

Untersuchungen zur Embryonalentwicklung der Zikaden *Javesella pellucida* (FABRICIUS, 1794) (Delphacidae) und *Macrosteles sexnotatus* (FALLÉN, 1806) (Cicadellidae)

Schöpke, Holger

Zusammenfassung:

Im Ergebnis von Laborversuchen mit Embryonen von *Javesella pellucida* (FABR.) und *Macrosteles sexnotatus* (FALL.) wurden Aussagen über den Verlauf der Embryonalentwicklung der beiden Zikadenarten gewonnen. Es erfolgte eine Beschreibung der lichtmikroskopisch sichtbaren Entwicklungsstadien. Darüber hinaus wurden die Thermalkonstanten und die Größenzunahme im Verlauf der Embryonalentwicklung bestimmt. Aus der Entwicklung der Eigößen kann auf eine unterschiedliche Strategie der Wasseraufnahme der beiden Arten im Eistadium geschlossen werden.

1. Einleitung

Im Rahmen von Untersuchungen zum Einfluß von Trockenstreß auf die Embryogenese einiger Zikadenarten wurden auch Aussagen zur Eientwicklung der Delphacide *Javesella pellucida* (FABRICIUS, 1794) und der Cicadellide *Macrosteles sexnotatus* (FALLÉN, 1806) benötigt. Zur Beschreibung der unter Wassermangel auftretenden Entwicklungsphasen wurde die Embryogenese dieser beiden Arten deshalb unter ausreichendem Wasserangebot näher untersucht. Ziel war dabei eine Einteilung in einfach erkennbare Entwicklungsstadien. Außerdem sollten Aussagen zur Entwicklungsdauer und zum Prozeß der Wasseraufnahme erhalten werden.

2. Methode

Damit für die Versuche ausreichend zeitpunktgleiche Eiablagen zur Verfügung standen, wurden Stammzuchten der untersuchten Zikadenarten mit Sommergerste (*Hordeum distichon* L.) als Wirtspflanze angelegt. Dabei wurde die Methode der Röhrenzucht (vgl. MÜLLER 1954, 1973; WITSACK 1985; KRÜGER, KRÜGER & SCHÖPKE 1988) angewandt. Zur Einhaltung standardisierter Bedingungen und zur Beobachtung der Embryogenesestadien war es notwendig, die Untersuchungen außerhalb der Wirtspflanzen durchzuführen. Zeitlich definierte Eiablagen von *J. pellucida* und *M. sexnotatus* wurden aus dem Pflanzenmaterial herauspräpariert und nach WITSACK (1970, 1985) in Blockglasschälchen mit abgekochtem Leitungswasser überführt. Die Eientwicklung erfolgte dabei untergetaucht. Die Versuche wurden bei konstant $20,0 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,2 \text{ K}$ und einer Luftfeuchtigkeit von 45-50% unter Langtagbedingungen (Licht: 16 h) durchgeführt. Die Beobachtung der Eientwicklung erfolgte mit dem Auflichtmikroskop "TECHNIVAL" von Carl-Zeiss-Jena bei einer Vergrößerung von 20x bis 80x. Zur Verbesserung der Lichtausbeute

wurde mit einem Spiegel unter dem Objekt gearbeitet. Die Eigrößen wurden mittels Okularmeßplatte 1:100 ermittelt.

Die untere Entwicklungsschwelle (LDT = "lower development temperature") wurde zunächst mit jeweils einem Testansatz grob bestimmt. Danach erfolgten für jede Art drei Versuchsreihen, bei denen die Temperatur nach 5 Tagen um ein Kelvin abgesenkt und Eier mit stagnierender Entwicklung erfaßt wurden.

3. Ergebnisse

3.1. Entwicklungsstadien

Die Embryonalentwicklung wird in der vorliegenden Arbeit als der Entwicklungsabschnitt der Ontogenese zwischen Eiablage und vollständigem Schlupf des Embryos aus den Eihüllen verstanden. Bei der Festlegung der verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung wurden morphologisch und topologisch sichtbare Zustände im Ei berücksichtigt. Als Indikatoren für ein Entwicklungsstadium wurden die Lage und Form des Embryos und seiner Organe genutzt. Von indikatorischer Bedeutung waren auch Lage und Form der Endosymbionten im Ei, der Zustand des Dotters und Merkmale der Eihülle. Bei der Beschreibung konnte auf Untersuchungen an anderen Zikadenarten zur Initiation der Embryonalentwicklung (SCHWEMMLER et al. 1989), zur Anatrepsis (SANDER 1967), zur Endosymbiose (ERMISCH 1960; KÖRNER 1969, 1978), zu Differenzierungsleistungen des Embryos (SANDER 1959, 1960; VOGEL 1982), zu Aero-Mikropylarsystem und Evolutionstrends (COBBEN 1965), sowie zum Schlupf (MÜLLER 1951) zurückgegriffen werden.

