Marburger Entomologische Publikationen Band 1 Heft 7 pp. 155-182 15.6.1982

Zur Phylogenie der Delphacidae LEACH, 1815 (Homoptera Cicadina Fulgoromorpha)

Vorläufige Mitteilung

von

MANFRED ASCHE und REINHARD REMANE

Key-words: Homoptera, Cicadina, Fulgoromorpha, Delphacidae, Phylogenie, Kladistik, Systematik

Abstract:

On the phylogeny of Delphacidae LEACH, 1815 (Homoptera Cicadina Fulgoromorpha): preliminary findings

The opinions on phylogeny and systematics of Delphacidae differ considerably in recent publications. For this reason we started own research work to find out the phylogenetic relationship between the Delphacid-taxa by means of cladistic analysis. The results were: 1. We found no proof, that the "Asiracinae" MUIR (and FENNAH) as a whole are a monophyletic group - all diagnostic characters mentioned by previous authors are clearly symplesiomorphic, no new reliably synapomorphic characters were found. The today Asiracinae thus seem to be remnants of the first evolutionary platform of Delphacidae. Within these "Asiracinae" at least one group seems to be monophyletic: the Ugyopini FENNAH (but without Tetrasteira MUIR and Platysystatus MUIR). They possess a special, probably synapomorphic type of post-tibial spur and of spinulation of first segment of hind-tarsi. - 2. All other, non-Asiracine Delphacids (the Delphacinae of MUIR) constitute a monophyletic group with synapomorphic characters not only in the shape of the

post-tibial spur, but even more in the shape of the male drumming organ and some other structures (for instance venation of hind wing, number and distribution pattern of larval sensory pits on head and antennae). - 3. Within these "Delphacinae" MUIR three well-separated monophyletic groups may be recognized: a) The first of these groups is formed by genera Kelisia FIEB. (in the restricted sense of BEAMER 1951 and WAGNER 1963), and Anakelisia WG., the synapomorphic characters of their taxa are mainly the presence of appendages arising from the ventral base of the anal tube and a fusion of periandrium (theca) and chitinized central part of aedeagus. It's distribution is holarctic, it contains less than 50 species. - b) The second of these groups comprises the genera Stenocranus FIEB. (but many species described in Stenocranus do not belong here), Terauchiana MATS., Embolophora STÅL, and Stenokelisia RIB.. The synapomorphic characters of these genera are a basally diverging process of the periandrium, this periandrium becoming weakly chitinized more distal. The females are ditrysic, i.e. they have developped a separate copulation tract. - c) The "third group" contains all genera except those mentioned before. Its synapomorphic characters are mainly an aedeagus with its central part basally fused with a spot at the base of the periandrium and distally of this reduced to a this-walled tract, and a male drumming organ with vertical S-2-apodemes. - The relationship between these three groups is somewhat uncertain: many characters found in both Kelisiinae and Stenocraninae are symplesiomorphic (for instance, chitinized central part of aedeagus; short, vertical S-2-apodemes of male drumming organ, presence of a-symbionts), no synapomorphic characters were found up to now between these two groups. Whether wax-production (used to protect the eggs deposited in plant tissue) on the ♀ Gl IX and a ringlike rupture line in the egg-shell are synapomorphic characters proving a closer relationship between Stenocraninae and "group three" cannot be decided yet.
Within this "group three" several monophyletic groups of genera may be recognized (a group of genera around Tropidocephala MR.; a small group of three genera with Saccharosydne KIRK., Neomalaxa MUIR and Pseudomacrocorupha MUIR; and a large group containing

all those genera with females possessing "oviduct-glands",i.e. producing in each oviduct a special fluid for protecting the deposited eggs. The relationship between these groups, again, is not yet clear - too many genera have not yet been examined on characters such as oviduct glands, symbiont-set,for instance all "Alohini"-genera.
The classification to be based on these phylogenetical correlations is a matter of personal opinion. We ourselves tend to keep four subfamilies: the Asiracinae (in spite of its paraphyletic status), the Kelisiinae, the Stenocraninae, and - for the "third group" - the Delphacinae (with less taxa comprised than MUIR proposed, but greatly enlarged compared with WAGNER's opinion). These Delphacinae (into which fall most of the genera of MUIR's tribes Tropidocephalini, Alohini and Delphacini and WAGNER's "subfamilies" Jassidaeinae (belonging to the Tropidocephala-subgroup!), Stirominae, Achorotilinae, Chlorioninae, Delphacinae and Criomorphinae, all of which belong to the subgroup with oviduct-glands except for the genera Conomelus FIEB. and Megamelus FIEB.) may be split up in Tribes and Genus-groups after more clarity has been achieved with the phylogenetic relationships within this large,"modern" group of worldwide distribution.

Die heute gebräuchliche Untergliederung der Insektengruppe der Zikaden wurde in den meisten Fällen bereits von im vorigen und zu Beginn dieses Jahrhunderts publizierenden Autoren (z.B.KIRKALDY, MUIR) nach rein klassifikatorischen Kriterien vorgenommen, d.h. für die meisten dieser Untergliederungseinheiten (z.B. Familien, Unterfamilien) wurden zwar diagnostische, aber keinerlei konstitutive Merkmale formuliert. Daher sind bis heute auch die zahlreichen Familien der Fulgoromorpha bis auf eine nicht als jeweils monophyletische Gruppe gesichert, geschweige denn die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen Gruppen geklärt. Aus diesem Kreis bisher die einzige durch zumindest eine Synapomorphie gegenüber allen anderen Taxa mit hoher Wahrscheinlichkeit als monophyletisch gut begründbare Gruppe bilden die heute allgemein als Familie angesehenen Delphacidae. Diese Gruppe unterscheidet sich bekanntlich von allen

anderen Fulgoromorpha durch einen ± polymorphen Chitinsporn, der am distalen Ende der Hintertibie aktiv bewegbar eingelenkt ist. Dieser Posttibialsporn ist in seiner speziellen Lage, Qualität und - soweit heute beurteilbar - seiner in allen untersuchten Delphacidengruppen ähnlichen postembryonalen Entwicklung vermutlich nur einmal evoluiert worden. Hier erweist sich ein bereits von KIRKALDY und MUIR angenommenes diagnostisches Merkmal zugleich als konstitutiv. Die Delphaciden sind weltweit verbreitet und mit ca. 2000 bis heute bekannten Arten die artenreichste Familie der Fulgoromorpha. Dennoch gab es bisher lediglich drei Versuche einer weiteren "phylogenetischen" Untergliederung: 1.) Auf der Grundlage einer bereits von KIRKALDY(1907) vorgeschlagenen Unterteilung der Delphacidae nach der Gestalt des Posttibialsporns entwickelte MUIR 1915 seine Einteilung der Delphaciden in 2 Unterfamilien (Asiracinae und Delphacinae) und einer dieser Unterfamilien (Delphacinae) in drei Triben (Alohini, Tropidocephalini und Delphacini). Diese von MUIR durchaus mit phylogenetischem Anspruch und weltweit für alle damals bekannten Taxa geschaffene Untergliederung ("natural classification") der Delphaciden ist heute insbesondere im anglo-amerikanischen Schrifttum gebräuchlich (vergl. z.B. die zahlreichen Arbeiten von FENNAH, der außerdem 1979 Kriterien für eine weitere Unterteilung der Asiracinae in die beiden Triben Asiracini und Ugyopini publizierte.

2.) 1929 publizierte HAUPT in seiner "Neueinteilung der Homoptera-Cicadina nach phylogenetisch zu wertenden Merkmalen" eine Unterteilung der Delphaciden in vier Unterfamilien: Asiracinae, Tropidocephalinae, Megamelinae und Delphacinae, ohne dabei die von MUIR vorgeschlagene Einteilung überhaupt zu erwähnen oder gar die Berechtigung einer Änderung an diesem System zu diskutieren. Anders als MUIR berücksichtigte HAUPT nur 23 europäische Gattungen, deren Merkmale er in Form einer Bestimmungstabelle publizierte. Die Unterfamilien Megamelinae und Delphacinae unterschied er nach dem Verlauf der Pronotum-Seitenkiele; bei den beiden anderen Unterfamilien treffen die von ihm erwähnten Merkmale ausschließlich auf die Gattung Asiraca LATR. bzw. auf die Gattung Tropidocephala STÅL zu.

