



Entomofauna

ZEITSCHRIFT FÜR ENTOMOLOGIE

Band 31, Heft 22: 341-364

ISSN 0250-4413

Ansfelden, 19. November 2010

Physiologische und morphometrische Untersuchungen an Auchenorrhyncha (Hemiptera) in Zusammenhang mit der Ernährungsformtypen-Zuordnung

**W. TIEFENBRUNNER, M. BATUSIC, M. RIEDLE-BAUER,
A. TIEFENBRUNNER & M. TIEFENBRUNNER**

Abstract

Coherence between feeding habits of Auchenorrhyncha (Hemiptera), configuration of mouthparts and glucose storage in the body

Leaf- and planthoppers use sundry plant organs and tissues for food intake. Vascular feeders suck on phloem or xylem, mesophyll feeders on parenchyme. Up to now a classification according to the type of diet has only been investigated for a few species. Feeding habits, however, are of practical relevance for the epidemiology of many plant pathogens. In many cases plant pathogens spread either within phloem or xylem and very often they are confined to this organ. Thus knowledge of the type of diet can facilitate the search for a pathogen transmitter. Direct analysis of feeding habits is very difficult and time consuming. Therefore on the one hand we tried to deduce the type of diet from morphometric development of mouthpart appendages and on the other the glucose content of the insect bodies was measured comparatively for a great number of species too.

On the level of subfamily and family the mouthpart appendages show a taxon-specific development. The Deltocephalinae fall into two distinct groups with significant different formation of the mouth parts. On higher systematic levels no taxon specific development is apparent. Thus some Cicadomorpha and Fulgoromorpha have developed similar proportions of the mandible and maxillae.

The glucose content varies within the subfamilies. On average the Deltocephalinae have the highest glucose contents. On basis of our results coherence between the extent of feeding on phloem and glucose storage within the body can be presumed. Under this assumption the possible feeding habits and their correlations with mouthpart characteristics are discussed for different Auchenorrhyncha species and taxa.

Key words: Auchenorrhyncha, Cicadomorpha, Fulgoromorpha, mouthpart appendages, glucose content.

Einleitung

Die Hemipteren (Rhynchotha) sind u. a. durch ihre hoch spezialisierten, zu einem Stech- und Saugapparat umgeformten Mundwerkzeuge charakterisiert. Aus dieser Spezialisierung resultiert allerdings keineswegs Uniformität. Die Tiere weisen einerseits eine große Nahrungsvielfalt auf – sie können als Zoophage Prädatoren sein oder Parasiten und auch innerhalb der Pflanzensauger ist die Diversität bezüglich der Wirtsorganismen sehr hoch. Dazu kommt andererseits noch, dass die Phytophagen ihre Wirtspflanzen auf sehr unterschiedliche Weise nutzen können und z. B. verschiedene Organe als Nahrungsquelle verwenden. Je nach Art der Nutzung spricht KUNKEL 1967 bei "Homopteren"¹ von "Ernährungsformtypen". KLOFT 1960 konnte bei Coccina und Aphidina zwei Gruppen feststellen, die "Phloemsauger" deren Nahrungsquelle im Phloem liegt, bei den "Parenchymaugern" liegt sie hingegen im nichtleitenden Gewebe. KUNKEL 1967 ändert aus physiologischen Gründen die Notation, er spricht von System- und Lokalbibitoren, wobei er die Systembibitoren in Phloem- und Xylembibitoren einteilt, je nachdem welches Leitungssystem angestochen wird. Für Zikaden (Auchenorrhyncha) akzeptiert er weiterhin den Begriff "Mesophyllsauger", weil die angestochenen Zellen anders genutzt werden. Die Lokalbibitoren der Sternorrhyncha beschränken sich auf die Zellsaftvakuole, während bei den Auchenorrhyncha auch das Cytoplasma aufgesaugt wird. Die eindeutige Zuordnung einer "Homopteren" - Art zu einem Ernährungsformtyp ist nicht immer leicht, weshalb Kunkel eine Hinweisliste führt. Einer der Hinweise ist der Vektorstatus einer Spezies, d. h. eine Art, die einen Virus oder ein Bakterium überträgt, das im Phloem bzw. Xylem schädigt und daher dort auch lokalisiert ist, kann der entsprechenden Gruppe der Systembibitoren zugeordnet werden (Lokalbibitoren übertragen nach KUNKEL 1967 keine Viren).

Natürlich gilt auch der Umkehrschluss. Wenn ein Pathogen nur in einem bestimmten Organ vorkommt, kann es auch nur von einem Tier übertragen werden, das an diesem

¹ Es wird zunehmend üblich, Namen für paraphyletische Gruppen – wenn sie überhaupt verwendet werden – unter Anführungszeichen zu setzen. Wir übernehmen diese Konvention. Auch bei den Auchenorrhyncha wird diskutiert, ob sie paraphyletisch sind, wir folgen hier aber der Argumentation von GRIMALDI & ENGEL 2005. Im Übrigen verwenden wir die Begriffe von ASHLOCK 1971, der Monophylie und Polyphylie als Gegensatzpaar versteht und Paraphylie und Holophylie als antagonistische Subbegriffe der Monophylie auffasst.

Organ saugt. Diese Einschränkung kann recht nützlich sein, wenn der Vektor einer virös oder bakteriell verursachten Erkrankung unbekannt ist. Genau vor dieser Situation standen wir nach 2003, als es im Osten Österreichs zu einer sehr raschen Verbreitung der Schwarzholzkrankheit kam, obwohl keiner der bekannten Vektoren von Stolbur (Typ 16SrXII-A) im Verbreitungsgebiet in erwähnenswerter Häufigkeit vorkommt (RIEDLE-BAUER et al. 2006, TIEFENBRUNNER et al. 2007). Unsere Untersuchungen haben ergeben, dass – selbst wenn man davon ausgeht, dass nur Zikaden als Vektoren in Frage kommen – eine recht große Anzahl von Spezies als potentieller Überträger untersucht werden muss. Hier ist natürlich jede Einschränkung der Zahl der zu analysierenden Spezies willkommen. Da das Vorkommen der Phytoplasmen, zumindest in der Rebe auf das Phloem beschränkt sein soll (HOGENHOUT et al. 2008), sind auch nur Phloemsauger als Überträger möglich.

NICKEL 2003 erwähnt, dass für jede Zikadengruppe jeweils nur wenige Arten bezüglich ihrer Zuordnung zu Ernährungsformtypen untersucht worden sind. Es wird allerdings ein phylogenetischer Zusammenhang vermutet, d. h. näher verwandte Zikaden sollen bevorzugt dem gleichen Ernährungsformtyp angehören.

In der vorliegenden Arbeit behandeln wir zwei Fragestellungen. Einerseits untersuchen wir an einer großen Anzahl von Spezies verschiedener Zikadentaxa die Ausprägung von Mandibeln und Maxillen und analysieren sie morphometrisch. Die Mundwerkzeuge sind primär am Penetrations- und Saugakt beteiligt und ihre Ausbildung sollte daher durch den Ernährungsformtyp beeinflusst sein. Es gibt zwar in der Literatur sehr gute Beschreibungen der Mundwerkzeuge einzelner Zikadenarten (z. B. von *Eupteryx melissae* oder *Macrosteles fascifrons*), aber keine Übersicht (POLLARD 1969 führt allerdings eine Liste über Stiletzeichnungen in der Literatur, die einen Rückschluss auf das Längenverhältnis zwischen Mandibel und Maxille erlauben).

Andererseits untersuchen wir den "Blutzuckerspiegel", genauer: den Glucosegehalt relativ zum Körpergewicht für viele Zikadenarten. Hier erwarten wir, dass Phloemsauger durch ihre sehr zuckerreiche Ernährung auch in der Hämolymphe und im gesamten Körper höhere Glucosewerte aufweisen, als andere Zikaden. Damit setzen wir allerdings voraus, dass Zikaden Glucose als primären Energiespeicher verwenden. GAEDIKE & HÄUSER 2003 erwähnen, dass das bei nektarsaugenden Bienen und Fliegen, sowie bei den phloemsaugenden Blattläusen der Fall ist, wie man aus dem respiratorischen Quotienten schließen kann.

Manche Insekten, wie z. B. die Schmetterlinge wandeln innerhalb von 30 min. die aufgenommene Glucose in Fett um, da Fett bei gleicher Masse mehr Energie enthält, ein für flugaktive Tiere sehr wichtiger Aspekt. Wenn ein ähnlicher Stoffwechselprozess bei Zikaden vorhanden ist, würde das die Resultate unserer Analyse beeinflussen. Eine entsprechende Untersuchung ob bei Auchenorrhyncha ein solcher existiert, ist uns nicht bekannt.

Bei Insekten spielt außer Glucose auch das Disaccharid α,α -Trehalose beim Energietransport eine bedeutende Rolle (WYATT & KALF 1957). Die Beeinflussung der Konzentration dieses Zuckers im Körper der Zikaden durch den Ernährungsformtypus wird in einer gesonderten Publikation besprochen.

Methoden

An 14 Standorten Ostösterreichs wurden in und um Weingärten im zeitlichen Abstand von ca. 2 Wochen Zikaden mittels eines umgestalteten Laubsaugers gesammelt. Alle Proben entstammen dem Zeitraum April bis Oktober, aus den österreichischen Gebieten Wachau, Nahraum Wien, Seewinkel, Raum Eisenstadt, Mittel- und Südburgenland. Die Individuen wurden in einer Kühlbox transportiert und in einem Gefrierschrank bei -36°C bis zur Weiterbearbeitung deponiert.

