

Aus dem Zoologischen Institut der Karl-Marx-Universität Leipzig
(Direktor: Prof. Dr. G. STERBA)

VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENDOSYMBIOSE DER FULGOROIDEN MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER ARAEOPIDEN

Von

ARMIN ERMISCH

Mit 38 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. April 1960)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	47
B. Material und Methoden	48
C. Deskriptiver Teil	50
I. Symbionten und symbiontische Einrichtungen	50
1. Familie Araeopidae	50
a) <i>Kelisia</i> S. 52. — b) <i>Stenocranus</i> S. 63. — c) <i>Jassidaeus</i> S. 64	
d) Die Araeopiden mit der Symbiontenkombination H + f S. 69.	
2. Familie Cixiidae	76
a) <i>Oliarius</i> S. 76. — b) <i>Hyalesthes</i> S. 80.	
3. Familie Tropicuchidae: <i>Trypetimorpha</i>	80
4. Familie Issidae: <i>Ommatidiotus</i>	84
II. Die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen der Araeopiden	86
1. Primitiventwicklung	87
2. Definitiventwicklung	95
D. Allgemeiner Teil	104
I. Einordnung der Ergebnisse in die Grundzüge der Fulgoroidensymbiose	104
1. Allgemeines	104
2. Die Symbionten und ihre Ansiedelungsweise	106
a) Hauptsymbionten S. 107. — b) Nebensymbionten S. 115. —	
c) Begleitsymbionten S. 117. — d) Akzessorische Symbionten S. 119.	
3. Die Infektion der Ovarialeier.	119
4. Die ontogenetische Entwicklung der symbiontischen Einrichtungen	121
II. Der phylogenetische Wert der symbiontischen Einrichtungen der Fulgoroiden	125
1. Allgemeines	125
2. Der phylogenetische Wert der Araeopidensymbiose	130
Zusammenfassung	133
Liste der Abkürzungen	135
Literatur	135

A. Einleitung

Die Endosymbiose der Zikaden mit Mikroorganismen ist seit Beginn der wissenschaftlichen Endosymbioseforschung (ŠULC 1909, PIERANTONI 1910) Gegenstand eingehender Untersuchungen geblieben (BUCHNER

1912, 1925; ŠULC 1924; H. J. MÜLLER 1940, 1949, 1951; RAU 1943 u. a.). Bei den 370 Zikadenarten, die bisher histologisch untersucht worden sind, wurden sehr verschiedenartige symbiontische Einrichtungen festgestellt und eine Fülle stark unterschiedlich gestalteter Symbionten beschrieben.

Die Frage nach der Verwendbarkeit symbiontischer Einrichtungen zur Rekonstruktion der Phylogenese der Zikaden untersuchte H. J. MÜLLER [1949, 1953 (mit BUCHNER, in BUCHNER 1953)] und gelangte nach vergleichender Betrachtung der symbiontischen Einrichtungen von 370 untersuchten Arten zu einem Zikadenstammbaum. Dieser Stammbaum ist allerdings nur primär monophyletisch. Es erschien wünschenswert, noch möglichst viele Arten auf ihre symbiontischen Einrichtungen zu untersuchen, um an Hand der Befunde genannten Stammbaum zu überprüfen. Dabei schien weiterhin wichtig, eine Familie möglichst so eingehend zu bearbeiten, daß überraschende Symbiontenkombinationen als weitgehend ausgeschlossen gelten können. Zu diesem Zwecke wurde die Familie *Araeopidae* METCALF erwählt, die mit 51 bisher untersuchten Arten die besten Voraussetzungen für eine solche Betrachtung bot. Um den Aussagewert der vergleichend-anatomischen Untersuchungen an Imagines zu erhöhen, wurde auch die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen bei zwei verschieden-symbiontischen Arten dieser Familie verfolgt.

Die Anregungen zu diesen Untersuchungen verdanke ich Herrn Prof. Dr. H. J. MÜLLER, Quedlinburg. Er war es auch, der mir den größten Teil des untersuchten Materials entweder aus eigenen Beständen überließ oder aber von Frl. Dr. STRÜBING (Berlin) bzw. Herrn Dr. h. c. WAGNER (Hamburg) beschaffte. Außerdem unterstützte er mich vorbildlich und mit nimmermüdem Interesse bei allen auftretenden Schwierigkeiten sowohl bei der Nachbestimmung von selbst gesammeltem Material, als auch bei technischen Problemen. Vor allem waren mir auch sein Rat und seine Erfahrung bei der Deutung der Ergebnisse unentbehrlich. Ich möchte Herrn Prof. Dr. MÜLLER an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen. Für die Überlassung des Arbeitsplatzes und der Arbeitsgeräte, sowie für das Interesse am Zustandekommen dieser Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. WETZEL zu Dank verpflichtet.

B. Material und Methoden

In vorliegender Arbeit wurden 34 Arten aus vier Familien untersucht. An 32 Arten wurden die symbiontischen Einrichtungen der Imagines bzw. Larven bearbeitet, 19 Arten davon wurden erstmalig untersucht, für 13 Arten wurden die Symbiontenkombinationen bereits von MÜLLER (1940, 1949) bzw. STRÜBING (1956) mitgeteilt. (Diese Arten werden bei ihrer erstmaligen Nennung durch * gezeichnet.)

Zwei Arten mit bereits bekannten symbiontischen Einrichtungen dienten zur Untersuchung der Embryologie der symbiontischen Einrichtungen. In einigen

Fällen wurden zur Klärung spezieller Fragen Arten mit herangezogen, die bereits bearbeitet worden sind. Teilweise diente zu solchen Vergleichen eigenes Material, teilweise konnte ich auf Präparate von Herrn Prof. MÜLLER zurückgreifen, die er mir freundlicherweise zu diesem Zweck zur Verfügung stellte. Alle Arten, die in dieser Weise zur Klärung spezieller Fragen herangezogen wurden, sind in obigen Zahlenangaben nicht enthalten und werden im entsprechenden Abschnitt des speziellen Teiles dieser Arbeit erwähnt.

Eingehend bearbeitet wurden die Arten der Familie Araeopidae METCALF, die Angaben über die Vertreter der übrigen Familien tragen informativ Charakter.

Die bearbeiteten Larven und Imagines waren sehr unterschiedlich fixiert. Teilweise nur in 96%igem Alkohol, der auch, bei einigen Arten mehr als 15 Jahre, zur Konservierung gedient hatte. Andere Arten waren mit Duboscq-Brasil, Bouin oder Carnoy fixiert. Das selbst gesammelte Material wurde durchweg in Duboscq-Brasil (6—12 Std) nach Entfernung der Beinpaare mit gutem Erfolg fixiert. Obwohl auch die nur mit Alkohol behandelten Tiere meist gut verwertbare Präparate lieferten, wurden cytologische Einzelheiten nur dann vermerkt, wenn unterschiedliche Fixierungsmittel das gleiche histologische Bild ergaben.

Die Embryologie der endosymbiontischen Einrichtungen wurde an *Conomelus limbatus* FABR. und *Stenocranus minutus* FABR. studiert. Das Eimaterial von *Conomelus* gewann ich aus Zuchten legereifer Weibchen an *Juncus effusus* L. Das *Stenocranus*-Eimaterial erhielt ich durch Zuchten der Pärchen an *Dactylis glomerata* L. bei Zimmertemperatur von 18—20°.

Zur Fixation des Eimaterials wurde Carnoy, Duboscq-Brasil und Petrunkevitch verwendet. Die besten Ergebnisse ergab Duboscq-Brasil-Fixierung nach vorherigem Anstich des Eies mit angeschliffenen Minutien. Das Anstechen geschah unter dem Binokular und, um größere Dotterverluste zu vermeiden, im Fixierungsmedium. Trotzdem sind der aus der Anstichstelle quellende Eiweißpfropf oder die durch den Stichkanal entstehenden Schäden häufig so groß, daß in frühen Entwicklungsstadien von dieser Methodik abgesehen werden mußte und statt dessen in Carnoy fixiert wurde. Die Ergebnisse waren wenig schlechter als nach Fixation in Duboscq-Brasil. Ältere Embryonen, deren Keimstreifen bereits mit dem Binokular so deutlich feststellbar waren, daß man die Kopflappen als Anstichstelle erwählen konnte (nach der Umrollung die sehr deutlichen Augen), wurden nach Anstich in Duboscq-Brasil fixiert. Die nach Petrunkevitch-Fixierung erzielten Ergebnisse befriedigten nicht, da die Färbbarkeit der Serien nach dieser Fixierung schlecht war.

