

Morphologische und ethologische Differenzierung bei Zikaden (Homoptera) entlang eines geographischen Gradienten

Tanja Schröder

1. Problemstellung

Gegenstand dieser Arbeit sind Zikaden (Homoptera: Auchenorrhyncha: Fulgomorpha: Delphacidae) des Taxons *Conomelus* Fieber, 1866, welches hier als Modell für Hybridzonen dienen soll.

Die Mehrzahl in einer Generation auftretender Tiere ist kurzflügelig.

Conomelus ist vorwiegend univoltin, aber in wärmebegünstigten Gegenden kann es zur Ausbildung einer zweiten Generation kommen.

Conomelus lebt ausschließlich an Juncaceen und das in der Regel in hohen Abundanz, vorwiegend bodennah in den Bülteln. Die Wirtspflanze kommt in Höhen von 400 bis 500 bis zu 2000 m vor, überwiegend auf Feuchtwiesen.

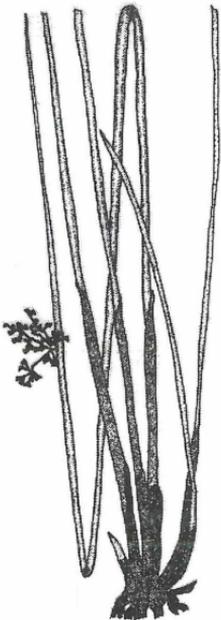


Abb. 1: Wirtspflanze von *Conomelus*, *Juncus effusus*

In Hybridzonen befinden sich parapatrische oder sympatrische Populationen in einem Übergangszustand der Artenbildung und sind nur teilweise reproduktiv isoliert.

Hybridzonen werden als Zone des sekundären Kontakts von Populationen gedeutet, die von ihrer Stammpopulation separiert wurden, aber nicht den Zustand eigenständiger Arten erreicht haben. Solche Hybridzonen existieren zwischen vielen Taxa in denen es zu mehr oder weniger steilen Merkmalsgradienten zwischen den hybridisierenden Populationen kommt.

Beim westpaläarktischen Taxon *Conomelus* existieren diese Merkmalsgradienten.

Dieser kontinuierliche Übergang läßt sich insbesondere an den paarigen Parameren der Männchen beobachten, die Verklammerungsorgane bei der Paarung darstellen (siehe Abb.2).

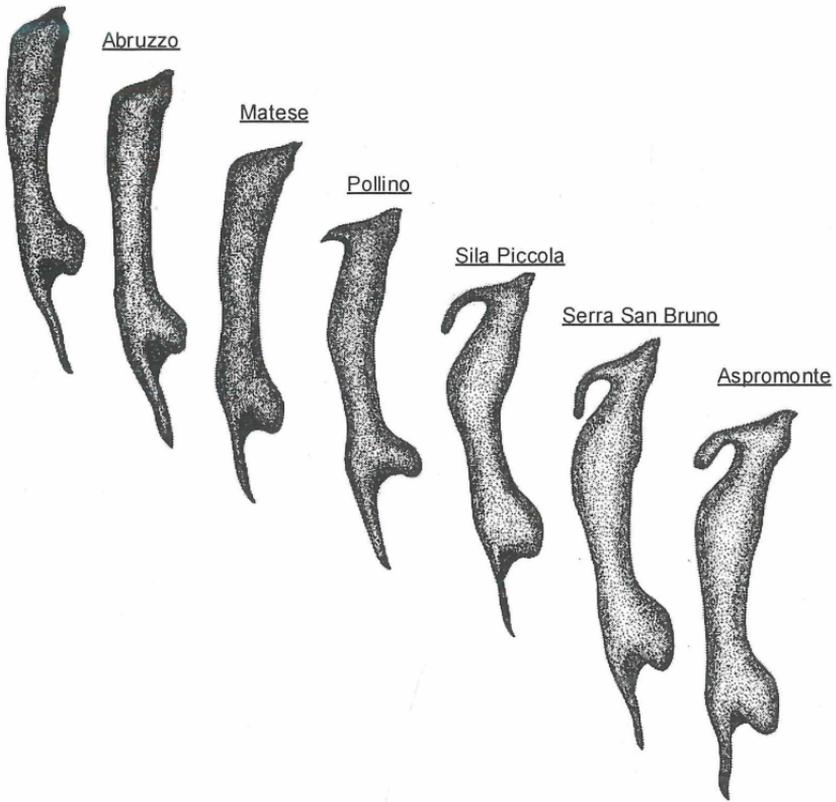


Abb. 2: Morphologische Differenzierung der häufigsten Parameren - Variabilitäten von Norden nach Süden, des jeweils linken Paramers.