Die Präparation der Mundwerkzeuge erfolgte unter dem Binokular (Stemi 2000 – C von Zeiss) bei fünfzigfacher Vergrößerung. Dazu wurde zunächst mit einem Skalpell der Kopf abgetrennt. Die weitere Präparation wurde in einem Tropfen Mark Andre II durchgeführt. Zur morphometrischen Analyse wurde ein Zeiss Axiolab mit Sensor Control Objektisch und dazugehöriger Software verwendet. Länge und Breite der Maxillen- und Mandibelbasis, Länge und Breite der Stilette wurden bestimmt, sowie jene Position auf den Stiletten, bei der die einzelnen Mundgliedmaßen zu einem Saugrohr fusioniert werden (Wendepunkt), weiters die Anzahl der Zähne an der Mandibelspitze, und der Bereich von der Spitze bis zum letzten Zahn, sofern der Übergang vom zahntragenden zum nichtzahntragenden Stiletabschnitt abrupt erfolgt.

Für die Auswertung wurde zunächst eine Abbildung der Mundwerkzeuge aller untersuchten Arten in vereinfachter Form hergestellt (Anhang), sowie ein multivariater Vergleich der Spezies durchgeführt. Für diese Analyse wurden alle oben angeführten quantitativen Merkmale verwendet, bis auf die Wendepunkte von Mandibel- und Maxillenstilet, da diese in einigen Zikadengruppen – insbesondere die Maxille betreffend – nicht hinreichend sicher bestimmt werden konnten. Bei einigen Gruppen ist die Länge der zahntragenden Mandibelspitzenregion nicht genau zu bestimmen, weil die Zähne einfach immer kleiner werden. In diesen Fällen wurde die Länge der Spitzenregion bis zum zehnten Zahn vermessen. So konnte für alle untersuchten Arten aus "Länge der Mandibelspitzenregion" und "Anzahl der Zähne" ein neues Merkmal, "Zahnabstand" errechnet werden, das zusammen mit acht weiteren Merkmalen für die multivariate Analyse zur Verfügung stand. Insgesamt wurden 90 überwiegend männliche Imagines von 73 Arten untersucht.

Nach Skalierung der Daten, die erforderlich ist, damit nicht kleinere Strukturen eine geringere Bedeutung erlangen als größere, wurde für den multivariaten Vergleich einerseits ein Stressminimierungsverfahren verwendet, das die euklidischen Abstände der einzelnen Spezies im neundimensionalen Merkmalsraum mit möglichst geringen Abweichungen in eine zweidimensionale Repräsentation überführt. Andererseits kam ein Oja-Sanger Neuronales Netz zur Anwendung, von dem bekannt ist, dass es bei identischen Eingabewerten dieselben Ausgabewerte erzielt, wie die Hauptkomponentenanalyse (PCA). Allerdings unterliegt die PCA gewissen hier relevanten Einschränkungen, denen das Neuronale Netz nicht unterliegt.

Für die Analyse des Glucosegehalts relativ zum Körpergewicht wurden stets Imagines und nur bei sehr großen Arten Einzelindividuen verwendet. Im Allgemeinen wurden Einheiten aus mehreren Individuen einer Art und eines Geschlechts zunächst mit einer Feinwaage gewogen und danach in einen Extraktionssack "Standard" der Firma Bioreba gebracht. Die mechanische Aufschließung erfolgte mit einem kleinen Hartgummihammer

und danach mithilfe eines Homex 5 Extraktionsapparates der Firma HCT Shaping Systems. Anschließend wurde dem Extrakt je nach Gesamtgewicht der Tiere 500 bis 1000 µl eines Extraktionspuffers (pH 8,2) begefügt. Das Extrakt wurde danach für 24 Stunden bei 5°C in den Kühlschrank gestellt.

Für die Bestimmung des Glucosegehalts wurde das Extrakt zunächst für 7 min bei 13500 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert. 100 µl wurden für die enzymatische Bestimmung der Glucosekonzentration mithilfe des Enzytec Fluid D-Glucose Test Kits unter Verwendung eines Automatic Equipment Konelab 20 I (Thermo Scientific, Waltham, USA) benützt. Der Glucosegehalt wurde photometrisch bei 340 nm gemessen.

Insgesamt wurden 3651 Individuen, die 561 Analyseeinheiten (AE) beigeordnet wurden, untersucht. Die analysierten Individuen konnten 55 verschiedenen Arten zugeordnet werden.

Um zu prüfen, ob die einzelnen Arten sich bezüglich der Glucosegehalte relativ zum Körpergewicht unterscheiden, kam ANOVA zur Anwendung, für den Vergleich der Geschlechter innerhalb einer Art der Differenzen – t Test für verbundene Stichproben. Der verbindende Faktor war die gemeinsame Probe (d.h. die Individuen beider Geschlechter mussten am selben Probeort zum selben Probenahmedatum gefangen worden sein).

Um die Auswirkung von Standort und Datum der Probenahme auf die Glucosegehalte festzustellen, war es nicht möglich, die Arten getrennt zu analysieren, weil sich keine Art über die 14 Standorte und die 12 Probenahmetermine (zwölf sind es, wenn man die tatsächlichen Termine nach erste und zweite Hälfte des Monats gruppiert) hinreichend homogen verteilt. Wir wählten daher die in beiden Geschlechtern häufigsten 9 Arten für die weitere Analyse aus (Abb. 1). Die Gattungen *Empoasca*, und insbesondere *Macrostes* und *Psammotettix* wurden trotz hoher Individuenzahlen und weiter Verbreitung von dieser Analyse ausgeschlossen, weil sich von ihnen meist mehrere Arten pro Probe fanden und die Zuordnung auf Artniveau oft nicht ohne Präparation möglich ist.

Weil wir aber zunächst davon ausgehen mussten, dass die einzelnen Arten und auch Geschlechter unterschiedliche Glucosegehalte aufweisen könnten und sie zudem an den einzelnen Standorten und Terminen unterschiedlich präsent waren, wurden die Daten, die die relativen Glucosegehalte betreffen, nach Art und Geschlecht auto- bzw. minimum-maximum skaliert. Wie Abb. 1 zeigt, ergibt sich aber für April, z. T. Mai und einzelne Probeorte (Langenzersdorf, Rechnitz und Zemendorf) dennoch eine geringe Repräsentation, die bei der Auswertung berücksichtigt werden muss.

Neben eigener Software kam Statgraphics Centurion, Version XV (Statpoint Inc., U.S.A. 2005) zur Anwendung.

Ergebnisse

Mundwerkzeuge

Die Mundwerkzeuge weisen bei den Zikaden eine beträchtliche Vielfalt auf und sind häufig taxonspezifisch. Besonders merkmalsreich und variabel ist die zahntragende Mandibelspitze. Die Anzahl der Zähne variiert je nach untersuchter Art zwischen 3 und mehr als 17 Zähnen. Meist stehen sie in einer Reihe, wobei die Zähne oft nicht in Spitzen sondern in Schneiden enden, die zueinander parallel und quer zur Stilettlängsachse stehen. Sehr lange Schneiden weisen z. B. die meisten Typhlocybinæ auf, im Gegensatz zu vielen Deltocephalinæ. Bei *Hyalesthes obsoletus* (Cixiidae) sind die "Zähne" knopfartige Strukturen, die noch dazu in unregelmäßigem Abstand in Reihe stehen. Bei den meisten Typhlocybinæ ist der zahntragende Stiletteil klar vom Rest abgegrenzt; bei sehr vielen Deltocephalinæ werden die Zahnbildungen nach proximal immer kleiner und z. T. nimmt auch der Abstand weiter zu. Es gibt dann keine klar abgrenzbaren Bereiche. Die Delphacidae tragen die Zahnbildungen in der Regel nicht in einer Reihe, sondern zueinander seitlich versetzt; alternierend oder – so weit dies untersucht wurde – arttypisch. Dies mag ein Hinweis auf eine Drehbewegung während des Penetrierens sein.

Ein weiterer, unmittelbar auffälliger Unterschied zwischen den Arten betrifft die Relation zwischen Maxillen- und Mandibellänge (Abb. 2).

Der Unterschied ist offenbar taxonspezifisch. Innerhalb der Fulgoromorpha besteht bei *Hyalesthes obsoletus* (Cixiinae) eine sehr bedeutende Differenz zwischen den beiden untersuchten Größen, bei *Asiraca clavicornis* (Asiracinae) beträgt die Relation ca. 1.25, während bei den anderen Delphacidae (Kelisiinae und Delphacinae) Maxillen- und Mandibellänge nur wenig voneinander abweichen.

Bei den Cicadellidae innerhalb der Cicadomorpha finden sich die geringsten Unterschiede bei den Deltocephalinæ und *Cicadella viridis* (Cicadellinae), während bei den untersuchten Typhlocybinæ und Agalliinae, sowie bei *Megophthalmus scanicus* (Megophthalminæ), die Maxillen wesentlich länger sind, als die Mandibeln. Bei den Aphrophoridae und den Cercopidae ist der Unterschied zwischen Maxillen- und Mandibellänge gering.

Da das Ziel dieser Arbeit der interspezifische Vergleich der Mundwerkzeuge ist, wurde für die morphometrische Analyse jeweils nur ein Individuum einer Art berücksichtigt. Die intraspezifische Variabilität ist an verschiedenen Arten, z. B. *Macrosteles fascifrons* (FORBES & RAINE 1973) oder *Eupteryx melissae* (POLLARD 1972) ausführlich dargestellt worden.

Für die Untersuchung wurden hauptsächlich Männchen verwendet. Die Ausbildung der Mandibeln und Maxillen ist für die einzelnen Arten im Anhang vereinfacht und maßstabsgetreu abgebildet.