Die Einbettung der Larven und Imagines erfolgte über Optal (1—2 Std), Methylbenzoatoptal (etwa $\frac{1}{2}$ Std), Methylbenzoat (ein Tag), Celloidin (1%ig, 2—3 Tage), Methylbenzoatparaffin und drei Paraffinstufen (mehrere Tage). Schwierigkeiten beim Schneiden verursachten nur Weibchen, deren Abdomen sehr stark mit Eiern angefüllt waren.

Das embryologische Material wurde nach SLIFER und KING (nach EICHLER 1952) eingebettet. Da die recht kleinen Eier sehr schwierig auf den Block zu orientieren sind, wurde auf das mehrstündige Wässern der angeschnittenen und aufgeblickten Objekte verzichtet. Auch die so vorbereiteten Eier waren bis auf wenige Ausnahmen gut schneid- und färbbar.

Die Schnittdicke betrug bei Eiern, Larven und Imagines 5 μ . Nur bei ganz wenigen legereifen Weibchen größerer Arten mußte die Schnittdicke auf 7 μ heraufgesetzt werden.

Zur Auswertung waren in Frontalrichtung geschnittene Serien von Larven und Imagines am übersichtlichsten. Sagittal- und Querschnittsserien erhöhten aber das Verständnis für die räumliche Anordnung der Organe wesentlich. Sofern

genügend Material zur Verfügung stand, wurden Serien in allen drei Schnitt-richtungen angefertigt.

Bei der Untersuchung der Embryonen waren sagittale Serien am geeignetsten, hier waren zusätzliche Querschnittsserien zur besseren räumlichen Orientierung wichtig.

Die meisten Präparate und die Serien der Arten, von denen mir nur ein Exemplar zur Verfügung stand, wurden mit Hämalaun und dem Eosin-Orange-Gemisch gefärbt. (Im folgenden wird diese Färbung kurz als Hämalaun-Eosin oder HE-Färbung bezeichnet.). Diese einfache, sichere und schnelle Färbung tingiert auch die verschiedenen Symbionten unterschiedlich. Mit bestem Erfolg wurde als nächst häufige Färbung die Azanfärbung (nach HEIDENHAIN) angewandt. Sie übertrifft bei der Darstellung von Plasmadifferenzierungen die HE-Färbungen bei weitem und wurde zur Klärung solcher Fragen unentbehrlich. Da aber Hämalaun die Kernstrukturen klarer darstellt als Azokarmin, was vor allem bei den embryologischen Präparaten wichtig war, die Azanfärbung ziemlich kompliziert und zeitraubend ist und physiologische Konstitution des Objektes, sowie Fixierung usw. diese sehr empfindliche Färbung stark beeinflussen, konnte der Azanfärbung nicht prinzipiell der Vorzug gegeben werden.

Zu Kontrollzwecken färbte ich hin und wieder mit Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN), für meine Zwecke erwies sich diese Methode auch mit Lichtgrün-Gegenfärbung als durchaus entbehrlich, desgleichen übertrafen die Testfärbungen mit Toluidinblau (nach P. MAYER) und Pikroblauschwarz (nach HEIDENHAIN) an Embryonen in keinem Falle die Ergebnisse der HE und der Azanmethode. Mit Vorteil verwendete ich vor allem an embryologischem Material die Chromatinfärbung nach PIEKARSKI-ROBINOW, die in der von KOTTER (1955) für Schnittpräparate modifizierte Weise angewandt wurde. — Die angegebenen Fixierungsmedien und Färbungen wurden, soweit nicht anders vermerkt, nach ROMEIS (1948) verwendet.

Von manchen hefeführenden Araeopiden, sowie von den Symbiontenballen der Embryonen wurden Ausstrichpräparate des lebenden Materials angefertigt und nach OsO_4 -Räucherung (1—2%) nach PIEKARSKI-ROBINOW oder GIEMSA gefärbt.

Lebenduntersuchungen an Imagines und Embryonen wurden unter dem Binokular in mit Wachs ausgegossenen Petri-Schalen durchgeführt. Angeschliffene Minutien, in Glasrohr eingeschmolzen, lieferten vorzügliche Präparierwerkzeuge, die Resührsche Lösung diente als Präpariermedium.

Die histologischen Zeichnungen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates angefertigt, zu Rekonstruktionen diente ein Leitz-Promar. Die Mikrophotographien wurden mit Hilfe folgender Zeiß-Objektive an einem LGOB-Stativ hergestellt: Planachromate 6,3, 16, 40, Apochromat 60. Als Okular diente ein Zeiß-Periplanat 10. Als Aufnahmegerät fand eine Busch-Vertikal-Plattenkamera (9:12) Verwendung.

C. Deskriptiver Teil

I. Symbionten und symbiontische Einrichtungen

1. Familie Araeopidae METCALF

Subfamilie Araeopinae METCALF

Da der größte Teil der untersuchten Arten dieser Familie angehört und die im allgemeinen Teil der Arbeit diskutierten phylogenetischen Gesichtspunkte insbesondere für die Araeopidae gelten, stelle ich diese Familie an den Anfang des deskriptiven Teiles der Arbeit.

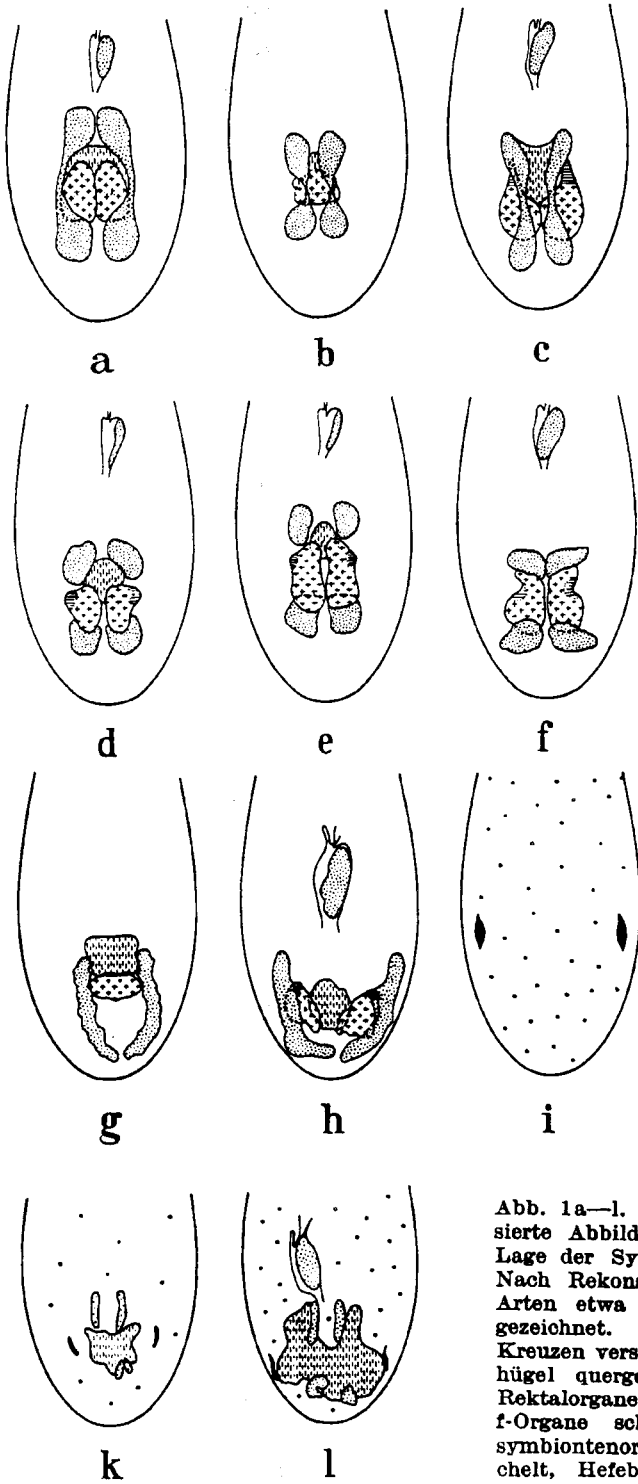


Abb. 1a—l. Stark schematisierte Abbildungen über die Lage der Symbiontenorgane. Nach Rekonstruktionen, alle Arten etwa einheitlich groß gezeichnet. a-Organ mit Kreuzen versehen, Infektionshügel quergestreift, x- und Rektalorgane fein punktiert, f-Organ schwarz, Begleitsymbiontenorgane längsgestrichelt, Hefebesiedelung grob punktiert. a *Kelisia scotti*, weibliche Larve. b *K. scotti*,