3.) Berechtigterweise unzufrieden sowohl mit der MUIR'schen als auch erst recht mit der HAUPT'schen Einteilung der Delphaciden publizierte WAGNER 1963 eine ausführliche phylogenetische Bearbeitung allerdings ausschließlich mitteleuropäischer Delphaciden. Er verwendete dabei die von ihm entwickelte und vielfach publizierte Methodik der "Dynamischen Taxionomie", nach der von ihm Gruppen aufgrund ähnlicher Gesamtentwicklungshöhe ("anagenetische Stufen" zusammengefaßt wurden.[1] Als Resultat seiner Untersuchungen teilte WAGNER auf der Grundlage von 103 Arten unter Schaffung von 18 neuen Gattungen die mitteleuropäischen Delphaciden in 9 Unterfamilien: Asiracinae (nur Asiraca), Kelisiinae (Kelisia, Anakelisia), Jassidaeinae (nur Jassidaeus), Stirominae (7Gattungen), Achorotilinae (nur Achorotile und Euconomelus), Delphacinae (nur Delphax, Euides, Conomelus), Chlorioninae (nur Chloriona), Stenocraninae (nur Stenocranus) und Megamelinae (für die NAST 1972 den älteren Namen Criomorphinae KIRK. 1910 einsetzte)(24 Gattungen). VILBASTE errichtete 1968 für die Gattung Saccharosydne KIRKALDY eine weitere Unterfamilie: Saccharosydninae, ohne dabei allerdings Synapomorphien zu benennen, geschweige denn die Beziehungen dieser Unterfamilie zu anderen Delphaciden zu diskutieren.
Die WAGNER'sche Unterteilung der Delphaciden wurde zwar von einigen vorwiegend in der Westpaläarktis tätigen Autoren (z.B. NAST 1972, OSSIANNILSSON 1978) übernommen, fand aber aufgrund der von WAGNER vertretenen Einschränkung seines Systems auf mitteleuropäische Arten für außereuropäische Delphaciden-Taxa wenig Anwendung. Nicht zuletzt deshalb war Kritik an WAGNER's System zu erwarten, wie sie aber erst 1977 von ANUFRIEV geäußert wurde, der einerseits auf die z.T. geringe Überzeugungskraft der von WAGNER vorgetragenen Argumente für die Gruppierung der Taxa nach "anagenetischen Trends" hinwies und andererseits das aufgrund der Beschränkung WAGNER's auf ausschließlich mitteleuropäische Arten vollständige Fehlen

---

1) Die Fragwürdigkeit der Eignung der "Dynamischen Taxionomie" für die Rekonstruktion der Phylogenese soll an anderer Stelle ausführlicher diskutiert werden.

der Alohini und Tropidocephalini bemängelte. Ebenso seien die Stenocraninae in WAGNER's System falsch plaziert.
In jüngster Zeit äußerte auch LE QUESNE (1981) Zweifel an der Richtigkeit der von WAGNER geschaffenen Einteilung aufgrund von Unsicherheiten in der Wertung der von ihm für die Unterfamilien angegebenen Merkmale.
Dieser Meinung können sich die Verfasser nur anschließen. Nach nunmehr über 6-jährigem Studium an Delphaciden weltweit aus nahezu allen Regionen ihres Vorkommens haben wir versucht, die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Delphaciden durch kladistische Analyse so umfassend wie möglich zu klären. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen demnächst in einer umfangreicheren Arbeit veröffentlicht werden. Ermutigt durch den Artikel LE QUESNE's und aus Gründen der Aktualität sollen jedoch hier bereits in geraffter Form die wesentlichen Resultate unserer Untersuchungen zur Phylogenie der Delphaciden publiziert werden.

Bei einer solchen Untersuchung sind bekanntlich zwei Fragen zu klären:
1. Welche Gruppen innerhalb der Delphaciden lassen sich aufgrund von Synapomorphien als monophyletisch wahrscheinlich machen?
2. Wie sind diese Gruppen untereinander verwandt,d.h.welche Schwestergruppenabfolge läßt sich erkennen? Darüberhinaus ist natürlich zu fragen,inwieweit diese Verwandtschaftsverhältnisse in ein System übersetzt werden können und von früheren Autoren geschaffene Gruppen hier hineinpassen.
Die erste dieser zu untersuchenden Gruppen sind die "Asiracinae", von MUIR (1915) und FENNAH (1979) weltweit behandelt, von HAUPT (1929) und WAGNER (1963) dagegen auf die einzige mitteleuropäische, damals monotypische Gattung Asiraca LATR. "verengt". Das diagnostische Merkmal für diese Gruppe ist die Gestalt des Posttibialsporns, der noch die Form eines beborsteten Dorns besitzt. Alle übrigen von HAUPT und WAGNER angeführten Merkmale finden sich im wesentlichen nur bei Asiraca. Wir halten diesen Posttibialsporn-Typ für ein mit hoher Sicherheit plesiomorphes Merkmal, das damit natürlich kein Indiz für die Monophylie der Asiracinae sein kann. Untersucht werden muß daher, ob andere, bisher nicht berücksichtigten Merkmale für

die Begründung einer Monophylie der Asiracinae herangezogen werden können. Die Untersuchungen verliefen negativ. Sowohl im Bau des Singapparates und der Flugorgane, als auch dem der Genitalarmatur zeigten sich neben einzelnen Sonderentwicklungen nur als plesiomorph zu wertende Übereinstimmungen zwischen den Taxa der Asiracinae.
Wie bereits erwähnt, teilte FENNAH 1979 die Asiracinae in zwei Triben: Asiracini und Ugyopini, erneut jedoch ohne die verwendeten Merkmale auf ihre phylogenetische Bedeutung zu untersuchen.
Von den von FENNAH erwähnten Merkmalen sind einige gar nicht auf die Vertreter der jeweils von ihm geschaffenen Gruppen beschränkt und können demnach nicht zum Nachweis der Monophylie dieser Gruppen verwendet werden, z.B. Rostrumlänge, Existenz einer Nodallinie, Ausprägung der Clavusspitze. Bei anderen Merkmalen ist der phylogenetische Wert unklar: ein Wangenkiel, wie er für die Asiracini angegeben wird, findet sich in ähnlicher (ob homologer?) Ausprägung auch bei allen anderen Delphacidae außerhalb der Asiracinae. Der Unterschied in der relativen Länge zwischen dem Flügelbereich distal zu dem basal der Nodallinie scheint uns phylogenetisch schwer wertbar, die Verkürzung distal der Nodallinie, wie sie die Asiracini FENNAH zeigen, dürfte jedoch aufgrund des geringen Merkmalsreichtums schwierig als Synapomorphie der Asiracini zu beweisen sein. Eigene Untersuchungen erbrachten jedoch bei einer Reihe von Gattungen zwei von FENNAH nicht erwähnte Merkmale, die uns so hoch spezialisiert erscheinen, daß sie zur Begründung der Monophylie der sie besitzenden Gattungen herangezogen werden können. Es handelt sich hierbei 1.) um die spezielle Form des Posttibialsporns: nicht mehr drehrund und unregelmäßig beborstet, sondern im Querschnitt vierkantig mit einer ± regelmäßigen Borstenreihe auf jeder der vier Längskanten. 2.) Um eine spezielle Anordnung der distalen Dornen des Basitarsus der Hinterbeine: von den insgesamt nur 5 dort befindlichen Dornen liegt der dritte viel weiter basal, während bei allen anderen Gattungen hier eine ± geschlossenen Endreihe zu finden ist. Diese Merkmale treffen auf die von FENNAH zu den Ugyopini gestellten Gattungen mit Ausnahme von Tetrasteira MUIR und Platysystatus MUIR zu, die in diesen Merkmalen die von uns für plesiomorph gehaltene Konfiguration aller anderen Taxa der Asiracinae zeigen.

Wir nehmen daher an, daß die um diese beiden Gattungen verminderten Ugyopini FENNAH's eine monophyletische Gruppe bilden, die mindestens in diesen Merkmalen auch höher bzw. andersartig spezialisiert ist als alle übrigen nicht-asiraciden Delphacidae. Übrig bleiben die FENNAH'schen Asiracini, vermehrt um Tetrasteira MUIR und Platysystatus MUIR, für deren Monophylie wir bisher keine sicheren Synapomorphien gefunden haben, da z.B. Platysystatus und Tetrasteira weder einen Wangenkiel, noch einen verkürzten Distalabschnitt des Vorderflügels besitzen. Diese Asiracini im erweiterten Sinne bilden also eine möglicherweise sogar gegenüber den Ugyopini paraphyletische Gruppe plesiomorpher Taxa. Ihre Beziehungen zu den restlichen Delphaciden sollen später diskutiert werden.