Für die multivariate Analyse wurden die Daten so transformiert, dass für alle Arten die gleiche Maxillennlänge (Länge der Maxillenbasis + Länge des Maxillenstiletts =1) angenommen wurde, natürlich unter Beibehaltung aller Proportionen. Dies geschah deshalb, weil die Spezies eine sehr unterschiedliche Körpergröße und daher selbstverständlich auch Mundgliedmaßenlänge aufweisen. Bei der Analyse hätte also

bereits die Größe einen wichtigen, aber unerwünschten Einfluss genommen. Man beachte bei den folgenden Ausführungen, dass sie sich jeweils auf die normierten Größen beziehen.

Die mit verschiedenen Verfahren (PCA und Stressminimierung) und unterschiedlichen Skalierungsmethoden (Auto- und Gaussskalierung) durchgeführten Analysen (Abb. 3a) zeigen übereinstimmend, dass die Ausbildung der Mundwerkzeuge primär taxonspezifisch ist, wobei allerdings nur ein bestimmtes hierarchisches Niveau betroffen zu sein scheint, nämlich das der Unterfamilie und Familie. Hier lassen sich Deltocephalinae, Typhlocybinae, Agalliinae, Aphrodinae und Delphacidae relativ klar trennen, obwohl bei den verwendeten Verfahren dem Algorithmus die Information über die Gruppenzugehörigkeit nicht zugänglich ist (im Gegensatz etwa zur Diskriminanzanalyse, bei der solche Information eine Rolle spielt). Innerhalb der Unterfamilie ist hingegen eine Clusterung etwa nach der Gattung nur noch bedingt gegeben und oberhalb der Familie gar nicht mehr. So sind *Hyalesthes obsoletus* (Fulgoromorpha) und *Dryodurgades reticulatus* (Cicadomorpha) unmittelbare Nachbarn und die Delphacidae (Fulgoromorpha) sind zwischen den Agalliinae und Typhlocybinae (beide Cicadomorpha) angeordnet.

Einige Kombinationen von Darstellungsmethode und Skalierung (z. B. PCA und Gauss) zeigen eine klare, sehr auffällige Trennung der Deltocephalinae in zwei Gruppen, wobei die erste (Deltocephalinae 1) die meisten Arten umfasst und die zweite (Deltocephalinae 2) sich aus Vertretern der Gattung *Psammotettix* (5 Arten), *Errastunus ocellaris*, *Arocephalus longiceps*, *Turrutus socialis*, *Doratura homophyla* und *Enantiocephalus cornutus* zusammensetzt. Erstaunlicher Weise fällt auch *Cicadella viridis* als einzige Nicht-Deltocephalinae in dieses Cluster. Es handelt sich durchwegs (außer *Cicadella viridis*) um Bewohner trockener bis mäßig feuchter Grasflächen, die hauptsächlich diverse Gräser als Nahrungsquelle nutzen. Allerdings gilt dies auch für viele Vertreter der anderen Gruppe, sodass eine ökologische Differenzierung wohl nicht die Ursache für die Zweispaltung ist.

Die Deltocephalinae 1 sind jene Gruppe, bei der sich alle Merkmale am Stärksten dem Durchschnitt nähern (Abb. 3b). Das ist natürlich kein Zufall, da es sich hier um jene Gruppe handelt, bei der die meisten Spezies (19) untersucht wurden. Von hier gehen drei morphometrische Linien ab. Die erste zu den Aphrophoridae und Cercopidae, die sich durch überdurchschnittlich lange und breite Stilette sowohl der Mandibeln, als auch der Maxillen auszeichnen. Die Basen der Mundgliedmaßen sind breit, aber kurz. Der Abstand der Zähne ist relativ groß. Der zweite Trend führt zu den Deltocephalinae 2 / *Cicadella viridis*, einer Gruppe, die durch kurze und breite Stilette und lange und breite Mundgliedmaßenbasen ausgezeichnet ist. Der dritte morphometrische Trend geht in Richtung Typhlocybinae, bei denen die Mandibeln unverhältnismäßig kurz und schlank sind, und zwar sowohl die Basis als auch das Stilet.

Die Delphacidae zeichnen sich durch verhältnismäßig lange Mandibelstilette aus, bei sonst unterdurchschnittlichen oder – im Fall der Maxillenstilette – durchschnittlichen - Merkmalswerten. Im Gegensatz dazu weisen die Aphrodinae besonders lange Maxillenstilette auf, bei sonst eher unterdurchschnittlichen Werten. Noch ausgeprägter ist die besondere Länge der Maxillenstilette bei den Agalliinae und insbesondere bei *Hyalesthes obsoletus* (nicht dargestellt), bei der mit Ausnahme der durchschnittlichen Mandibelstilette alle anderen Merkmale deutlich unterdurchschnittlich sind.

Die in Abb. 2 präsentierten besonders großen Quotienten zwischen Maxillen- und Mandibellänge werden also einerseits durch besonders kurze Mandibel (Typhlocybiinae) und andererseits durch sehr lange Maxillen (Agalliinae, *Hyalesthes obsoletus*, *Megophthalmus scanicus*) erreicht.

Glucosegehalt relativ zum Körpergewicht

Bei vielen Tieren dient Glucose als primärer Speicher (GAEDIKE & HÄUSER 2003), zuckerreiche Kost sollte daher auch zu einem erhöhten Glucosegehalt in diversen Organen führen. Natürlich können auch viele andere Faktoren den relativen Glucosegehalt beeinflussen, weshalb mit einer gewissen Varianz der Daten auch innerhalb einer Art zu rechnen ist. Die interessierende Frage ist, ob trotz dieser Varianz ein signifikanter Unterschied zwischen den Spezies – oder auch höheren taxonomischen Kategorien – festzustellen ist. Andere mögliche Faktoren sind die dem Probenahmetermin vorangegangene Witterung, klimatische Unterschiede zwischen den Probenahmeorten, Nahrungs- und Feuchtigkeitsangebot am Probeort, Ernährungszustand des Tieres, Alter des Tieres und vor allem auch der Ernährungsformtyp.

Der Einfluss der Wirtspflanze auf den relativen Glucosegehalt wird in einer weitergehenden Publikation gesondert untersucht und besprochen.

Termin und Ort der Probenahme:

Wie eingangs bereits erwähnt war keine Art über alle Standorte und Probenahmeterminen dermaßen häufig, dass die Analyse der Bedeutung dieser beiden Faktoren als Einflussgrößen auf den relativen Zuckergehalt an einer einzigen Art durchgeführt werden konnte. Außerdem könnten verschiedene Arten auf diese Faktoren unterschiedlich reagieren. Bedeutend sind hier aber Tendenzen, die sich für alle Arten annähernd gleich auswirken. Wir verwendeten daher die skalierten Daten der in beiden Geschlechtern häufigsten 9 Arten, um den Einfluss von Termin und Art der Probenahme auf den relativen Glucosegehalt zu untersuchen (Abb. 4).

Wie sich zeigt, unterscheiden sich die relativen Glucosegehalte zu unterschiedlichen Probenahmeterminen stärker, als an verschiedenen Standorten. Besonders niedrige Werte sind im April und Oktober festzustellen, besonders hohe im Mai, Anfang Juni und Ende August. Die beiden Termingruppen unterscheiden sich signifikant (ANOVA $P=0,0025$, Levene's Test zur Varianzhomogenität $P=0,21$, für den Multiplen Mittelwertvergleich wurde die Methode 95 % LSD verwendet). Die niedrigen Werte im April lassen sich durch das zu diesem Zeitpunkt noch geringe Nahrungsangebot erklären, jene im Oktober durch die zu dieser Zeit möglicherweise bereits eingeschränkte Assimilatbildung. Um die verhältnismäßig niedrigen relativen Glucosegehalte von Ende Juni bis Anfang August zu begründen, war eine detailliertere Analyse mit den nicht geclusterten Terminen nötig (nicht dargestellt). Es zeigt sich, dass in diesem Zeitraum lediglich zu den Terminen 18.06, 15.07 und 12.08 signifikant niedrigere Glucosegehalte auftraten. Ein Vergleich mit den Daten der Zentralen Anstalt für Meteorologie und Geodynamik (ZAMG) für St. Pölten, Wien und Eisenstadt ergab, dass es in den der Probenahme vorangegangenen Tagen jeweils besonders regnerisch oder kühl war, sodass ein Zusammenhang mit der lokalen Witterung zumindest plausibel ist.

Bei den Standorten gibt es nach ANOVA keine signifikanten Unterschiede ($P=0,14$, Levene's Test: $P=0,38$), aber der Multiple Mittelwertvergleich (95 % LSD) wertet Langenzersdorf als durch besonders niedrige auftretende Glucosegehalte bemerkenswert und Illmitz als durch besonders hohe. In Langenzersdorf stammen allerdings alle für diese Analyse (Abb. 1) genommenen Proben aus dem April, eine Beobachtung, die als Erklärung für die niedrigen Werte hinreichend ist. Die hohen Gehalte in Illmitz mögen durch den aus dem vergleichsweise trockenen Klima und den sandigen Böden resultierenden Wassermangel und die dadurch vielleicht erhöhte Assimilatekonzentration im Phloem bedingt sein.

Eine Sorge der Versuchsansteller war, dass der unterschiedlich lange Probentransport zwischen Probestandort und Labor in der Kühlbox einen systematischen Fehler verursachen könnte, da den Zikaden während des Transports keine Nahrung angeboten wurde. Es ergibt sich aber kein Zusammenhang zwischen Transportdauer und relativem Glucosegehalt.