Männchen (juv.). c *K. pallidula*. d *K. ribauti*. e *K. sabulicola*. f *K. punctulum* (alles Weibchen). g *Stenocranus longipennis*, Männchen. h *St. longipennis*, Weibchen. i *Metropis latifrons*, Weibchen. k *Jassidaeus lugubris*, Männchen. l *Jassidaeus lugubris*, Weibchen

a) Gattung *Kelisia* FIEBER. Von der Gattung *Kelisia* wurden bisher die Arten *K. guttula* GERM. durch BUCHNER (1925) und *K. vittipennis* SHLB. und *K. praecox* HPT. durch H. J. MÜLLER (1940) auf ihre symbiontischen Einrichtungen untersucht. Die genannten Autoren beschrieben für alle Arten dieser Gattung a-, x- und q-Organ mit den entsprechenden Symbionten.

Meinen Untersuchungen liegen die Arten *K. scotti* MARSH., einige junge Männchen sowie L_2 — L_4 -Larven, *K. pallidula* BOH., weibliche und männliche Imagines (schlecht erhalten!), *K. ribauti* WAGN., ein junges Weibchen, *K. sabulicola* WAGN., zwei junge Weibchen, *K. punctulum* KBM., drei legereife Weibchen zugrunde.

Alle Arten besitzen erwartungsgemäß a- und x-Organ mit entsprechenden Symbionten, ein drittes symbiontisches Organ fehlt bei *K. punctulum* ganz. Bei den übrigen Arten zwar vorhanden, ist das Organ des dritten Symbionten aber nicht mit typischen q-Formen gefüllt.

α) Das a-Organ. Das a-Organ der untersuchten Arten ist bei den Larven ein quer im Abdomen liegender Schlauch. Das Mycetom ist an zwei größeren, sich stark verzweigenden Tracheenästen im sechsten und siebenten Abdominalsegment befestigt. Im fünften Larvenstadium wird bei weiblichen Tieren das a-Organ in zwei Teilmycetome zerschnürt. Die Form der Teilmycetome bei den untersuchten Arten zeigt Abb. 1. Die Entwicklung der Gonaden und deren Anhangsdrüsen bedingt oft starke Verformungen und Lageverschiebungen. — Das Organ der Männchen ist unpaar. — Bei Männchen und Weibchen bilden die x-Organ sowohl die lateralen als auch die rostrale und kaudale Organbegrenzung (Abb. 1), während dorsal das Rektum direkt auf dem a-Organ liegt und ventral das Mycetom des Begleitsymbionten (soweit vorhanden) den Abschluss bildet (Abb. 2).

Histologisch zeigt das a-Organ folgende Ausbildung: 1. peritoneale Hülle, 2. Mycetomepithel, 3. mycetocytale Syncytien (Erklärung s. unten), in denen die Symbionten liegen.

Die Peritonealhülle ist nur mit der Azanfärbung deutlich darstellbar. Mit Anilinblau scharf blau tingiert ist sie auch nur dort auffällig, wo sie sich fixierungsbedingt vom unter ihr liegenden Mycetomepithel abhebt. Nur selten findet man einen der kleinen, spindelförmigen Kerne.

Das Mycetomepithel zeigt vor allem bei männlichen Larven fast kubischen Bau und oft deutliche Zellgrenzen, aber bereits in jungen Männchen und weiblichen L_4 hat es infolge des durch die Entwicklung der übrigen Organe eintretenden Platzmangels die ursprünglichen Charakteristika verloren, ist dann sehr niedrig geworden und zeigt im netzartigen, reich mit Tracheolen versehenen Plasma abgeflachte Kerne. Die in den Tracheolenmatrixzellen auffälligen Körnelungen stellen möglicherweise Pigmentgranula dar, wie sie von MÜLLER (1940) u. a. für die nahe verwandte Gattung *Stenocranus* beschrieben worden sind.

Dem Mycetomepithel folgt nach innen eine flache Plasmaschicht. In ihr liegen außerordentlich große (Abb. 3), in Aufsicht rundliche, im Querschnitt flach ellipsoide, sehr chromatinreiche und sicherlich polyploide Kerne. Das Plasma dringt strangförmig in das Mycetominnere zwischen die Symbionten vor. Diese Hauptstränge bilden „kegel-

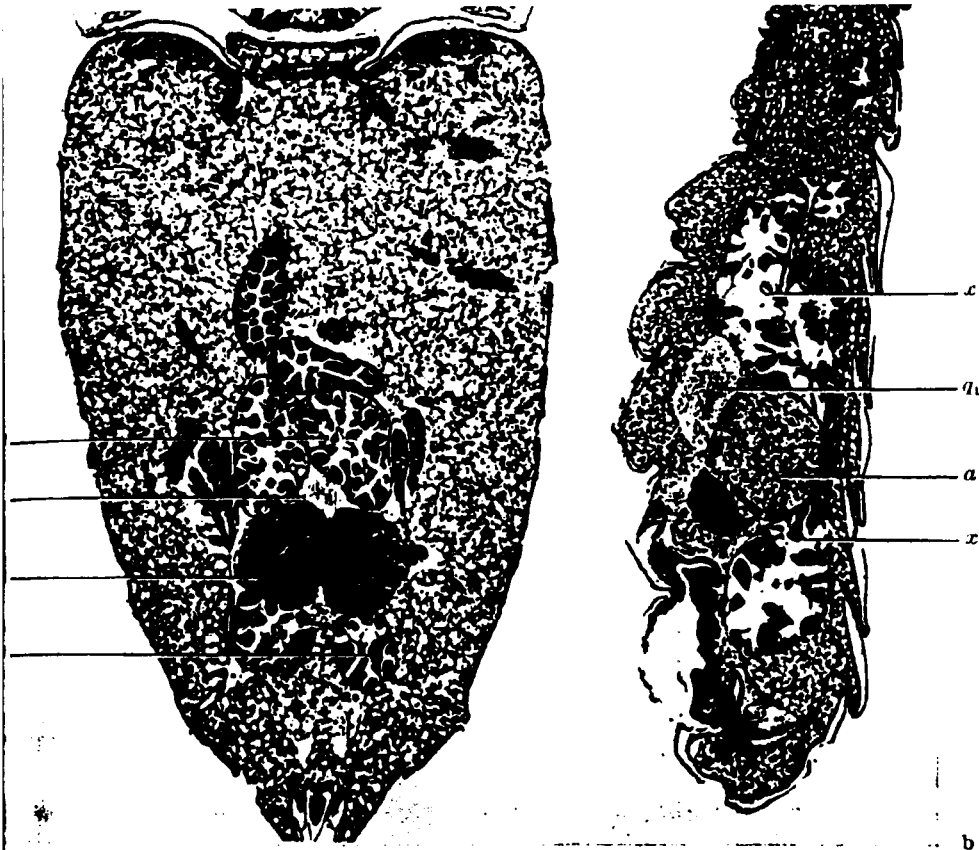


Abb. 2a u. b. *Kelisia scotti*. Typische Verteilung der symbiontischen Organe (viertes Larvenstadium, Weibchen). a Frontalschnitt, b Sagittalschnitt, HE-Färbung. Vergr. 1:72

förmige Syncytien, die so angeordnet sind, daß ihre breiten Grundflächen dem Epithel anliegen“ (MÜLLER 1940, S. 93). Da diese Syncytien in Form und Anordnung den Mycetocyten anderer Symbiontenorgane (z. B. f-Organ) gleichen, werden sie im folgenden als mycetocytale Syncytien bezeichnet. Von den Hauptsträngen gehen viele sehr kleine Seitenstränge ab, die die Symbionten in ein plasmatisches Netz hüllen.