Alle übrigen Delphacidae wurden von MUIR 1915 in der Unterfamilie Delphacinae zusammengefaßt. Die weiteren Aufteilungen und Umgruppierungen, wie sie HAUPT, WAGNER und VILBASTE publizierten, betreffen sämtlich Taxa dieser Gruppe. Als diagnostisches Merkmal wurde von MUIR ebenfalls die Gestalt des Posttibialsporns gewählt: dieser ist mit einer Zahnreihe versehen, im Querschnitt entweder ± drehrund, ± dreieckig abgeflacht oder blattförmig, wobei in den letzten beiden Fällen die Zahnreihe auch bei manchen Taxa fehlen kann. Hier liegen also Konfigurationen vor, die gegenüber der Sporngestalt der Asiracini im erweiterten Sinne deutlich abgeleitet erscheinen, ohne daß sie als Umwandlung der bei den Ugyopini in engeren Sinne existierenden Merkmalsausprägung wahrscheinlich gemacht werden können. Die Zähne sind Neuentwicklungen, nicht etwa Umwandlungen der Kantenborsten der Ugyopini, die ursprüngliche, zerstreute Beborstung der Asiracini bleibt erhalten und wird stellenweise sogar vermehrt. Allerdings ist der Posttibialsporn innerhalb der Delphacinae MUIR so verschiedenartig gestaltet, daß konvergente Entstehung aus einem Asiracinen-artigen Sporn nicht mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden kann, zumal keinerlei Funktionsunterschiede bekannt sind, die eine derartige Differenzierung als sinnvoll erscheinen lassen würden.

Die einzige bisher von uns beobachtete Funktion ist die einer Absprungstütze. Die von WAGNER 1963 behauptete "Steigeisen-Funktion"

kann von uns nicht bestätigt werden: alle von uns beobachteten Delphaciden zeigten beim Laufen weder auf vertikalem noch auf horizontalem Untergrund Substratkontakt des Posttibialsporns. Auch für eine von uns vermutete Funktion als Putzorgan oder Wachsverteiler konnten bisher keine Indizien gefunden werden. Daher war zu prüfen, ob außer dem Merkmal des Posttibialsporns andere, eher als Synapomorphien zu sichernde Merkmale existieren.
Die von WAGNER (l.c.: 164) zur Abgrenzung gegenüber Asiracinae angeführten Merkmale (Hintertibie an der Außenseite mit 2 Dornen, Gruppenbildung der Distaldornen des Basitarsus der Hinterbeine, nicht gegenüber Zentralteil verschiebbare Theka des Aedeagus, unbeweglicher, ± degenerierter umgeschlagener Endteil des Aedeagus) treffen entweder nicht für alle Delphacinae zu, oder sind auch bei einigen (WAGNER offenbar unbekannt gewesen) Asiracinae vorhanden.
Eigene Untersuchungen ergaben nun :
1.) eine gegenüber den Asiracinae deutlich weiterentwickelte Gestalt des komplex gebauten Trommelorgans (Singapparats): alle Taxa der Delphacinae besitzen in Gegensatz zu den Asiracinae einen ausgeprägten Sexualdimorphismus. Während die ♀♀ im Bau ihres Singapparates organisatorisch etwa auf dem Nivau der Asiracinae und anderer Fulgoromorpha, z.B. von uns untersuchter Cixiidae verharren, finden sich bei den ♂♂ spezielle Abänderungen: das erste dorsale Längsmuskel-Paar (I a d l m, Morphologie und Terminologie siehe OSSIANNILSSON 1949) ist sehr viel voluminöser, seine cephalen Ansatzstellen im Metapostnotumbereich sind zu einem Paar langer medioventrad bis in die Körpermitte reichender Apodeme ausgezogen. Die dorsocaudale Ansatzstelle dieses Muskelpaares im Bereich des 2.Tergits ist zwischen den Ansatzstellen als gewölbte Zentralplatte ausgebildet. Darüberhinaus findet sich offenbar auch eine Verstärkung des nach OSSIANNILSSON (l.c.) vom ersten zum zweiten Sternit laufenden Längsmuskel-Paares I a v l m 2 mit Vergrößerung seiner im Sternit 2 befindlichen Apodeme, die mindestens eine caudadgerichtete, muschelförmige Schale bilden. Trotz des Fehlens genauer Einsichten in die Funktion dieses Muskelsystems bei der Vibrationserzeugung scheint uns eine einmalige Entstehung dieser Abwandlung wahrscheinlicher, als eine mehrfach konvergente Entstehung eines derart komplexen und übereinstimmenden Bautyps.

2.) Eine gegenüber den Asiracinae (und Cixiidae) deutlich verminderte Zahl der Längsadern im vorderen distalen Bereich des Hinterflügels (der Hinterflügelspitze): nur vier (sich erst später noch aufgabelnde) Längsadern anstelle der fünf bei Asiracinen gehen von den beiden von ScR und Cu begrenzten Basalzellen(Terminologie nach OSSIANNILSSON 1978) aus, die Ader M ist stark an Cu angenähert und läuft parallel zu ihr (siehe Abb. 1).
Diese Veränderung ist nicht strikt größenabhängig: die kleinste Asiracine, Tetrasteira MUIR, hat den hohen, die viel größere Delphacine Delphax F. den niedrigen Adernsatz. Welcher Adernanteil hier reduziert wurde, ist schwierig zu beurteilen und noch schwieriger zu benennen, da die Adern-Bezeichnungen selbst in neuerer Literatur von Autor zu Autor differieren und u.E. Adern-Homologisierungen nur mit äußerster Vorsicht vorgenommen werden können. Bei dieser Reduktion könnte es sich um eine Synapomorphie der Delphacinae sensu MUIR handeln, obwohl für sich allein genommen eine derartige Reduktions-Synapomorphie einen geringen Stellenwert besitzt.
3.) Die Existenz eines schräg vom vorderen Unterrand der Fühlerbasis zur vorderen oberen Postclypeus-Ecke ziehenden Wangenkiels. Dieser ähnelt dem derjenigen Asiracini-Gattungen, die ebenfalls einen Wangenkiel besitzen, entspringt jedoch nicht wie bei diesen caudal der Fühlergrube. Das Merkmal ist zwar relativ einfach,dennoch besteht z.Z. kein Grund für die Annahme einer mehrfach unabhängigen Entstehung eines derartigen Kiels innerhalb der Delphacinae MUIR. Nicht gesichert, wenn auch nicht unmöglich scheint uns dagegen z.Z. eine Homologisierung mit dem entsprechenden Wangenkiel,wie er bei Asiracini auftritt.
4.) Die anntenalen Sinnesborstenfelder des Antennengliedes 2 sind (mit Ausnahme weniger Taxa) in Gruppen mit Reihenbildung geordnet und nicht ± irregulär über das Antennenglied 2 verstreut wie bei allen bisher untersuchten "Asiracinae". In einigen Fällen zeigen zwar die Imagines diese Ordnung und Reihung nicht, doch haben in diesen Fällen im Gegensatz zu den bisher untersuchten, allerdings nicht sehr zahlreichen Larven der Asiracinae-Taxa die Larven diese Ausprägung. Soweit bisher beurteilbar,sind Ordnung und Reihung der Sinnesborstenfelder auf dem Fühlerglied 2 eine als Synapomorphie

wertbare Neuerwerbung der Delphacinae-Larven, die normalerweise bis ins Imaginalstadium persistiert, in einigen Fällen jedoch entweder nicht persistiert oder durch eine sekundäre Vermehrung und Irregularität im Imaginalstadium abgelöst ist.

5.) Zahl und Anordnung der larvalen Borstengruben im Bereich des Kopfes. Gegenüber den bisher untersuchten, allerdings nicht repräsentativen Asiracinen-Larven zeigen die Larven der Delphacinae eine deutlich verminderte Zahl und ± konstante Lage der cephalen Sinnesborstengruben. Ob diese Verminderung und Fixierung wirklich eine Synapomorphie der Delphacinae sensu MUIR ist, kann allerdings erst nach Untersuchung der Larven weiterer Asiracinen-Taxa (z.B. Tetrasteira MUIR, Platysystatus MUIR, Idiosystatus BERG) diskutiert werden.