Ernährungszustand:

Um zu sehen, ob der Ernährungszustand Einfluss auf den relativen Glucosegehalt der Zikaden hat, wurden die nach Art und Geschlecht autoskalierten Gewichtsdaten mit den ebenfalls auf diese Weise autoskalierten relativen Glucosegehalten korreliert und zudem eine lineare Regression durchgeführt. Überraschender Weise ist die Korrelation äußerst gering (Pearsons Korrelationskoeffizient: $r=0,092$) und es ergibt sich kein linearer Zusammenhang zwischen den beiden Größen ($P=0,2$). Neben dem Ernährungs- mag auch der Entwicklungszustand für das Gewicht pro Tier eine Rolle spielen. Es wurden für alle Versuche generell nur Imagines verwendet, deren Alter aber meist nicht hinreichend genau bekannt war.

Unterschiede zwischen den Spezies:

Wenn man von der Hypothese ausgeht, dass der Ernährungsformtyp einen Einfluss auf den Glucosegehalt relativ zum Körpergewicht hat, sollte ein Unterschied zwischen den Spezies und auch zwischen höheren taxonomischen Kategorien bestehen. Beides ist der Fall (Abb. 5)

Nach Kruskal-Wallis Test besteht ein signifikanter ($P=0,0$) Unterschied zwischen den höheren taxonomischen Kategorien. Die höchsten mittleren Glucosegehalte finden sich bei den als Phloembibitoren eingestufteten Deltocephaline (0,85 % des Körpergewichts, 324 Analyseeinheiten [AE] zu je mehreren Individuen), bemerkenswerter Weise gefolgt von den Aphrophoridae (0,63 %, 37 AE), die Xylembibitoren sind, und den Typhlocybinæ (0,54 %, 114 AE), die mehrheitlich als Mesophyllsauger angesehen werden. Auch die Cicadellinae, vertreten nur durch *Cicadella viridis*, verfügen über relativ hohe Glucosewerte (0,52 %, 11 AE). Sie werden ebenfalls als Xylembibitoren angesehen. Agalliinae (0,30 %, 31 AE), Aphrodinae (0,29 %, 14 AE), Delphacidae (0,27 %, 35 AE) und Cercopidae (0,25 %, 2 AE) haben niedrige Glucosegehalte und werden unterschiedlichen Ernährungsformtypen zugeordnet.

Auch innerhalb der Unterfamilien bzw. Familien unterscheiden sich sehr viele Arten bezüglich der Glucosegehalte signifikant voneinander (ANOVA $P=0,0$; Levene's $P=0,198$; Multipler Mittelwertvergleich 95 % LSD). So weisen etwa innerhalb der Deltocephalinae Individuen der Gattung *Psammotettix* mit 0,87 % (83 AE) einen deutlich

höheren Glucosegehalt auf, als solche der Gtg. *Macrosteles* (0,53 % bei 20 AE), die die niedrigsten Werte innerhalb der Deltocephalinae aufweisen. Der Unterschied ist signifikant. Innerhalb dieser Unterfamilie finden sich die höchsten Glucosegehalte u. a. bei *Enantiocephalus cornutus* (1,33 %, 1ne AE), *Errastunus ocellaris* (1,09 %, 22 AE), *Arocephalus languidus* (0,96 %, 18 AE), *Doratura homophyla* (0,95 %, 24 AE), alles Arten, die gemeinsam mit *Psammodictyon* spp. zur "Deltocephalinae 2" Mundwerkzeuggruppe gehört. Es gibt aber auch andere Arten mit hohem Glucosegehalt, die zur anderen Gruppe, "Deltocephalinae 1", gehören wie etwa *Mocydia croeca* (1,08 %, 1ne AE) und *Mocuellus collinus* (1,11 %, 16 AE) oder deren Zuordnung nicht bekannt ist. Dennoch ist die Übereinstimmung bemerkenswert, insbesondere weil es keine "Deltocephalinae 2" Art gibt, die einen niedrigen Glucosegehalt hätte.

Die größten Unterschiede innerhalb einer Gruppe findet man bei den Typhlocybinae. Mit *Empoasca* spp. (1,28 %, 9 AE) findet man sogar eine Gattung, die nahezu alle Deltocephalinae übertrifft und *Eupteryx tenella* (1,02 %, 9 AE) hat ebenfalls einen sehr hohen Glucosegehalt. Letztere saugt an *Achillea millefolium*, deren feinverzweigte, fiedrige Blätter relativ wenig Mesophyll aufweisen und die daher vielleicht ein Phloembibitor ist. Die Glucosegehalte der anderen untersuchten *Eupteryx* – Arten (*E. atropunctata*, *E. curtisii*, *E. notata*) liegen zwischen 0,6 % und 0,35 %.

Mehrere Typhlocybinae – Species besitzen sehr niedrige Glucosegehalte, wie etwa *Emelyanoviana mollicula* (0,27 %, 29 AE), *Micantulina stigmatipennis* (0,26 %, 4 AE) und *Zyginidia pullula* (0,23 %, 25 AE). Letztere saugt an Gräsern, die beiden anderen an *Verbascum* und anderen krautigen Pflanzen.

Auch die Aphrophoridae weisen innerhalb der Gruppe große Unterschiede in den Glucosegehalten auf. *Lepyronia coleoptrata* (1,02 %, 2 AE) und *Philaenus spumarius* (0,78 %, 22 AE) liegen durchaus im Bereich der Deltocephalinae, ganz im Gegensatz zu den beiden untersuchten Neophilaenus – Arten, *N. campestris* (0,32 %, 9 AE) und *N. modestus* (0,32 %, 3 AE).

Cercopis sanguinolenta (Cercopidae) ist relativ "glucosearm" (0,25 %, 2 AE), ebenso wie die Agalliinae (z. B. *Anaceratagallia ribauti*, 0,32 %, 28 AE).

Innerhalb der Delphacidae weisen die Kelisiinae mit mehr als 0,53 % einen deutlich höheren Glucosegehalt bezogen auf das Körpergewicht auf, als die Delphacinae und Asiracinae (<0,31 %).

Unterschiede zwischen den Geschlechtern einer Art:

Es ist natürlich denkbar (und für den Vergleich der Arten auch relevant, wenn Männchen und Weibchen in ungleicher Zahl untersucht wurden), dass sich die relativen Glucosegehalte nach dem Geschlecht unterscheiden. Abb. 6 zeigt das für die Deltocephalinae, bei denen wir feststellten, dass bei $\frac{3}{4}$ aller Arten die Weibchen höhere Glucosegehalte aufweisen. Unter der Annahme, die Glucosegehalte von Weibchen und Männchen seien gleich, ist die Wahrscheinlichkeit, dass bei 15 oder mehr Arten (von insgesamt 20) die Weibchen zufällig die höheren Glucosegehalte aufweisen, nur 2,1 %. Bei den anderen Gruppen ist der Unterschied nicht so deutlich (nicht dargestellt). Um die Signifikanz des Unterschieds festzustellen, führten wir für einige Arten – bei denen die Datensituation dies erlaubte – einen Differenzen – t Test für verbundene Stichproben und sein nichtparametrisches Pendant, den Wilcoxon – Rangtest, durch. Verglichen wurden

nur Weibchen und Männchen, die von der gleichen Aufsammlung stammten. Einen signifikanten Unterschied stellen wir nur für die Gattung *Psammotettix* (Student's t-Test $P=0,0$; Rangtest 0,0) und *Euscelis incisus* (Student's t-Test $P=0,028$; Rangtest 0,014) fest, also jene beiden Gruppen, von denen die meisten Proben untersucht wurden. In beiden Fällen haben die Weibchen höhere relative Glucosegehalte.

Nicht signifikant sind die Unterschiede des arithmetischen Mittels bzw. Medians bei *Doratúra homophyla*, *Jassargus obtusivalis*, *Anaceratagallia ribauti* (Agalliinae), *Chlorita paolii*, *Emelyanoviana mollicula* und *Zyginidia pullula* (Typhlocybiinae). Insgesamt schließen wir daraus, dass zumindest bei manchen Deltoccephalinae ein Unterschied zu Gunsten der Weibchen existieren dürfte, der jedoch wegen der relevanten Streuung innerhalb eines Geschlechts schwer nachweisbar ist.

Diskussion

Bereits das älteste bekannte, pterygote Insekt, *Delitzschala bitterfeldensis* aus dem Fröhkarbon², war aller Wahrscheinlichkeit nach ein Pflanzensauger mit stechend saugenden Mundwerkzeugen (SINITSCHEKOVA 2003). Die Palaeodictyoptera, beeindruckende, weit verbreitete, thermophile Insekten mit teilweise über 50 cm Flügelspanne entwickelten kurze, robuste Mundwerkzeuge, die keiner heute lebenden Form entsprechen, von der aber ZHERIKIN 2003 annimmt, dass sie zur Nutzung der damals noch weitgehend ungeschützten, reproduktiven Organe von Gefäßpflanzen dienten. Diese Form der Ernährung bedurfte noch keiner Symbionten zum Ausgleichen der einseitigen Nahrung und auch noch keiner Spezialstrukturen des Darms (Filterkammern), die heute vielen Pflanzensaugern eine rasche Abgabe überflüssigen Wassers ermöglichen.

Spätestens im frühen Perm entstanden – wohl als Reaktion auf die immer besser geschützten Samenanlagen – Formen mit langen saugenden Mundwerkzeugen, die, wie man annimmt, dem Stamm- und Blattsaugen dienten. Verletzungen an photosynthetischem Gewebe, wie sie von stechend saugenden Mundwerkzeugen verursacht werden, finden sich bereits im Karbon.