Auf den Hauptsträngen findet man hin und wieder einzelne Kerne, die, im Vergleich zu den im peripheren Plasmasaum liegenden, recht klein sind. Ihre Form ist polygonal. Es dürfte sich hier um zurückgebliebene Mycetocytenkerne der primären, blastodermalen Mycetocyten handeln, die während der Embryonalentwicklung durch die vom

Mesoderm stammenden Mycetocyten ins Zentrum des Mycetoms gedrängt wurden (vgl. MÜLLER 1940, Embryonalentwicklung von *Cixius* und *Fulgora*).



Abb. 3



Abb. 4

Abb. 3. *Kelisia scotti*. Männchen, Ausschnitt aus dem a-Organ. Azanfärbung. Vergr. 1 : 400
 Abb. 4. *Kelisia punctulum*. Weibchen, x-Symbionten im Organplasmanetz, Verzahnung von Symbionten und Organplasma. Azanfärbung. Vergr. 1 : 705

Die Grenzen der mycetocytalen Syncytien, dargestellt durch die Plasma-Hauptstränge, sind bei älteren Larven und Imagines nur noch in der peripheren Mycetomschicht erhalten. Im Zentrum des Organ verschmelzen die mycetocytalen Syncytien, dieser Organbereich bildet dann ein sog. Synchronium.

Die Grundform der a-Symbionten der *Kelisia*-Arten sind gewundene Kurzschläuche. Die Form schwankt bei den einzelnen Arten. Die Symbionten der Weibchen sind kleiner als die der männlichen Tiere

zudem vor allem bei legenden Weibchen fast kugelförmig. Auffällig ist das vakuolisierte Plasma der Symbionten. Im vierten Larvenstadium zeigten die a-Organen von *Kelisia scotti* noch keine Infektionshügel und Infektionsformen unter den Symbionten. — Die Infektionshügel von *K. pallidula*, *K. ribauti*, *K. sabulicola* und *K. punctulum* entstehen aus Epithelzellen, die in das Mycetom einwandern (MÜLLER 1940). Das Plasma der Zellen verschmilzt und beherbergt die kurzschlauchförmigen Infektionsformen, die größer, anders geformt und stärker färbbar sind als normale Mycetombewohner. Die Infektionshügel liegen zum Teil direkt an den Ovariolen (*K. pallidula*). Form und Lage der Infektionshügel kann verschieden sein (Abb. 1).

Die a-Organen von *K. ribauti* und *K. sabulicola* zeigen nicht genau die gleiche Bauweise, wie sie bisher von den Verhältnissen bei *K. scotti* ausgehend (*K. pallidula* zeigt keine bemerkenswerten Abweichungen) geschildert worden ist. Die Organe dieser Arten sind nicht syncytial verschmolzen, was auch für *K. punctulum* gilt, zeigen im Mycetomepithel große körnelige Einlagerungen, die stark eosinophil sind (entsprechend dem Farbton der Nukleolen) und besitzen kleinere Mycetomkerne, die auf den Plasmahauptsträngen auch im Mycetom zu finden sind.

β) Die x-Organen. Wie die Larven von *K. scotti* zeigen, sind die x-Organen der *Kelisia*-Arten in den Jugendstadien paarige, hantelförmige Schläuche (Abb. 1), die seitlich im Abdomen parallel zu dessen Längsachse liegen. Ihre lateralen und ventralen Begrenzungen bilden die Gonaden. Die keulig verdickten Enden der Schläuche berühren einander, während ihre inneren Mittelteile („Hantelgriff“) an das a-Organ grenzen. Dorsal liegen die Teilmycetome am Darmkanal (Abb. 2).

Durch die Entwicklung der Gonaden und das Wachstum der übrigen symbiontischen Organe ist der Hantelgriff bei Imagines häufig zerrissen, so daß vier Teilmycetome vorliegen (Abb. 1 d—f). Wie bei den a-Organen legt sich lateral je ein Tracheenast an die Teilmycetome. Die Tracheenäste des a-Organes und der x-Organen entspringen dem gleichen Stamm. Histologisch zeigen die x-Organen folgende Gliederung:

1. Umhüllung durch die Entalmembran (s. unten und im embryologischen Teil der Arbeit),

2. mycetocytale Syncytien mit den Symbionten.

Die Entalmembran entspricht dem Epithel der a-Organen, beide leiten sich embryonal von der äußeren Hülle des Sammelmycetoms ab. Die flache Membran zeigt spindelförmige Kerne.

Das Plasma der mycetocytalen Syncytien bildet unter der Entalmembran einen breiten Wandbelag, aus dessen netzartigem, dem Mycetomlumen zugewandten Teil breite Plasmastränge entspringen, die die Grenzen der mycetocytalen Syncytien darstellen. In Adulten verschwinden diese Grenzen im Zentrum des Mycetoms, so daß ein syncytialer

Verschmelzungsgrad erreicht wird. Die peripher im Mycetom erhalten bleibenden Plasmastränge wirken radspeichenartig. An der Basis der Plasmastränge liegen die Mycetomkerne; sie sind groß, bizarr geformt und sehr chromatinreich. Oft zieht ein Teil des Kernes mit dem Plasma



Dae

Abb. 5. *Kelisia scotti*. Weibliche L., eiförmiges, zweireihiges Rektalorgan, frontal, Azanfärbung, Vergr. 1:460

weit in das Mycetominnere; hierbei kann man Kernfragmentationen feststellen. Die Plasmastränge verzweigen sich im Mycetom und bilden um jeden Symbionten eine eng anliegende Hülle. Das Plasma bildet fingerförmige („filopode“) Ausstülpungen, die mit entsprechenden Faserungen des Symbiontenplasmas zahnradartig ineinandergreifen (Abb. 4). Im Plasma der Riesensymbionten finden sich sehr viele Vakuolen, die Affinität zu Kernfarbstoffen zeigen. Die Robinow-Färbung zeigt an meinem Material nicht den typischen Chromatin-Farbeeffect. Form und Größe der x-Symbionten sind unterschiedlich. Die größten Symbionten

zeigt *K. punctulum* (sehr große, buchtige Formen), die kleinsten *K. sabulicola*, die auch rundlichere Form haben. Die übrigen Arten besitzen Symbionten, die in Größe und Form zwischen diesen stehen.

Seit MÜLLERS Untersuchung an *Fulgora* und *Cixius* (1940) steht fest, daß die Rektalorgane gleichsam die losgelösten Infektionshügel der x -Organe (also Filialmycetome) darstellen und deshalb nur weiblichen Tieren zukommen. Die Rektalorgane der *Kelisia*-Arten liegen dicht an der Valvula pylorica auf der Ventralseite des Rectums, zwischen der unscheinbaren Tunica propria und dem Darmepithel, das bruchsackartig vorgewölbt, natürlich stark abgeflacht ist und dessen Kerne daher ebenfalls sehr unscheinbar geworden sind.

In Aufbau und Form kann man bei den untersuchten *Kelisia*-Arten zwei Typen von Rektalorganen unterscheiden (Abb. 5 und 6). *K. scotti*, *K. pallidula* und *K. punctulum* zeigen eiförmige Organe mit in zwei Reihen angeordneten Mycetocyten (Abb. 5). Die Mycetocytenkerne (immer zwei) sind chromatinreich und schriftzeichenförmig. Die Mycetocyten sind von einer dünnen, deutlichen, epithelialen Hülle mit kleinen flachen Kernen umgeben. Die Symbionten sind mäßig lange, etwas gewundene Schläuche. — Der eiförmige Organtyp obengenannter Arten füllt das Rectum fast völlig aus.

Die Rektalorgane von *K. ribauti* und *K. sabulicola* (Abb. 6) sind jedoch etwas anders gestaltet, obwohl die Lage der Organe die gleiche ist. Ihre Mycetocyten sind nur einreihig angeordnet, so daß sich das Epithel der ventralen Rektalwand nur verhältnismäßig flach emporwölbt. Die Mycetocyten, sonst typisch gebaut, sind auch wesentlich kleiner, allerdings immer so deutlich gegeneinander abgegrenzt, daß sich ihre Zahl sehr schnell feststellen läßt. Sie sind mit kurzen, etwas spiralgewundenen Schläuchen dicht gefüllt. Die Infektionsformen, etwas größer und stärker tingierbar, liegen in der peripheren Mycetocytenzone.