Im Ergebnis der Untersuchungen an 183 Eiern konnten für *J. pellucida* (inklusive Schlupf) zehn deutlich unterscheidbare Entwicklungsstadien ermittelt werden. Bei der Entwicklung von *M. sexnotatus* konnten insgesamt sieben Entwicklungsstadien unterschieden werden (n = 139).

Embryonalentwicklung bei *J. pellucida*

Nachfolgend werden die einzelnen Stadien der Embryonalentwicklung von *J. pellucida* beschrieben und in Tafel 1 halbschematisch dargestellt. Die [Abkürzungen] entsprechen der Darstellung in Tafel 1.

Stadium I - frisch abgelegtes Ei, ca. 4 h nach Ablage

Der Dotter ist undifferenziert und durchsichtig, der Symbiontenballen [Sb] liegt am hinteren Eipol als kugeliges, farbloses und lichtbrechendes Gebilde.

Stadium II - ca. 24 h nach Eiablage

Der Dotter ist weitgehend undifferenziert, im Rahmen der Blastodermdifferenzierung hat sich ein Keimstreif [Ks] gebildet, der sich von der dorsal am hinteren Eipol gelegenen Germinationszone bis zum Symbiontenballen geschoben hat.

Tafel 1

Stadien der Embryonalentwicklung von *Javesella pellucida*

Sb... Symbiontenballen Ks... Keimstreif A... Auge Kk... Kopfkegel

(schematisch nach lichtmikroskopisch deutlich sichtbaren Merkmalen
am lebenden Ei)

┌
0,1 mm

<p>Stadium I</p>  <p style="text-align: right;">Sb</p> <p>ca. 4 h nach Ablage</p>	<p>Stadium II</p>  <p style="text-align: right;">Ks</p> <p>ca. 24 h nach Ablage</p>	<p>Stadium III</p>  <p style="text-align: right;">Ks</p> <p>ca. 2 d nach Ablage</p>
<p>Stadium IV</p>  <p>ca. 3 d nach Ablage</p>	<p>Stadium V</p>  <p>ca. 4 d nach Ablage</p>	<p>Stadium VI</p>  <p style="text-align: right;">Sb</p> <p>5-6 d nach Ablage</p>
<p>Stadium VII</p>  <p style="text-align: right;">A Sb</p> <p>7-11 d nach Ablage</p>	<p>Stadium VIII</p>  <p style="text-align: right;">A Sb</p> <p>10-12 d nach Ablage</p>	<p>Stadium IX</p>  <p style="text-align: right;">Kk</p> <p>12-14 d nach Ablage</p>

Stadium III - ca. 2 d nach Eiablage © Miteuropa e.V. - download unter www.biologiezentrum.at

Die Invagination des Keimstreifes in den Dotter ist vollzogen. An der Spitze des Keimstreifes hat sich der noch farblose Symbiontenballen in Richtung des vorderen Eipoles bewegt. An der Dottoberfläche sind erste Furchungen zu erkennen.

Stadium IV - ca. 3 d nach Eiablage

Der Symbiontenballen hat den apikalen Eipol erreicht und ist schwach rötlichgelb gefärbt. Der Keimstreif ist durch zunehmende Dotterdifferenzierung nur noch undeutlich sichtbar.

Stadium V - ca. 4 d nach Eiablage

Der kugelige Symbiontenballen hat durch Pigmentgranula eine, auch mit bloßem Auge erkennbare, intensiv ziegelrote Farbe angenommen. Eine erste Differenzierung des Embryos in Kopf-, Thorax- und Abdominalregion ist erkennbar. Die Scheitelregion beginnt sich zu färben.

Stadium VI - ca. 5-6 d nach Eiablage

Der Symbiontenballen ist ± eiförmig deformiert, etwas in Richtung des hinteren Eipols verschoben und scheint vom Embryo umwachsen zu sein. Der Embryo ist in seiner Gestalt kontrahiert und weitere Differenzierungen im Thoraxbereich (Extremitätenanlagen) und Kopfbereich (Mundkegel) sind deutlich erkennbar.

Stadium VII - ca. 7-11 d nach Eiablage

Die Ausrollung des Embryos aus dem Dotter ist durch eine einfache Drehung um die Medianachse erfolgt. Der Kopf des Embryos befindet sich jetzt in Apikallage, hat einen deutlich erkennbaren Mundkegel und kleine rote Augenflecke [A]. Das transitorische Mycetom ist noch als rundlicher Ballen im Abdomen erkennbar.

Stadium VIII - ca. 10-12 d nach Eiablage

Die Augenflecke sind inzwischen groß und rot. Das transitorische Mycetom ist im Abdomen nicht mehr kompakt geballt, die Färbung verteilt sich im Hinterleib. Eine Hinterleibssegmentierung ist angedeutet.

Stadium IX - ca. 12-14 d nach Eiablage

Im Kopfkegel [Kk] sind die Sinnesgruben und in den Augen die Ommatidien erkennbar. Die Segmentierung aller Extremitäten ist abgeschlossen, Darm- und Herzbewegungen sind erkennbar.