Aus diesen Befunden, besonders der Übereinstimmungen des Singapparates, halten wir eine Monophylie der Delphacinae im Sinne MUIR's für relativ gut gesichert. Ihr Verwandtschaftsverhältnis zu dem Asiracinen-Plateau scheint uns vorerst ungeklärt. Denkbar ist z.Z. sowohl ein Schwestergruppen-Verhältnis zu allen Asiracinae, als auch ein Schwestergruppen-Verhältnis zu denjenigen Asiracini, die einen Wangenkiel besitzen (falls sich die Wangenkiel-Bildung als homolog sichern lassen sollte) oder sogar zu denjenigen Wangenkiel-tragenden Asiracini (Asiraca clavicornis F., Copicerus SW.), die einen bereits stark reduzierten, nur noch lappenartigen Aedeagus-Endteil besitzen. Weitere Untersuchungen an anderen Merkmalskomplexen könnten hier u.U. Klarheit schaffen.

Es stellt sich nun die Frage, inwieweit sich innerhalb dieser immerhin etwa 90% aller Delphaciden-Arten umfassenden Gruppe der Delphacinae sensu MUIR weitere monophyletische Gruppen erkennen lassen, wie diese miteinander verwandt sind und inwieweit sie mit den bisher geschaffenen Kategorien höherer Ordnung (Unterfamilien WAGNER's, Triben MUIR's) zur Deckung zu bringen sind.
Eine erste hier in Betracht zu ziehende Gruppe bilden die Gattungen Kelisia FB. und Anakelisia WG. mit dem eingeschränkten Artenbestand BEAMER's 1951 und WAGNER's 1963, sowie einiger später beschriebener paläarktischer Arten. Diese Gruppe (Kelisiinae sensu WAGNER) wäre,

wenn man WAGNER's Darstellung in die hier verwendete Terminologie übersetzt, paraphyletisch: die Jassidaeinae werden von WAGNER als mit einer Teilgruppe seiner Kelisiinae näher verwandt dargestellt. Wie eine Untersuchung der paläarktischen Kelisiinae und der von BEAMER 1951 in die Gattung Kelisia gestellten nearktischen Taxa ergab, besitzt diese Gruppe zum ersten einige fast Asiracinen-artige plesiomorphe Merkmale: ♂-Genitalarmatur mit relativ langem symmetrischem Analrohr ohne distale Fortsätze, zangenartig gegen-einander und schräg caudad gerichtete Parameren sowie einen Aedeagus mit voll chitinisiertem Zentralteil, kompletter Theka und kurzem, lappenartigen umgeschlagenem Endteil. Gegenüber vielen anderen Delphacinae relativ plesiomorph scheinen außerdem die kurzen, nur caudad gerichteten S-2-Apodeme des I a v l m 2-Muskels zu sein, eventuell auch die Bezahnung des ♀-Ovipositors und vielleicht auch die Schlüpfvorrichtung des Eies (Längsspalt wie bei Asiraca)(siehe COBBEN 1965). Alle bisher untersuchten Arten dieser Gruppe haben x-und-a-Symbionten, H+f-Symbionten fehlen. Demgegenüber zeigen sich einige nur bei diesen Taxa zu findende und mit hoher Wahr-scheinlichkeit als Synapomorphien zu wertende Merkmale: 1.) die Bildung eines Paares ± langer Subanalrohr-Fortsätze, die an der ventralen Basis des Analrohrs entspringen und vermutlich ein Derivat der chitinösen Verbindungslasche zwischen Analrohr - und dorsaler Theka-Basis sind. (In einem Fall existiert statt-dessen ein einzelner, asymmetrisch gebogener Fortsatz). Diese Subanalrohr-Fortsätze liegen bei der Mehrzahl der Taxa dem Penis an und werden bei der Kopulation offenbar mit in den ♀-Genital-trakt eingeführt. 2.) eine über die gesamte Länge reichende feste Verbindung zwischen Theka und chitinisiertem Zentralteil, die ein Verschieben dieser Teile gegeneinander während der Kopulation nicht mehr zuläßt.

Die von WAGNER 1963: 146, Abb.21 für einige Kelisiinen behauptete Ablösung der Theka und ihre Umwandlung in Teile der Subanalrohr-Fortsätze entspricht u.E. nicht den Tatsachen.

Ob die Existenz eines Wangenfleckes, die WAGNER als Charakteristikum der Kelisiinae angibt, als weitere Synapomorphie dieser Gruppe gewertet werden kann, kann wegen der Einfachheit des Merkmals

und wegen des Fehlens bei einigen Taxa z.Z. nicht beurteilt werden.

Die Jassidaeinae WAGN. zeigen 1.) keinerlei Spuren von Subanalrohr-Fortsätzen. Zudem ist kein Indiz zu finden, daß sie diese einmal besessen hätten, 2.) einen völlig anders gebauten Aedeagus, dessen Bauplan (s.u.) mit ganz anderen Delphaciden-Taxa übereinstimmt, 3.) eine andersartige Gestalt des Posttibialsporns, der zwar prinzipiell aus einer Kelisiinen-Konfiguration ableitbar wäre, jedoch ebenso wie Analrohr- und Aedeagus-Bau mit den Verhältnissen bei einer anderen (derselben) Delphaciden-Gruppe übereinstimmt, 4.) einen stark abweichenden Bau des Singapparates, der zwar ebenfalls aus dem innerhalb der Delphacinae sensu MUIR relativ plesiomorphen Bautyp der Kelisiinen abzuleiten wäre, aber wiederum spezifische Übereistimmungen in der Konfiguration mit der schon erwähnten anderen Delphacinae-Gruppe zeigt.
Aufgrund dieser Befunde scheint uns weder ein Schwestergruppenverhältnis von Jassidaeus FB. mit einer Teilgruppe der Kelisiinae noch mit den Kelisiinae als ganzes gegeben.
Die Kelisiinae im oben angeführten Sinne scheinen uns eine gut gesicherte monophyletische Gruppe mit holarktischer Verbreitung zu sein.

Eine weitere Gruppe, für die sich einige als Synapomorphien zu wertende hochentwickelte Merkmalsausprägungen finden lassen, bilden einige Gattungen, zu denen auch Stenocranus gehört. Ähnlich wie bei den Kelisiinae, z.T sogar fast übereinstimmend, finden sich auch hier einige als plesiomorph zu wertende Merkmale: Analrohr im Grundbauplan symmetrisch, relativ lang und einfach, primär offenbar sowohl ohne Subanalrohrfortsätze, als auch ohne distale Bezahnung; Parameren zangenartig, schräg nach hinten gerichtet, Aedeagus mit voll chitinisiertem Zentralteil und kompletter Theka, die nicht mit dem Zentralteil verschmolzen ist. Relativ plesiomorph, gemessen an den anderen Delphacinae mit Ausnahme der Kelisiinae, sind auch der Bau des Singapparates (wie bei Kelisiinae), der Bau des ♀-Ovipositors (wie bei Kelisiinae, Eier werden einzeln abgelegt) und - soweit nach den untersuchten Taxa zu schließen - der Symbiontensatz: x+a vorhanden, H+f fehlen. Einige Merkmale scheinen demgegenüber hochgradig abgeleitet: 1.) die Gestalt des Aedeagus, dessen Theka im Basalbereich einen distad gerichteten ± kräftig chitinisierten

Fortsatz entwickelt, distal dieser Abzweigung jedoch dünnhäutig und durchsichtig den Zentralteil umgibt.
2.) die Existenz eines gesonderten Paarungskanals (Ditrysie) bei den ♀♀, in den nur der distal der Gabel gelegene Teil des Aedeagus eindringt. Darüberhinaus besitzen alle bisher untersuchten Stenocraninen-♀♀ Wachsdrüsen auf den lateralen Gonaphophysen IX. Mit diesem Wachs werden die Einstichstellen der einzeln, aber in Gruppen in lebende Pflanzensubstanz abgelegten Eier überpudert (s.MÜLLER 1942). Das Schlüpfen aus dem Ei erfolgt anders als bei den Kelisiinae durch Absprengen einer Polkappe (s. COBBEN 1965). (Die von WAGNER für Stenocranus angegebene Verbreiterung dieser Gl IX findet sich bei anderen Taxa der hier umgrenzten Gruppe nicht.)
Mit diesen "Stenocraninae" im erweiterten Sinne scheint u.E. neben den Kelisiinae eine weitere vorzüglich gesicherte monophyletische Gruppe zu existieren. Sie umfaßt die Gattungen Stenokelisia RIBAUT, Embolophora STAL, Terauchiana MATS. und Stenocranus FIEB..
Es muß allerdings betont werden, daß nicht alle früher unter der Gattung Stenocranus beschriebenen Arten in diese phylogenetische Gruppe der Stenocraninen gehören. Die Gruppe ist altweltlich und nearktisch verbreitet, sie scheint in der Neotropis zu fehlen.
Alle verbleibenden Delphacinae sensu MUIR zeigen übereinstimmende, uns wesentlich erscheinende Abwandlungen gegenüber den Gruppen der "Kelisinae" und "Stenocraninae" : 1. Genitalarmatur der ♂♂ : Analrohr verkürzt, Parameren stärker vertikal gestellt, Aedeagus mit einem nur noch an der Basis stark chitinisierten, dort punktartig fest mit der Theka verschmolzenen Zentralteil, der distal dieses Basisbereichs nur noch als dünnhäutiger Spermakanal vorhanden ist, keine Spuren des umgeklappten Endteils mehr vorhanden. 2. Singapparat der ♂♂ mit stark verlängertem Muskel I a v l m 2, der nicht mehr ventral, sondern dorsal aufgerichtet bis fast unter die Tergite reicht und von ebensolangen spießartigen Sternit 2-Apodemen begleitet wird. 3. Soweit bisher untersucht, scheint der Symbiont a verloren gegangen zu sein. 4. Ovipositor der ♀♀ mit deutlichen, in Form einer Säge angeordneten Zähnen im Distalbereich auf der Dorsalseite. Bei den bisher daraufhin untersuchten Formen wird ein Schlitz in Pflanzensubstrat gesägt, in dem gleich eine