Nach MÜLLER (1940) ist die Zahl der Rektalorganmycetocyten artspezifisch und artkonstant. Die *Kelisia*-Arten zeigen folgende Mycetocytenzahlen: *K. scotti* 9, *K. pallidula* vermutlich 8, *K. punctulum* vermutlich 6, *K. ribauti* 5, *K. sabulicola* 4.

Bei einem Weibchen von *K. sabulicola* muß allerdings noch auf eine mit dem Rektalorgan im Zusammenhang stehende Besonderheit aufmerksam gemacht werden. Im Fettgewebe des fünften Segmentes findet sich lateral dicht unter der Epidermis noch eine Mycetocyte, die nach ihrem Aufbau und nach der Form der Symbionten nur vom Rektalorgan ableitbar ist. MÜLLER (1940) beschreibt einen ähnlichen Fall von *Crepusia nuptialis* GERST. und bezeichnet solche vom Rektalorgan gelöste Mycetocyten als „vagabundierend“. Die Zahl der Rektalorganmycetocyten beträgt bei diesem Tier fünf; bei normalen Weibchen von

K. sabulicola sind nur vier Mycetocyten vorhanden. Wie es zur Überproduktion von zwei und zur Lösung von einer Mycetocyte kam, konnte natürlich nicht geklärt werden.

γ) Die Begleitsymbionten-Organe. Die dritten Symbionten der Gattung *Kelisia* werden als Begleitsymbionten (B) bezeichnet (die Erklärung für

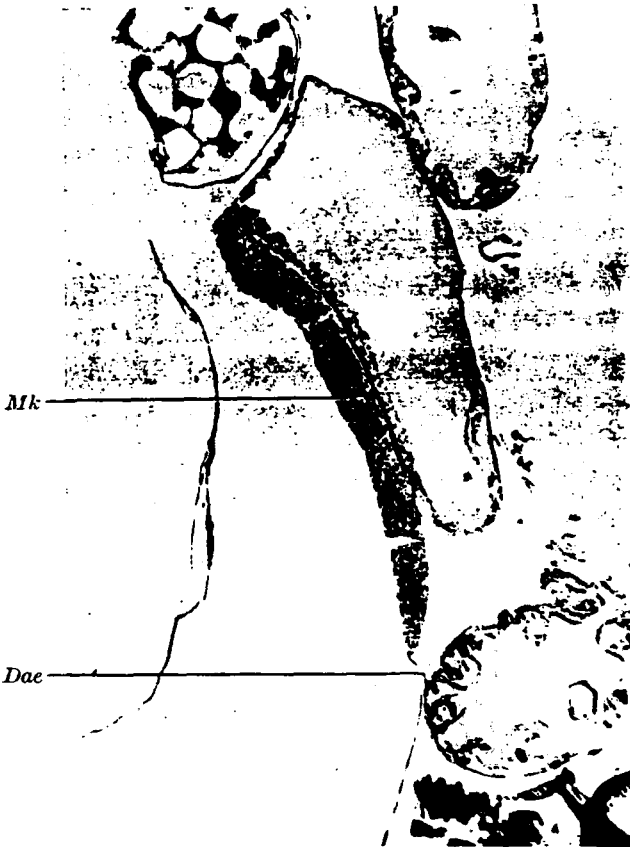


Abb. 6. *Kelisia sabulicola*. Weibchen, einreihiges, schlauchförmiges Rektalorgan, sagittal, Azanfärbung. Vergr. 1:185

diesen Terminus findet sich im allgemeinen Teil der Arbeit). Auch hinsichtlich ihrer Begleitsymbionten sind die von BUCHNER (1925) und MÜLLER (1940) untersuchten Arten der Gattung *Kelisia* und *Stenocranus* einheitlich, sie besitzen q-Symbionten. Die von beiden Autoren beschriebenen typischen, spindelförmig und leicht geschwungenen q-Symbionten kommen aber bei den von mir untersuchten Arten nicht vor. *K. punctulum* besitzt überhaupt kein drittes Mycetom und auch Reste eines eventuell ehemals vorhandenen Organs sind nicht feststellbar.

Als Begleitsymbionten der übrigen untersuchten Arten treten zwei Typen

auf. Die Symbionten von *K. scotti* und *K. pallidula* verkörpern den einen (q_1 -Symbionten), die von *K. ribauti* und *K. sabulicola* den anderen Typ (q_2 -Symbionten).

1. Das q_1 -Organ. Die q_1 -Symbionten finden wir in einem großen, unpaaren, im Frontalschnitt etwa nierenförmigen Organ, welches der Ventralseite des a-Organs anliegt und sich ventral und rostral in den Fettkörper vorwölbt (Abb. 2). Das Organ besteht aus Mycetocyten und einem flachen Epithel, das die Mycetocyten und das Gesamtorgan umhüllt. Dem sehr flachen Hüllepithel, das wahrscheinlich dem Peritoneum entspricht, liegen lateral zwei schwächere Tracheenäste an, die sich in zahlreiche Tracheolen verzweigen. Vom Epithel ziehen dünne

Plasmastränge ins Mycetominnere und umgeben die großen kegelförmigen Mycetocyten, die den mycetocytalen Syncytien der a-Organformähnlich sind. Die Mycetocyten zeigen je einen zentral liegenden,

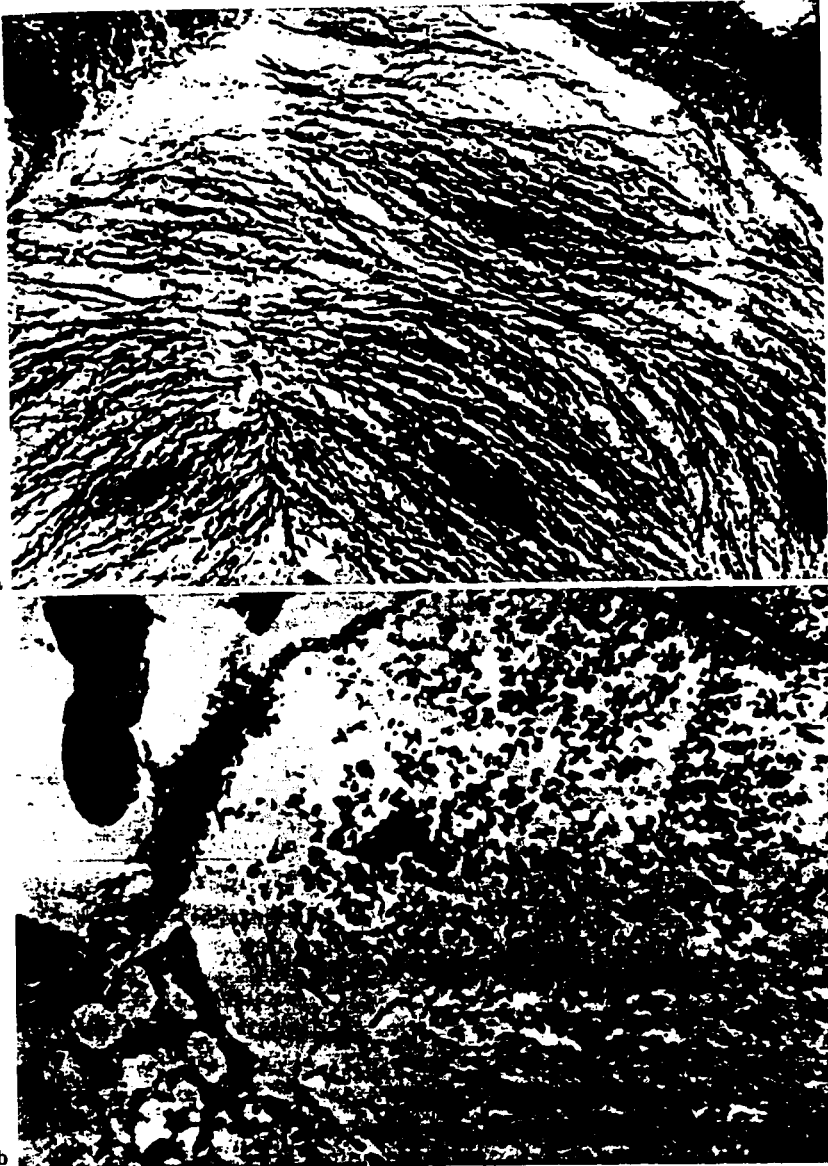


Abb. 7 a u. b. *Kelisia scotti*. Weibliche L₄, Ausschnitt aus dem q₁-Organ. a Frontal, Azanfärbung, Vergr. 1:460, b Sagittal, HE-Färbung, Vergr. 1:405

spindelförmigen Kern (Abb. 7). Oft sind die Mycetocyten syncytial verschmolzen. Die Symbionten sind sehr lange, fadenförmige Bakterien zum Teil mit leichter Spiralisierung. Sie liegen (in der Frontalebene) parallel der Mycetocytenoberfläche (und dort, wo deren Grenzen bereits aufgelöst sind, zur Mycetomoberfläche), so daß man in Frontalschnitten fast