Nach einer Hypothese von HOCH & REMANE (1982) kamen diese Diskontinuitäten durch eine glaziale Aufspaltung des Areals der Stammart in mehrere disjunkte Teilareale zustande, und in diesen Teilarealen könnte unter Separationsbedingungen eine morphologische, aber keine ökologische und keine ethologische Differenzierung erfolgt sein. Nach Beendigung der klimatisch ungünstigen Situation könnte eine erneute Ausbreitung stattgefunden haben und aufgrund fehlender bzw. unzureichender Isolation könnte es zu dieser breiten Hybridisierungs - und Introgressionszone gekommen sein.

Der sekundäre Kontakt läßt erkennen, wie weit der Prozeß der Artenbildung vorangeschritten ist, da die Möglichkeit des Genflusses wieder gegeben ist, sofern er nicht durch endogene Barrieren verhindert wird.

HOCH & REMANE untersuchten 1982 u. a. die männliche Genitalarmatur apenninischer Conomelen, da diese wie bei vielen Arthropoden zur Unterscheidung nächst

verwandter Taxa Verwendung findet. Ihre Strukturen sind hochdifferenziert und zeigen kaum eine intraspezifische Variabilität. Bei ihren Untersuchungen entdeckten sie, dass es auf der Apennin - Halbinsel sieben verschiedene Paramerenformen gibt (siehe Abb. 2).

Allgemein stellten sie eine Größenabnahme der einzelnen Teile der männlichen Genitalarmatur von Süden nach Norden fest, was sich auch in der Körpergröße widerspiegelte.

Auf der Apennin - Halbinsel entstand eine zur Zeit etwa 300 km tiefe Durchmischungszone, in der es infolge ökologischer Ansprüche und fehlender Isolation trotz morphologischer Unterschiede zu einer breiten Verbastardierungszone mit vermutlich voll fertilen Bastarden zwischen *Conomelus dehneli* und *Conomelus calabricus* kam. Untersuchungen an spermatogenen Zellen dieser beiden Gruppen ergab hinsichtlich Chromosomenzahl und Geschlechtschromosomen keine Unterschiede, wodurch kein Hindernis zur Bastardierung besteht.

Conomelus dehneli und *Conomelus calabricus* besiedeln gleiche Höhenzonen und Binsenarten, womit auch ökologisch keine Verbastardierungsbarriere besteht.

2. Hinführung

Arten bestehen in der Regel aus Individuen, die in ihren wesentlichen Merkmalen übereinstimmen und von anderen Individuengruppen verschieden sind. Wegen der morphologischen Einheitlichkeit spricht man auch von Morphospezies. Die meisten Arten werden aufgrund morphologischer Merkmale erkannt und beschrieben, doch sollte auch der ethologische Aspekt geprüft werden, denn wenn zwischen den vorher als getrennt beschriebenen Arten voll fertile Nachkommen entstehen, muß die Ansicht des Artstatus revidiert werden.

Arten sind Ausdruck eines genetischen Programms, welches über die Kontinuität der Generationenkette weitergegeben wird, und Abänderungen nur in den Grenzen des in sich abgestimmten Erbgefüges zuläßt. Dies sind Gründe für ihre morphologische Einheitlichkeit, die das Erkennen von Arten erleichtert.

Um Arten zu verstehen sind bestimmte Konzepte entwickelt worden, u. a., das Biospezieskonzept und das Morphospezieskonzept, welche jedoch nicht alternative Artbegriffe sind, sondern verschiedene Aspekte der biologischen Art darstellen.

Das Morphospezieskonzept definiert eine Art durch die Übereinstimmung von Merkmalen. Ob Genfluß besteht oder nicht, wird durch den Phänotyp bestimmt. Wenn sich die Variationsbreite zweier Populationen in mindestens einem nichtmodifizierbaren Merkmal, in mindestens einem Geschlecht nicht überschneiden, kann dies als Indiz angesehen werden, dass der Genfluß zwischen diesen beiden Populationen unterbrochen ist.

Das Biospezieskonzept definiert eine Art als eine geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaft mit gemeinsamen Genpool, die voll fertile Nachkommen hervorbringt und von anderen Fortpflanzungsgemeinschaften reproduktiv isoliert ist.