Auch die Hemipteren entwickelten sich – deutlich später als die Palaeodictyoptera – indem sie zunächst reproduktive Organe und erst später photosynthetisches Gewebe als Nahrungsquelle nutzten. Dieser Schritt erfolgte im frühen Perm, intensive Radiation im späten Perm. In diesem Abschnitt des Paleozoikums finden sich nach Ansicht mancher Autoren bereits Vertreter der holophyletischen Sterno- wie auch der – möglicherweise in Hinblick auf die Heteropteren paraphyletischen – Auchenorrhyncha. (STRÜMPPEL 1983, GRIMALDI & ENGELS 2005). Die Morphologie des Kopfes der permischen Auchenorrhyncha legt nahe, dass sie eine Cibarialmuskulatur entwickelt hatten, die als Anpassung an das Phloemsaugen gesehen wird (wegen des Siebröhrenüberdrucks von 20 bis 40 bar kann der Phloemsaft aber auch passiv genutzt werden). Für die Entwicklung

² Karbon: vor 299 – 359 Millionen Jahren

Perm: vor 251 – 299 Millionen Jahren

Trias: vor 207 – 251 Millionen Jahren

Nach ZHU et al. 2009, GRIMALDI & ENGEL 2005.

von Xylembibitoren während des Palaeozoikums gibt es keine Hinweise. Erst vom Mitteltrias an entwickelten sich Formen mit großem, wie geschwollen erscheinenden Postclypeus und daher vermutlich entsprechend gut entwickelten cibarialen Dilatormuskeln, die darauf hinweisen, dass ihre Träger Xylembibitoren waren. Lokalbibitoren sind mehrfach konvergent entstanden, sie leiten sich nach STRÜMPEL 1983 von den ursprünglicheren Systembibitoren ab. GOODCHILD 1963 sieht allerdings die Mesophyllsauger als ursprünglich an.

Für die Zuordnung der Typhlocybinæ zu den Lokalbibitoren (Mesophyllsauger) spricht einerseits das Fehlen von Endosymbionten, die für Phloem- und Xylemsaftsauger essentiell sind, weil sie ihnen die in der Nahrung nicht vorhandenen erforderlichen Vitamine und Nährstoffe produzieren. Andererseits ist bei ihnen auch keine Filterkammer vorhanden, jener "Kurzschluss" zwischen dem vorderen Mitteldarm und hinteren Mittel- oder Enddarm, der einen raschen Flüssigkeitstransport ermöglicht und für Systembibitoren ebenfalls physiologisch äußerst bedeutsam ist (SAXENA 1955, GOODCHILD 1966). POLLARD 1968 berichtet, dass *Eupteryx melissae* chlorotische Flecken in Gewebsinseln, die von kleinen Blattadern umgrenzt sind, erzeugt. Nur die Zentralregion ist betroffen, im Gegensatz zu *Empoasca fabae*, bei der der Randbereich um die Adern geschädigt wird. Von dieser Art berichten SMITH & POOS (1931), dass sie sowohl auf das Phloem, als auch auf das Mesophyll angewiesen ist. Auch verursacht *Empoasca flavescens* die "Hopperburn" Erkrankung der Kartoffel, die durch Verstopfung der Leitbahnen verursacht wird und *E. vitis* und *Jacobiasca libyca* verursachen ähnliche Symptome an der Rebe (VIDANO 1967, NICKEL 2003). All das sind Hinweise auf eine Nutzung des Phloems.

In der vorliegenden Arbeit wurde einerseits eine relativ homogene Ausbildung der Mundgliedmaßen innerhalb der Typhlocybinæ (Abb. 3a) festgestellt, andererseits eine bedeutende Inhomogenität der Glucosekonzentration im Körper (Abb. 5). Dabei sind die Vertreter der Gattung *Empoasca* (hauptsächlich *E. pteridis* und *E. decipiens*) durch besonders hohe relative Glucosekonzentrationen ausgezeichnet, was in Übereinstimmung mit ihrem akzeptierten Status als Phloemsauger steht. Dass sie sich jedoch trotzdem nicht ausschließlich vom Phloemsaft ernähren, ist deshalb wahrscheinlich, weil auch sie keine Endosymbionten und keine Filterkammer aufweisen. Der sehr geringe relative Glucosegehalt von z. B. *Zyginidia pullula* weist auf reines Mesophyllsaugen hin, das auch bei den meisten anderen Typhlocybinæ ausgeprägt sein dürfte. Von *Chlorita* wird angenommen, dass die Gattung sich vom Mesophyll ernährt. NICKEL 2003 erwähnt aber, dass keine experimentellen Studien in dieser Hinsicht durchgeführt wurden. *Chlorita paolii* liegt in Bezug auf die relative Glucosekonzentration ziemlich genau mittig zwischen *Empoasca* und *Zyginidia*. Wir nehmen daher an, dass diese Art sich etwa zu gleichen Anteilen von beiden Komponenten ernährt. *Eupteryx* zeigt, dass man sogar damit rechnen muss, dass innerhalb einer Gattung Arten existieren können, die sich primär vom Phloem (*E. tenella*) und solche, die sich hauptsächlich vom Mesophyll ernähren (alle anderen untersuchten). Die sehr beweglichen Mundgliedmaßen der Typhlocybinæ scheinen sich also ohne bedeutende morphologische Änderung für verschiedene Ernährungsformen zu eignen.

Bei den Deltocephalinae, die generell als Phloembibitoren akzeptiert sind, finden sich allgemein hohe relative Glucosekonzentrationen. Dies gilt insbesondere für eine Gruppe dieser Unterfamilie, die sich durch kurze Stilette auszeichnet. Möglicherweise ist mit

dieser morphologischen Ausprägung eine geringe Beweglichkeit der Mundgliedmaßen verbunden, während für das Saugen am Mesophyll zweifellos eine hohe erforderlich ist, damit in kurzer Zeit viele Zellen ausgesaugt werden können (die Typhlocybinae *Eupteryx melissae* benötigt etwa 10 sec. für eine Zelle, sodass nach POLLARD 1968 innerhalb von 7 min ein Fleck von 0,6 mm² ausgesaugt wird).

Die zweite morphometrische Gruppe der Deltocephalinae beinhaltet sowohl Spezies die hohe, als auch solche, die niedrige relative Glucosegehalte zeigen. Am niedrigsten sind die der Gattung *Macrosteles*, was deshalb interessant ist, weil FORBES & RAINE 1973 häufig Fragmente von Chloroplasten im von den Maxillenstiletten gebildeten Nahrungskanal von *M. fascifrons* feststellten. Offenbar ist zumindest diese Gattung, aber wahrscheinlich innerhalb dieser Gruppe nicht nur sie, nicht als reiner Phloembibitor anzusehen.

Die übrigen, oft nur in wenigen oder nur einer einzigen Art morphometrisch analysierten Unterfamilien der Cicadellidae zeichnen sich mit Ausnahme der Cicadellinae durch besonders lange Stilette aus (Macropsinae), wobei meist insbesondere die Maxillenstilette besonders lang sind (Aphrodinae, Megophthalminae, Agalliinae). Die Stilette sind außerdem sehr schmal. Das spricht einerseits dafür, dass die Maxillen wesentlich weiter in das Gewebe versenkt werden, als die Mandibeln und andererseits für eine hohe Beweglichkeit. Beides spricht eher für Mesophyllsauger, in Übereinstimmung mit den geringen relativen Glucosegehalten der daraufhin untersuchten Vertreter der Agalliinae und Aphrodinae. Allerdings ist von *Anaceratagallia ribauti* (Agalliinae) inzwischen nachgewiesen, dass diese Art Phytoplasmen der Stolburgruppe, die die Schwarzholzkrankheit der Rebe verursachen, überträgt (RIEDLE-BAUER 2008). Diese sind in der Rebe jedoch auf das Phloem beschränkt, weshalb wohl anzunehmen ist, dass eher intakte Zellen im Phloembereich (z. B. Geleitzellen) genutzt werden.

Es wird allgemein akzeptiert, dass Cicadellinae, Cercopidae und Aphrophoridae Xylembibitoren sind (NICKEL 2003, KUNKEL 1967). Diese Annahme stützt sich auf pflanzenhistologische Untersuchungen, chemische Kotanalysen und auch darauf, dass einige Arten Xylemviren übertragen (eine Literaturzusammenfassung findet sich bei KUNKEL 1967). Der Xylemsaft enthält (STRÜMPPEL 1983) viele Ionen in recht hoher Konzentration (K, Na, Mg, Cl), aber nur wenig Aminosäuren und Amide (0,0002 % – 0,08 %) und ebenfalls nur sehr geringe Mengen Zucker (0,005 %). STRÜMPPEL 1983 gibt an, dass Larven und Imagines von *Philaenus spumarius* das 600 bis 1200fache ihres eigenen Trockengewichts an Xylemsaft binnen 24h aufsaugen. Wie die stark ausgebildete Cibarialmuskulatur der Xylembibitoren zeigt, ist dieser Prozess sehr energieaufwändig. Ob sich daher die sehr hohen relativen Glucosegehalte von *Philaenus spumarius*, *Lepyronia coleoptrata* und *Cicadella viridis* allein durch Xylemsaugen erklären lassen, ist fraglich. Zudem fällt auf, dass auch die Xylembibitoren bezüglich ihres relativen Glucosegehalts in zwei Gruppen zerfallen, was den Verdacht nahe legt, dass auch diese Tiere zusätzlich entweder Phloemsaft oder – soweit dies mit den sehr robusten, langen aber auch breiten Stiletten möglich ist – Mesophyllcytoplasma nutzen.