Gruppe von Eiern deponiert wird. (Ein derartiger Ovipsoitor-Bau findet sich auch bei einigen Taxa beider Gruppen der Asiracinen - z.B. Pentagramma VDZ., Ugyops G.-M. - aus hier nicht näher zu diskutierenden Gründen scheint uns aber die Annahme einer Konvergenz wahrscheinlicher als die einer Symplesiomorphie oder gar Synapomorphie.)

Ergänzend sei bemerkt, daß ein Teil der Taxa dieser Gruppe - wie bei den Stenocraninen - die Einstichstelle des Geleges mit Wachs überpudert. Die Larven schlüpfen wie die der Stenocraninen, aber auch einiger Taxa beider Gruppen der Asiracinen: durch Absprengen einer Polkappe. Besonders die unter 1 und 2 aufgeführten Merkmalsausprägungen scheinen uns aufgrund ihrer komplexen Struktur Synapomorphien zu sein. Hier liegt also eine dritte mit nunmehr der höchsten Zahl von Apomorphien ausgestattete monophyletische Gruppe der Delphacinae sensu MUIR vor. Sie enthält mit Ausnahme der in den Kelisiinen und Stenocraninen untergebrachten Taxa das Gros von MUIR in die Triben der Alohini, Tropidocephalini und Delphacini gestellten Taxa bzw. die (Unterfamilien) Jassidaeinae, Stirominae, Achorotilinae, Delphacinae, Megamelinae und Chlorioninae von WAGNER sowie die Saccharosydninae von VILBASTE. Diese "Gruppe drei" enthält wiederum über 90% der bisher bekannten Delphacinae-Arten und ist mit Ausnahme der Antarktis weltweit verbreitet.

Zu klären bliebe nun die verwandtschaftliche Beziehung zwischen diesen drei jeweils für sich durch ausgezeichnete Autapomorphien charakterisierten Gruppen. Zwischen Kelisiinen und Stenocraninen sind für uns keine auf nähere Verwandtschaft dieser beiden Taxa gegenüber der dritten Gruppe als Synapomorphien zu wertende Merkmale erkannbar. Ebensowenig können wir ein durch Synapomorphien begründetes Schwesterngruppenverhältnis zwischen Kelisiinen und der "Gruppe 3" gegenüber den Stenocraninen erkennen.

Dagegen gibt es einige Gemeinsamkeiten zwischen den Stenocraninen und der "Gruppe 3" : 1.) Die Wachsproduktion auf den Gl IX bei den Stenocraninen und einigen (in diesem Merkmal noch plesiomorphen?) Taxa der Gruppe 3; 2.) das Schlüpfen der Larven aus dem Ei durch Absprengen einer Polkappe. Beide Gemeinsamkeiten scheinen keine sicheren Synapomorphien zu sein. Bei der Wachsproduktion an den

Gl IX läßt sich angesichts der beschränkten Verbreitung dieses Merkmals innerhalb der Gruppe 3 konvergente Entstehung nicht ausschließen, die Übereinstimmung des Larven-Schlüpfens durch Absprengen einer Polkappe wird durch das höchstwahrscheinlich als Konvergenz zu deutende Vorkommen dieses Merkmals bei einigen Asiracinen in der Wertung als Homologie beeinträchtigt. Weitere Untersuchungen müssen klären, ob die hier vermutete etwas nähere Verwandtschaft zwischen Stenocraninen und der Gruppe 3 zutrifft. Wie erwähnt, vereinigt diese monophyletische Gruppe 3 der ehemaligen Delphacinae sensu MUIR Taxa, die von anderen Autoren in unterschiedliche, angeblich zu Asiracinen, Kelisiinen und Stenocraninen gleichberechtigte Unterfamilien gestellt wurden. Lassen sich innerhalb dieser Gruppe 3 wiederum monophyletische Teilgruppen sichern?Läßt sich etwas über deren Verwandtschaft aussagen und inwieweit stimmen sie mit den hier eingegangenen Taxa suprageneriscne Kategorie überein?

Eine erste solche Gruppierung scheint sich um die Gattung Tropidocephala zu scharen. Sie zeigt eine Kombination vermutlich plesiomorpher Merkmale (Wachproduktion an den Gl IX?, soweit untersucht x und q-Symbionten), daneben aber einige gegenüber den anderen Taxa stark abgewandelt wirkende Merkmale: 1.) Genitalarmatur der ♂♂: die Aedeagusbasis liegt weit dorsal direkt an der Basis des Analrohrs, der Aedeagus ist ventrad gekrümmt, der Aedeagus wirkt an der Basis asymmetrisch verdreht und trägt mindestens ein von der Basis her ausgehendes langes Thekahorn (dadurch entsteht äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit zu der Stenocraninen-Konfiguration);
2.) Singapparat der ♂♂ : auf der cephalen Seite der Querversteifung des Sternits 1 sind die lateralen Apodeme (bei OSSIANNILSSON 1949 matt = muscle attachment) nicht wie bei allen anderen Taxa zumindest der Delphacinae sensu MUIR ± dorsad gerichtet sondern ventrad herabgebogen. 3.) Der Posttibialsporn ist relativ kurz und massig, im Querschnitt ± dreieckig, seine Außenkante besitzt keine Zähne. 4.) Im Hinterflügel sind die Adern M und Cu (Benennung nach OSSIANNILSSON 1978) bei den meisten Taxa dieser Gruppe einander sehr stark genähert bzw. partiell verschmolzen. A3 ist bei diesen Taxa ungegabelt. Ähnlich basal entspringende Thekahörner (Merkmal 1),

sowie die Merkmale 3 und 4 finden sich isoliert auch bei aus anderen Gründen nicht in diese Gruppe gehörenden Taxa der "Gruppe 3", sind also phylogenetisch nicht ganz sicher bewertbar. Innerhalb dieser Gattungen um Tropidocephala STÅL scheinen die hier erwähnten Merkmale in Form additiver Typognese aufzutreten, wobei die Abfolge ihres Entstehens noch geklärt werden muß. Morphologisch voll in diese Gruppe gehört Jassidaeus FIEB., mit Ausnahme der Tatsache, daß Jassidaeus FIEB. kein Wachs zur Eibedeckung an den Gl IX produziert und anders als Tropidocephala STÅL neben x und r -(=q?)- Symbionten H- und f-Symbionten besitzt. Diese Kombination der morphologischen Merkmale (die Symbionten dieser Taxa sind bisher noch nicht untersucht) findet sich auch bei den Gattungen Columbiana MUIR, Columbisoga MUIR, Epeurysa MATSUMURA (inclusive Upachara DISTANT), Purohita DISTANT, Bambucibatus MUIR, Pundaluoya KIRKALDY, Sogatopsis MUIR = Holzfussella SCHMIDT syn. nov., Pseudembolophora MUIR, Arcofacies MUIR, Malaxa MELICHAR. Nicht die volle Merkmalskombination dieser Gruppe besitzt die Gattung Macrocorupha MUIR (plesiomorphes Hinterflügel-Geäder). Möglicherweise ebenfalls in diese Gruppe gehören nach den uns vorliegenden, aber u.E. noch unvollständigen Informationen die Gattungen Belocera MUIR, Arcofaciella FENNAH, Abbrosoga CALDWELL(?), Bambusiphaga HUANG & DING, Specinervures KUOH & DING 1980, Neoperkinsiella MUIR(?), Conocraera MUIR, Lanaphora MUIR, Haerinella FENNAH(?). (Nicht in diese Gruppe gehören die in METCALF 1943 aufgeführten Gattungen Terauchiana MATSUMURA, Sparnia MUIR, Liburniella CRAWFORD, Eurysa FIEBER s.lat.). Sie bilden damit im wesentlichen den Kern der MUIR'schen Tropidocephalini. Ihre Verbreitung erstreckt sich im wesentlichen auf die Tropen und Subtropen der Alten Welt (dabei in Afrika und der Paläarktis nur mit wenigen Taxa vertreten) sowie auf Süd- und Mittelamerika. In der Nearktis scheint diese Gruppe zu fehlen. Eine zweite durch besondere Merkmale ausgezeichnete kleinere Gruppe besteht um Saccharosydne KIRK..Auch hier erfolgt Wachsproduktion auf den Gl IX des ♀, aber der Posttibial-Sporn ist an der Innenseite bezahnt, die lateralen Apodeme des Sternit 1 sind nicht ventrad gebogen. Eine bisher untersuchte einzige Saccharosydne-Art besitzt x- und vermutlich q-, aber offenbar keine H + f- Symbionten (FICK in litt.). Die Hintertibien besitzen -