Abb. 8a u. b. *Kelsia sabulicola*. Weibchen, q_2 -Organ.
 a Übersicht, sagittal, Azanfärbung, Vergr. 1:460.
 b Infektionsformen in der Nähe der Kerne an der
 Organperipherie. Ausschnitt aus a, Vergr. 1:405

ausschließlich Fadenformen, in Sagittalschnitten dagegen meist deren Querschnitte, d. h. rundliche Scheiben erhält (Abb. 7). Die Symbionten zeigen wenig Affinität zu allen angewandten Farbstoffen. Am q_1 -Organ sind keine Infektionshügel ausgebildet, Infektionsformen waren nicht feststellbar.

2. Das q_2 -Organ. Wie beim q_1 -Organ wird das Mycetom von einem flachen Epithel umhüllt. Das Organ ist syncytial verschmolzen. Sowohl die Kerne des Epithels als auch die der Mycetocyten sind größer als die entsprechenden Kerne der Begleitsymbiontenmycetome von *K. scotti* und *K. pallidula*. Besonders die Mycetocytenkerne zeigen deutliche Hypertrophie, sind spindelförmig, wenig verästelt, nicht besonders chromatinreich und haben immer einen oder mehrere deutliche Nukleolen. Die Symbionten sind kräftige, längere Schläuche, die völlig durcheinander liegen und das Mycetom von *K. ribauti* verhältnismäßig dicht besiedeln, so daß die Deutung ihrer Form anfangs erhebliche Schwierigkeiten bereitete. Die Begleitsymbionten von *K. sabulicola* dagegen besiedeln die Mycetocyten

nur locker, so daß ihre Form leicht feststellbar ist. Um die Mycocytenkerne liegen die Symbionten besonders dicht, desgleichen werden die peripheren Organschichten dichter besiedelt. Man darf annehmen, daß diese Symbionten die Infektionsformen darstellen (Abb. 8).

Bei *K. ribauti* und *K. sabulicola* liegen zwischen den Symbionten noch Plasmafäden, die von den Symbionten schwer zu unterscheiden sind.

δ) *Die Infektion der Ovarialeier.* Bekanntlich werden die meisten Symbionten der Zikaden dadurch auf die Nachkommen übertragen, daß während der Oogenese die Infektionsformen der Symbionten bestimmte Follikelzellen am unteren Eipole, die sog. Keilzellen, besiedeln, diese zum Ei hindurchbrechen, in den Dotter vordringen und in diesem einen meist kugelförmigen Symbiontenballen bilden. Die Infektion der Ovarialeier ist vielfach spezifisch für bestimmte Familien oder Unterfamilien.

MÜLLER (1940) hat die Eiinfektion der Arten mit der Symbiontenkombination $a + x + q$ ausführlich beschrieben. Mein Material war für die Bearbeitung dieses Fragenkomplexes sehr ungünstig. So kann lediglich der Besiedelungsmodus bei *K. sabulicola*, *K. ribauti* sowie von *K. punctulum* beschrieben werden und auch von diesen Arten lieferten nur jeweils ein oder zwei Weibchen geeignete Stadien. Deshalb wird hier nur eine sehr knappe Darstellung gegeben.

Offensichtlich ist, daß zwischen der Infektion der Ovarialeier von *K. punctulum* einerseits und *K. sabulicola* und *K. ribauti* andererseits Unterschiede bestehen.

1. *Die Eiinfektion bei Kelisia punctulum.* Diese Art zeigt Verhältnisse, wie sie MÜLLER (1940) für die von ihm untersuchten *Stenocranus*- und *Kelisia*-Arten beschrieb. Die Besiedelung der Keilzellen, die in der Mitte des hinteren Eipoles umgeben von den Follikelzellen liegen, beginnt von beiden Seiten her, so daß zunächst die äußeren, später erst die mittleren Keilzellen infiziert werden. Zu diesem Zeitpunkt ist bereits das gesamte Ei mit Dotterschollen angefüllt, doch entstand am hinteren Eipol ein rechteckiger Hohlraum, der sich in dem Maße, wie die Keilzellen weiter infiziert werden, vergrößert. Auf dem Höhepunkt der Keilzellinfektion, d. h. wenn die meisten der den späteren Symbiontenballen bildenden Infektionsformen in den Keilzellen untergebracht sind, wölben sich diese traubig gegen den Hohlraum vor. Die Kerne der Keilzellen liegen in der mit Symbionten beladenen Zelle meist wandständig und flachgedrückt, die Symbionten in Plasmavakuolen. Eine zeitliche Sonderung der verschiedenen Symbionten bei der Keilzelleninfektion konnte ich an meinem geringen Material nicht feststellen.

Rektal- und a-Symbionten sind sicher voneinander zu unterscheiden. Erstere übertreffen die a-Symbionten Größenmäßig etwa 4—5mal und zeigen auch eine stärkere Affinität zu Anilinblau bzw. zu Eosin. Dagegen

sind die α -Symbionten mindestens doppelt so häufig wie die Rektalsymbionten. Der Durchbruch der Symbionten in den Hohlraum erfolgt plötzlich. Gleichzeitig beginnt das dotterreiche Plasma den Hohlraum zu verkleinern, indem es an den Seiten zum hinteren Eipol vordringt. Die Symbionten werden dabei median konzentriert und bilden dann einen kugelförmigen allseitig vom Plasmasaum und vom Dotter umhüllten Ballen.

Die Follikelzellen schließen von den Seiten her die Lücken, die durch die sehr schnell degenerierenden Keilzellen entstehen. Wenig später erfolgt die Ausbildung des Chorions.

2. Die Eiinfektion bei *Kelisia ribauti* und *Kelisia sabulicola*. Beide Arten zeigen nur bezüglich der Ausbildung des Hohlraumes zur Symbiontaufnahme nach dem Keilzellendurchbruch nachweisbare Abweichungen. So bildet sich bei *K. ribauti* im noch völlig basophilen Ooplasma bereits eine uhrglasförmige Eindellung, bei *K. sabulicola* aber im gleichen Stadium ein tiefer,



Abb. 9. *Kelisia sabulicola*. Weibchen, Eiinfektion, Keilzellinfektion beendet. Azanfärbung, Vergr. 1:460

flaschenförmiger Hohlraum, in den, noch ehe die Dotterschollen im Ei deutlich überwiegen, die Symbionten vordringen (Abb. 9). Bei *K. ribauti* dagegen beginnt erst nach der Anlage der Plasmaeindellung die Keilzellenbesiedelung und die Symbiontenballenbildung erfolgt erst, nachdem die Dotterschollen des Eies längst ausgebildet sind. Bei beider Arten sind x - und α -Symbionten gut zutrennen. Die α_2 -Symbionten sind jedoch nicht völlig sicher von Plasmafäden und Artefakten zu unterscheiden. Sie scheinen bei *K. sabulicola* die ersten Symbionten zu sein, die in den Hohlraum vordringen, denn wenn die α -Rektalformen die Keilzellen gerade erst verlassen, liegt im Hohlraum schon ein schwer deutbares Gerinnsel, das von α_2 -Symbionten gebildet zu sein scheint.

b) Gattung *Stenocranus* FIEBER. Bisher wurden von H. J. MÜLLER (1940) *St. minutus* F., *St. major* KBM. und *St. fuscovittatus* STÅL. untersucht.

