-Generation stets eine *incisus*-Generation folgt, dieser wieder eine *plebejus*-Generation und so fort; oder aber sie ist beeinflußbar, dann aber — und das ist mit dem Befund schon bewiesen — jedenfalls nicht durch die Höhe der Entwicklungstemperatur bzw. die von ihr abhängige Entwicklungsgeschwindigkeit. Zugleich ist damit auch schon gezeigt, daß die Verhältnisse jedenfalls ganz anders liegen als bei den Lepidopteren.

Es erhebt sich mithin die Notwendigkeit zu untersuchen, ob vielleicht andere Faktoren auf die Gestaltung der Saisonformen einen Einfluß ausüben, wenn die Temperatur sich schon als wirkungslos erweist. Erste Hinweise erbrachten zu dieser Frage schon einige Zuchten des Winters 1952/53. Die bei Zimmertemperatur herangezogene $F_2(W)$ wurde nämlich weiter unter den gleichen Bedingungen, also bei ausreichender Wärme (um 20° C) aber bei dem normalen Tageslicht der Jahreszeit, wie bisher in einer Glasveranda gehalten und ergab im Dezember und Anfang Januar eine neue Larvengeneration (siehe Fig. 13). Diese F_3 hätte — wenn der Saisondimorphismus starr und unabänderlich wäre — nunmehr wieder eine *plebejus*-Generation sein müssen. Leider konnten nur 4 ♂♂ und 10 ♀♀ bis zum Reifezustand herangezogen werden, der im Februar 1953 erreicht wurde. Alle diese 4 ♂♂ besitzen nun aber einen ganz typischen *incisus*-Penis mit einem Umfang von 8—9 PU-Einheiten (Mittel 8,6), sind sehr dunkel und verhältnismäßig klein (Länge im Mittel 3,26 mm; Flügel im Mittel 2,54 mm (Fig. 13 u. 14). Auch die Weibchen sind ziemlich dunkel gefärbt und fallen mit einer Körperlänge von im Mittel 3,85 mm und einer mittleren Flügellänge von 2,94 mm einwandfrei in den Bereich der Frühjahrsgeneration. Es ist danach also erwiesen, daß ein regelmäßiger Wechsel der beiden Saisonformen nicht starr festgelegt und etwa genetisch verankert ist. Vielmehr ist der Saisondimorphismus von *Euscelis*, wie bei den Lepidopteren, ein rein modifikatorisches Phänomen, das sich je nach der Intensität bestimmter Umwelteinflüsse so oder so äußert.

Da die Temperatur — wie oben gezeigt wurde — dieser regulative Faktor nicht sein kann, die relative Luftfeuchtigkeit aber — wegen ihrer engen Koppelung an die Temperatur — auch kaum in Frage kommen dürfte, drängt sich die Vermutung auf, daß das Licht, insbesondere die tägliche Dauer der Beleuchtung, diese auslösende Ursache sein könnte. Diese Vermutung erhielt eine erste Bestätigung bei der Weiterzucht der im Februar erhaltenen F_3 (4 ♂♂ + 10 ♀♀), deren Nachkommen, ebenfalls weiter bei Zimmertemperatur und dem normalen Tageslicht der Frühjahrsmonate März und Anfang April in der Glasveranda heranwuchsen und vereinzelt Ende April, in der Masse aber im Laufe des Mai 1953 das Imaginalstadium erreichten, also etwas später als die normale Freilandgeneration, die freilich generationsmäßig der F_2 unserer Zucht entsprechen würde. Zunächst beweisen die 11 ♂♂ und 3 ♀♀ dieser F_4 noch einmal, daß *Euscelis plebejus* eine homodynamic Art ist, bei der die Geschwindigkeit, mit der die Generationen aufeinanderfolgen, allein von der Höhe der Temperatur abhängig ist (ausreichende Nahrung usw. vorausgesetzt); denn es konnten im Verlauf eines Jahres (Frühjahr 1952 bis Frühjahr 1953) statt der normalerweise unter Freilandbedingungen entstehenden zwei Generationen im Labor bei durchschnittlich 20° C vier Generationen erzeugt werden, von denen die letzte, im Frühjahr 1953 erzogene (F_4) im Freiland erst im Frühjahr 1954 als Imago auftreten würde. Auf den ersten

Blick erscheint die Gestaltung dieser Generation nun allerdings verwirrend verschiedenartig (Fig. 13 u. 14), indem nämlich etwa die Hälfte der Männchen einen *incisus*-Penis mit PU zwischen 7,7 und 14,3 aufweisen, zwei dagegen typische Zwischenformen (PU 21) zeigen und drei schon deutliche Penes der *plebejus*-Form mit PU 32,4, 36,7 und 42,4 besitzen (Fig. 13). In den Zuchtprotokollen ist nun zwar das Datum der Imaginalhäutung dieser einzelnen Männchen nicht genau verzeichnet, da sie zur Weiterzucht verwendet und also am Leben gelassen wurden. Aber selbst die genauer bekannte Absterbefolge ergibt noch ein sehr aufschlußreiches Bild (Fig. 15), das im Zusammenhang mit den übrigen Zuchtnotizen mit Sicher-

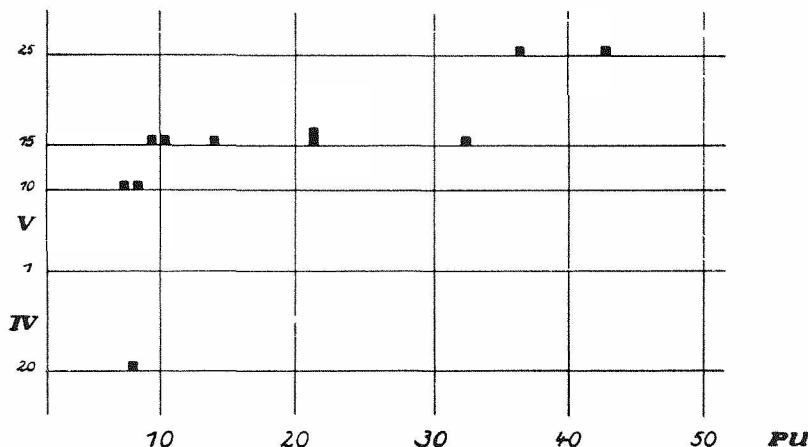


Fig. 15. Häufigkeitsverteilung der PU-Werte der F_4 1952/53 geordnet nach der Absterbeordnung im Frühjahr 1953. Weitere Erläuterungen im Text

heit zeigt, daß die *incisus*-Tiere bereits Ende April und in den ersten Mai-tagen geschlechtsreif waren, während sich die Zwischenformen erst im Laufe der ersten Maihälfte und die *plebejus*-Formen sogar erst in der dritten Maidekade zu Imagines entwickelten.

Dieser Befund ist unter Berücksichtigung aller übrigen Aufzuchtergebnisse wohl nur unter der Annahme zu deuten, daß für die Ausprägung der Saisonformen von *Euscelis plebejus* Fall. offenbar der Lichtgenuss, speziell die jeweilige Tageslänge entscheidend wirksam ist, wobei die sensible Periode in der Postembryonalentwicklung liegen dürfte. Je nach der jahreszeitlich bedingten durchschnittlichen Tageslänge (Fig. 16) entwickeln sich nämlich die Larven zu *incisus*-Formen, wenn sie im Herbst (Winter) und zeitigem Frühjahr bei kurzer Tageslänge, zu *plebejus*-Formen aber, wenn sie im Früh- und Hochsommer bei vielstündigem Tageslicht aufwachsen. Diese zunächst nur durch das schmale Ergebnis des Vorversuchs 1952/53 bei der Aufzucht der F_4 gestützte Hypothese würde auch zwanglos das Auf-

treten der Zwischenformen erklären, die immer dann erscheinen, wenn die Larven in der Übergangszeit der Äquinoktien ihre entscheidende Entwicklung durchmachen. In der Freizeit kommt das praktisch nur vor, wenn eine unverhältnismäßig warme Witterung im Spätsommer und Frühherbst den zuerst geborenen Larven der künftigen Frühjahrsgeneration eine rasche Entwicklung zur Imago noch im Herbst gestattet. Dagegen können Zwischenformen im Frühjahr nicht auftreten, weil die Winterwitterung die überlebenden Larven dergestalt aussiebt, daß nur mittlere und ältere Larven, nicht aber Junglarven, im Frühjahr sich weiter entwickeln können, wodurch sie alle zwangsläufig zu *incisus*-Tieren determiniert werden, da ihre Entwicklung um die Frühjahrs-Tag- und -Nachtgleiche bereits das Imaginalstadium völlig oder nahezu erreicht hat. Nur in der künstlichen Aufzucht — wie z. B. in unserer F_4 (1952/53) — entstehen dann Übergangsformen, wenn die Larven sich um diese Zeit noch mitten in der Entwicklung befinden.

Auch hinsichtlich der Ausfärbung und der Flügel- bzw. Körperlänge ordnen sich die Imagines dieser F_4 1952/53 mehr dem *incisus*-Typ ein (mittlere Flügellänge 2,7 mm), wenn sie sich früher, mehr dem *plebejus*-Typ (mittlere Flügellänge 3,04 mm), wenn sie sich später entwickelten (siehe Fig. 14).

Mit Hilfe der vorgetragenen Annahme werden auch einige Befunde des Früh-

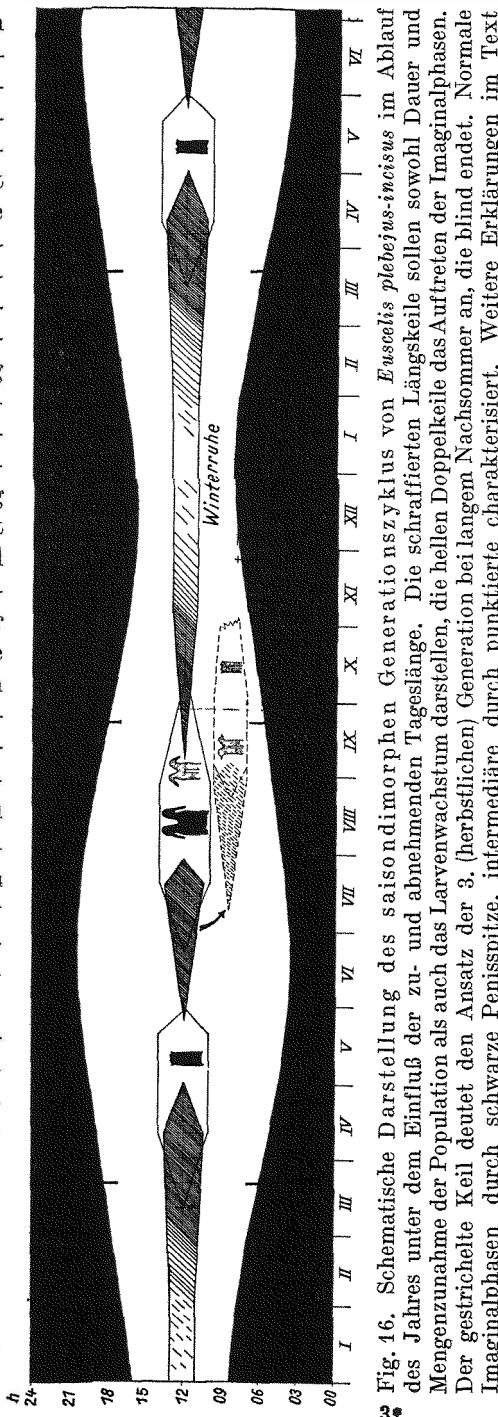


Fig. 16. Schematische Darstellung des saisondimorphen Generationzyklus von *Euscelis plebejus-incisus* im Ablauf des Jahres unter dem Einfluß der zu- und abnehmenden Tageslänge. Die schraffierten Längskeile sollen sowohl Dauer und Mengenzunahme der Population als auch das Larvenwachstum darstellen, die hellen Doppelkeile das Auftreten der Imaginalphasen. Der gestrichelte Keil deutet den Ansatz der 3. (herbstlichen) Generation bei langem Nachsommer an, die blind endet. Normale Imaginalphasen durch schwarze Penisspitze, intermediare durch punktierte charakterisiert. Weitere Erklärungen im Text