einzigartig innerhalb der Delphacidae - eine Enddornenzahl von 7, die Aderung des Hinterflügels entspricht dem der höherentwickelten Tropidocephalinen (wofür Konvergenz angenommen werden muß), der Aedeagus ist ähnlich wie bei den Tropidocephalinen direkt unter dem Analrohr befestigt, weist aber dann neben einem kurzen Basalzahn einen langen, dünnen, biegsamen, in einer Phragmatasche aufgerollt getragenen spermaführenden Teil auf. Synapomorphien dieser Taxa dürften nicht nur der hochspezialisierte Genitalbau der ♂♂, sondern auch die Bedornung des Hintertibienendes und - wenn auch unsicherer - die Annäherung der Adern M und Cu des Hinterflügels sowie der Verlust der A3-Gabel sein. Hier hinein gehören außer Saccharosydne auch Neomalaxa MUIR (deren Übereinstimmung im ♂-Genitalbau mit Saccharosydne schon MUIR 1926 erwähnt) und Pseudomacrocorupha MUIR. Es handelt sich hierbei um eine im wesentlichen in Süd- und Mittelamerika, aber auch im Süden der Nearktis verbreitete Gruppe, nur ein Taxon (S.procerus MATS.)findet sich in der Ostpaläarktis. Eine große Gruppe weiterer Taxa ist gekennzeichnet durch eine offenbar hochspezialsisierte Entwicklung der Ovidukte, die in dem Bereich distal der Trennung des gemeinsamen Teils einen sekretbildenden Abschnitt entwickeln. Das hier produzierte Sekret wird bei der Eiablage als erstarrende Verschlußkappe über den Gelegeschlitz plaziert (siehe STRÜBING 1956). Im Gegensatz zu W.WAGNER, der aufgrund seiner andersartigen Methodik eine mehrfach konvergente Entstehung dieses in allen Homologiekriterien übereinstimmenden Organs annehmen mußte, halten wir eine einmalige Entstehung dieser Oviduktdrüsen für sehr viel wahrscheinlicher. Alle bisher daraufhin untersuchten Taxa haben die Symbionten-Konfiguration H+f, x- und-q-Symbionten fehlen. In diese Gruppe, deren Taxa in anderen Merkmalen (Spornform und -bezahnung, Basitarsus 1-Bedornung, Hinterflügeladerung, Kopfform, Färbung, Antennenbau, Größe) z.T. sehr verschiedenartig gebaut sind, fällt vermutlich die Mehrzahl der Taxa der "Gruppe 3". Sie umfaßt die WAGNER'schen Unterfamilien Delphacinae ohne Conomelus FIEB., Chlorioninae, Achorotilinae, Stirominae, "Megamelinae" ohne Megamelus und viele weitere von WAGNER nicht eingeordnete Taxa paläarktischer, nearktischer und tropischer Verbreitung, wie z.B. Toya-spp., Sogatella-spp.,

Nilaparvata-spp., Perkinsiella-spp., Pseudaraeopus KIRK., etc..
Ohne Oviduktdrüsen sind uns,abgesehen von den Tropidocephalinen und Saccharosydninen,aus der "Gruppe 3" nur die Gattungen Megamelus FIEB., Conomelus FIEB. und Delphacellus HPT. bekannt. Von diesen sind die beiden ersten auf Symbionten untersucht: sie besitzen nur H und f. Die Untersuchung weiterer Gattungen, insbesondere nearktisch und tropisch verbreiteter auf das Vorhandensein von Oviduktdrüsen ist dringend erforderlich.
Eine unzureichend untersuchte und daher für uns schwer beurteilbare Gruppe stellen die Alohini MUIR dar, d.h. die Gattungen Aloha KIRKALDY, Leialoha KIRK., Nesodryas KIRK., Nesothoe KIRK., Nesorestia KIRK.,Nothorestias MUIR, Dictyophorodelphax SWEEZ., Proterosydne KIRK., Ilburnia WHITE, Nesosydne KIRK., Nesorthia FENNAH.
Keine Angaben über Oviduktdrüsen oder Symbionten-Kombinationen sind uns bekannt. In den übrigen strukturellen Merkmalen gleichen sie im wesentlichen den Delphaciden der "Oviduktdrüsen-Gruppe", mit Ausnahme des Posttibialsporns, der relativ lang, im Querschnitt ± rund und am Außenrand mit ± hügelförmigen Zähnen versehen ist.
Weitere Untersuchungen dieser mit dem Gros ihrer Taxa auf Inseln anzutreffenden und offenbar auf Dicotylen lebenden "Alohini" müssen durchgeführt werden, um sowohl die Frage ihrer Monophylie wie auch die ihrer Verwandschaft zu anderen Gruppen zu klären. Hier noch nicht endgültig beantwortet werden kann die Frage der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen, wie wir sie mit den Tropidocephalinen, Saccharosydninen und den Oviduktdrüsen-Trägern erkannt zu haben glauben. Die grundsätzliche Schwierigkeit besteht in der homologen Übereinstimmung sehr vieler Merkmale, die die Beurteilung von Ähnlichkeiten (ob homolog oder homoiolog) unsicher werden läßt, in der Schwierigkeit, bei merkmalsarmen Verschiedenheiten Entwicklungsrichtungen zu erkennen und last not least den vielen auf von uns für phylogenetisch wichtig gehaltene Merkmale überhaupt noch nicht untersuchten Taxa. -
Welche Möglichkeit besteht nun, diese hier gewonnen Erkenntnisse über die phylogenetischen Zusammenhänge (siehe Abb.2) in ein praktikables System zu übersetzen? Eine Erhöhung der Delphacidae auf einen suprafamiliären Rang wäre nicht möglich ohne zugleich

den Status der anderen Fulgoromorpha-Familien zu ändern. Für eine streng kladistische Kategorienabfolge stehen hier nicht genügend Kategorien unterhalb der Familie zur Verfügung, zumal es eine basale Zweiteilung wegen des vermutlich paraphyletischen Charakters der "Asiracinae" (insbesondere der Asiracini FENNAH + Platysystatus MUIR + Tetrasteira MUIR) nicht zwingend gibt.

Bei einer Zusammenfassung der monophyletischen Gruppen der nicht asiracinen Delphaciden in einer einzigen Unterfamilie würde nicht nur die phylogenetische Sonderstellung der Kelisiinen und Stenocraninen u.E. untergehen, es würde für Gattungs-reiche monophyletische Gruppen der "Gruppe 3",die von manchen anderen Autoren z.Z. im Range von Unterfamilien gewertet werden, höchstens der Status einer Gattungsgruppe übrig bleiben. Um eine Namens-Inflation zu vermeiden,schlagen wir vor 1.) weiterhin die Bezeichnung Asiracinae zu verwenden, obwohl zumindest der paraphyletische Status der "Asiracini" nicht ausgeschlossen werden kann. 2.) die Beibehaltung der Unterfamilien Kelisiinae und Stenocraninae, allerdings besonders die letztere mit gegenüber WAGNER veränderter Definition und dementsprechend verändertem Inhalt (s.o.) und die Bezeichnung aller in der monophyletischen "Gruppe 3" zusammengefaßten Taxa als Delphacinae. Inwieweit innerhalb dieser Unterfamilie monophyletische Teilgruppen von Tribus-Rang abgegrenzt werden können (z.B. Tropidocephalini, Saccharosydnini; Delphacini für alle Oviduktdrüsenträger) muß später durch weitere Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen hochentwickelten, untereinander im Grundbauplan weitgehend übereinstimmenden Taxa entschieden werden.