Die Fulgoromorpha werden von KUNKEL 1966 generell als Phloembibitoren eingestuft und GOODCHILD 1963 erwähnt, dass sie zwar symbiontische Mikroorganismen in hoher Vielfalt, aber keine Filterkammer besitzen, möglicherweise allerdings Strukturen analoger Funktion. Viele Fulgoromorpha übertragen Phloemviren. GOODCHILD 1966 hält es allerdings für möglich, dass die relativ kleinen Delphacidae Mesophyllsauger

sind. Die relativen Glucosegehalte der Delphacinae und von *Asiraca clavicornis* sind jedenfalls für typische Phloemsauger zu niedrig; einzig die Kelisiinae mit ihren höheren Glucosegehalten könnten auch Phloemsaft nutzen. Auch die relativ schlanken Stilette weisen in die Richtung Mesophyllsauger, allerdings gilt das auch für jene von *Hyalesthes obsoletus* (Cixiidae), deren Mundgliedmaßen denen der Agalliinae (und insbesondere von *Dryodurgades reticulatus*) in den Proportionen sehr ähnlich sind. Aus Mangel an Individuen ist der relative Glucosegehalt von *Hyalesthes obsoletus* nicht untersucht worden, wobei hier natürlich sehr interessant wäre, ob er dem der Agalliinae entspricht. Diese Spezies überträgt jedenfalls – ebenso wie die Agalliinae *Anaceratagallia ribauti* – die Schwarzholzkrankheit (allerdings bedeutend effizienter), ist also zumindest auch Phloembibitor. Es erscheint wahrscheinlich, dass nicht alle Fulgoromorpha reine Phloembibitoren sind und auch hier die Entwicklung zum Mesophyllsauger in Konvergenz zu den Cicadomorpha erfolgt ist. Eine umfassendere Untersuchung der Fulgoromorpha wäre erstrebenswert.

Insgesamt entsteht der Eindruck, dass die Nutzung verschiedener Organe der Pflanze durch Zikaden ohne große Änderung der Gestalt der Mundgliedmaßen möglich ist und dass daher innerhalb eines Taxons trotz der Stabilität dieser Gestalt oftmals ein Spektrum an Ernährungsformtypen vorliegt. Die Entwicklung zum Mesophyllsauger oder auch zum "Multisauger", der verschiedene Organe zur Ernährung nutzt, dürfte vielfach konvergent innerhalb der Cicadomorpha und auch der Fulgoromorpha entstanden sein. Die Glucosekonzentration relativ zum Körpergewicht ist vermutlich ein guter Indikator für den Grad der Phloemnutzung, allerdings nicht für das Ausmaß, in dem eine Art zur Übertragung von im Phloem angesiedelten Pathogenen geeignet ist. Hier dürften die Proportionen der Mundwerkzeuge den besseren Hinweis geben. Ähnlichkeiten in dieser Hinsicht sprechen für eine ähnliche Nutzung einer Nahrungsquelle und diese Übereinstimmung ist eventuell zumindest für die nicht persistente Übertragung ("stylet born transmission") von Pathogenen hinreichend, sicherlich aber nicht für die persistente, für die auch noch die Vermehrungsfähigkeit des Pathogens im Zikadenkörper notwendig ist.

Eine Bestätigung der Ergebnisse durch weiterführende Analysen ist erforderlich.

Zusammenfassung

Verschiedene Zikadenarten nutzen unterschiedliche Pflanzenorgane und –gewebe zur Nahrungsaufnahme. Systembibitoren saugen am Phloem oder Xylem, Lokalbibitoren (Mesophyllsauger) hingegen am Parenchym. Die Zuordnung zu den Ernährungsformtypen ist nur für wenige Arten untersucht worden, hat aber praktische Relevanz, weil sich viele Pflanzenpathogene entlang des Leitgewebes – entweder Phloem oder Xylem – verbreiten und oft auch auf diese Organe beschränkt bleiben. Kenntnis über den Ernährungsformtyp kann daher die Suche nach Pathogenvektoren erleichtern.

In der vorliegenden Arbeit haben wir Möglichkeiten untersucht, indirekt auf den Ernährungsformtyp rückschließen zu können. Einerseits wurde die Ausbildung der Mundgliedmaßen vergleichend morphometrisch analysiert, andererseits der Glucosegehalt des Zikadenkörpers, ebenfalls vergleichend für eine große Anzahl von Spezies.

Die Mundwerkzeuge zeigen auf dem Niveau der Unterfamilie und Familie eine taxonspezifische

Ausbildung. Die Deltocephalinae zerfallen aber in zwei Gruppen mit deutlich verschiedener Gestaltung der Mundgliedmaßen. In höheren systematischen Kategorien existiert hingegen keine taxonspezifische Ausprägung. So haben manche Cicadomorpha und Fulgoromorpha analoge Proportionen der Mandibeln und Maxillen entwickelt.

Die Glucosegehalte variieren auch innerhalb einer Unterfamilie, wobei aber insgesamt die Deltocephalinae die höchsten Glucosegehalte aufweisen. Unsere Untersuchungen zeigen, dass ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Nutzung des Phloemsafte als Nahrungsquelle und dem Glucosegehalt des Körpers wahrscheinlich ist. Unter dieser Annahme wird diskutiert, in welchem Ausmaß einzelne Vertreter verschiedener Auchenorrhyncha-Taxa Phloem, Xylem und Mesophyll für die Ernährung nutzen und in welcher Relation diese Nutzung zur Ausbildung der Mundwerkzeuge steht.

Literatur

- ASHLOCK P.D. (1971): Monophyly and associated terms. – Syst. Zool. **20**: 63-69.
- FORBES A.R. & J. RAINE (1973): The stylets of the six-spotted leafhopper, *Macrosteles fascifrons* (Homoptera: Cicadellidae). – Can. Ent. **105**: 559-567.
- GAEDIKE R. & C.L. HÄUSER (2003): Ordnung Lepidoptera. – In: DATHE H.H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie I, Wirbellose Tiere 5, Insecta.
- GOODCHILD A.J.P. (1963): Some new observations on the intestinal structures concerned with water disposal in sap – sucking Hemiptera. – Trans. R. ent. Soc. Lond. **115**: 217-237.
- GOODCHILD A.J.P. (1966): Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. – Biol. Rev. **41**: 97-140.
- GRIMALDI D. & M.S. ENGEL (2005): Evolution of the Insects. – Cambridge University Press.
- HOGENHOUT S.A., OSHIMA K., AMMA E., KAKIZAWA S., KINGDOM H.N. & S. NAMBA (2008): Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects. – Molecular Plant Pathology **9** (4): 403-423.
- KLOFT W. (1960): Die Trophobiose zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengewebe. – Entomophaga **5**: 43-54.
- KUNKEL H. (1967): Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Sternorrhynchen (Rhynchota, Insecta). – Z. angew. Zool., Berlin **54**: 37-74.
- NICKEL H. (2003): The leafhoppers and planthoppers of Germany. – Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- POLLARD D.G. (1969): Directional control of the stylets in phytophagous Hemiptera. – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) **44** (10-12): 173-185.
- POLLARD D.G. (1968): Stylet penetration and feeding damage of *Eupteryx melissae* CURTIS (Hemiptera, Cicadellidae) on sage. – Bull. Ent. Res. **58**: 55-71.
- POLLARD D.G. (1972): The stylet structure of a leafhopper (*Eupteryx melissae* CURTIS: Homoptera: Cicadellidae). – J. nat. Hist. **6**: 261-271.
- RIEDLE-BAUER M., TIEFENBRUNNER W., OTREBA J., SCHILDBERGER B. & F. REGNER (2006): Epidemiological observations on Bois Noir in Austrian vineyards – Mitt. Klosterneuburg **56**: 177-181.

- RIEDLE-BAUER M., SARA A. & F. REGNER (2008): Transmission of a stolbur phytoplasma by the Agalliinae leafhopper *Anaceratagallia ribauti* (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae). – J. Phytopathol. **156**: 687-690.
- SAXENA K.N. (1955): The anatomy and histology of the digestive organs and malpighian tubes of the Jassidae (Homoptera). – J. Zool. Soc. India **7**: 41-52.
- SINITSCHENKOVA N.D. (2007): Superorder Dictyoneuridea Handlirsch, 1906. – In: RASNITZYN A.P. & D.L.J. QUICKE (eds), History of Insects (Springer).
- SMITH F.F. & F.W. POOS (1931): The feeding habits of some leaf hoppers of the genus *Empoasca*. – J. agric. Res.: 475-485.
- STRÜMPPEL H. (1983): Handbuch der Zoologie, Volume IV Arthropoda, Part 28 Homoptera (Pflanzensauger). – Walter De Gruyter.
- TIEFENBRUNNER W., LEITNER G., GANGL H. & M. RIEDLE-BAUER (2007): Epidemische Ausbreitung der Schwarholzkrankheit (Stolbur-Phytoplasma) in südostösterreichischen Weingärten. – Mitt. Klost. **57**: 200-212.
- VIDANO C. (1967): Sintomatologia esterna ed interna da insetti fitomizi su *Vitis*. – Annali della Accademia di Agricoltura di Torino **109**: 117-136.
- WYATT G.R. & G.F. KALF (1957): The chemistry of insect hemolymph; II. trehalose and other carbohydrates – J. Gen. Physiol.: 833-847.
- ZHERIKIN V.V. (2007): Ecological history of terrestrial insects. – In: RASNITZYN A.P. & QUICKE D.L.J. (eds), History of Insects. Springer.
- ZHU M., ZHAO W., JIA L., LU J., QIAO T. & Q. QU (2009): The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. – Nature **458**: 469-474.