Mir lagen lediglich Männchen und Weibchen der Art *St. longipennis* CURT. vor. *St. longipennis* zeigt keine Abweichungen gegenüber den anderen Arten der Gattung (Symbiontenkombination $a + x + q$).

Da es sich bei den Untersuchungsobjekten um Tiere einer Zucht handelte, die erst nach dem Tode mit Duboscq-Brasil fixiert wurden, und bei denen sich an einigen Tieren postmortale Veränderungen der Kernstrukturen zeigten, sollen histologische Einzelheiten weitgehend unberücksichtigt bleiben.

α) *Das a-Organ*. Die nur bei weiblichen Tieren paarigen Teilmycetome werden von den Geschlechtsorganen in den hinteren Abdomenabschnitt gedrängt und stark zusammengepreßt. Das unpaare, quer im Abdomen liegende Organ der Männchen ist kleiner als jedes der weiblichen Teilmycetome (Abb. 1g, h). Histologisch unterscheidet sich das Mycetom vom a-Organ bei *K. scotti* nur durch das Epithel, das bei *St. longipennis* eine kaum wahrnehmbare Plasmaschicht bildet. Mycetocytale Syncytien sind in dem dicht mit kleinen rundlichen Symbionten gefüllten Organen der Männchen und Weibchen nicht bzw. nur in Resten als sehr kurze Plasmastränge feststellbar, die dem peripheren Mycetomplasma-saum entspringen.

β) *Die x-Organ*. Wie das a-Organ zeigen auch die x-Organ große Ähnlichkeit mit den entsprechenden *Kelisia*-Organen. Bei legenden Weibchen sind die Teilmycetome ihrerseits wieder, offensichtlich aus rein mechanischen Gründen, in zwei Teile zerfallen. Histologische Besonderheiten sind nicht vorhanden.

Das keulenförmige Rektalorgan mit zweireihig angeordneten Mycetocyten besitzt ebenfalls den typischen Bau. Die Mycetocytenzahl konnte nicht festgestellt werden.

γ) *Das q-Organ*. Das große, ursprünglich wohl breit schlauchförmige, in den Imagines aber unregelmäßig gestaltete Organ liegt vor dem a-Mycetom und setzt sich, wie die q_1 - und q_2 -Organ, nach ventral fort. Relative Größenunterschiede der männlichen und weiblichen Organe konnten nicht festgestellt werden.

Histologisch gleicht das Mycetom dem q-Organ der übrigen *Stenocranus*-Arten. Es besteht aus einem flachen Epithel und aus Mycetocyten. Das Epithel (Peritonealhülle) bildet die Abgrenzung gegenüber dem Fettgewebe. Eine Abgrenzung der einzelnen Mycetocyten durch das Peritoneal-Epithel ist nicht nachweisbar. Die Mycetocytenzahl ist wesentlich größer als die Mycetocytenzahl der q_1 - und q_2 -Organ der *Kelisia*-Arten. Die Kerne sind groß, bizarr gelappt und chromatinreich. — Die Symbionten liegen in Vakuolen des Mycetocytenplasmas.

Ihre Form ist länglich oval, bei günstiger Schnittrichtung auch spindelförmig und leicht geschwungen. Für die Männchen gelten die gleichen Verhältnisse wie für die Weibchen.

δ) *Die Infektion der Ovarialeier.* Zur Beurteilung der Eiinfektion waren meine Schnittserien wenig geeignet, da die Eiinfektion bereits



Abb. 10a u. b. *Jassidaeus lugubris*. Weibchen. Verteilung der symbiontischen Organe im Abdomen. a Frontalschnitt, HE-Färbung. b Sagittalschnitt, Azanfärbung, Vergr. 1:72

abgeschlossen war. Alles deutet jedoch darauf hin, daß sich gegenüber den untersuchten Arten der Gattung keine Abweichungen ergeben. Da der gleiche Infektionsmodus bereits für *Kelisia punctulum* beschrieben worden ist, wird auf diese Darstellung verwiesen.

c) Gattung *Jassidaeus* FIEBER. Von *Jassidaeus lugubris* SIGNORET, der einzigen bei uns heimischen Art dieser Gattung, konnten zahlreiche fixierte Männchen und Weibchen sowie Larven der Stadien 1, 2 und 4 untersucht werden. Das Ergebnis war überraschend. *Jassidaeus lugubris* ist tetrasymbiont und zeigt die interessante Symbiontenkombination $x + f + r + H$.

α) Die x-Organen. Bei Larven und jungen Adulten beiderlei Geschlechts sind die x-Organen (Abb. 10, 11) paarige Teilmycetome hantelförmiger Gestalt. Wie bei *Kelisia* und *Stenocranus* verläuft ihre Längsachse parallel der Abdomen-Hauptachse (Abb. 1k, l). Die Lage der x-Organen ist weitgehend von der Entwicklung des r-Organen abhängig, da sie im ersten Larvenstadium lateral am r-Organ liegen. Mit der mächtigen Entwicklung dieses Mycetoms werden die Teilmycetome noch mehr nach den Seiten gedrängt und außerdem, da die Ausdehnung des r-Organen allseitig erfolgt, die keuligen Hantelteile nach vorn bzw. hinten verschoben, so daß jedes Teilmycetom in einen etwa tropfenförmigen Vorder- und Hinterteil zerschnürt wird. Die vier Mycetomteile zeigen die typische histologische Gliederung in die Entalmembranumhüllung und das syncytial verschmolzene Mycetocytenplasma, das die Symbionten umgibt. Da die Organen sehr schmal sind, kommt es nicht zu einer mycetocytenähnlichen Anordnung des Plasmas (mycetocytale Syncytien), sondern jeder Symbiont kann bereits von der peripheren Plasmaschicht des Mycetoms mit der zur Umhüllung notwendigen Plasmamasse versorgt werden. Plasmahauptstränge (radiale Plasmasepten) sind daher unnötig und fehlen fast ganz. So bildet das Plasma ein deutliches grobmaschiges Netzwerk. Jeder Riesensymbiont liegt in einer „Masche“. Die Oberflächen des Mycetoms erscheinen traubig, da die äußere Plasmaschicht immer gleiche Breite zeigt. Die Riesensymbionten, rundliche, nicht besonders große Formen, zeigen auch hier an ihren Rändern faserige Fortsätze, die sich mit gleichartigen Filopodien des Hüllplasmas verzahnen. Das Symbiontenplasma bildet eine grobmaschige Netzstruktur. In den Maschen liegen die ebenfalls von MÜLLER (1940) beschriebenen und als typisch für diese Gruppe bezeichneten Einschlüsse. Diese sind bereits im zweiten Larvenstadium feststellbar, im ersten Stadium sind die Symbionten hingegen noch wenig vakuolisiert.

Lage und Histologie des Rektalorganen entsprechen der Darstellung, die MÜLLER von den Rektalorganen der Megamelinen-B-Gruppe gibt. Es ist in der ventralen Valvulafalte verankert und hängt frei, als „relativ großes, oft gestrecktes laibförmiges Mycetom“ (MÜLLER) in das Rektum (Abb. 12). Die Mycetocyten (4 oder 5) sind zweireihig angeordnet. Sie zeigen die beiden stark verästelten typischen Kerne. Die Symbionten stellen stark färbbare, leicht gekrümmte typische Rektalformen dar, welche das Organ in großer Anzahl besiedeln. Die dunkleren Infektionsformen liegen peripher.

β) Die f-Organen. Wie bei den von MÜLLER untersuchten Megamelinen der B-Gruppe besitzt auch *Jassidaeus* in beiden Geschlechtern paarige f-Organen. Die f-Organen sind zwar sehr kleine Mycetome, da sie aber stets am vierten Intersegmentalmuskel des Abdomens liegen, sind sie verhältnismäßig leicht zu finden.

Sie bestehen aus einer kernlosen Hüllmembran, die sie auch am Intersegmentalmuskel befestigt, einem Epithel mit großen Kernen und aus wenigen (etwa 10) Mycetocyten mit großem zentralem Kern. Epithel.