Schlupf - ca. 14 d nach Eiablage

Das Chorion wird am apikalen Ende aufgesprengt und der Embryo drängt sich durch schlängelnde Bewegungen daraus hervor. Mit der Abdomenspitze noch in der Eihülle, sprengt er die Embryokutikula, die an der Spitze der Eihülle hängenbleibt. Beim Schlupf unter Wasser sterben die Larven allerdings spätestens nach Abwurf der Embryokutikula.

Tafel 2

Stadien der Embryonalentwicklung von *Macrosteles sexnotatus*

Sb... Symbiontenballen
Ks... Keimstreif
Sp... Schlupfspalt

R... "Rüssel"
A... Auge
Bl... Schlupfblase
Ab... Abdomen

(schematisch nach lichtmikroskopisch deutlich sichtbaren Merkmalen
am lebenden Ei)

└─┬─┘
0,1 mm

Stadium I



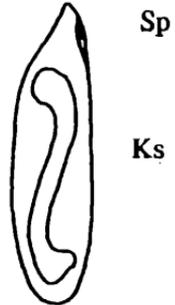
ca. 5-24 h nach Ablage

Stadium II



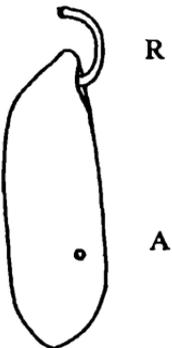
ca. 2 d nach Ablage

Stadium III



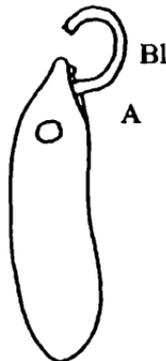
3-4 d nach Ablage

Stadium IV



5-8 d nach Ablage

Stadium V



8-12 d nach Ablage

Stadium VI



12-14 d nach Ablage

Embryonalentwicklung bei *M. sexnotatus*

Die Festlegung der Entwicklungsstadien erfolgte entsprechend der schon bei *J. pellucida* aufgeführten Kriterien und unter gleichen Haltungsbedingungen der Eier. Eine halbschematische Darstellung der Embryogenesestadien ist in Tafel 2 ersichtlich.

Stadium I - ca. 5 h - 1 d nach Eiablage

Der Dotter ist weitgehend undifferenziert, das Ei hyalin, schlaff und plastisch verformbar. Der Symbiontenballen [Sb] ist kurz nach der Ablage noch als kugeliges Gebilde sichtbar.

Stadium II - ca. 2 d nach Eiablage

Die Furchung des Dotters hat eingesetzt. Auf der Dorsalseite des Eivorderpols ist der noch geschlossene Schlupfspalt des Chorions bereits erkennbar. Im dorsalen Teil des Eihinterpols ist auf der Dotteroberfläche eine vom Grundriß herzförmige Keimscheibe (Germinationszone) zu sehen. Von hier aus wächst der Keimstreif [Ks] bogenförmig, in Richtung Apikalpol des Eies, in den Dotter.

Stadium III - ca. 3-4 d nach Eiablage

Die Dotterfurchung erstreckt sich über die ganze Oberfläche. Der Embryo liegt (lateral gesehen) S-förmig im Dotter. Auf der Innenseite des Chorions sind Anfänge einer milchigen Trübung erkennbar. Der Symbiontenballen ist und bleibt ungefärbt und sehr schwer erkennbar. Der noch geschlossene Schlupfspalt [Sp] ist bereits erkennbar.

Stadium IV - ca. 5-8 d nach Eiablage

Im Gegensatz zu den vorherigen Stadien ist eine deutliche Zunahme des Eidurchmessers zu verzeichnen. Das Ei ist, offensichtlich durch Wasseraufnahme, sehr prall geworden. Die Schicht unter dem Chorion ist völlig getrübt und der Embryo nicht mehr erkennbar. Der Schlupfspalt des Chorions ist in diesem Stadium bereits fein gerissen. Gegen Ende des Stadiums ist teilweise die Ausbildung eines kleinen Augenflecks [A] in der Nähe des caudalen Eipols zu verzeichnen. Weiterhin kommt es im Bereich des Schlupfspaltes zur Bildung eines "Rüssels" [R] (vgl. Diskussion).

Stadium V - ca. 8-12 d nach der Eiablage

Die Ausrollung des Embryos aus dem Dotter ist durch eine Drehung um die Medianachse und eine zusätzliche Torsion um die Körperlängsachse erfolgt. Der Augenfleck ist jetzt im apikalen Bereich des Eies sichtbar. Der Schlupfspalt ist deutlich differenziert. Gegen Ende des Stadiums ist er geöffnet, und die Schlüpfblase [Bl] dringt aus ihm hervor. Der "Rüssel" hat seine größte Ausdehnung (bis zu 1/3 der Eilänge) und kann zusätzlich gerollt sein.