Anschriften der Verfasser:

Wolfgang TIEFENBRUNNER & Maria BATUSIC

Bundesamt für Weinbau,
Gölbeszeile 1, 7000 Eisenstadt, Austria

Monika RIEDLE-BAUER

Höhere Bundeslehranstalt u. Bundesamt f. Wein- und Obstbau,
3400 Klosterneuburg, Austria

Astrid TIEFENBRUNNER & MARTIN TIEFENBRUNNER

Logistic Management Service, Rosenstrasse 7,
80331 Munich, Germany

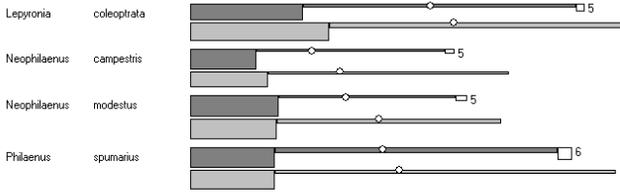
E-Mail-Korrespondenz: w.tiefenbrunner@bawb.at

Anhang

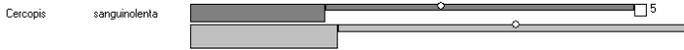
Cicadomorpha

■ Mandibel
■ Maxille

Aphrophoridae

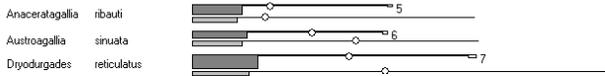


Cercopidae

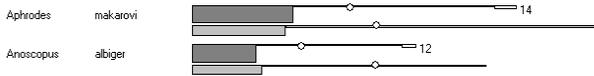


Cicadellidae

Agalliinae



Aphrodinae



Cicadellinae



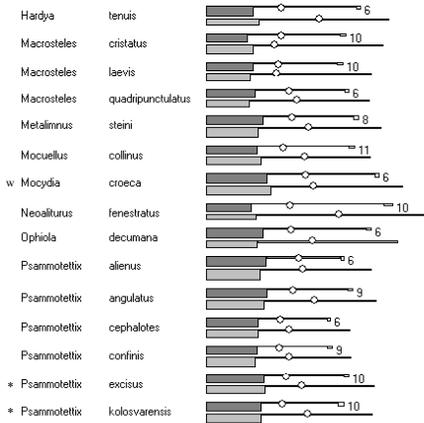
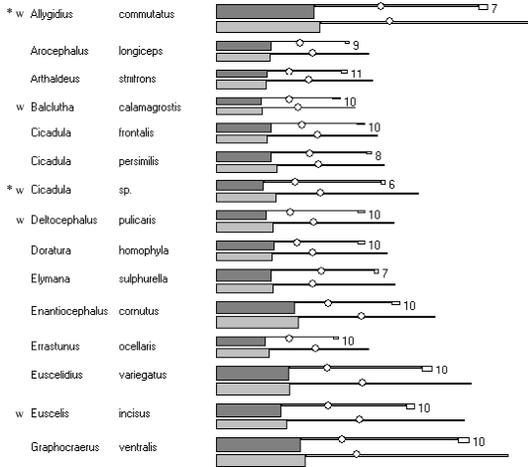
1 mm

Cicadomorpha

■ Mandibel
■ Maxille

Cicadellidae

Deltocentralinae



1 mm

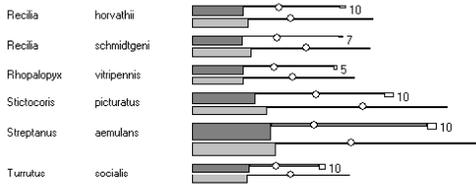
* Artzuordnung unsicher
w Weibchen

Cicadomorpha

■ Mandibel
■ Maxille

Cicadellidae

Deltocephalinae Fortsetzung



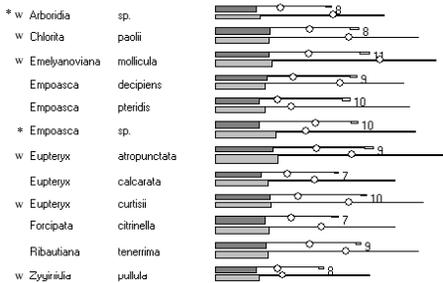
Macropsinae



Megophthalminae



Typhlocybinae



1 mm

* Artzuordnung unsicher
w Weibchen

Legende zum Anhang

Vereinfachte vergleichende Abbildung der Mundgliedmaßen verschiedener Zikadenarten, systematisch gegliedert. Die Mundgliedmaßen sind jeweils in Basis und Stilet geteilt, die zahntragende Spitze der Mandibel ist ebenfalls abgesondert dargestellt. Die Ziffer rechts von der Mandibelspitze gibt die Anzahl der Zähne in diesem Bereich wieder. Die kleinen Kreise im Stilet repräsentieren den Wendepunkt, von dem ab die Mundgliedmaßen nach distal zum Saugrohr fusioniert sind.

Fulgoromorpha

■ Mandibel
■ Maxille

Cixiidae



Delphacidae

Asiracinae



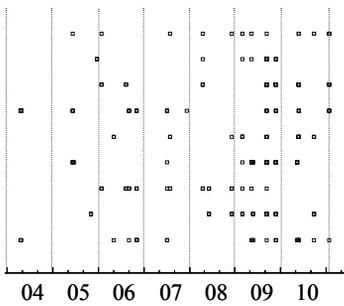
Kelisiinae



Delphacinae



1 mm



Z. p.
P. s.
J. o.
E. i.
E. o.
E. m.
D. h.
C. p.
A. r.

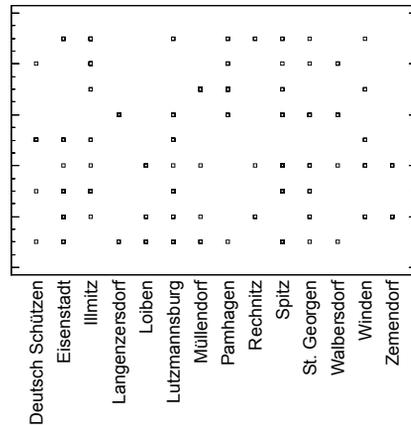


Abb. 1: Verteilung jener neun Arten, die ausgewählt wurden, um den Einfluss von Probenahmeort und -termin auf die relativen Glucosegehalte zu untersuchen. A. r. = *Anaceratagallia ribauti*; C. p. = *Chlorita paolii*; D. h. = *Doratura homophyla*; E. m. = *Emelyanoviana mollicula*; E. o. = *Errastunus ocellaris*; E. i. = *Euscelis incisus*; J. o. = *Jassargus obtusivalis*; P. s. = *Philaenus spumarius*; Z. p. = *Zyginidia pullula*.

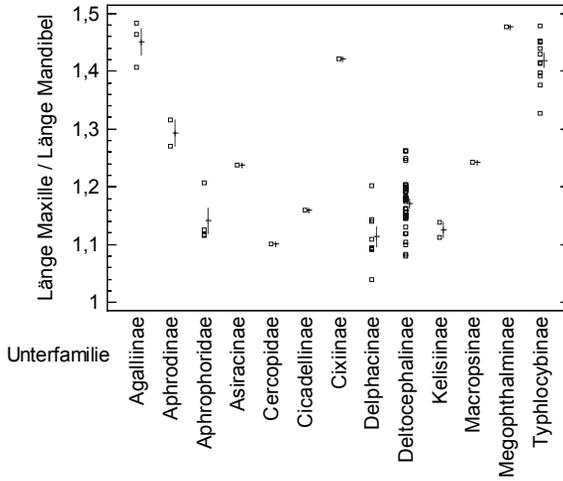


Abb. 2: Relation Länge der Maxille zu Länge der Mandibel für einige Unterfamilien und Familien der Auchenorrhyncha.

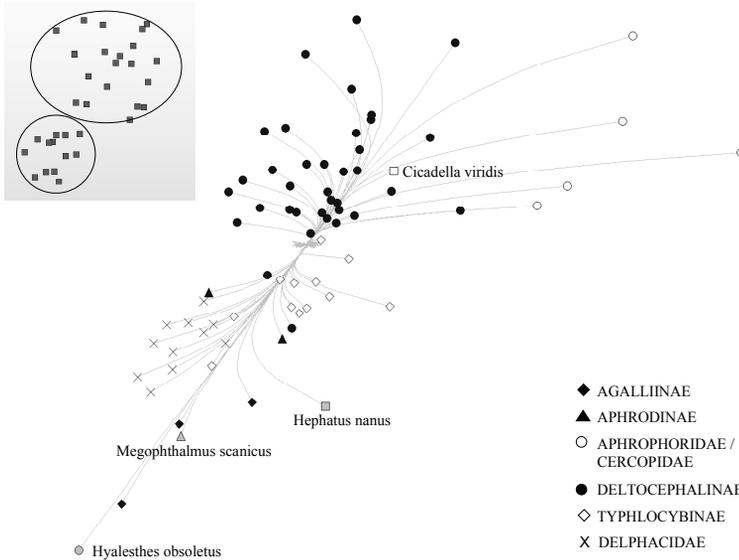


Abb. 3a: Multivariate Darstellung (die Messwerte stammen von den Mundgliedmaßen) der Distanzmatrix zum Vergleich verschiedener Zikaden. Methode: Stressminimierung; Autoskalierung. Insert links oben: Gliederung der Deltocephalinae nach einer anderen Methode (PCA, Gauss-Skalierung).