Am Modell der morphologischen und ethologischen Differenzierung entlang eines geographischen Gradienten des Taxon *Conomelus* können Artkonzepte getestet werden, denn Arten lassen sich nicht nur allein anhand ihrer morphologischen Übereinstimmungen definieren, schließlich bietet das Biospezieskonzept noch andere Ansatzmöglichkeiten.

3. Material und Methoden der morphologischen Untersuchung

Die Tiere, die der morphologischen Untersuchung dienten, wurden 1979 von H. HOCH und M. ASCHE während einer Exkursion u. a. in Italien gesammelt. Die einzelnen Sammelpunkte sind in Abb. 3 dargestellt.

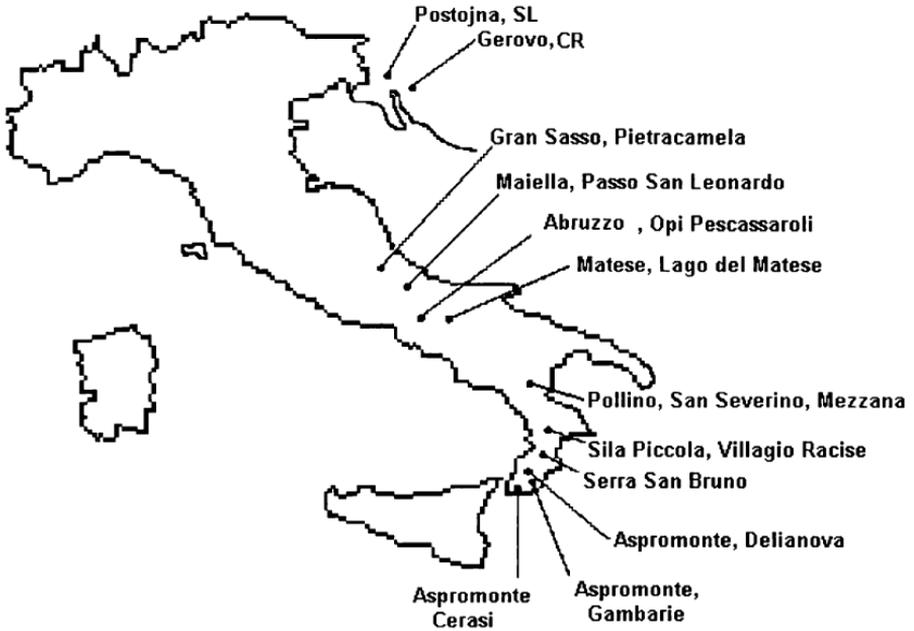


Abb. 3: Fundorte der vermessenen Tiere

3.1. Vermessung der Körperparameter

Es wurden folgende Parameter ausgewählt :

- 1) Flügellänge (FL)
- 2) Flügelbreite (FB)
- 3) Pronotumlänge (PNL)
- 4) Mesonotumlänge (MNL)
- 5) Mesonotumbreite (MNB)
- 6) Kopfbreite (KB)
- 7) Scheitelbreite (SB)
- 8) Mitteltibiallänge (MTL)
- 9) Hintertibiallänge (HTL)

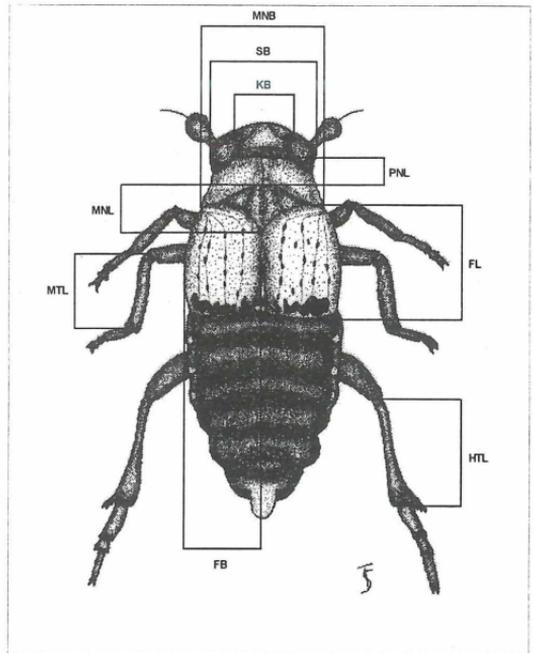


Abb. 4: Parameter der Abmessungen, an *Conomelus*.