jahrs 1948 verständlich, die zunächst völlig rätselhaft erscheinen mußten (Fig. 12). Wider Erwarten hatte sich damals an der zur Aufzucht der F_1 verwandten, dann aber beiseite gestellten Knaulgrasbütte eine F_2 entwickelt. Diese stammt offenbar aus Eiern, die von Imagines der *incisus*- F_1 abgelegt worden sein mußten, bevor sie abgefangen und getötet worden waren. Die wenigen Imagines dieser F_2 wurden erst entdeckt, als sie z. T. schon gestorben waren. Infolgedessen ist im einzelnen der Beginn ihrer Imaginalphase nicht mehr feststellbar. Die Streuung ihrer PU-Werte von 8,0 bis 43,0 und ihrer Flügellängen von 2,19 bis 2,85 kann daher nicht im Einzelnen wie bei der F_4 1953 auf die unterschiedliche Tageslänge während ihrer Larvalentwicklung zurückgeführt werden. Doch liegt die Parallelität beider Fälle auf der Hand und man darf wohl annehmen, daß sich auch hier die *incisus*-Tiere im wesentlichen vor, die *plebejus*-Formen erst nach dem astronomischen Frühlingsbeginn entwickelt haben.

In analoger Weise läßt sich mit der Hypothese der formativen Wirkung der Tageslänge auch das Auftreten der beiden auf S. 28 erwähnten Übergangsformen (PU 28,0 und 27,6) in der F_2 (*incisus*) 1953 erklären (Fig. 13). Typischerweise wurde die eine als erste tote Imago dieser „Warm“-Zucht bereits am 28. Oktober, die andere Ende November tot aufgefunden. Beide gehörten also zweifellos zu dem Teil der Zuchtpopulation, der sich am frühesten entwickelte, also noch die relativ längsten Tage während der Larvalentwicklung genoß, indes die meisten (14) anderen Männchen später schlüpften und infolgedessen als Larven bei zunehmend kürzeren Tageslängen lebten und daher zu reinen *incisus*-Formen (PU: 7—14) geprägt wurden, die dann zum größten Teil erst Ende Dezember starben.

3. Einfluß künstlich varierter Tageslänge

So überzeugend die vorgetragene Hypothese auch sein mag, ein exakter Nachweis des entscheidenden Einflusses der Tageslänge auf die Ausbildung der jahreszeitlichen Modifikationen von *Euscelis plebejus* Fall. kann nur durch Experimente mit künstlich veränderter, willkürlich bestimmter Beleuchtungsdauer erbracht werden. Im Frühjahr und Sommer 1953 wurden deshalb verschiedene Aufzuchten mit Nachkommen von Frühjahrswildfängen (*incisus*-Form) durchgeführt, mit dem Ziel, diese prospektiven *plebejus*-Larven allein durch entsprechende künstliche Verkürzung der Tageslänge zu *incisus*-Formen umzustimmen, während die unbehandelten Kontrollen sich zu normalen *plebejus*-Formen entwickeln mußten.

a) Vorversuch

Das Ausgangsmaterial bildeten zwei parallele Zylinderzuchten Nr. 1 und 2 (s. o.) mit je einem Weibchen und 2 Männchen der *incisus*-Generation (PU 7,0 u. 8,0), die am 6. April am Fangplatz Bicklinger Warte bei Quedlinburg gefangen wurden (Fig. 17). In beiden Zuchten entwickelten sich von den ersten Maitagen an bis Anfang Juni insgesamt je ca. 30—50 Junglarven (L_1) der zukünftigen Sommergeneration. Diese wurden in Abständen von 5—8 Tagen aus den Elternzuchten herausgefangen und als zwei getrennte F_1 -Zuchten (Nr. 11 und 21) weiter an den jungen *Dactylis glomerata*-Pflanzen unter Glaszylinern im Gewächshaus aufgezogen. Während aber die eine (11) dabei die uneingeschränkte Tageslänge der Jahreszeit (Mai-Juni) erhielt, wurde die andere (21) ab 4. Mai von 17^h abends bis 07^h morgens durch eine lichtdichte Haube aus schwarzem Karton (sog. Dunkelhaube) verdunkelt, bekam also nur 10 Stunden Tageslicht. Später, ab 17. Juni, wurde die Tageslänge für diese Zucht auf 9 Stunden (08—17^h) und ab 1. Juli weiter auf 8 Stunden (08—16h) verkürzt.

Von den bei normaler Tageslänge der Jahreszeit (in Zukunft kurz „Langtag“ genannt) heranwachsenden Larven erreichten Ende Juni/Anfang Juli 7 Männchen und 10 Weibchen das Imaginalstadium. Die Männ-

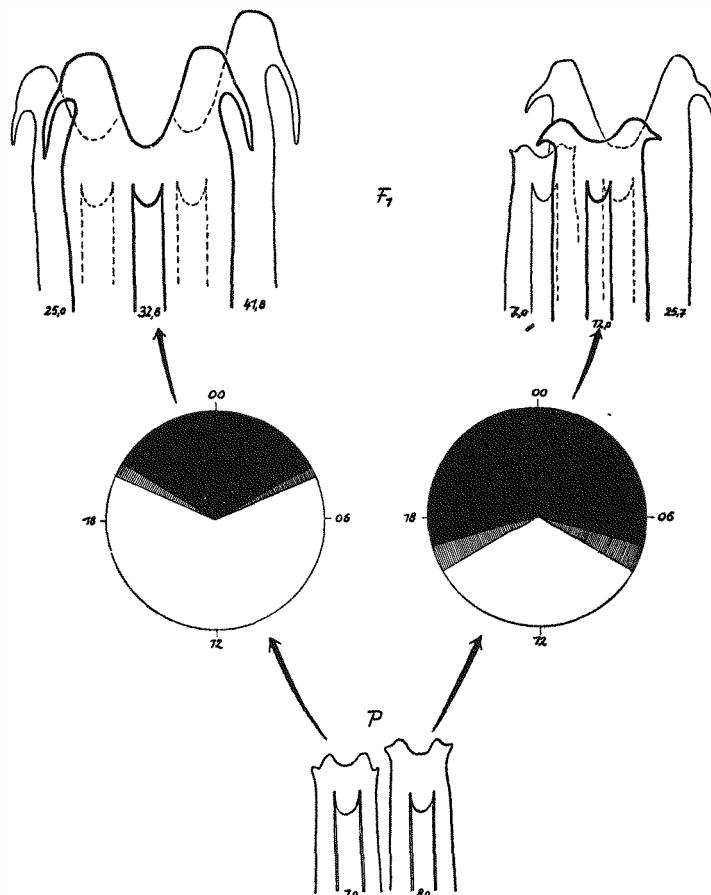


Fig. 17. Schematische Darstellung des Vorversuchs mit verschiedener Tageslänge. Penismrisse der *incisus*-Ausgangsgeneration unten, die der Filialgeneration oben. Stark ausgezogen: mittlerer PU, schwach ausgezogen: jeweils geringster bzw. größter PU der Generation (daneben). In den 24-Stunden-Kreisen: schwarz = Zeit der Verdunklung, hell = Zeit der Beleuchtung, schraffiert Änderung der Verdunklungszeit im Laufe des Versuchs

chen erwiesen sich — wie zu erwarten — mit einem PU zwischen 25,0 und 41,8 (Mittel 32,8), einer Flügellänge von 2,69 bis 3,05 mm (Mittel 2,80 mm) und typisch heller Färbung eindeutig als *plebejus*-Formen. Auch die 10 Weibchen sind große (Flügellänge von 3,14 bis 3,37, im Mittel 3,24 mm), sehr helle typische Vertreter der normalen Sommergegeneration.

In der sogenannten „Kurztag“-Zucht mit einer Tageslänge von nur 10—8 Stunden konnten insgesamt 20 ♂♂ und 17 ♀♀ bis zum Vollinsekt herangezogen werden. Hier erfolgte die letzte Häutung zwischen Ende Juni und 31. Juli. Schon von jüngeren Larvenstadien an verrieten diese Tiere durch ihre gegenüber den Kontrolltieren auffällig dunkle Pigmentierung, daß sie sich zu *incisus*-Formen hin entwickelten. In der Tat weisen von den 20 ♂♂ siebzehn einen PU von 7—14 (im Mittel 9,0) auf, während die drei übrigen Übergangsformen mit einem PU von 22,0 bis 25,7 darstellen. Die Entstehung der letzteren erklärt sich damit, daß die Junglarven in der Ausgangszucht ja zunächst noch bis zu 8 Tagen unter Langtagbedingungen lebten, bevor sie in die Kurztagbehandlung kamen, wobei einzelne dem ersten Herausfangen entgangen und sogar noch länger unter Langtag geblieben sein können. Von diesem Kunstfehler abgesehen muß aber schon das Ergebnis dieses Vorversuchs als gelungener Beweis dafür angesehen werden, daß die Tageslänge während der Larvalentwicklung offensichtlich allein entscheidet, ob die *plebejus*- oder ob die *incisus*-Form von *Euscelis plebejus* entsteht. Durch künstliche Verkürzung der Tageslänge auf 8—10 Stunden während der Entwicklung der normalen *plebejus*-Generation im Mai—Juni—Juli war es daher möglich, die gewöhnliche Generationsfolge zu durchbrechen und auf die *incisus*-Ausgangsgeneration statt der fälligen Sommergegeneration erneut eine *incisus*-Generation folgen zu lassen. Auch hinsichtlich ihrer geringen Körpergröße (mittlere Flügellänge bei den ♂♂: 2,53, bei den ♀♀: 2,94 mm) und dunklen Pigmentierung ist diese als echte Frühjahrsgeneration schon äußerlich leicht zu erkennen.

b) Hauptversuch

Da der Vorversuch mit nur wenigen Tieren und gemessen an der Normalentwicklung relativ zeitig mit Nachkommen zweier verschiedener Ausgangsweibchen sowie mit gewissen Mängeln (s. o.) durchgeführt worden war, wurde er bald anschließend auf breiterer Basis wiederholt und in der Fragestellung teilweise noch erweitert (s. u.).