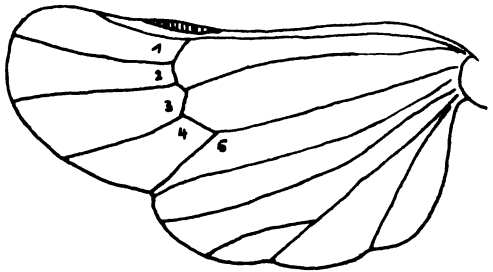

Abb. 1 : Linker Hinterflügel

a) Tetrasteira albitarsis ♀, makr. ("Asiracinae")

b) Delphax ribautianus A.xD. ♀ makr. ("Delphacinae")

gleicher Maßstab.

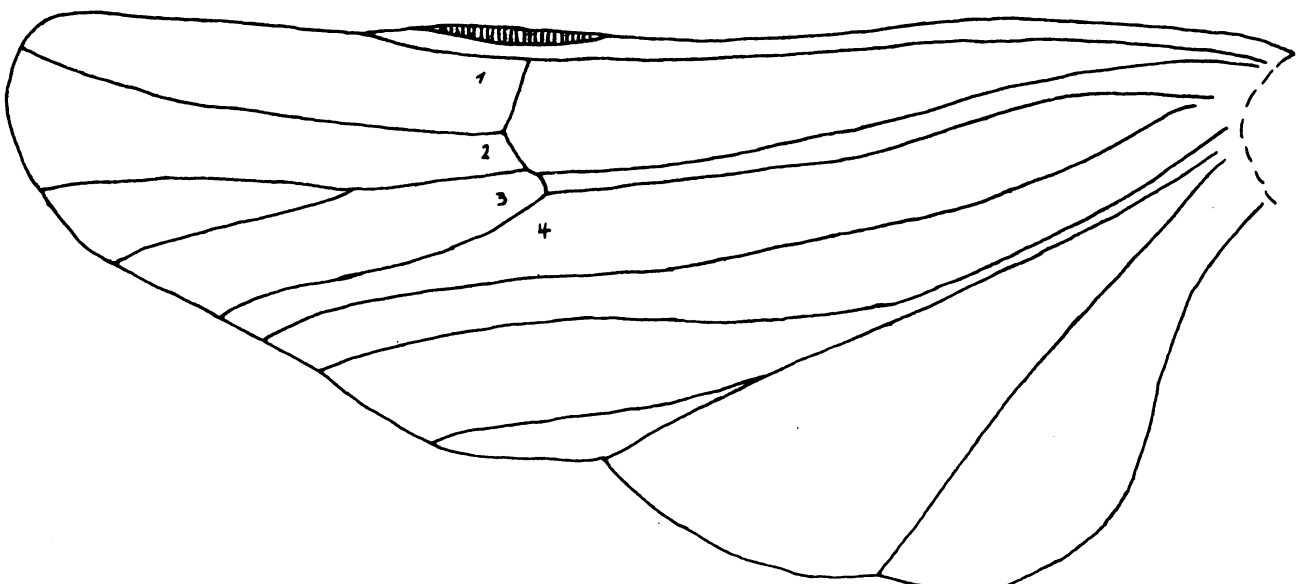

Abb. 2

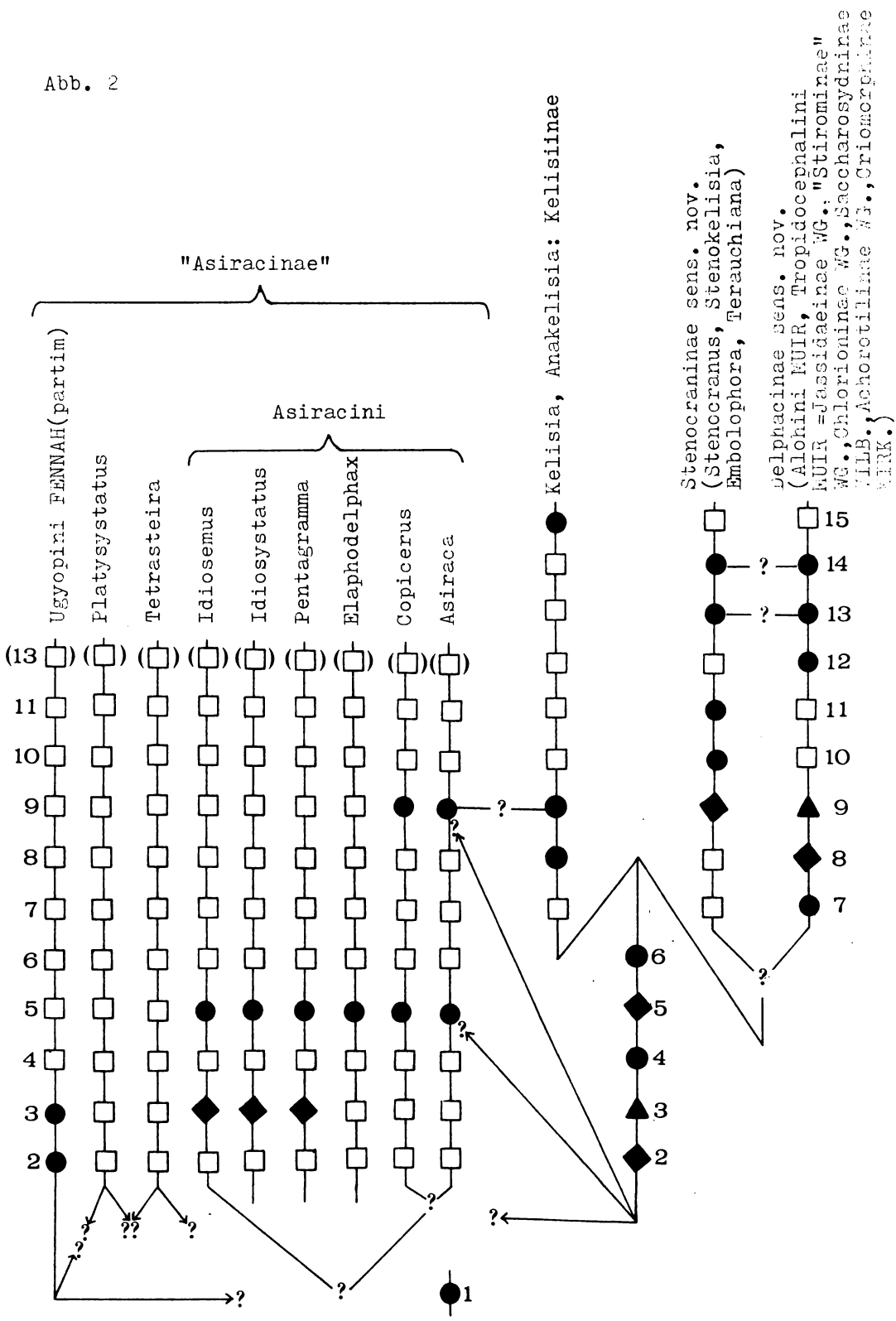
"Asiracinae"
Asiracini
Ugyopini FENNAH(partim)
Platysystatus
Tetrasteira
Idiosemus
Idiosystatus
Pentagramma
Elaphodelphax
Copicerus
Asiraca
Kelisia, Anakelisia: Kelisiinae
Stenocraninae sens. nov.
(Stenocranus, Stenokelisia,
Embolophora, Terauchiana)
Delphacinae sens. nov.
(Alohini MUIR, Tropidocephalini
MUIR =Jassidaeinae WG., "Stirominae"
WG.,Chlorioninae WG.,Saccharosydninae
WILB.,Achorotilinae WG.,Criomorphinae
KIRK.)
(13
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
15
14
13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2

Abb. 2: Verteilung einiger Merkmale und die Bewertung ihrer Ausprägung als Plesiomorphie (□) oder Apomorphie (●, ◆, ▲; gleiche Apomorphie-Zeichen innerhalb eines Merkmals bedeuten Annahme einer Synapomorphie) bei den Taxa der Delphacidae und die daraus abgeleiteten Verwandtschafts-Beziehungen.