Insgesamt wurden 110 Männchen von 12 Fundorten vermessen. Dabei wurden möglichst 10 Männchen der jeweiligen Fundorte ausgewählt, was sich nicht immer ermöglichen ließ, da nicht von jedem Fundort 10 Männchen zur Verfügung standen (siehe Tab.1).

Tab. 1: Fundorte und Anzahl der vermessenen Tiere

Fundorte	Anzahl vermessener Tiere
Aspromonte, Cerasi	10
Aspromonte, Gambarie	10
Aspromonte, Delianova	8
Serra San Bruno	10
Sila Piccola, Villagio Racise	10
Pollino, San Severino	10
Matese, Lago del Matese	8
Abruzzo, Opi Pescassaroli	10
Maiella, Passo San Leonardo	4
Gran Sasso, Pietrocamela	10
Gerovo (CR)	10

3.2. Vermessung der Paramerenparameter

Es wurden folgende Parameter erhoben:

1. Paramer obere Breite (POB)
2. Paramerlänge (PL)
3. Paramer oben schmalste Stelle (POS)

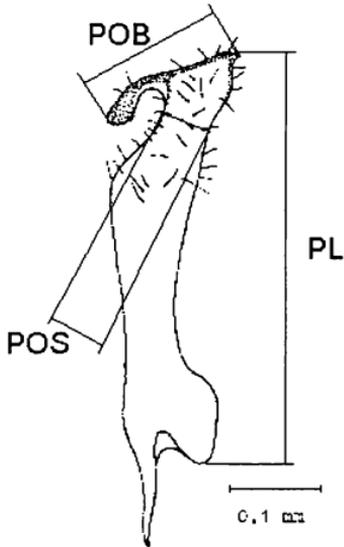


Abb. 5: Parameter der Parameren

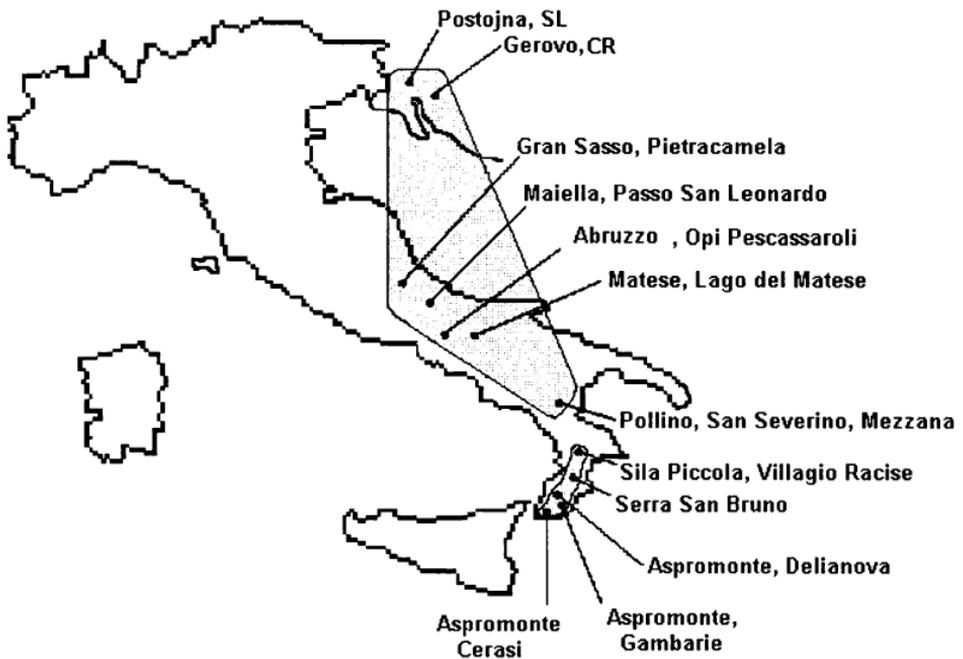


Abb. 6: Darstellung der Ergebnisse der Boxplots

4. Morphologische Ergebnisse

Zur quantitativen und qualitativen Erfassung der Diskontinuitäten verschiedener Populationen wurde anhand der morphologischen Parameter, Varianz-, und Clusteranalyse durchgeführt.

Die Parameter mit den höchsten F-Werten in der Varianzanalyse, wurden als Boxplots dargestellt und es zeigte sich eine Zweiteilung der Gruppen in eine nördliche und eine südliche Gruppe (siehe Abb. 6).

Die Clusteranalyse führt eine Gruppierung der Populationen durch, wodurch sich die Populationen eines Clusters in ihren Merkmalen ähneln und sich somit von den Populationen der anderen Cluster unterscheiden.