Als Ausgangsmaterial dienten 10 ♂♂ und 21 ♀♀ der *incisus*-Generation (PU: 7,2 bis 7,7, Flügellänge im Mittel ♂♂: 2,7; ♀♀: 3,0 mm), die am 3. Mai am Rande eines Luzerneschlages bei Quedlinburg (Gaterslebener Chaussee) gekätschert worden waren (Fig. 18). Diese wurden auf zwei große (selbstgezogene) *Dactylis*-bütte unter KENNEDY-Hauben verteilt. Davon erhielt die eine Zucht (Nr. 3) im Gewächshaus normales Tageslicht, während die andere (Nr. 4) ab 9. Mai, als sich die ersten Eiablagen in den Blättern zeigten, durch Verdunkeln zwischen 17 und 07^h auf 10-Stunden-„Kurztag“ gesetzt wurde, der später, ab 17. Juni auf 9 und ab 1. Juli weiter auf 8 Stunden (08—16^h) verkürzt wurde. Auf diese Weise standen die schlüpfenden Junglarven sofort unter verkürzter bzw. normaler Tageslänge, so daß die Tageslänge des zwischen Schlüpfen und Herausfangen zum Ansetzen der Weiterzucht verstreichenden Zeitraums keinen Einfluß auf den Ausgang des Versuches haben konnte. — Die ersten vereinzelten Larven wurden am 27. Mai festgestellt und ab 17. Juni fortlaufend zur Weiterzucht unter Glaszyllindern an *Dactylis glomerata*-Jungpflanzen unter den verschiedensten Bedingungen angesetzt.

Von den in den Zuchten 31a, 33, 34 und 35 weiter dauernd unter Langtag gehaltenen Nachkommen der Langtag-Eizucht (Nr. 3) erreichten 31 ♂♂ und 31 ♀♀ zwischen Mitte Juli und etwa 20. August das Imaginal-

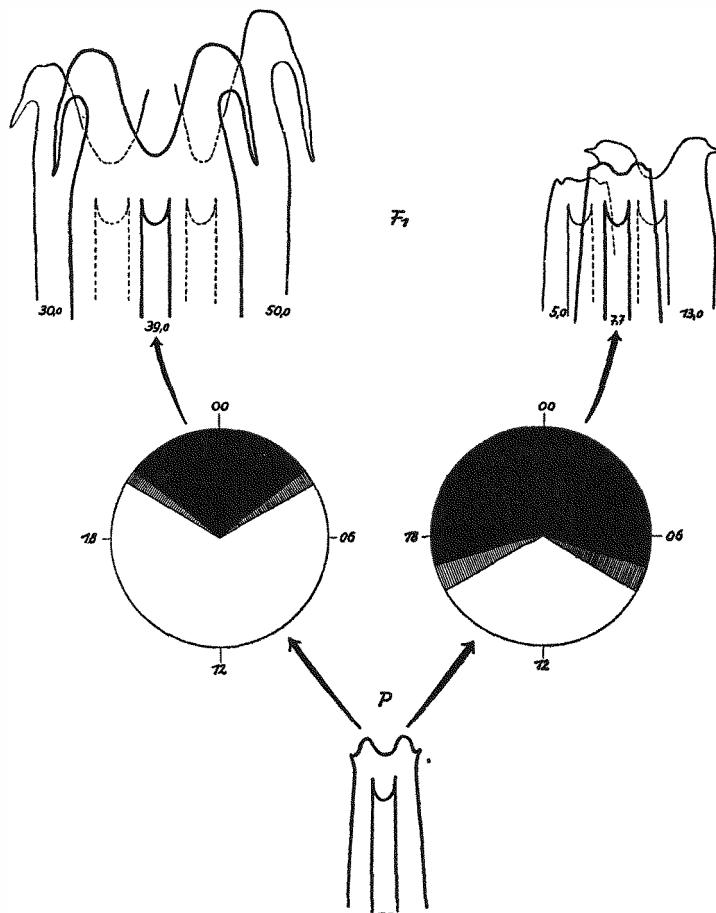


Fig. 18. Schematische Darstellung des Hauptversuchs mit künstlich variiertem Tageslänge. Unten: mittlerer PU der *incisus*-Ausgangsgeneration; sonst wie bei Fig. 17

stadium. Der Penismfang der ♂♂ variiert zwischen 30,0 und 50,0 um ein Mittel von 39,0 entspricht also vollkommen normalen *plebejus*-Wildfängen. So weisen 38 ♂♂, die am 4. 8. 53 am gleichen Fundort (Gaterslebener Chaussee bei Quedlinburg) wie die Ausgangstiere (der Zuchten Nr. 3 und 4) gefangen wurden, also der gleichen Population angehören, einen mittleren PU von 42,3 (Min.: 28,0; Max.: 52,0) auf. Die Werte sind wahrscheinlich nur deshalb etwas höher, weil das Versuchsgewächshaus morgens und abends im Schatten von Gebäuden liegt und die Lichtintensität durch das Glas des Daches und des Zuchtylinders gegenüber dem Freiland etwas

vermindert ist. Auch in ihrem Äußeren gleichen diese Zuchttiere durchaus normalen hellen *plebejus*-Formen (Flügellänge der ♂♂: 2,27 bis 3,07, im Mittel: 2,80 mm, der ♀♀: 2,62 bis 3,58, im Mittel 3,14 mm).

Die vom Ei an bei „Kurztag“, sonst aber unter völlig identischen Umständen, aufgezogenen Nachkommen der Zucht Nr. 4 erreichten in den Tochterzuchten Nr. 41 a, 41 b, 43, 44 und 45 ebenfalls zwischen Mitte Juli und Mitte-Ende August den Reifezustand. Ihre 48 ♂♂ haben einen mittleren Penisumfang von 7,7 (Min.: 5,0, Max.: 13,0), sind also eindeutig *incisus*-Formen. Das wird auch durch die dunkle Pigmentierung und geringe Körpergröße (Flügellänge der ♂♂: 2,21 bis 2,95, Mittel 2,50 mm; der 33 ♀♀ 2,21 bis 3,58, Mittel 2,82 mm) in beiden Geschlechtern bestätigt.

Das Ergebnis des Hauptversuchs entspricht also genau dem des Vorversuchs und muß als eindeutiger Beweis dafür angesehen werden daß allein die Tageslänge während der Larvalentwicklung, von *Euscelis plebejus* darüber entscheidet, ob die neue Generation eine Frühjahrs- (*incisus*-) oder eine Sommer- (*plebejus*-) Generation wird. Ja man kann die beiden Saisonmodifikationen schlechthin als Kurztag- und Langtagform dieser Jasside bezeichnen.

Wenngleich prinzipiell ein anderes Ergebnis dabei kaum zu erwarten war, so sollte doch auch der umgekehrte Versuch gemacht, d. h. also aus der Sommergeneration neben einer normalen *incisus*-Generation bei Kurztag auch sofort erneut eine *plebejus*-Generation bei künstlichem Langtag erzeugt werden. Dies geschah auf zwei Wegen.

Erstens wurden Nachkommen aus der normal bei Langtag erzeugten *plebejus*-F₁ (Zucht 34) weiterhin als Zucht 343 und 344 bei 16^h-Langtag gehalten. Sie entwickelten sich als Larven von Mitte September bis Ende Oktober/Anfang November. Die 16 bis zur Imago herangereisten ♂♂ haben erwartungsgemäß *plebejus*-Habitus mit PU 27,1 bis 50,1 (Mittel 41,95) und einer Flügellänge von 2,79 bis 3,37 (Mittel 3,10 mm).

Zweitens wurde aus Eigelegen der oben (S. 38) erwähnten *plebejus*-Wildfänge (PU 42,3) von der Gatersleber Chaussee Larven einsteils bei 16^h-Langtag (Zucht 75b), andererseits unter 8^h-Kurztag (Zucht 77b) aufgezogen (Fig. 19). Leider verunglückte ein großer Teil der ersteren, so daß nur 4 ♂♂ und 14 ♀♀ Ende Oktober den Reifezustand erreichten. Mit einem PU von 25,6 bis 45,6 (Mittel 35,0) erwiesen sich die Männchen aber ebenfalls eindeutig als *plebejus*-Tiere. Dagegen haben sich die bei Kurztag gehaltenen Larven normal zu 15 ♂♂ und 24 ♀♀ von eindeutigem *incisus*-Charakter entwickelt. Sie sind dunkel, relativ klein und die ♂♂ haben einen PU von 7,3 bis 14,4, im Mittel 10,3.

Wie die Nachkommen der natürlichen Frühjahrs-Generation durch Kurztagseinwirkung während der Larvalentwicklung sofort wieder zu einer weiteren *incisus*-Generation umgeformt werden, so entstehen umgekehrt aus den Nachkommen

der Sommergeneration durch Langtagbehandlung erneut *plebejus*-Formen. Der Charakter der Elterngenerationen hat demnach offensichtlich keinerlei Einfluß auf die Ausprägung der Tochtergeneration.