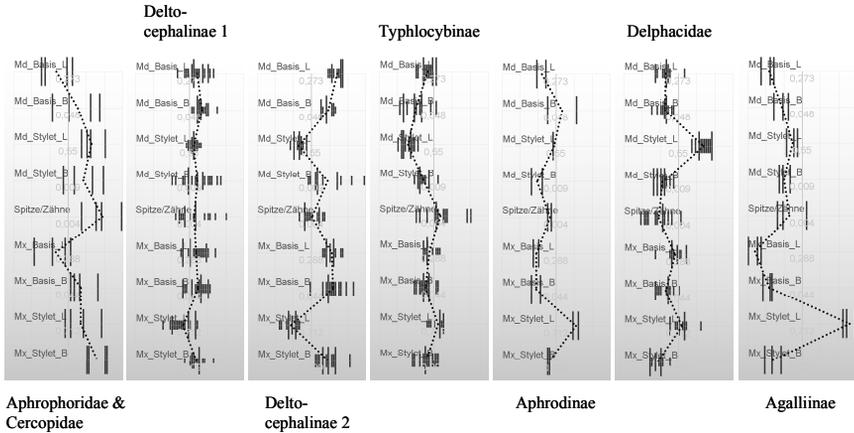


Abb. 3b: Mittlere Abweichung der vermessenen Variablen einer Gruppe (gepunktete Linie) vom Gesamtmittelwert (durchgezogene, mittige Linie). Vermessene Größen von oben nach unten: Mandibelbasislänge, Mandibelbasisbreite, Mandibelestiletlänge, Mandibelestietbreite, Länge der Mandibelspitze / Anzahl der Zähne (= Zahnabstand), Maxillenbasislänge, Maxillenbasisbreite, Maxillenstiletlänge, Maxillenstiletbreite.

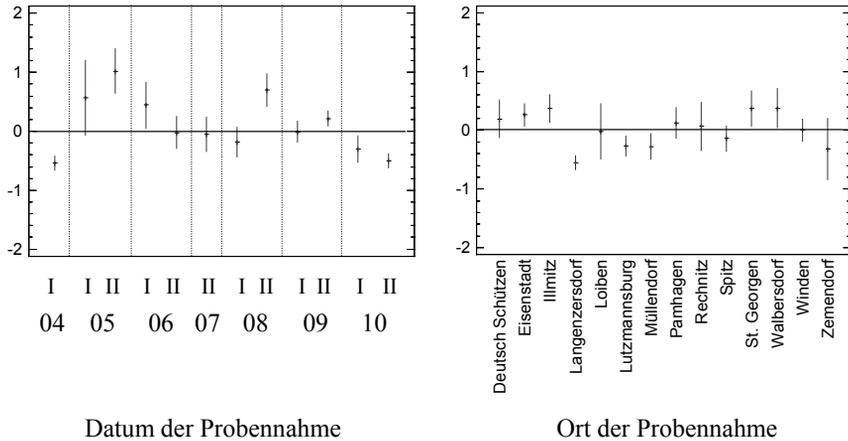


Abb. 4: Relativer Glucosegehalt, autoskaliert (Mittelwert und Standardfehler).

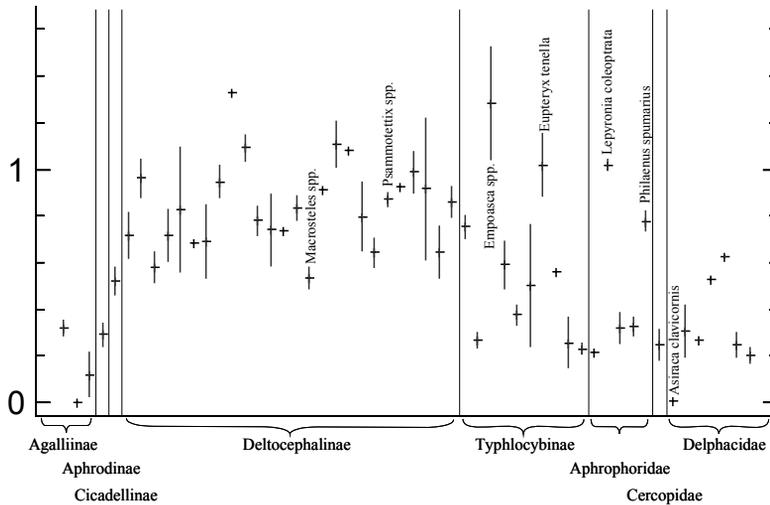


Abb. 5: Glucosegehalt relativ zum Körpergewicht in Prozent (Analyseeinheit - Mittelwert und Standardfehler), für verschiedene Zikadenarten, gegliedert nach Taxon.

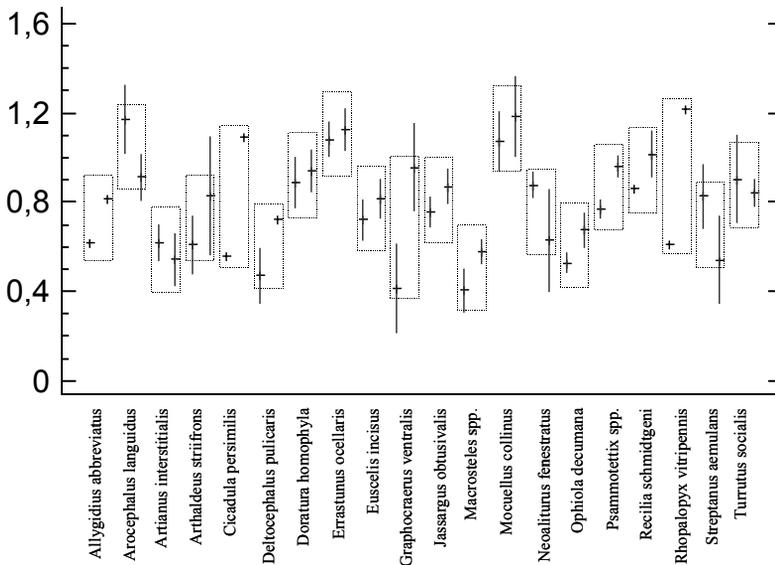


Abb. 6: Glucose – Gewichtsanteil in % für die untersuchten Deltoccephalinae (Mittel der Analyseeinheiten und Standardfehler): Vergleich Männchen (links) und Weibchen (rechts).

Buchbesprechung

POWELL, J.A., OPLER, P.A.: Moths of Western North America. – University of California Press, Berkeley, 2009. 369 pp.

Etwa 8.000 Nachfalterarten sind aus der Region des westlichen Nordamerika beschrieben und abgesehen von Schädlingen (Vorrats- und Materialschädlinge, landwirtschaftliche Schädlinge) dürften sie in der breiten Öffentlichkeit keine große Aufmerksamkeit finden. Mit ca. 2.500 Arten werden in diesem Buch etwa 25 % der Arten jeder Familie (auch Kleinschmetterlinge) behandelt, allen voran jene Arten mit ökonomischer Bedeutung.

Nach einer kurzen (30 Seiten) Einführung, welche die Kapitel Morphology, Biology, Significance in natural and human communities, Fossil record and evolution sowie A history of moth collection in western North America beinhaltet, erfolgt im zweiten Teil "Classification and Natural History" die Beschreibung der höheren Taxa und Familien (über 120). Kurz und übersichtlich (Adult, Larva, Larval Foods, Diversity) werden die allgemeinen Familienmerkmale dargestellt, bevor auf die einzelnen Arten eingegangen wird. Dieser Band ist kein Bestimmungsbuch, kann aber dabei helfen, anhand der 64 Farbtafeln, gefundene Arten näher einzuordnen. Zusätzliche Abbildungen von Genitalstrukturen erlauben eine weitere Identifikationsmöglichkeit. Im Text zu den einzelnen Arten finden sich Informationen zu Morphologie, Biologie der Raupen, geographische Verbreitung, Wirtspflanzen-Beziehungen, Phänologie und zahlreiche Literaturhinweise.

Eine tolle und empfehlenswerte Darstellung in einem preislich akzeptablen Rahmen (v.a. in Anbetracht der hervorragenden Farbtafeln), die jedem Schmetterlings-Liebhaber und -Kenner nur wärmstens empfohlen werden kann.

R. GERSTMEIER

Druck, Eigentümer, Herausgeber, Verleger und für den Inhalt verantwortlich:

Maximilian SCHWARZ, Konsulent f. Wissenschaft der Oberösterreichischen Landesregierung, Eibenweg 6, A-4052 Ansfelden, E-Mail: maximilian.schwarz@liwest.at.

Redaktion: Erich DILLER, ZSM, Münchhausenstraße 21, D-81247 München;
Roland GERSTMEIER, Lehrstuhl f. Tierökologie, H.-C.-v.-Carlowitz-Pl. 2, D-85350 Freising
Fritz GUSENLEITNER, Lungitzerstr. 51, A-4222 St. Georgen/Gusen;
Wolfgang SCHACHT, Scherrerstraße 8, D-82296 Schöngesing;
Wolfgang SPEIDEL, MWM, Tengstraße 33, D-80796 München;
Thomas WITT, Tengstraße 33, D-80796 München.

Adresse: Entomofauna, Redaktion und Schriftentausch c/o Museum Witt, Tengstr. 33, 80796 München, Deutschland, E-Mail: thomas@witt-thomas.com; Entomofauna, Redaktion c/o Fritz Gusenleitner, Lungitzerstr. 51, 4222 St. Georgen/Gusen, Austria, E-Mail: f.gusenleitner@landesmuseum.at