Es bildeten sich zwei Gruppen heraus (siehe Abb.7).

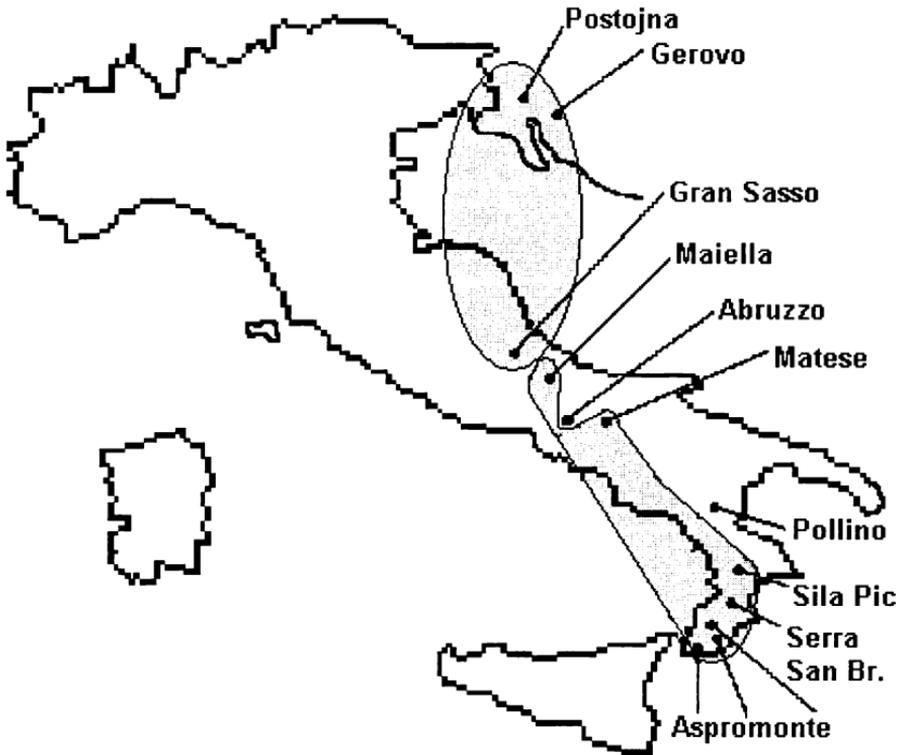


Abb. 7: Darstellung der Ergebnisse der Clusteranalyse der Männchen

Ein weiterer Teil dieser Arbeit ist, Vermutungen darüber anzustellen, wo sich der mögliche Ort des sekundären Kontakts befindet, also der Ort, wo die zuvor getrennten Populationen wieder aufeinander trafen.

Die statistischen Analysen zeigen jeweils eine Zweiteilung.

Es wird vermutet, dass sich, aufgrund der statistischen Analysen, der Ort des sekundären Kontakts entweder zwischen Pollino und der Sila Piccola befindet oder zwischen Gran Sasso und Maiella.

Aber auch die Betrachtung der Parameren läßt die Vermutung zu, dass sich der Ort des sekundären Kontakts zwischen Matese und Pollino befinden könnte (siehe Abb. 2).

5. Akustische Analysen

Delphaciden, zu denen auch *Conomelus* gehört, gehören, wie viele andere Insektenarten, zu denen, die das Zusammenfinden der Geschlechter durch artspezifische Lautäußerungen ermöglichen.

Dass nicht nur die großen Singzikaden der Familie Cicadidae Laute hervorbringen, sondern auch die Kleinzikaden, ist seit den Untersuchungen von OSSIANILSSON (1949) bekannt.

Männchen wie Weibchen weisen bei allen bisher untersuchten Delphaciden Klopfrythmen auf (STRÜBING 1960), die in ihrer Wiederholungsrate variieren können, je nach Erregung und umgebener Temperatur. Für gewöhnlich fallen die Weibchen in einer bestimmten Stelle in den männlichen Gesang ein, sofern sie sich als Sexualpartner erkannt haben, wodurch es zu einem Wechselgesang kommt (STRÜBING 1975), der den beiden Partnern der Verständigung und Kommunikation dient (STRÜBING & ROLLENHAGEN 1988).

Die Signale, welche vom Tymbal im ersten und zweiten Abdominalsegment erzeugt werden (OSSIANILSSON 1949, MITOMI et al. 1984), werden durch die Pflanze geleitet, um von anderen Artgenossen wahrgenommen zu werden. Von Männchen, die dadurch stimuliert und zu Suchaktionen nach den Weibchen angeregt werden, und von Weibchen, die diese Signale ihrerseits beantworten und die Suchaktionen der Männchen dadurch auslösen und steuern.