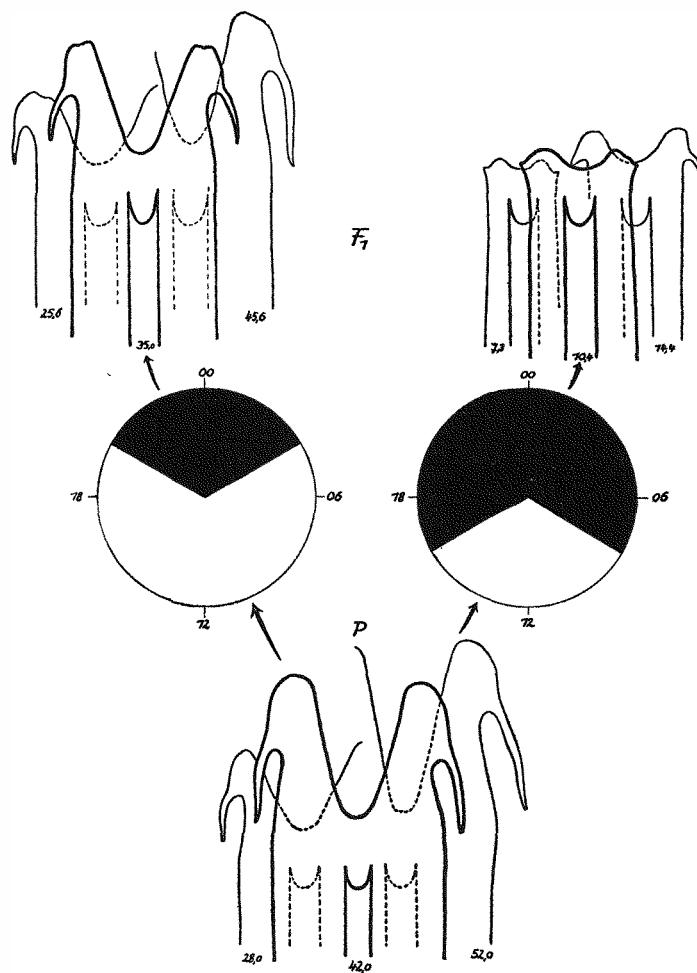


Fig. 19. Wie Fig. 17 und 18, jedoch mit *plebejus*-Generation als Ausgangspopulation

Für diese ist allein die Umwelt, in überwiegendem Maße zweifellos die bei der Larvalentwicklung herrschende Tageslänge ausschlaggebend. Im natürlichen Ablauf im Freien bedingt daher in unseren Breiten der gesetzmäßige Wechsel verschieden langer Tageshelligkeit im Ablauf des Jahres ein regelmäßiges Alternieren von Langtag-(Sommer-) und Kurztag-(Frühjahrs-) Formen.

c) Die sensible Phase und die Erzeugung intermediärer Formen

Da einerseits der Übergang von kürzerer zu längerer Tageslichtdauer (und umgekehrt) allmählich erfolgt (siehe Fig. 16) und andererseits allein infolge der Zeitdifferenz zwischen der ersten und der letzten Eiablage selbst eines einzelnen Weibchens die Entwicklung der einzelnen Larven einer Generation früher oder später innerhalb der artspezifischen Gesamtentwicklungszeit abläuft, wird sowohl die mehr oder weniger starke Streuung der saisonbedingten Merkmale wie auch das gelegentliche Auftreten von Intermediärformen infolge klimatischer Extremjahre leicht verständlich. Die experimentelle Erzeugung derartiger Formen ist auf verschiedenen Wegen vorstellbar. Erstens ist zu vermuten, daß intermediäre Formen entstehen, wenn während der Larvalentwicklung eine mittlere Tageslänge (etwa von 12^h) geboten wird. Ferner müßten sich in Annäherung an natürliche Verhältnisse Intermediärformen entwickeln, wenn am Anfang der Larvalentwicklung eine andere Tageslänge geboten wird als am Ende. Hierbei wird freilich die zeitliche Lage und Dauer der für die Ausprägung der Saisonformencharaktere sensiblen Periode eine ausschlaggebende Rolle spielen. Da für weitere Untersuchungen die Kenntnis derselben von erhöhtem Interesse ist, wurde zunächst als Tastversuch dieser zweite Weg eingeschlagen.

Nachkommen der als Elterngeneration für den Hauptversuch benutzten Zuchten Nr. 3 und 4 wurden, nachdem sie anfangs längere oder kürzere Zeit bei Lang- bzw. Kurztag gehalten worden waren, anschließend bis zur Imaginalreife umgekehrt bei Kurz- bzw. Langtag völlig aufgezogen. Die Ergebnisse sind in Fig. 20 graphisch dargestellt. Sie zeigen, daß sich die entscheidende Periode offenbar über die mittleren Larvenstadien (L_2 bis L_4) erstreckt; denn es ist anscheinend gleichgültig, welche Tageslänge innerhalb der ersten (zehn) Tage, also etwa während des ersten Larvenstadiums herrscht. Entscheidend ist vielmehr, wie die Zuchten Nr. 42 und 32 beweisen, die darauffolgende Periode. Trotz entgegengesetzter Behandlung der Junglarven entstanden bei anschließender Langtageinwirkung (Nr. 42) *plebejus*-Tiere (PU: 25,0—34,3—47,0), bzw. bei Kurztageinwirkung (Nr. 32) in der restlichen Zeit *incisus*-Formen (PU: 5,0—8,4 bis 15,8).

Umgekehrt ist auch der letzte, etwa 20 Tage umfassende Abschnitt der Larvalentwicklung, vor allem das 5. Stadium offenbar unempfindlich bzw. bereits durch den Einfluß der vorher einwirkenden Tageslänge determiniert. In Zucht Nr. 46 ergab jedenfalls Langtagbeleuchtung während des letzten Drittels der Larvalentwicklung reine *incisus*-Formen (PU: 7,0—7,5—9,0), deren Determination demnach bereits durch die vorher wirkenden Kurztagbehandlung erfolgt sein muß. Vorwiegend intermediäre Formen (PU: 20,0—26,7—37,2) entstanden dagegen, wenn der Wechsel der Tageslänge etwa in die Mitte der insgesamt bei Zimmertemperatur

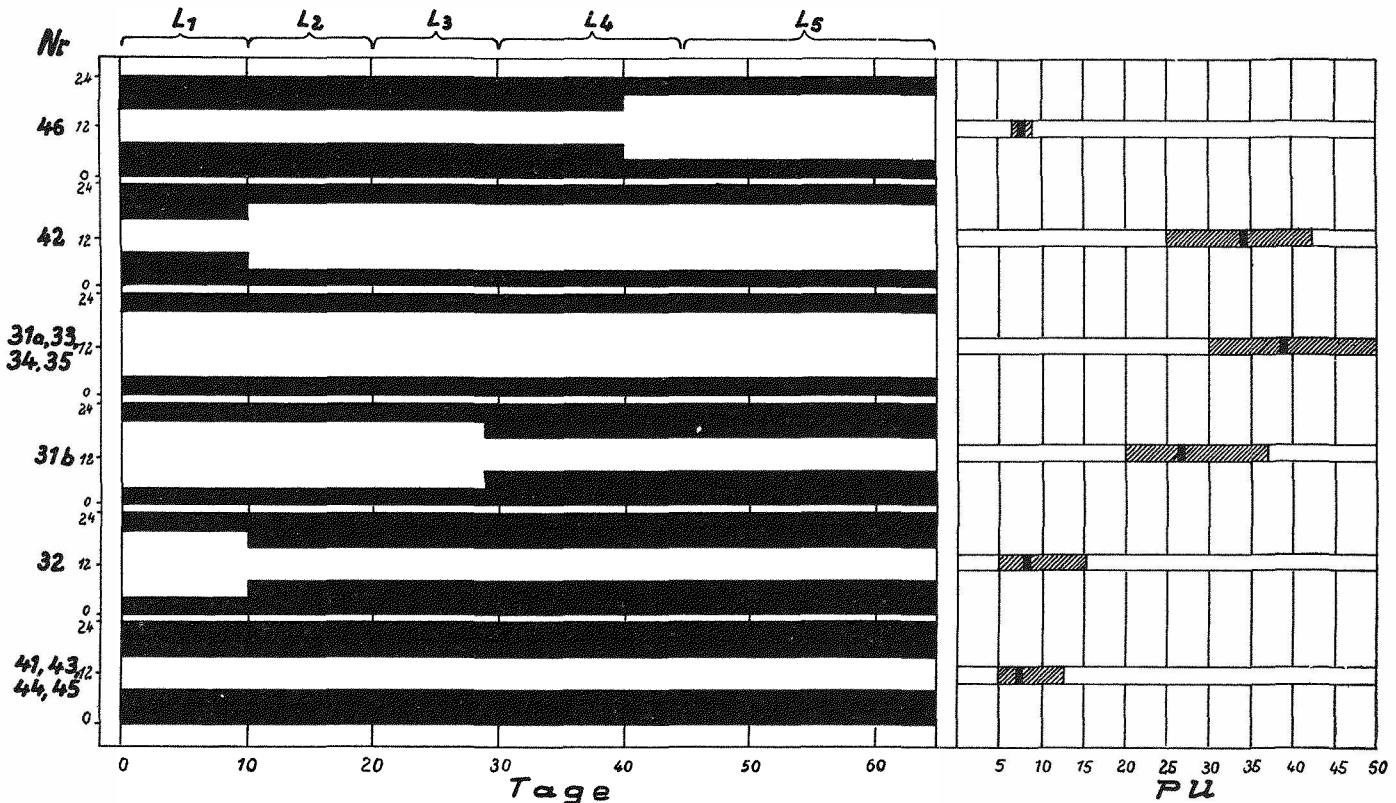


Fig. 20. Schematische Darstellung des Versuchs mit wechselnder Tageslänge während der Larvalaufzucht. Die Dicke der schwarzen Doppelbalken (links) gibt die Dauer der täglichen Verdunklungszeit (8 bzw. 16 Stunden) während der Aufzuchtpériode an. Rechts Streuung (schraffierte Querbalken) und Mittelwerte (schwarzer Dickstrich) der PU der jeweils erhaltenen Männchen

60—65—70 Tage dauernden Larvalzeit gelegt wurde, wie bei Zucht Nr. 31b.

Danach dürfte die für die Ausbildung der Saisonformencharaktere entscheidende sensible Periode die mittleren Larvenstadien umfassen und etwa zwischen dem 10. und 35. Tage der Larvalentwicklung (bei 18—20°C) liegen. Da das Ausgangsmaterial dieser Tastversuche aus zuchttechnischen Gründen altersmäßig ziemlich stark differierte (neben L_1 oft auch schon mehrere L_2 und erste L_3), ist zu vermuten, daß sich dieser Zeitraum noch genauer einengen läßt, wenn die Zuchten exakter, d. h. mit möglichst gleichhalten Junglarven beginnend, wiederholt werden. Doch kann er wohl nur innerhalb der hier schon grob ermittelten Grenzen liegen.

IV. Diskussion der Ergebnisse

Die hier dargelegten Befunde an den Saisonformen von *Euscelis plebejus* Fall. und die Ergebnisse der Versuche zu ihrer experimentellen Ablösung scheinen in verschiedener Hinsicht noch einer besonderen Be- trachtung bedürftig.

1. Der systematische Wert der männlichen Genitalapparatur (besonders bei anderen Zikaden)

Die Tatsache, daß sich verschiedene, mehr oder weniger nahe verwandte Organismen-Arten in ihren übrigen körperlichen Eigenschaften zwar oft zum Verwechseln ähneln, im Bau ihrer Genitalapparate, vorzüglich im männlichen Geschlecht, aber auffällig unterscheiden, so daß sie morphologisch praktisch nur an diesen erkannt werden können, ist — besonders unter den Arthropoden — in vielen Gattungen und schon lange bekannt und zu diagnostischen Zwecken verwandt worden, so etwa bei Lepidopteren, Hymenopteren, vielen Fliegen- und Käfergruppen usw. Systematisch besonders wertvoll ist dabei, daß in den meisten dieser Fälle die mehr oder weniger komplizierte Gestaltung des männlichen Genitalapparates oft weitgehend konstant ist und sich auch dann kaum ändert, wenn alle übrigen Merkmale stark variieren und diagnostisch daher kaum verwendbar sind. Eine vorzügliche Zusammenstellung findet sich darüber bei MEISENHEIMER (1921, p. 265 ff.); eine jüngere über Pieriden stammt von J. DROSIHN. Bei den Zikaden ist die Entdeckung und Anwendung dieser Er- scheinung erst in den letzten Jahrzehnten erfolgt und hat eine bisher noch nicht abgeschlossene Umwandlung und Klärung der systematischen, Verhältnisse vieler Gattungen, ja ganzer Familien mit sich gebracht.