Stadium VI - ca. 12-14 d nach der Eiablage

Das Ei befindet sich im Stadium der "Schlupfkrümmung". Dabei ist der Schlupfspalt im Chorion stark geweitet bis geöffnet und der Kopf des Embryos etwas dorsal abgewinkelt. Die Augen sind groß und die Ommatidien erkennbar. Am caudalen Eipol sind Abdomenbewegungen des Embryos festzustellen. Die trübe Schicht unter dem Chorion ist dort im Ventralbereich meist aufgelöst und es bildet sich ein hyalines "Fenster" durch das das Abdomen [Ab] erkennbar ist. Der "Rüssel" kann in diesem Stadium zum Teil abgefallen oder aufgespalten sein.

Schlupf - ca. 14 d nach der Eiablage

Nach dem Platzen der Schlüpfblase drängt der Embryo mit peristaltischen Bewegungen durch den schon geöffneten und von der Schlüpfblase geweiteten Schlupfspalt des Chorions. Die Embryokutikula wird zum Teil schon innerhalb, teilweise aber auch erst nach vollständigem Verlassen der Eihüllen gesprengt.

3.2. Dauer der Embryogenese

Unter den in Kap. 2 beschriebenen Bedingungen wurde die mittlere Entwicklungsdauer der Embryonen beider Zikadenarten und die bis zum Schlupf notwendige Temperatursumme bestimmt.

Tab. 1. Mittlere Entwicklungsdauer der Embryonen der untersuchten Zikadenarten bei 20 °C und Temperatursumme bis zum Schlupf.

Zikadenart	Entwicklungs-dauer D [d] ± s	Temp.- Summe	n
<i>Javesella pellucida</i>	14,6 ± 1,3	292	25
<i>Macrosteles sexnotatus</i>	14,1 ± 1,0	282	46

Für den Vergleich der Beziehung zwischen Entwicklungszeit und Temperatur bei unterschiedlichen Taxa werden nach HONEK & KOKOUREK (1990) oft die Thermalkonstanten LDT ("lower development temperature" = untere Temperaturschwelle) und SET ("sum of effective temperatures" = effektive Temperatursumme) herangezogen. Während die LDT den Nullpunkt der Entwicklung darstellt, ist die SET als universales Maß für die biologische Entwicklungszeit zu bezeichnen. Die Thermalkonstanten können für Entwicklungsabschnitte bestimmter Taxa, Populationen, oft aber auch Morphen und Geschlechter spezifisch sein.

Für *J. pellucida* und *M. sexnotatus*, wurden die LDT experimentell bestimmt und daraus die effektiven Temperatursummen (SET) für die Dauer der Eientwicklung als Summe der über den LDT liegenden Tagestemperaturen berechnet. HONEK & KOKOUREK (1990) geben als Einheit der SET [dd]= day degree an. Da Temperatursummen aber physikalisch einwandfrei in [K]= Kelvin angegeben werden, soll hier die Einheit [dK]= day Kelvin verwandt werden.

$$SET = D \cdot (T - LDT)$$

SET effektive Temperatursumme [dK]

D Entwicklungsdauer [d]

T Temperatur während der Eientwicklung [C]

LDT untere Temperaturschwelle [C]

Die Ergebnisse werden in Tab. 2 dargestellt.

Tab. 2: Ermittelte Thermalkonstanten von *J. pellucida* und *M. sexnotatus*

Zikadenart	LDT [C]	SET [dK]	n
<i>Javesella pellucida</i>	7,8	178,0	60
<i>Macrosteles sexnotatus</i>	9,9	142,5	56

3.3. Eigrößen im Verlauf der Embryogenese

Die größten Eilängen und Eiquerschnitte von *J. pellucida* und *M. sexnotatus* wurden bis zum 10. Tag der Entwicklung gemessen und die Zunahmerate im Vergleich zur Ablagegröße über die Beziehung

$$I\% = I_t / I_0 - 1 * 100\%$$

errechnet (I% Längenzunahmerate, I_t Eilänge zum Zeitpunkt t, I_0 Eilänge zum Ablagezeitpunkt).

Wie Abb. 1 und 2 zeigen, nimmt der Eidurchmesser (Eibreite) im Verlauf der Embryonalentwicklung in größerem Umfang zu als die Länge der Eier. Während Eier von *J. pellucida* vom ersten Tag beginnend mehr oder weniger kontinuierlich anschwellen, ist bei *M. sexnotatus* im eingerollten Zustand vom vierten zum fünften Tag nach der Eiablage eine überproportional höhere Breitenzunahme zu verzeichnen, als vor- und nachher.

Die Schwankung der Eigrößenmittel bei *J. pellucida* vom 6. bis 8. Tag, resultiert wahrscheinlich aus der zu diesem Zeitpunkt stattfindenden Ausrollung der Embryonen (vgl. Kap. 3.1.). Die negative "Zunahmerate" der Eibreite von *M. sexnotatus* in den ersten zwei Tagen ist durch die bei der Ablage in das Pflanzengewebe auftretende Abflachung der Eier zu erklären, die erst nach Schwellung und Wasseraufnahme aufgehoben wird.