Bei den Kleinzikaden wird die Pflanze mit dem Körper berührt und nur die Beine bilden den übertragenden Kanal (STRÜBING & ROLLENHAGEN 1988). Wahrscheinlich werden die Signale auch durch den in die Wirtspflanze inserierten Saugrüssel auf die Pflanze übertragen (CLARIDGE 1985a).

Die akustische Kommunikation und das Paarungsverhalten dienen der reproduktiven Isolation zwischen sympatrischen Arten (ALEXANDER 1967, STRÜBING 1966, CLARIDGE & REYNOLDS 1973), daher haben eng verwandte Arten, die sympatrisch leben, größere Unterschiede im Werbegesang, als solche, die allopatrisch leben.

Die Unterschiede in der akustischen Kommunikation spielen in der Artenbildung eine wichtige Rolle (BOOIJ 1982), da der Erwerb eines neuen Erkennungssystems zu Artenbildung führt (PATERSON 1985), denn diese artspezifischen Gesänge unterscheiden sich besonders zwischen morphologisch gleichen Arten (CLARIDGE 1985b, CLARIDGE et al. 1985, DE VRIJER 1986, HEADY 1987).

Akustische Signale sind inzwischen für eine große Anzahl von Zikaden beschrieben worden und sie scheinen sehr nützlich bei der Unterscheidung eng verwandter Arten (STRÜBING 1960, 1963, 1965, 1966, 1970, CLARIDGE & REYNOLDS 1973, SHAW et al. 1974, ICHIKAWA et al. 1975, SHAW 1976). Gesänge von macropteren und brachypteren Tieren der gleichen Art sind identisch (ICHIKAWA et al. 1975).

Bei Kleinzikaden gibt es keine Gehörgänge wie bei Singzikaden, daher erfolgt die Rezeption vermutlich über die Tarsen oder Subgenualorgane (STRÜBING 1977). An den Tarsen befinden sich Mechanorezeptoren, mit welchen vermutlich, die vom Tymbal erzeugten Vibrationen wahrgenommen werden können, und somit dem Auffinden und Erkennen von paarungsbereiten Artgenossen dienen (REMANE & WACHMANN 1993). Diese artspezifischen Gesänge können hier als Test für das Biospezieskonzept dienen.

6. Ausgewählte Populationen für bioakustische Analysen

Für die bioakustischen Analysen wurden im August 2000 in Italien Lebendfänge gemacht (siehe Abb. 8).



Abb. 8: Ausgewählte Populationen für bioakustische Analysen

7. Aufnahme der Signale

Um die Substratvibrationen, die der innerartlichen Kommunikation dienen, hörbar zu machen, wurde ein von STRÜBING & ROLLENHAGEN (1988) entwickeltes magnetodynamisches Aufnahmesystem verwendet.

Bei diesem Aufnahmesystem kommt das Prinzip der elektromagnetischen Induktion zur Anwendung. Das "singende" Tier überträgt seine Schwingungen über die Beine auf das Substrat, welche von einem am Substrat befestigten Magneten aufgenommen

werden. Diese vom Magneten aufgenommenen Schwingungen werden dann durch eine Induktionsspule in elektrische Oszillationen umgewandelt. Die Induktionsspule verstärkt das Signal ca. 1000fach und kann ohne zwischengeschalteten Verstärker direkt an einen Digitalaudiokassettenrekorder angeschlossen werden.

Zur Aufnahme wurden die Tiere an einen Juncus-Sproß gesetzt, an dem der Magnet befestigt wurde (siehe Abb. 9).