Um so mehr überrascht nun der Nachweis einer außerordentlichen, wenn auch gerichteten Variabilität der Penisgestaltung bei einigen „Arten“ einer Gattung, deren übrige Mitglieder eben erst gerade auf Grund der Penismorphologie klarer geschieden werden konnten. Zwar kennt man

aus fast allen Tiergruppen Fälle, in denen sich nahe verwandte Arten auch im Bau ihrer Genitalapparate ähneln, obwohl in benachbarten Gruppen durchaus solche systematisch verwertbaren Unterschiede bestehen (so bei *Andrena*, *Bombus*, *Argynnis*, manchen Pieriden usw.), oder bei denen auch die Genitalarmaturen einer gewissen fluktuierenden Variabilität unterliegen, aber die Tatsache, daß die bei nahe verwandten und sonst sehr ähnlichen Arten durchaus konstante Gestaltung der Genitalapparatur bei einigen „Arten“ der Gattung *Euscelis* plötzlich in hohem Maße der modifizierenden Wirkung von Umwelteinflüssen unterliegt, dürfte erstmalig und bisher sonst nicht festgestellt sein¹⁾. Sie gibt in mehrfacher Hinsicht Anlaß zu weiteren Überlegungen.

Zunächst entsteht die Frage, ob nicht auch die übrigen Arten der Gattung *Euscelis* und ihrer Nachbargattungen eine ähnliche umweltinduzierte Variabilität zeigen. Genauere Angaben darüber fehlen bei *Euscelis obsoletus* Kbm., *E. venosus* Kbm., *E. distinguendus* Kbm., *E. ohausi* Wagn. von denen wir allerdings auch annehmen müssen, daß sie nur eine Generation haben. Wenn man als Ursache einer etwaigen Variabilität bei diesen Arten ebenfalls Tageslängendifferenzen voraussetzt, so ist freilich auch nicht zu erwarten, daß normalerweise Unterschiede zu Tage treten; denn, da die Larvalentwicklung dann stets in einem bestimmten, kaum verschiebbaren Zeitabschnitt des Jahres erfolgen dürfte, muß auch stets die gleiche Penisform entstehen. Nur wenn es gelänge, die Larvalentwicklung dieser Arten experimentell unter extrem anderem Tag-Nacht-Rhythmus ablaufen zu lassen, müßte die Variabilität zu Tage treten und dann unter Umständen Formen auftreten, die bisher nicht bekannt sind oder ganz anderen „Arten“ zugeordnet werden. Das Gleiche ist natürlich bei benachbarten Gattungen (*Euscelidius*, *Streptanus* usw.) denkbar.

Nach Kenntnis der Zusammenhänge zwischen den ehemaligen „Arten“ *Euscelis plebejus* Fall. und *Euscelis incisus* Kb. vermutet W. WAGNER (in litt. 26. 1. 47) auf Grund eigenen oder ihm bekannten Materials, daß zwischen den südeuropäischen *Euscelis*-Arten: *E. lineolatus* Brullé und *E. stictopterus* (Fl.) ähnliche Beziehungen bestehen dürften. Er konnte auch einige Übergangsformen finden: *E. superlineolatus*, *bilobatus*, *dubius* und *substictopterus* (Fig. 21), die sehr dafür sprechen, daß seine Annahme zu Recht besteht, besonders wenn man die Erscheinungszeiten und die Tatsache berücksichtigt, daß das Klima des Mittelmeergebietes zweifellos die Bildung von mehr als zwei, wahrscheinlich sich mehr oder weniger überschneidenden Generationen bedingt und die Winterruhe kürzer ist. So findet sich die Kurztagform, *E. lineolatus*, nicht nur im zeitigen Frühjahr (II, III), sondern auch regelmäßig im Herbst (IX bis XI), während das letztere bei dem mitteleuropäischen *E. plebejus-incisus* nur höchst selten vorkommt (s. o.). In dem milden Mediterranklima wird aber eben

¹⁾ Der von DROSIHN angeführte ähnliche Fall der Pieriden *Catopsila pomona* und *crocale* bedarf noch der Klärung.

auch bei kurzer Tageslänge im Herbst und Spätherbst noch das Imaginalstadium erreicht. Gleichzeitig werden auch die der Kurztagform nahe stehenden Intermediärformen *superlineolatus* und *bilobatus* nur im Herbst (X, XI) gefangen. Sie werden vermutlich schon durch etwas verkürzte Tageslängen (also vor *lineolatus*) induziert. Das Material ist für eine genauere Analyse freilich zu gering. Dagegen stellt *E. stictopterus* mit

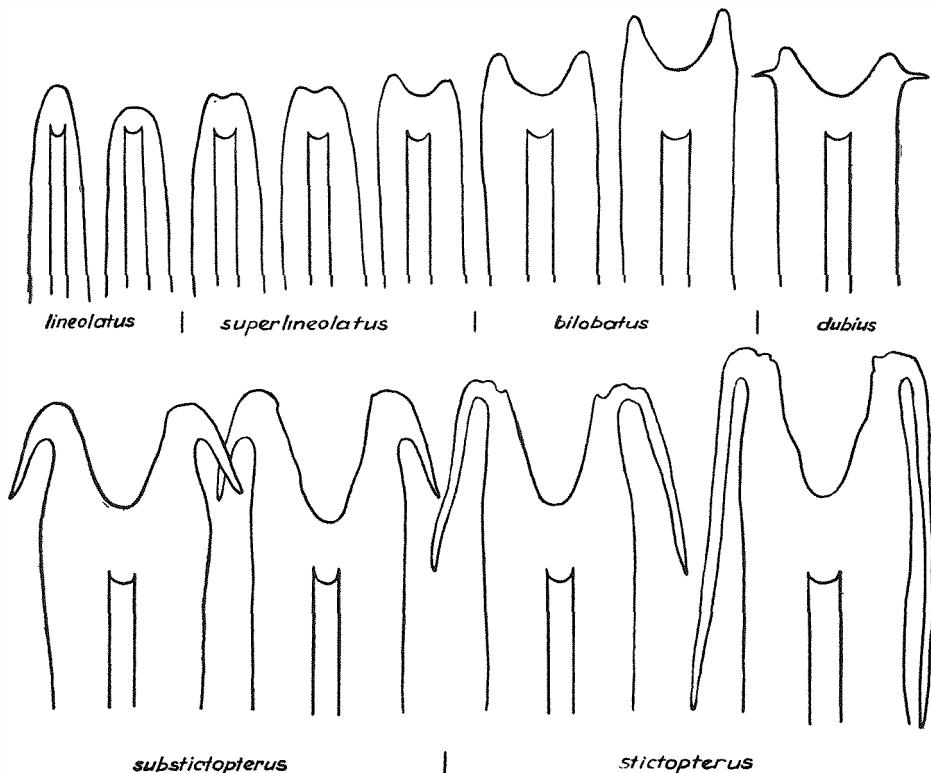


Fig. 21. Penisspitzen südeuroäischer *Euscelis*-„Arten“ bzw. „Unterarten“, die vermutlich in einem ähnlichen genetischen Zusammenhang stehen wie die *Euscelis plebejus*-Saisonformen (nach W. WAGNER brieflich)

enorm langen Dornen und gezähnten Lobenzipfeln zweifellos die extreme Langtagform dar. Sie wurde nach W. WAGNER nur im Juli gefunden, was als Folge der vermutlich um die Sommersonnenwende ablaufenden Larvalentwicklung verständlich wird. Ja man kann sich vorstellen, daß diese Steigerung der Dornen- und Lobenform weit über das selbst bei *Euscelis superplebejus* gewohnte Maß seine Ursache darin hat, daß bei der südlichen Wärme die Larvalentwicklung dieser Form auf die Zeit der allerlängsten Tage zusammengedrängt ist, während auf die mitteleuropäischen *plebejus*-Formen als Larven stets auch die vorher und hinterher liegenden schon

nicht mehr ganz so langen Tage einwirken. Es ist in diesem Zusammenhang auch sehr bezeichnend, daß gerade die *substictopterus*-Formen, die außer im Juli auch schon im Juni und noch im August gefunden wurden, den mitteleuropäischen gemäßigten *plebejus* und (*subplebejus*) am meisten ähneln, die hier nur im Juni/Juli induziert werden. In entsprechender Weise könnte man sich die unter die *incisus*-Form vereinfachten *lineolatus*-Penismumrisse dadurch bedingt vorstellen, daß auch die Entwicklung der Kurztagformen im Süden rascher abläuft und die Einflüsse der Kurztagbedingungen sich dadurch schärfer auswirken. — Ob *E. dubius* W. WAGNERS wirklich in die *lineolatus-stictopterus*-Reihe gehört, ist zu bezweifeln. Ich würde ihn eher der *E. plebejus*-Reihe zuordnen, deren größeren *albingensis*-Formen er sehr ähnelt, zumal die *E. plebejus*-Formen auch in Südeuropa vorkommen. Entsprechendes gilt für *E. alsius* Rib. 1952 Abb. 130 p. 95, den ich für eine *substictopterus*-Form halten möchte. Auch *E. galiberti* Rib. 1952 Abb. 126 p. 91 und eventuell auch *E. ulicis* Rib. 1952 Abb. 128 p. 91 scheinen mir sehr *stictopterus*-verdächtig (Übergang zu *substictopterus*).

Alle diese Vorstellungen bedürfen natürlich der Nachprüfung an größerem, genau datiertem Material, insbesondere aber durch die Zucht. Für die Überlassung toten oder gar lebenden Materials wäre der Verfasser daher außerordentlich dankbar.

Wenn auch der Wert der Penismorphologie für die Systematik durch unsere Befunde im allgemeinen nicht geschmälert wird, so muß natürlich in Zukunft auch bei anderen Zikaden sorgfältig auf die Konstanz der Penismorphologie geachtet werden, besonders wenn diese allein zur systematischen Charakterisierung der Arten benutzt wird. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen kommt kürzlich auch VAN EMDEN (1953) für die Dipteren.

Verdächtig sind besonders alle nahe verwandten und morphologisch ähnlichen Artenpaare oder auch mehrgliedrigen Gruppen, die die gleichen Biotope bewohnen, wie sie KONTKANEN kürzlich für die finnischen Zikaden zusammengestellt hat. Auch in Mitteleuropa dürften Vertreter der Gattungen *Macrosteles*, *Cicadula*, *Callipypona*, *Kelisia*, *Oncopsis*, *Psammotettix*, *Jassargus*, *Agallia* u. a. ähnliche Doppel- oder Geschwisterarten enthalten, deren Untersuchung sich lohnen müßte. Dabei ist gar nicht immer nur Saisondimorphismus als verbindendes Prinzip zu vermuten. Es könnte auch beginnende oder bereits vollzogene Rassen- bzw. Artenbildung vorliegen, wenn nicht überhaupt in vielen Fällen ein wirklich strenges Nebeneinander nur vorgetäuscht wird und genauere ökologische Analyse ein Zusammentreffen von Arten mit verschiedener, aber in bestimmten Biotopen sich überschneidender ökologischer Amplitude aufdeckt usw.