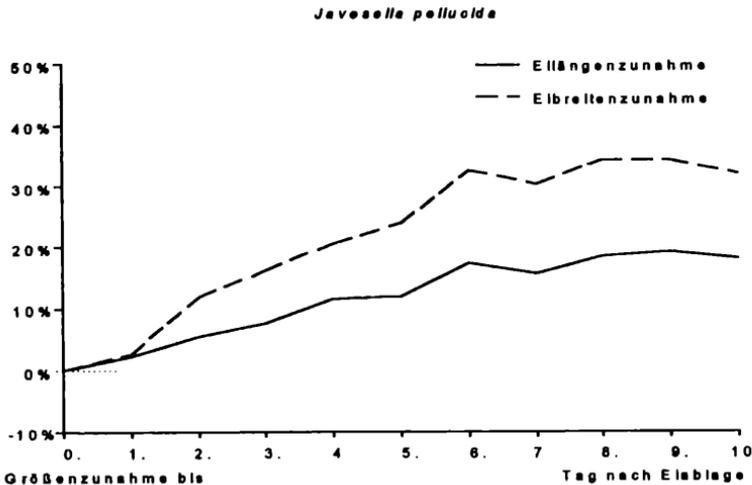


Abb. 1: Größenzunahmeraten der Eier von *J. pellucida* bis zum 10. Tag nach der Eiablage.
n = 41

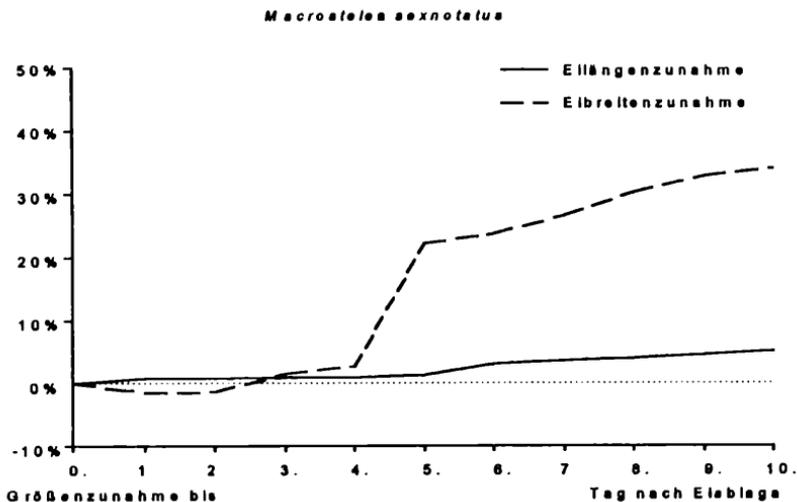


Abb. 2: Größenzunahmeraten der Eier von *M. sexnotatus* bis zum 10. Tag nach der Eiablage.
n = 19

In Anlehnung an TANAKA (1986) ist es möglich, aus der Veränderung der Eigröße Aussagen über den Prozeß der Wasseraufnahme im Verlauf der Embryogenese zu gewinnen. Aus diesem Grund wurde die Veränderung der Eigröße bis zum 10. Tag nach der Eiablage näher untersucht. Nach dem Test der Grunddaten auf Normalverteilung wurde für die gemittelte Eigröße jedes Tages der Vertrauensbereich auf dem 95%, 99% und 99,9% Niveau bestimmt und dieser auf eine Überschneidung mit dem Vertrauensbereich des Größenmittels des Vortages getestet.

Bei *M. sexnotatus* konnte zum fünften Tag nach der Eiablage ein echter Unterschied der Eibreite zum Vortag auf dem 99,9% Niveau nachgewiesen werden. Die Zugehörigkeit der restlichen Werte und auch der aufeinanderfolgenden Eigrößen von *J. pellucida* zur gleichen Grundgesamtheit konnte nicht ausgeschlossen werden.

Damit ergibt sich für *M. sexnotatus* im Unterschied zu *J. pellucida* eine periodische Wasserabsorption.

4. Diskussion

Aufgrund der vollständigen Blastokinese ist die Embryonalentwicklung von *M. sexnotatus* dem jassiden Typ zuzuordnen, während die Embryogenese von *J. pellucida* durch die unvollständige Embryorotation dem delphaciden Typ zuzuordnen ist (vgl. COBBEN 1965).

Besonders auffällig erscheint bei *M. sexnotatus* die Bildung eines hier als "Rüssel" bezeichneten Gebildes im Embryogenesestadium IV-VI. Die Bildung konnte sowohl bei untergetauchten Eiern, als auch bei Eiern, die sich auf feuchtem Filterpapier entwickelten, nachgewiesen werden. Auch bei Untersuchung der Entwicklung im Pflanzengewebe wurden regelmäßige Reste des im Trockenzustand sehr zerbrechlichen "Rüssels" gefunden. Dies ist um so erstaunlicher, als MÜLLER (1951) und auch WITSACK (1985) diese Gebilde bei ihren Ausführungen zu *M. sexnotatus* nicht erwähnen.