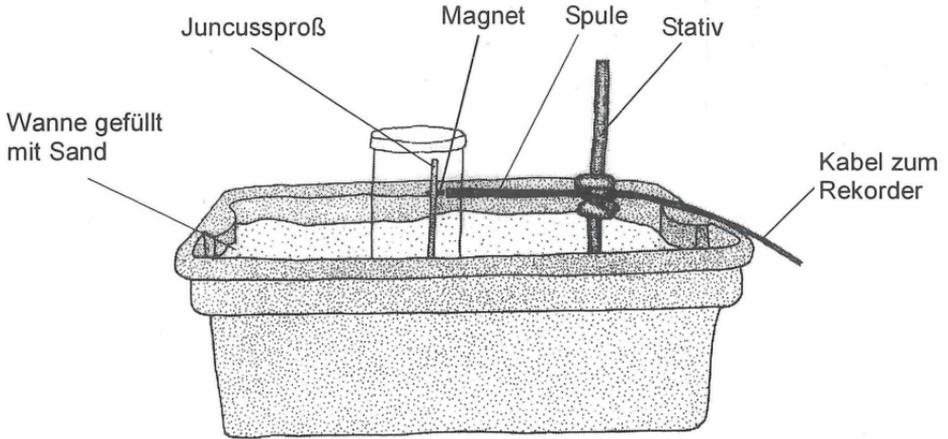


Abb. 9: Magnetodynamisches Aufnahmesystem nach STRÜBING & ROLLENHAGEN

8. Enddiskussion

Nach dem Morphospezieskonzept müßte es sich, aufgrund der morphologischen Differenzierung bei dem kontinuierlich über die Apennin-Halbinsel verbreiteten Conomelen um zwei Arten handeln, die nördliche Art *C. dehneli* und die südliche Art *C. calabricus*, denn nach diesem Konzept, liegt die An- oder Abwesenheit eines Genflusses im Phänotyp begründet. Demnach dürfte es zwischen diesen Populationen zu keinem Genfluß kommen, da sie morphologisch differenziert sind.

Wenn es sich herausstellen sollte, dass die Gesänge identisch sind, handelt es sich nach dem Biospezieskonzept um eine Art, die sich verpaart und voll fertile Nachkommen erzeugt, weil keine ethologische Isolation besteht.

Nach der Hypothese von HOCH & REMANE (1982) wurde die Stammart glazial aufgespalten und breitete sich nach Beendigung der ungünstigen Umweltbedingungen wieder aus.

Da sich die separierten Gruppen noch nicht genügend von einander isoliert hatten kam es zu dieser breiten Hybridzone, deren Ursprung entweder zwischen Pollino und der Sila Piccola oder Gran Sasso und Maiella liegen dürfte, außerdem aber auch eventuell zwischen Matese und Pollino.

Sollten die Gesangsaufnahmen der einzelnen Populationen zeigen, dass sich die Gesänge bis auf wenige Variationen gleichen, wäre gezeigt, dass es zwar während der Separation zu einer morphologischen, aber zu keiner ökologischen und keiner ethologischen Differenzierung gekommen ist, und dass es sich somit nach dem Biospezieskonzept um eine Art handelt.

9. Danksagung

Ich danke Fr. Prof. Dr. HOCH für die Überlassung dieses äußerst interessanten Projektes und der konstruktiven Diskussion, die der Vorbereitung des Vortrages diente. Außerdem möchte ich meiner Arbeitsgruppe danken, die mir jederzeit zur Seite stand.

Ich danke meinem Freund CHRISTIAN ZUPP, der mir bei so manchem Computerproblem aus der Patsche half, und mir seine Computeranlage zur Verfügung stellte.

Meinen ELTERN gilt ein ganz besonders großer Dank, denn sie standen immer moralisch und finanziell hinter mir und unterstützten mich, wo sie nur konnten.

10. Quellenangaben

- ALEXANDER, R.D. (1967): Acoustical communication in arthropods. - Ann. Rev. Ent. **12**: 29 - 39.
- BOOIJ, C. H. (1982): Biosystematics of the *Muelleriella* complex (Homoptera, Delphacidae), interspecific and geographic variation in acoustic behaviour. - Z. Tierpsychol. **58**: 31-52.
- CLARIDGE, M. F. (1985a): Acoustic signals in the Homoptera: Behaviour, taxonomy and evolution. - Ann. Rev. Entomol. **30**: 297-317.
- CLARIDGE, M. F. (1985b): Acoustic Behaviour of leafhoppers and planthoppers: Species problems and speciation. In: NAULT, L. R. & RODRIGUES, J. G. (eds.), The Leafhoppers and Planthoppers. - John Wiley and Sons, New York, 103-125.
- CLARIDGE, M. F. & REYNOLDS, W. J. (1973): Male courtship songs and sibling species in the *Oncopsis flavicollis* species group (Hemiptera: Cicadellidae). - J. Ent. **42**: 29-39.
- CLARIDGE, M. F., DEN HOLLANDER & MORGEN, J. (1985): Variation in courtship signals and Hybridisation between geographical definable populations of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal). - Biol. J. Linn. Soc. **24**: 35-49.
- DE VRIJER, P. W. F. (1986): Species distinctiveness and variability of acoustic calling signals in the planthopper genus *Javesella* (Homoptera Auchenorrhyncha). - Netherlands J. Zool. **36**: 162-175.
- HEADY, E. (1987): Acoustic communication and phylogeny of *Dlabulus* Leafhoppers. In: WILSON, M. R., & NAULT, L. R. (eds.), Proceedings, 2nd International Workshop on Leafhoppers and Planthoppers of Economic Importance. - CAB International Institute of Entomology, London.
- HOCH, H. & REMANE, R. (1982): Zur Artbildung der binsenbesiedelten Zikadengattung *Conomelus* FIEBER, 1899 (Homoptera Auchenorrhyncha Fulgomorpha Delphacidae). - Marburger Entomologische Publikationen Band 1, Heft 9.