2. Zum Schloß-Schlüssel-Prinzip

Diese Überlegungen münden in ein anderes Problem ein, das sich bei der Betrachtung der Penisformenvariabilität von *Euscelis* aufdrängt.

Schon DUFOUR hat (1844, nach MEISENHEIMER) komplizierte, genau auf eine bestimmte Vagina abgestimmte Begattungsorgane mit einem Schlüssel verglichen, der nur zu einem einzigen Schloß paßt. Es gibt zahllose Fälle (Übersicht bei MEISENHEIMER), wo das zweifellos zutrifft (beispielsweise bei vielen Käfern, etwa den Gattungen *Lina* und *Lyttä*, bei vielen Fliegen, z. B. *Calliphora erythrocephala*, bei vielen Schmetterlingen (*Butanalis*, Eupitheciinen), beim Gonopodium vieler Spinnen usw.), wo also Kopulationen nur mit Partnern der gleichen Art oder Rasse gelingen, weil Vagina und Penis bzw. Gonopodium und Epigyne wie Form und Abguß ineinanderpassen, selbst mit den allernächsten Artverwandten aber nicht möglich sind. Man betrachtet diese mechanische Form sexueller Isolierung wohl mit Recht als wirksame Schranke gegen die Bastardierung junger, im Entstehen begriffener Rassen und Arten, oder gar als deren Ausgangspunkt. Allerdings gibt es auch eine Reihe von Beispielen, in denen die mehr oder weniger ausgeprägten morphologischen Differenzierungen der männlichen Genitalapparate verwandter Sippen durchaus keine Gegenstücke im Genitaltrakt der entsprechenden Weibchen finden, wo also die Schloß-Schlüssel-Vorstellung und ihr isolationistischer Wert nicht oder doch nicht mehr zutreffen, so beispielsweise (nach MEISENHEIMER) bei solitären Bienen der Gattungen *Sphecodes* und *Prosopis*, bei den Eichhörnchen (*Sciurus*) u. a. Vor kurzem hat VAN EMDEN nachgewiesen, daß bei vielen Fliegen Bastardierungen durch die morphologische Spezialisierung der männlichen Kopulationsapparate durchaus nicht verhindert werden, also der key-lock-Mechanismus nicht die Bedeutung hat, die man ihm gemeinhin beimißt.

Jedenfalls muß seine Wirksamkeit in jedem Einzelfalle geprüft werden. Das trifft ganz besonders auch für die Zikaden zu, wo man trotz der geradezu märchenhaften Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der männlichen Kopulationswerkzeuge wohl noch in keinem Falle geprüft hat, ob ihnen wirklich in allen Einzelheiten Negative im weiblichen Empfängniskanal entsprechen. Das ist bei der Betrachtung des *Euscelis*-Falles besonders bedauerlich, weil sich ohne eine solche Kenntnis die Frage nach dem Sinn des saisonalen Gestaltwandels der Penisspitze noch kaum stellen läßt. Andererseits könnten die wechselnden Verhältnisse bei *Euscelis plebejus* vielleicht gerade ein günstiges Untersuchungsobjekt darstellen, bei dem sich etwaige Unterschiede im Bau der Vagina am ehesten nachweisen lassen müßten, wenn überhaupt bei den Zikadenweibchen entsprechende Gegenstücke zu den männlichen Differenzierungen auftreten. Dabei möchte man zunächst wohl weniger an Taschen für die widerhakenartigen Lateraldornen denken, die besonders der Verankerung des Penis in einer mehr oder weniger glatten Vagina dienen könnten, wenngleich auch dann nicht einzusehen ist, warum eine solche Verankerung nur bei der Sommergeneration notwendig sein sollte. Es sei denn, man setzte voraus, daß bei der durch die sommerliche Wärme gesteigerten Agilität der Partner eine

solche in höherem Maße erforderlich sei als im kühleren Frühjahr. (Kopulationen sind bei *Euscelis* leider äußerst selten zu beobachten. Sie finden vielleicht nur zu bestimmten Tageszeiten, eventuell in der Dämmerung statt.) Eher müßten sich entsprechend der gegenüber der *incisus*-Form mehrfach größeren Breite des *plebejus*-Penis Korrelationen in der Weite der Vagina zeigen (vielleicht auch Differenzen in ihrer distalen Erstreckung, die den unterschiedlichen Lobenlängen des Penis entsprächen); denn diese Maße zeigen ja Unterschiede, die weit über die Differenzen in der allgemeinen Körpergröße der beiden Saisonformen hinausgehen. Ist doch bei der *plebejus*-Form der mittlere Umfang der Penisspitze etwa 5,5mal, die mittlere Penisbreite ca. 2—3mal so groß als die entsprechenden Maße bei der *incisus*-Form, wogegen die mittlere Körperlänge der *plebejus*-Männchen die der *incisus*-Männchen nur um das 1,2fache übertrifft.

Sind solche Dimensionsänderungen im Bau der Vagina vorhanden, d. h. zeigen also die Weibchen im Genitalapparat entsprechende Unterschiede wie die Männchen, so dürften reziproke Kreuzungen zwischen Angehörigen der Kurztag- und der Langtagform nicht in jedem Falle möglich sein, da dann zwar der kleine *incisus*-Penis notfalls in eine weite *plebejus*-Vagina, umgekehrt aber der große *plebejus*-Penis nicht in die enge *incisus*-Vagina eingeführt werden könnte. In der Freiheit sind ja solche Kreuzungen von Saisonformen nahezu unmöglich, es sei denn, daß frühgeborene *nicisus*-Männchen bei warmer Herbstwitterung auf langlebige *plebejus*-Weibchen trafen. Seit wir die Erzeugung der Saisonformen durch Änderung des Tag-Nacht-Rhythmus experimentell beherrschen, sind solche Untersuchungen aber künstlich durchführbar und im Sommer 1953 in einem Tastversuch auch unternommen worden. Acht junge *incisus*-Männchen eigener Kurztag-Aufzucht (F_1) wurden mit 12 jungen *plebejus*-Weibchen einer Langtag-Aufzucht (F_1) zu einer Zucht (Nr. 5) vereint und umgekehrt aus den gleichen Ausgangszuchten 8 *plebejus*-Männchen mit 12 *incisus*-Weibchen zu einer Parallelzucht (Nr. 6). Zwar konnten in beiden Zuchten Eiablagen beobachtet und Larven als Nachkommen aufgezogen werden, jedoch ergaben die *incisus*/*plebejus*-Paare 417 (F_2), die *plebejus*/*incisus*-Paare aber trotz annähernd identischer Aufzuchtbedingungen nur 58 Nachkommen, also nur rund 15 % der ersteren. Das würde also dafür sprechen, daß die *plebejus*-♂♂ \times *incisus*-♀♀-Kreuzungen zumindest stark erschwert und weniger erfolgreich sind. Es könnte sich sogar bei genauerer Versuchsdurchführung eine völlige Paarungsunmöglichkeit dieser Kombination ergeben. Der Vorversuch enthielt nämlich insofern eine Fehlerquelle, als die Versuchstiere erst als geschlechtsreife, wenn auch sehr junge Imagines zusammengebracht wurden, so daß eventuell Kopulationen mit Partnern der gleichen Saisonform vorher erfolgt und somit die Ergebnisse ungenau sein könnten. Bei der Wiederholung des Versuchs sollen die Tiere daher bereits als L_5 -Larven kombiniert werden, deren Geschlecht sich an der Form der Subgenitalplatte schon feststellen läßt. Bestätigt

sich das vorläufige Ergebnis, so kann man auf einen Saisondimorphismus auch im weiblichen Geschlechtsapparat schließen. Einen selektiven Wert dürfte das freilich aus den oben erwähnten Gründen kaum haben.

Wie ja die Frage nach dem Sinn solcher und ähnlicher Bildungen stets schwer zu beantworten ist. Vorläufig läßt sich wohl nur sagen, daß eben die erbliche Variationsbreite mancher *Euscelis*-Arten hinsichtlich der Formbildung und Größe ihres männlichen Kopulationsapparates sowohl weit über die der eigenen Körpermerkmale, insbesondere der Größe, als auch über die der Genitalarmaturen nächstverwandter Arten und Gattungen hinausgeht. Ob das auch noch andere, insbesondere physiologische und psychologische Eigenschaften und etwa die Symbiotengarnitur betrifft, wäre zu prüfen und soll demnächst vor allem an der Pigmentierung untersucht werden. Ebenso ist zu fragen, ob die univoltinen Arten (— soweit sie wirklich solche sind —) eine entsprechende Labilität zeigen, wenn man das Spiel der wirksamen Umweltfaktoren verändert.

3. Zur Auslösung der Saisonformen von *Euscelis* durch die Tageslänge

Das überraschendste Ergebnis der vorliegenden Untersuchung ist zweifellos der Nachweis der regulativen Wirkung der verschiedenen Tageslänge auf die Ausbildung der Saisonmodifikation. Seit langem ist zwar der Einfluß bekannt und intensiv erforscht, den die Photoperiodizität auf die Entwicklung der Blühreife bei höheren Pflanzen besitzt; und ebenso ihre tiefgreifende Wirkung auf den jahreszeitlichen Rhythmus der Gonadenaktivität insbesondere höherer Wirbeltiere und damit auf ihre weitgehend von diesen beherrschten Stoffwechselprozesse und Verhaltensweisen, sowie auf den diurnalen Aktivitätswechsel usw. Dagegen scheint die Bedeutung der Tageslänge für bestimmte Entwicklungsprozesse und ihre morphologischen Folgen zumindest bei den Tieren bisher kaum studiert und nur in vereinzelten Fällen nachgewiesen worden zu sein.

Eins der wenigen bekannten Beispiele unter den Arthropoden bildet die Steuerung der Heterogenie vieler Aphiden durch unterschiedliche Tageslängen. Nach DAVIDSON entstehen unter Langtagbedingungen ununterbrochen parthenogenetische Generationen; bei Zusatzbeleuchtung (und genügend hoher Temperatur!) also auch im Winter. So konnten wir bei Temperaturen zwischen 18 und 25°C und 16—18-stündiger Beleuchtung, ausgehend von einer einzigen Fundatrix, von 1948 bis heute lückenlos 258 parthenogenetische Generationen von *Doralis fabae* an *Vicia faba*-Blättern erziehen. Umgekehrt ergibt die Verkürzung der Tageslänge, normalerweise also im Herbst, zwangsläufig Sexualformen; bei täglich 16-stündiger künstlicher Verdunklung sind diese aber auch schon im Mai und Juni zu erreichen (MARCOVITCH).