COBBEN (1965) beschreibt ähnlich aussehende Gebilde als Atmungshörner bzw. Plastrone bei Eiern der Tettigometridae (Auchenorrhyncha), Acanaloniidae (Auchenorrhyncha) und Nepidae (Heteroptera) wo sie die Funktion der Plastron-Atmung in untergetauchtem Zustand übernehmen. Allerdings sind diese jeweils Bildungen des Chorions und bei der Eiablage schon vorhanden, was auf den hier beschriebenen "Rüssel" nicht zutrifft.

Vielmehr scheint es sich hier um erstmals von HEADY & NAULT (1984) bei einigen Zikadenarten beschriebene Mikrofilamente zu handeln. Das sind wachsartige Ausscheidungen, die möglicherweise einer Wachsschicht unter dem Chorion ("primary wax layer") zuzuordnen sind und deren Funktion bislang nur vermutet werden kann. HEADY & NAULT (1984) führen hierzu die Abdeckung einer Hydropylarregion auf der Eioberfläche, Repellentien-Funktion gegen Eiparasiten oder Marker-Funktion für eiablegende Weibchen als Möglichkeiten an. Eine Hypothese zur Entstehung soll an dieser Stelle hinzugefügt werden. Da die Bildungen bei *M. sexnotatus* meist im Zusammenhang mit einer Schwellung des Eies durch Wasseraufnahme auftraten, ist es durchaus möglich, daß durch den erhöhten Innendruck im Ei Wachspartikel durch die Mikropyle gepreßt werden und sich außen am Chorion anlagern. Durch Verfolgung des Vorganges unter Trockenstreß könnten weitere Aussagen dazu gewonnen werden.

Als ein weiterer Unterschied zur letzten Phase der Embryonalentwicklung bei *J. pellucida* ist festzustellen, daß die Larven von *M. sexnotatus* nicht nur unter Wasser schlüpfen können, sondern die Junglarven mit einer hydrophoben Lipidschicht umgeben sind, die sie sofort nach Verlassen der Eihüllen an die Wasseroberfläche treibt. Es konnten regelmäßig Larven nach ihrem Schlupf auf der Wasseroberfläche laufend beobachtet werden. Somit wäre für diese Art selbst auf überschwemmten oder staunassen Wiesen eine Entwicklung durchaus möglich.

Ein Vergleich der durchschnittlichen Dauer der Embryonalentwicklung bei 20 °C von *J. pellucida* und *M. sexnotatus* mit der unter gleichen Bedingungen erhobenen Entwicklungsdauer weiterer Zikadenarten ist in Abb. 3 dargestellt.

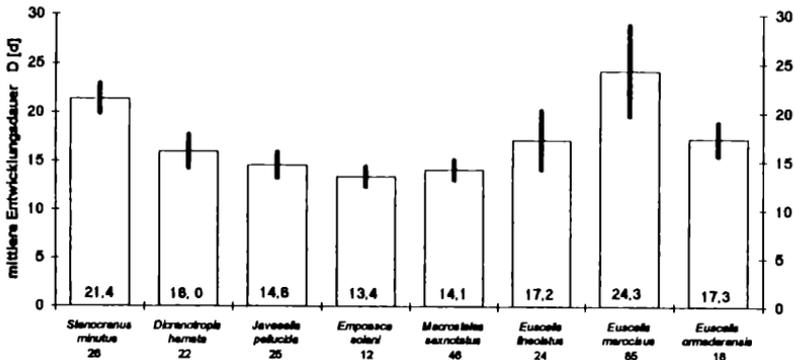


Abb. 3: Mittlere Entwicklungsdauer der Eier verschiedener Zikadenarten bei einer Temperatur von 20 °C.

mittlere Entwicklungsdauer [D] im Fuß der Säulen,
Standardabweichung als schwarze Säule.

Der Vergleich der ermittelten Werte mit Literaturangaben gestaltet sich schwierig, da nach Kenntnis des Autors für Zikaden bisher wenig vergleichbare Ergebnisse veröffentlicht wurden. So untersuchten HOGG (1985) mit *Empoasca fabae* (HARRIS) und SEDLACEK, YEARGAN & FREYTAG (1990) mit *Graminella nigrifrons* (FORBES) vor allem Schädlinge von Kulturpflanzen.

Aus gleichem Anlaß wurde die Biologie der virusübertragenden Zikade *J. pellucida* in den 60iger Jahren von verschiedenen Autoren näher betrachtet. Hier liegen vergleichbare Daten vor.

KISIMOTO & WATSON (1965) geben für *J. pellucida* bei 16-20 °C eine Entwicklungszeit von 14-17 Tagen an.