- ICHIKAWA, T., SAKUMA, M. & ISHII, S. (1975): Substrate Vibrations: mating signals of three species of planthoppers which attack the rice plant. - *App. Ent. Zool.*, 162-171.
- OSSIANILSSON, F. (1949): Insect drummers - A study on the morphology and function of the producing organ of Swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound-production. - *Opuscula Entomol. Supp.* **10**: 1-145.
- PATERSON, H. E. H. (1985): Perspectives on speciation by reinforcement. - *S. Afr. J. Sci.* **78**: 53-57.
- REMANE, R. & WACHMANN, E. (1993): Zikaden - kennenlernen, beobachten. - Weltbild Verlag GmbH, Augsburg.
- SHAW, K. C. (1976): Sound and associated behaviour of *Agallia constricta* and *Agallia novella* (Homoptera: Cicadellidae). - *J. Kans. Soc.* **49**: 1 -17.
- SHAW, K. C., VARGO, A. & CARLSON, O. V. (1974), Sounds and associated behaviour of some species of *Empoasca* (Homoptera: Cicadellidae). - *J. Kans. Soc.* **47**: 284-307
- STRÜBING, H. (1960): Paarungsverhalten und Lautäußerung von Kleinzikaden, demonstriert an Beispielen der Familie der Delphacidae (Homoptera Auchenorrhyncha). - *Verh. XI. Intern. Kongreß Entomologie Bd. III*, 12-14, Wien.
- STRÜBING, H. (1963): Lautäußerung von *Euscelis*-Bastarden (Homoptera Auchenorrhyncha). - *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Münster*, 268-281.
- STRÜBING, H. (1965): Das Lautverhalten von *Euscelis plebejus* Fall. und *Euscelis ohausi* Wagn. (Homoptera - Cicadinae). - *Zool. Beitr. (N.F.)* **11**: 289-241.
- STRÜBING, H. (1966): Ein Vergleich von Lautäußerungen verschiedener *Euscelis*-Arten (Homoptera - Cicadina). - *Dt. ent. Zeitschr.* **13**: 351-358.
- STRÜBING, H. (1970): Zur Artberechtigung von *Euscelis alsius* Ribaut gegenüber *Euscelis plebejus* Fall. (Homoptera - Cicadinae), ein Beitrag zur neuen Systematik. - *Zool. Beitr.* **16**: 441-478.
- STRÜBING, H. (1975): Ein Beitrag zur Neuen Systematik - demonstriert am Beispiel zweier *Javesella*-Arten (Homoptera - Cicadina: Delphacidae). - *Zool. Beitr., Berlin (N.F.)* **21** (3): 517 - 543.
- STRÜBING, H. (1977): Lauterzeugung oder Substratvibration als Kommunikationsmittel bei Kleinzikaden (am Beispiel von *Dicyophara europaea* - Homoptera: Fulgoroidae). - *Zool. Beitr. (N.F.)* **23**: 323-332.
- STRÜBING, H. & ROLLNHAGEN, T. (1988): Ein neue Aufnahmesystem für Vibrations-signale und seine Anwendung auf Beispiele aus der Familie Delphacidae (Homoptera - Cicadina). - *Zool. Jb. Physiol.* **92**: 245-268.

Tanja Schröder
 Museum für Naturkunde zu Berlin
 Institut für Systematische Zoologie
 Invalidenstr. 43
 D 10115 Berlin
 email: tanja.schroeder@rz-hu-berlin.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

Autor(en)/Author(s): Schröder Tanja

Artikel/Article: [Morphologische und ethologische Differenzierung bei Zikaden \(Homoptera\) entlang eines geographischen Gradienten 185-196](#)