Bei anderen Arten (*Macrosiphum solanifolii*) soll jedoch dieser Phasenwechsel weitgehend von der Höhe der Temperatur abhängen, indem bei

niederen Werten die bisexuelle, bei höheren die parthenogenetische Fortpflanzung vorherrscht (SHULL). Auch für die Ausbildung von ungeflügelten oder geflügelten Formen der Blattläuse soll die tägliche Beleuchtungsdauer — wenn auch nicht allein — maßgebend sein. So wird nach SHULL durch hohe Temperaturen und Langtag bei *Macrosiphum* die Flügelbildung unterdrückt. Es ist dann allerdings merkwürdig, daß Geflügelte und Ungeflügelte während der ganzen Vegetationsperiode, also unter sehr unterschiedlicher Tageslänge, entstehen. (Neuere Bearbeiter (BONNEMaison, KENNEDY, H. J. MÜLLER, SMITH) sind allerdings auch zu der Überzeugung gelangt, daß die Bildung der Geflügelten im wesentlichen von der Qualität und Quantität der zur Verfügung stehenden Nahrung abhängt und also letztenendes von der Wirtspflanze und den sie beherrschenden Faktoren gesteuert wird.)

Erst in den letzten Jahren hat man den Einfluß des Tag-Nacht-Rhythmus auf die Diapause in der Entwicklung von Schmetterlingen (*Acronycta rumicis* [DANILYEVSKY 1948], *Grapholitha molesta* [DICKSON 1949], *Diataraxia oleracea* [WAX & HOPKINS 1950]) und Spinnmilben (*Metatetranychus ulmi* [LEES 1950, 1953]) entdeckt, wobei Langtag hemmend, Kurztag fördernd auf die Ausbildung der Diapause wirkt. In allen diesen Fällen hat sich aber außerdem die Temperatur als regulativer Faktor erwiesen, indem hohe Temperatur diapauseauslösend, niedere -verhindernd wirkt, so daß sich, je nachdem, Lichtgenuss und Temperaturwirkung ergänzen oder beeinträchtigen. Und schließlich spielt auch der Nahrungs faktor stets dann eine Rolle, wenn er ins Minimum gerät, d. h.: Nahrungsmangel löst Diapause unabhängig von den anderen Faktoren aus, während normal ausreichende Nahrung keinen Einfluß ausübt.

Soweit unsere bisherigen Ergebnisse ein Urteil gestatten, scheint bei der Prägung der Saisonformen von *Euscelis plebejus* dagegen erstmals ein Fall vorzuliegen, bei dem die Dauer der Photoperiode allein der entscheidende Faktor ist; zumindesten in dem Temperaturbereich zwischen 15—25°, während noch untersucht werden müßte, ob niedere Temperatur etwa trotz Langtag *incisus*-Formen ergibt. Ob die Lichtintensität und die verschiedenen Wellenlängen dabei verschieden wirken, ist noch zu untersuchen, denn es wäre denkbar, daß es nur auf eine gewisse Lichtsumme ankommt und etwa eine sehr hohe Lichtintensität auch bei kurzfristiger Einwirkung (Kurztag) die Langtagform erzeugt und vice versa. LEES hat nachgewiesen, daß hinsichtlich der Lichtintensität bei den Spinnmilben keine Unterschiede bestehen. Sobald die Schwelle von 1—2 f. c. überschritten ist, entscheidet nur noch die Dauer der Lichtwirkung; bei den Schmetterlingen (s. o.) liegt die Schwelle in der gleichen Größenordnung. Bei den Spinnmilben sind nur Wellenlängen im Bereich von Ultraviolett, Blau und Blaugrün, mit einem Maximum im Blau, wirksam, während die über 550 $\mu\mu$ liegenden (Orange, Rot und Infrarot) völlig wirkungslos sind. Schon aus dieser Tatsache geht hervor, daß die Lichtwirkung in diesem

Falle wohl nicht — wie man bei Phytophagen vermuten könnte — über die Pflanze gehen kann, deren Assimilationsmaximum bekanntlich im Rot liegt. In der Tat hat LEES für Spinnmilben nachgewiesen, daß für die Diapauseauslösung bei *Metatetranychus* die Photoperiode der Spinnmilben nicht die der Pflanzen entscheidet, an denen sie gefüttert werden. So wurde die Diapause auch dann unterdrückt, wenn die Spinnmilben bei 16^h Langtag abwechselnd mit zwei Pflanzen gefüttert wurden, deren jede nur 8^h Licht erhielt. Ähnliches soll nach SHULL und MARCOVITCH auch bei *Macrosiphum* zutreffen.

Ob die photoperiodische Wirkung des Lichtes auf die Saisonformenbildung von *Euscelis plebejus* ebenfalls direkt oder auf dem Umweg über den Stoffwechsel der Wirtspflanze erfolgt und damit letztlich nur mittelbar als Nahrungs- bzw. Wachstumsfaktor, müssen weitere Versuche lehren.

4. Vergleich mit dem Saisondimorphismus der Schmetterlinge

Die klare Beherrschung der Saisonformenbildung von *Euscelis* durch die tägliche Licht-Dunkel-Relation während der mittleren Larvenstadien fordert zu einem Vergleich mit den oben erwähnten Verhältnissen bei den saisondimorphen Schmetterlingen heraus, bei denen im Gegensatz dazu die Temperatur der allein regulierende Faktor zu sein scheint. Während aber bei den Zikaden die Wirkung der Tageslänge mit absoluter Präzision und offensichtlich auch völlig allein wirkt, liegen die Verhältnisse bei den Schmetterlingen nicht so klar. Das hat seine Ursache wahrscheinlich in der mehr oder weniger ausgedehnten Diapause während der Puppenzeit der holometabolen Lepidopteren, die bei der heterometabolen Jasside nicht auftritt. Die Bearbeiter der Saisonformen der Falter sehen deshalb in dem Auftreten von Latenzstadien verschiedener Dauer (lang bei den Winter-, kurz bei den Sommerformen) einen wesentlichen Zug des Saisondimorphismus (WEISMANN, MERRIFIELD, SÜFFERT). Nach der Analyse des ersten bei den Heterometabolen genauer bekannt werdenden Falles, darf man das aber nicht mehr auf den Saisondimorphismus überhaupt verallgemeinern.

Die Temperatur wirkt bei den Schmetterlingen offensichtlich auf zwei Wegen auf die Gestaltung der Saisonformen ein. Einmal unmittelbar auf den in Entwicklung befindlichen Organismus und andererseits mittelbar über Eintritt und Dauer der Diapause, die ihrerseits einen Einfluß auf die Ausprägung der künftigen Imaginalgestalt hat. (Diese allein zeigt die Saisoncharaktere, während bei den Zikaden eines der variablen Merkmale, nämlich der Grad der Pigmentierung, schon an den Larven mehr oder weniger deutlich in Erscheinung tritt.) Deshalb kann man sowohl durch Einwirkung veränderter Temperatur auf die Larven (MERRIFIELD) wie auf die Puppen (WEISMANN, SÜFFERT) Änderungen der prospektiven Saisonform der Schmetterlinge erzielen. Bei den Zikaden ist der Licht-

einfluß dagegen nur in einer bestimmten mittleren Phase der Larvalentwicklung wirksam (— während die Temperatur nur das Tempo, nicht das Ergebnis der Entwicklung beherrscht).

Im Zusammenhang mit diesen Feststellungen bei *Euscelis plebejus* legen die neuen, oben referierten Befunde englischer und russischer Autoren über die regulative Wirkung der Photoperiode auf die Diapause von Spinnmilben und Schmetterlingen den Verdacht nahe, daß die Tageslänge auch bei der Saisonformenbildung der letzteren eine entscheidende, bisher vielleicht nur übersehene Rolle spielt; denn die Diapause ist ja zweifellos bei der Prägung von Saisonformen von Bedeutung. So könnten durch die Kurztageeinwirkung auf die im Herbst sich entwickelnden *Araschnia*-Raupen die überwinternden Latenzpuppen der *levana*-Form des Frühjahrs (III—IV—V), durch die Langtageeinwirkung auf die im Juni lebenden Raupen die Subitanpuppen der *prorsa*-Generation des Sommers (VII, VIII) bedingt sein. Wie die Verhältnisse bei den oben genannten Spinnmilben und Raupen zeigen, braucht dabei der Faktor Photoperiode den Faktor Temperatur durchaus nicht auszuschließen. Diese kann zusätzlich Einfluß haben, was ja für den Saisondimorphismus der Falter hinreichend bekannt ist. Diese Hypothese wirkt deshalb besonders bestechend, weil nicht nur *Euscelis incisus* und *Araschnia levana* einerseits und *Euscelis plebejus* und *Araschnia prorsa* andererseits jeweils zur gleichen Zeit im Jahre, also unter jeweils gleicher Tageslänge, ihre Larval- und Imaginalphase durchmachen, sondern auch im Freien Intermediärformen (*porima* und *albingensis*) zur gleichen Zeit und mit etwa der gleichen Häufigkeit auftreten, nämlich dann, wenn ihre Larven in Jahren mit warmer Spätsommerwitterung bei schon abnehmender Tageslänge, aber noch vor dem eigentlichen Herbst, zur Entwicklung gelangen. Es soll versucht werden, diese Zusammenhänge durch Aufzucht von *Araschnia*-Raupen bei künstlich varierter Tageslänge zu prüfen. Vielleicht läßt sich dadurch die noch immer fehlende Klarheit in die Beurteilung der auslösenden Ursachen des Saisondimorphismus der Schmetterlinge bringen, die zu einer weiteren Analyse desselben notwendig ist. Erst dann kann auch nachgeprüft werden, ob die von A. WEISMANN angestellten Spekulationen über Phylogenie und Bedeutung des Saisondimorphismus heute noch haltbar sind, oder ob der Saisondimorphismus letzten Endes nicht viel mehr ist als das sichtbare Ergebnis des wechselnden Einflusses saisonabhängiger Umweltfaktoren auf den Stoffwechsel von Insektenarten mit besonders breiter ökologischer Varianz.

Es liegt nahe zu vermuten, daß der Saisondimorphismus anderer Zikaden (*Circulifer tenellus* Bak. und *Pyrilla perpusilla* Walk.) und der Psylliden der *Psylla piri*-Gruppe ebenfalls im wesentlichen von der während der Larvalentwicklung herrschenden Tageslänge induziert wird, zumal auch bei ihnen die Frühjahrsformen dunkler, die Sommerformen stets heller pigmentiert sind. Ähnliches gilt vielleicht auch für die Miriden, wenngleich

hier auch die Nahrungsqualität eine entscheidende, u. U. aber ebenfalls photoperiodisch gesteuerte Rolle spielt.