RAATIKAINEN (1967) hat den frühesten Schlupfzeitpunkt von *J. pellucida* bei mehreren Temperaturen untersucht und gibt dafür folgende Formel an:

$$t = \frac{175,5}{T - 6,4}$$

Dauer der Embryonalentwicklung
Durchschnittstemperatur während der Entwicklungszeit

Für eine Temperatur von 20,0 °C ergäbe das eine Entwicklungszeit von 13,6 Tagen. Wenn berücksichtigt wird, daß RAATIKAINEN den jeweils frühesten Schlupfzeitpunkt einer zeitgleichen Ablage mehrerer Eier zugrundelegt, können seine Ergebnisse durch die hier vorliegenden Untersuchungen bestätigt werden. Der in der Formel angegebene Wert von 175,5 entspricht dabei der SET. Die in der vorliegenden Arbeit für *J. pellucida* und *M. sexnotatus* ermittelten SET sind in Abb. 4 dargestellt und mit Literaturangaben verglichen.

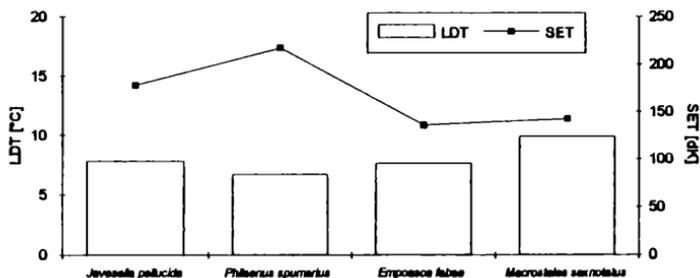


Abb. 4: Darstellung der für *J. pellucida* und *M. sexnotatus* ermittelten Thermalkonstanten im Vergleich zu Literaturangaben für *Philaenus spumarius* (L.) ¹ und *Empoasca fabae* (HARRIS) ².

¹/P Errechnet durch HONEK & KOKOUREK (1990) nach Angaben von
¹ CHMIEL & WILSON (1979) und ² SIMONET & PIENKOWSKI (1980)

HONEK & KOKOUREK (1990) stellen fest, daß bei Insekten die LDT mit steigender SET sinkt und werten dies als Form der Adaptation an eine Verminderung der negativen Einflüsse von Kühleperioden auf die Entwicklungsdauer.

Diese Beziehung zwischen LDT und SET spiegelt sich auch beim Vergleich der Werte in Abb. 4 wieder. So ist tatsächlich festzustellen, daß die eiüberwinternde Zikadenart *M. sexnotatus* eine höhere LDT als die larvalüberwinternde Art *J. pellucida* besitzt.

Im Unterschied zur Eigrößenzunahme bei *Euscelis incisus* (KIRSCHBAUM, 1858) (WITSACK 1981) ist festzustellen, daß bei *J. pellucida* und *M. sexnotatus* der Eidurchmesser deutlich schneller zunimmt als die Eilänge.

Die bei *M. sexnotatus* nachgewiesene überdurchschnittliche Wasseraufnahme vom 4. zum 5. Tag der Eientwicklung findet in der späten Phase der Anatrepsis, vom Stadium III zum Stadium IV statt. Gleichzeitig ist ein Aufreißen des Schlupfspaltes in Stadium IV und der Austritt von Mikrofilamenten am Schlupfspalt zu beobachten. Deshalb ist davon auszugehen, daß erst mit der Öffnung des Schlupfspaltes Wasser in größerem Maße aufgenommen werden kann. Die Absorption dürfte dabei durch die, unter dem Chorion liegende, von MÜLLER (1951) beschriebene Hydropylarregion der Serosakutikula erfolgen. Damit ist wie bei einer Reihe von Orthopterenarten (SHULOV & PENER 1963, ANDO 1972, PICKFORD 1975, LEES 1976, EDNEY 1977, TANAKA 1986) auch bei *M. sexnotatus* eine Korrespondenz der Wasseraufnahme mit dem Erreichen eines bestimmten Entwicklungsstadiums festzustellen.

Wie die Embryonen von *J. pellucida* und *M. sexnotatus* auf die Unterbindung der Wasseraufnahme reagieren, sollen weitergehende Untersuchungen zur Embryonalentwicklung unter Trockenstreß klären.

Literatur

ANDO, Y. (1972): Egg diapause and water absorption in the false melon beetle, *Atrachya menetriesi* FALDERMANN (Coleoptera: Chrysomelidae) - Appl. Ent. Zool., 7, 142-154.

CHMIEL, S. M. & M. C. WILSON (1979)* Estimating threshold temperature and heat unit accumulation required for meadow spittlebug egg hatch. - Env. Ent., 8, 612-614.

COBBEN, R. H. (1965): Das aero-mikropylare System der Homopteren Eier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern (Hom. Auchenorrhyncha) - Zool. Beitr., N. F. 11, 13-69.

EDNEY, E. B. (1977): Water balance in land arthropods. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 282 pp.

ERMISCH, A. (1960): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Endosymbiose der Fulgoroiden mit besonderer Berücksichtigung der Araeopiden. - Z. Morph. Ökol. Tiere, 49, 47-138.

HEADY, S. E. & L. R. NAULT (1984): Leafhopper egg microfilaments (Homoptera: Cicadellidae). - Ann. Ent. Soc. Am., 77, 610-615.

HONEK, A. & F. KOKOUREK (1990): Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants. - Zool. Jb. Syst., 117, 401-439.