1. (□: Alle Posttibial-Sporne starr mit Tibia verbunden)
   ●: Ein beweglicher Posttibial-Sporn bei Imagines u. älteren Jugendstadien.
2. □: Beweglicher Posttibial-Sporn im Querschnitt symmetrisch (rund), unregelmäßig beborstet.
   ●: Beweglicher Posttibial-Sporn im Querschnitt viereckig, mit Borstenreihe(n) auf jeder Kante.
   ◆: Beweglicher Posttibial-Sporn im Querschnitt asymmetrisch, mindestens durch Zahnreihe an der Außenseite.
3. □: Dornen des 1.Hintertarsengliedes bilden eine gleichmäßige, endständige, flache Bogenreihe.
   ●: Der dritte Enddorn des Hintertarsengliedes inseriert weit basad vor dem Gliedende.
   ◆ ▲: Dornen des 1.Hintertarsengliedes alle ± endständig, aber deutlich in zwei Gruppen unterteilt.
4. □: Singapparat (Trommelorgan) nicht sexualdimorph, 2. Tergit ohne "Zentralplatte", Metapostnotum ohne spießförmige, ventrad ausgezogene Apodeme (vordere Ansatzstellen des Muskelpaares Iadlm), keine muschelförmigen S-2-Apodeme.
   ●: Singapparat (Trommelorgan) sexualdimorph, beim ♂ 2. Tergit mit gewölbter "Zentralplatte", Metapostnotum mit langen, spießförmigen, ventrad ausgezogenen Apodemen; S-2-Apodeme (hintere Ansatzstellen des Muskelpaares Iavlm 2) bilden mindestens caudad gerichtete, muschelförmige Schale.
5. □: Wangen ohne Kiel zwischen Antennenbasis und Postclypeus-Seitenecke.

● : Wangen mit schräg verlaufendem Kiel von caudal der Antennen-
: Basis zur oberen Postclypeus-Seitenecke.

◆ : Wangen mit schräg verlaufendem Kiel vom Vorder- oder Unterrand der Antennen-Basis zur oberen Postclypeus-Seitenecke.

6. □ : Hinterflügel mit 5 unabhängig aus dem Distalbereich der beiden von ScR und Cu begrenzten Zellen entspringenden (dann ± aufgabelnden) Längsadern. M etwa in der Mitte zwischen ScR und Cu gelegen.

● : Hinterflügel mit nur vier unabhängig aus dem Distalbereich der Zellen zwischen ScR und Cu entspringenden Längsadern. M nahe an Cu und dieser parallel verlaufend.

7. □ : Spermakanal-führender Zentralteil des Aedeagus durch den gesamten Basalteil des Aedeagus (bis zum Beginn des umgeschlagenen Distalteils) stark chitinisiert.

● : Zentralteil des Aedeagus nur basal bein Eintritt in die Theka stark chitinisiert, distal der Theka-Basis in dünnhäutigen Spermakanal übergehend.

8. □ : Zentralteil des Aedeagus ohne festen Kontakt zum Basalteil der Theka.

● : Stark chitinisierter Zentralteil über gesamte Länge des Basalteils von eng anliegender Theka fest umschlossen.

◆ : Nur basal stark chitinisierter Zentralteil punktuell mit einer Stelle der Theka-Basis verschmolzen.

9. □ : Aedeagus mit deutlichem, basad umgeklappten Distalteil von mindestens der Hälfte der Länge des Basalteils.

● : Distalteil verkürzt auf weniger als die Hälfte der Länge des Balalteils, ± lappenartig.

◆ : Distalteil-Reste in Form einer Biegung des Spermakanals und der dünnhäutigen Theka noch gerade erkennbar.

▲ : keinerlei Rest eines basad umgeklappten Aedeagus-Distalteils.

10. □ : Theka nicht in einen basalen, stark chitinisierten und einen distal der Abzweigung eines Fortsatzes dünnhäutig chitinisierten distalen Bereich unterteilt.

● : Theka in einen stark chitinisierten, zu einem Fortsatz verlängerten Basal-Teil und einen dünnhäutigen Distalteil untergliedert.

11. □ : ♀ monotrysisch
● : ♀ ditrysisch
12. □ : S-2-Apodeme des ♂-Trommelorgans nicht dorsad gerichtet.
● : S-2-Apodeme dorsad gerichtete, lange Spieße.
13. □ : Keine Produktion von Wachs an den Gl IX der ♀♀ zur Bedeckung der Ei-Einstichstellen.
● : Wachsproduktion an den Gl IX der ♀♀.
14.? □ : Larve sprengt beim Schlüpfen die Eischale durch Längsspalt am Pol.

?● : Larve sprengt beim Schlüpfen die Eischale durch kreisförmige Naht, die eine Polkappe abhebt.
15. □ : Analrohr ♂ ohne Subanalrohr-Fortsätze.
● : Analrohr ♂ mit einem Paar von an der Ventralseite der Basis aus der stärker chitinisierten Verbindung zwischen Aedeagus und Analrohr (im Genitalphragma) Subanalrohr-Fortsätzen.

Literatur:

ANUFRIEV, G.A. 1977 : Delphacids (Homoptera Auchenorrhyncha) of the Kurile Islands Fauna. - Zool. Zhurn. 56 (6): 855-869

BEAMER, R.H. 1951 : A review of the genus Kelisia in America north of Mexico with four new species. (Hom. Fulg. Delphacidae). - J. Kansas Entomol.Soc. 24: 117-121

COBBEN, R.H. 1965 : Das aero-mikropylare System der Homopteren-eier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern. (Hom. Auchenorrhyncha) - Zoolog. Beiträge, Berlin (N.F.) 11 (1/2):13-71

FENNAH, R.G. 1979 : Tribal Classification of Asiracine Delphacidae (Homoptera:Fulgoroidea). - Entomologist's Rec. J. Var. 91 (4): 116

HAUPT, H., 1929c : Neueinteilung der Homoptera Cicadina nach phylogenetisch zu wertenden Merkmalen. - Zool. Jb. Syst. Ökol. 58 : 173-286

KIRKALDY,G.W.,1907: Leafhoppers supplement. (Homoptera). - Bull. Hawaiian Sugar Pl. Assoc. Div.Ent. 2:1-186

LE QUESNE,W.J.,1981: The uniquely derived character concept and its application to the Delphacidae. - Acta Entomol. Fennica 38 : 41-42

METCALF,Z.P.,1943: Part 3 Araeopidae, 552 S., in: General Cataloque of the Hemiptera (Hrsg. CHINA,W.E. u. PARSHLEY,H.M. Band 4 Fulgoroidea. - Smith College, Northampton.

MÜLLER, H.J.,1942: Über Bau und Funktion des Legeapparats der Zikaden. - Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere 38 (3) : 534-629

MUIR, F., 1915b-e: A contribution towards the taxonomy of the Delphacidae. - Canadian Ent. 47 : 208-212, 261-270, 296-302, 317-320

MUIR, F., 1926g : The morphology of the aedeagus in Delphacidae (Homoptera). - Trans. Ent. Soc. London 1926 : 377-380,Taf.47-48

NAST, J. 1972 : Palearctic Auchenorrhyncha (Homoptera), an annotated check list. - Polish Acad. Sci., Warschau, 552 S.

OSSIANNILSSON,F.,1949: Insect Drummers. - Opusc. Entomol., Lund, suppl. 10 : 1-145, 12 Taf.

OSSIANNILSSON,F.,1978: The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark. Part 1: Introduction, infraorder Fulgoromorpha. - Fauna ent. scand. 7, 1 : 1-222

STRÜBING, H., 1956 : Über Beziehungen zwischen Ovidukt, Eiablage und natürlicher Verwandtschaft einheimischer Delphaciden. -
Zool. Beiträge, Berlin (N.F.) 2: 331-357

VILBASTE, J., 1968 : Über die Zikadenfauna des Primorje Gebietes (russ. m. dtsch. Zsfsg.). -
Akad. Nauk Est. SSR, Tallin, 196 S.

WAGNER, W., 1963 : Dynamische Taxionomie, angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas. -
Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 60: 111-180

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Manfred Asche
Prof. Dr. Reinhard Remane

Fachbereich Biologie - Zoologie
der Philipps-Universität Marburg
Lahnberge, Postfach 1929
D - 3550 MARBURG / Lahn
Bundesrepublik Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Marburger Entomologische Publikationen

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 1_7

Autor(en)/Author(s): Asche Manfred, Remane Reinhard

Artikel/Article: Zur Phylogenie der Delphacidae Leach, 1815 (Homoptera, Cicadina, Fulgoromorpha). Vorläufige Mitteilung. 155-182