Zusammenfassung

Durch statistische Untersuchung eines größeren Sammlungsmaterials (über 1100 Ex.), systematische Kontrollfänge an bestimmten mitteldeutschen Fundorten und wiederholte Durchzüchtung (auch über mehrere Generationen) wird nachgewiesen, daß die 1806 von FALLÉN bzw. 1858 von KIRSCHBAUM beschriebenen Jassiden (*Homoptera Auchenorrhyncha*) *Euscelis plebejus* und *Euscelis incisus* nicht Arten, sondern lediglich die Sommer- (forma *plebejus*) und Frühjahrsform (forma *incisus*) einer, nun als *Euscelis plebejus* Fall. zu bezeichnenden Art darstellen. Die beiden Saisonmodifikationen unterscheiden sich durch hellere und dunklere Pigmentierung, größere oder geringere Körper- (und Flügel-) Maße, vor allem aber durch den größeren oder geringeren Umfang der bandförmig flachen Penisspitze. Diese trägt bei der Sommerform distale Loben und laterale, mehr oder weniger lange Dornen, die der Frühjahrsform weitgehend fehlen. Mit Hilfe künstlich varierter Tag-Nacht-Länge (Dunkelhauben) wird gezeigt, daß die Ausprägung dieser untereinander durch hohe positive Korrelationen verbundenen Saisoncharaktere ausschließlich von der während der mittleren Larvenstadien (L_2 — L_4) herrschenden Photoperiode induziert werden, während die Höhe der Temperatur — im Gegensatz zu den Schmetterlingen — lediglich das Tempo, nicht aber das Ergebnis der Entwicklung beeinflußt. Damit übereinstimmend entwickelt sich im Freien die *incisus*-Form des Frühjahrs während der Kurztagbeleuchtung im Herbst und Frühjahr, die *plebejus*-Form des Hochsommers bei dem Langtaglicht um die Sommersonnenwende (Juni); und in Jahren mit langem warmen Spätsommer und Herbst Zwischenformen (die ökologischen Rassen *E. pl. albingensis* und *E. pl. subplebejus* W. WAGNERS) bei bereits abnehmender Tageslänge im Spätsommer.

Im Anschluß an diese Befunde werden bei verwandten Arten etwa bestehende ähnliche Saisondimorphismen, der systematische und biologische Wert des „Schloß-Schlüssel-Prinzips“ sowie die Rolle der Photoperiodizität im Tierreich speziell bei Insekten diskutiert und die Vermutung ausgesprochen, daß diese auch beim Saisondimorphismus der Schmetterlinge neben dem Temperatureinfluß eine wichtige Rolle spiele.

Zum Schluß ist es mir ein herzliches Bedürfnis, allen denen zu danken, die mich bei der Durchführung dieser Untersuchung unterstützt haben: besonders dem führenden deutschen Zikadenspezialisten, Herrn W. WAGNER, Hamburg, für seine zahlreichen Hinweise und die Überlassung wertvollen Materials und meinem Chef, Herrn Professor Dr. G. BECKER, Quedlinburg, für sein freundliches Interesse und die wohlwollende Förderung der praktischen Zuchtversuche, aber auch meinen Mitarbeiterinnen Frau G. von WANGELIN, Fräulein E. SIMON, M. STRAUB und B. WACHSMUTH für getreuliche Hilfe bei der Durchführung der Zuchten und der Auswertung des Materials, sowie meinen Kollegen Herrn Dr. MATTHIAS für mancherlei Ratschläge, insbesondere bei den Aufnahmen, und Herrn Dr. UNGER für Beratung bei der statistischen Auswertung.

Literaturverzeichnis

- BONNEMaison, L., Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les aphidinae. Ann. Inst. nat. Rech. agron., Sér. C, Ann. Épiphyt., 2, 1—380, 1951.
- DANILYEVSKY, A. S., Photoperiodic reactions of insects in conditions of artificial illumination (in Russian). Dokl. Akad. Nauk. S.S.R., (N. S.), 60, 481, 1948.

- DAVIDSON, J., On the occurrence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis* L. with special reference to the influence of environmental factors. Ann. appl. Biol., **16**, 104—134, 1929.
- DICKSON, R. C., Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. Ann. ent. Soc. Amer., **42**, 511, 1949.
- DORFMEISTER, G., Über die Einwirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewandter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitth. naturw. Ver. Steiermark, 2. Hft., p. 99—108, 1864.
- DROSIHN, J., Über Art- und Rassenunterschiede der männlichen Kopulationsapparate von Pieriden (Lep.). Ent. Rdsch., **50**, 1—93, 1933.
- EMDEN, F. VAN, The male genitalia of Diptera and their taxonomic value. Trans. IX. Intern. Congr. Entomol., **2**, 22—25, 1953.
- HAUPT, H., Cicadina. — In: Die Tierwelt Mitteleuropas von Brohmer, Ehrmann, Ulmer. p. 201, 1929.
- HILLS, O. A., The beet leafhopper in the central Columbia River breeding area. J. agric. Res., **55**, 21—31, 1937.
- KENNEDY, J. S. & C. O. BOOTH, Host alternation in *Aphis fabae* Scop. Feeding preference and fecundity in relation to the age and kind of leaves. Ann. appl. Biol., **38**, 35—64, 1951.
- KONTKANEN, P., On the sibling species in the leafhopper fauna of Finland (Homoptera, Auchenorrhyncha). Arch. Soc. Zool. Bot. Fenniae „Vanamo“, **7**, 100—106, 1953.
- KULLENBERG, B., Studien über die Biologie der Capsiden. Zool. Bidr. Upsala, **23** (1944), 1946.
- KUNTZE, H. A., Die Zikaden Mecklenburgs, eine faunistisch-ökologische Untersuchung. Arch. Naturg., N. F., **6**, 299—388, 1937.
- LEES, A. D., Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* Koch (Acarina, Tetranychidae). Ann. appl. Biol., **40**, 449—486, 1953.
- , Diapause and photoperiodism in the fruit tree red spider mite (*Metatetranychus ulmi* Koch). Nature, London, **166**, 874, 1950.
- MARCHAND, H., Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. Beitr. Entomol., **3**, 116—162, 1953.
- MARCOVITCH, S., The migration of the Aphidiidae and the appearance of sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. J. agric. Res., **27**, 513 bis 522, 1924.
- MEISENHEIMER, J., Geschlecht und Geschlechter I, Bd. Jena, 1921.
- MELICHAR, L., Cicadinen (Hemiptera-Homoptera) von Mitteleuropa. Berlin, 1896.
- MERRIFIELD, F., Experimental Entomology. Factors in seasonal dimorphism. I. Congr. Int. Entom. Bruxelles, 1910, **2**, 433—448, 1911.
- MICHALK, O., Über den Färbungswandel einiger Heteropteren, *Eurydema ornatum* L. und *E. oleraceum* L. Verh. VII. Int. Kongr. Entom., **2**, 1243—1276, 1939.
- MÜLLER, H. J., Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden. Z. Morphol. Okol. Tiere, **38**, 534—629, 1942.
- , Saisondimorphismus bei Arten der Gattung *Euscelis*. Bombus, **40**, 173—174, 1947.
- , Über das Schlüpfen der Zikaden aus dem Ei. Zoologica, **103**, 1951.
- MÜLLER, H. J. & K. UNGER, Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Schwarzen Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. I. Massenwechsel 1949 in Quedlinburg. Züchter, **21**, 1—30, 1951.
- QUADRI, M. A. H. & A. AZIZ, Biology, life-history and external and internal anatomy of *Pyrrilla perpusilla* Walker. On Indian insect types, II. Aligarh Muslim University Publ. (zool. Ser.) Aligarh, India, 1950.
- RABELEER, W., Die Tiergesellschaften hannoverscher Talfettwiesen (*Arrhenatheretum elatioris*). Mitt. florist. soziol. Arb. Gem., N. F., **3**, 130—140, 1952.

- READIO, P. A., The ovipositors of the Cicadellidae. *Kansas Univ. Sci. Bull.*, **14**, 213, bis 298, 1922.
- RIBAUT, H., Homoptères Auchénorhynques. I. Thysphlocybidae. In: *Faune de France*, **31**, Paris, 1936.
- , Homoptères Auchénorhynques. II. Jassidae. In: *Faune de France*, **57**, Paris, 1952.
- SCHAEFER, H. A., Biologische und ökologische Beobachtungen an Psylliden (Hemiptera). *Verh. Naturf. Ges. Basel*, **60**, 25—41, 1949.
- SCHIEMENZ, H., Zum Farbwechsel bei heimischen Heteropteren unter besonderer Be- rücksichtigung von *Palomena* MÜLS. & REY. *Beitr. Entomol.*, **3**, 359—377, 1953.
- SHULL, A. F., Control of gamic and parthenogenetic reproduction in winged aphids by temperature and light. *Z. ind. Abst.-Vererb. lehre*, **55**, 108—126, 1930.
- , The effect of intensity and duration of light and duration of darkness, partly modified by temperature upon wing-production in aphids. *Arch. Entw.-mech.*, **115**, 825—851, 1929.
- SMITH, L. M., Growth, reproduction feeding and wing development of the mealy plum aphid in relation to climatic factors. *J. agric. Res.*, **54**, 345—364, 1937.
- SPEYER, W., Der Apfelblattsauger. *Monogr. Pflanzensch.* **1**, Berlin, 1929.
- SÜFFERT, F., Bestimmungsfaktoren des Zeichnungsmusters beim Saisondimorphismus *Araschnia levana-prorsa*. *Biol. Zbl.*, **44**, 173—188, 1924.
- TISCHLER, W., Untersuchungen über Wanzen an Getreide. *Arb. physiol. angew. Ent.*, **4**, 193—231, 1937.
- , Zur Ökologie der wichtigsten in Deutschland an Getreide schädlichen Pentatomiden. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **34**, 347—366, 1938.
- WAGNER, E., Umfärbungen von Imagines und Saisondimorphismus bei Arten der Gattung *Stenodema* LAP. und Verwandten (Heteropt. Miridae). *Entomon*, **1**, 30 bis 36, 1949.
- WAGNER, W., Die Zikaden des Mainzer Beckens. *Jahrb. Nass. Ver. Naturk.*, **86**, 77 bis 212, 1939.
- , Die deutschen Arten der Gattung *Oncopsis* Burmeister. *Verh. Ver. naturw. Heimat- forsch. Hamburg*, **30**, 1—25, 1949.
- , Die salicicolen *Macropsis*-Arten Nord- und Mitteleuropas. *Notul. ent.*, **30**, 81 bis 114, 1950.
- , Verzeichnis der bisher in Unterfranken gefundenen Zikaden (Homoptera auchen- norrhyncha). *Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg*, **33**, 1—60, 1951.
- WAY, M. J. & B. A. HOPKINS, The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. (Lepidoptera). *J. exp. Biol.*, **27**, 365, 1950.
- WEISMANN, A., Studien zur Descendenz-Theorie. I. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig, 1875.
- WILLE, H. P., Untersuchungen über *Psylla piri* L. und andere Birnblattsaugerarten im Wallis. *Diss. Zürich*, 1950.