KISIMOTO, R. & M. A. WATSON (1965): Abnormal development of embryos induced by inbreeding in *Delphacodes pellucida* FABRICIUS and *Delphacodes dubia* KIRSCHBAUM

(Araeopidae, Homoptera), vectors of European Wheat Striate Mosaic Virus. - J. Invertebrate Path., 7, 297-305.

KÖRNER, H. K. (1969): Die embryonale Entwicklung der symbiontenführenden Organe von *Euscelis plebejus* FALL. (Homoptera-Cicadina). - Oecologia, 2, 319-346.

KÖRNER, H. K. (1978): Intraovarially transmitted symbionts of leafhoppers. - Zool. Beitr., N. F. 24, 59-68.

KRÜGER, H., KRÜGER, W. & H. SCHÖPKE (1988): Synökologische und autökologische Untersuchungen zur Beeinflussbarkeit von Thysanopteren durch N-Applikation. - Diplomarbeit, Pädagog. Hochsch. Köthen, 91 pp.

LEES, A. D. (1976): The role of pressure in controlling the entry of water into the developing eggs of the australian plague locust *Chortoicetes terminifera* (WALKER). - Physiol. Ent., 1, 39-50.

MÜLLER, H. J. (1951): Über das Schlüpfen der Zikaden (Homoptera auchenorrhyncha) aus dem Ei. 2. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden. - Zoologica, 103, 1-41.

MÜLLER, H. J. (1954): Über die Massen- und Pertelartzucht der Jasside *Euscelis plebejus* FALL. (Homoptera Auchenorrhyncha) sowie anderer Pflanzensaftsauger. - Beitr. Ent., 4, 546-552.

MÜLLER, H. J. (1973): Erfahrungen bei der Haltung und Aufzucht von Zikaden (Homoptera: Auchenorrhyncha) für ökologische Untersuchungen. - Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Universität Jena, math.-nat. R. 22, 643-665.

PICKFORD, R. (1975): Water uptake in eggs of *Camnula pellucida* (Orthoptera: Acrididae) and its relationship to embryogenesis. - Can. Ent., 107, 533-542.

RAATIKAINEN, N. (1967): Bionomics, enemies and population dynamics of *Javesella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae). - Ann. Agricult. Fenn., 6, 1-149.

SANDER, K. (1959): Analyse des ooplasmatischen Reaktionssystems von *Euscelis plebejus* FALL (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen. I. Mitteilung: Die Differenzierungsleistungen vorderer und hinterer Eiteile. - Wilhelm Roux' Arch. Entw.-Mech. Org., 151, 430-497

SANDER, K. (1960): Analyse des ooplasmatischen Reaktionssystems von *Euscelis plebejus* FALL (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen. II. Mitteilung: Die Differenzierungsleistungen nach Verlagerung von Hinterpolmaterial. - Wilhelm Roux' Arch. Entw.-Mech. Org., 151, 660-707.

SANDER, K. (1967): Mechanismen der Keimeseinrollung (Anatrepsis) im Insekten-Ei. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg, Suppl. 31, 81-89.

SCHWEMMLER, W., SCHIRPKE, B., BEHRENS, B., DENCHER, N. A. & W. H. SCHRÖDER (1989): Investigations on the initiation of insect embryogenesis by ions (*Euscelidius variegatus* KBM: Cicadina, Homoptera). - Cytobios, 57, 19-32.

SEDLACEK, J.-D., YEARGAN, K. V & P. H. FREYTAG (1990): Effect of temperature on the development of the blackfaced leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). - *Env. Ent.*, **19**, 209-214.

SHULOV, A. & M. P. PENER (1963): Studies on the development of eggs of the desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSKAL) and its interruption under particular conditions of humidity. - *Anti-Locust Bull.*, **41**, 1-59.

SIMONET, D. E. & R. L. PIENKOWSKI (1980)* Temperature effect on development and morphometrics of the potato leafhopper. - *Env. Ent.*, **9**, 798-800.

TANAKA, S. (1986): Uptake and loss of water in diapause and non-diapause eggs of Crickets. - *Physiol. Ent.*, **11**, 343-351.

VOGEL, O. (1982): Development of complete embryos in drastically deformed leafhopper eggs. - *Wilhelm Roux's Arch.*, **191**, 134-136.

WITSACK, W. (1970): Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanz-Formen von Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha). - Dissertation, Fr.-Schiller-Univ. Jena.

WITSACK, W. (1981): Dormanzerscheinungen bei Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha) und ihre ökologische Bedeutung. - Dissertation (B), Fr.-Schiller-Univ. Jena, 165 pp.

WITSACK, W. (1985): Dormanzformen von Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha) und ihre ökologische Bedeutung. - *Zool. Jb. Syst.*, **112**, 71-139, 141-183.

* ...nicht im Original eingesehen

Anschrift des Autors:

Dipl.-Lehrer Holger Schöpke
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Institut für Zoologie
Kröllwitzerstr. 44
06099 Halle/S.