Abb. 11



Abb. 12

Abb. 11. *Jassidaeus lugubris*. Weibchen, x-Organ und Ausschnitt aus dem r-Organ, Azanfärbung, Vergr. 1:460

Abb. 12. *Jassidaeus lugubris*. Laibförmiges Rektalorgan, Azanfärbung, Vergr. 1:460

zellen und Mycetocyten sind bei *Jassidaeus* oft nicht deutlich voneinander abgegrenzt. — Die sehr kleinen Symbionten sind kugelig geformt. Ihre Gestalt ist oft schwer zu erkennen, da sie nicht selten durch die Fixierung verklumpen. Infektionsformen konnten nicht festgestellt werden. Im

Epithel, das von vielen Tracheolen durchsetzt ist, finden sich zahlreiche Granula, die Pigmente darstellen dürften.

Die Gonaden und das r-Organ pressen die f-Organen oft stark zusammen und lösen sie zum Teil vom Intersegmentalmuskel, so daß sie dann oft schwer aufzufinden sind. Bei alten Männchen zeigen die Mycetocytenkerne pyknotische Erscheinungen und die Mycetocyten enthalten nur noch wenige Symbionten.

γ) Das r-Organ. Bereits im ersten Larvenstadium ist das r-Organ das größte Mycetom. Es ist dann noch kugelförmig und liegt zwischen den x-Organen, die als zwei unscheinbare Schläuche seine lateralen Begrenzungen bilden. Während der Entwicklung wächst das r-Organ gegenüber den übrigen symbiontischen Organen positiv allometrisch. Etwa bis zum dritten Larvenstadium wird die kugelige Form beibehalten. Da dann jedoch die Entwicklung der übrigen Abdominalorgane ein Wachstum nach dorsal, ventral und lateral verhindert, wächst das Organ nunmehr nur noch rostral und kaudal. Dabei werden etwa im fünften Larvenstadium bei den Weibchen und in jungen adulten Männchen die Teilmycetome des x-Organes zerrissen.

Bei den Männchen ist das r-Organ schon im fünften Larvenstadium deutlich kleiner als bei den Weibchen. Es stellt sein Wachstum in der männlichen Imago völlig ein und wird durch die Entwicklung des Geschlechtsapparates ziemlich zusammengepreßt. Im Gesamtvolumen erreicht das männliche Organ nur etwa ein Viertel des weiblichen Organes. Bei den geschlechtsreifen Weibchen wird das Organ dorsal durch das Rektum eingebuchtet. Seine Ausmaße in den legereifen Weibchen sind beträchtlich, denn sein Anteil am Abdomen-Gesamtvolumen beträgt in adulten Weibchen etwa ein Fünftel (Abb. 11).

Im ersten Larvenstadium liegen die Mycetomkerne des Organes noch in einer peripheren Zone, meist direkt unter der epithelialen Hülle, die den Eindruck eines Peritonealepithels macht. (Ein Vergleich mit dem Peritoneum der Gonaden zeigt, daß dessen Kerne kleiner sind.)

Die Symbionten liegen also zunächst zentral im Mycetom ohne nähere Beziehungen zu den Kernen, doch rücken diese alsbald zum Zentrum des Organes vor, ein Prozeß, der im zweiten Larvenstadium bereits beendet ist. Dabei wird die Abgrenzung der Mycetocyten durch das sich ebenfalls ins Mycetom fortsetzende Hüllepithel verstärkt. Diese Mycetocytengrenzen sind noch in jungen Weibchen wenigstens in den peripheren Schichten des Organes nachweisbar, bei legereifen Tieren aber nicht mehr zu finden. Die Anzahl der Mycetocyten beträgt mehr als 100. Die Mycetocytenkerne sind mehr oder weniger verästelt und teilen sich wohl oft noch amitotisch, denn sie sind in den Imagines zahlreicher als im ersten Larvenstadium. MÜLLER beschreibt für das r-Organ der Megamelinen zwei zentrale, verästelte Plasmainseln, die ich im r-Organ von

Jassidaeus auch nicht als Reste feststellen konnte. Die zahllosen Symbionten (Abb. 11) stellen leicht spiralisierte Stäbchen dar. Infektionsformen der Symbionten sind nicht nachweisbar. Wie üblich ist das Organ gut mit Tracheolen versorgt, die in der epithelialen Hülle zu finden sind und mit dieser in die Tiefe dringen.

δ) *Die Hefen*. Die Anzahl der Hefen in den ersten Larvenstadien ist gering. Sie besiedeln diffus das Fettgewebe, vor allem in der Nähe der

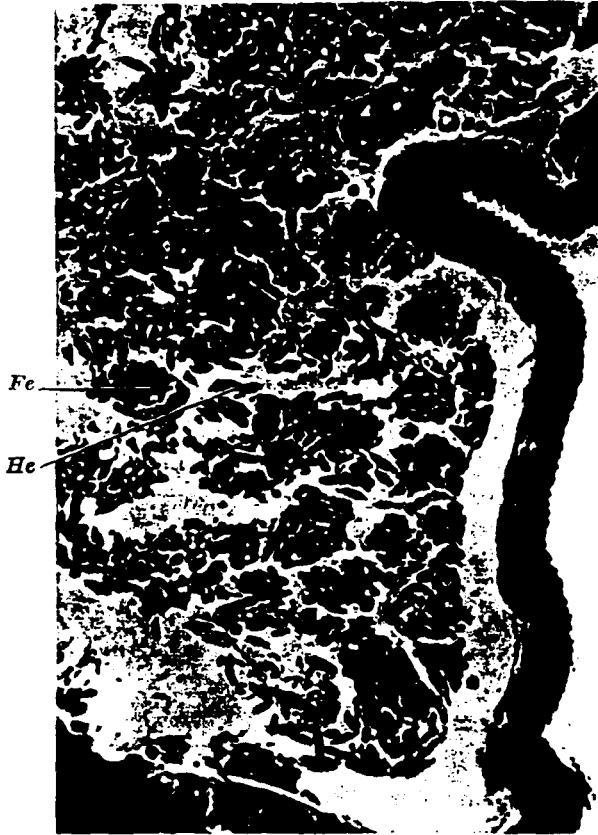


Abb. 13. *Jassidaeus lugubris*. Weibchen, Hefebesiedelung im Fettgewebe (interzellulärer Typus), Azanfärbung, Vergr. 1:460

Mycetome. In die infizierten Fettgewebszellen sind keine Speicherstoffe eingelagert, sie erscheinen deshalb wesentlich heller als andere Fettzellen. Die Fettgewebszellkerne sind kaum verändert. Im Laufe der Larvalentwicklung, besonders in den jungen Weibchen, nehmen jedoch die Hefen an Zahl außerordentlich stark zu. In den männlichen Tieren verläuft etwa vom vierten Larvenstadium an ein umgekehrter Prozeß. Die Hefen sind in den erwachsenen Männchen daher sehr selten und können leicht übersehen werden. Auch in den legetreifen Weibchen bleibt die Fettgewebsbesiedelung diffus, und es fehlen Mycocyten oder Hefen enthaltende Syncytien, wie wir sie bei den noch zu besprechen-

den übrigen hefeführenden Araeopiden antreffen werden. Die Hefen finden sich fast in jeder Fettzelle des Abdomens, häufiger allerdings noch zwischen ihnen, so daß eine große Ähnlichkeit mit der Besiedelungsweise besteht, die MÜLLER für die *Nersia*-Gruppe der Fulgorinae schildert (Abb. 13). Eine solche interzelluläre Lage wird aber erst in den weiblichen Imagines deutlich. Bei den Larvenformen werden die Spalten zwischen den Fettzellen nur ausnahmsweise besiedelt und bei den Männchen ist die interzelluläre Lage auch weniger auffällig.

Die Hefen haben zigarrenförmige Gestalt und besitzen einen deutlichen Kern sowie verschiedenartige Plasmaeinschlüsse.

ε) *Die Infektion der Ovarialeier.* Auffallend an der Eiinfektion von *Jassidaeus* ist das nur sehr kurze Verweilen der Infektionsformen im Keilzelloffizell. Die Hefen passieren die Keilzellen sogar fast ohne Aufenthalt; denn ihre Hauptmasse erscheint erst, wenn der Keilzelloffizell von den übrigen Formen gerade durchbrochen wird. Während der Degeneration der Keilzellen tritt offenbar ein Teil der Hefen von den Seiten her sogar direkt in den vorgebildeten, tief schlauchförmigen Hohlraum über (Abb. 14). Die Rektalsymbionten verlassen die Keilzellen zuletzt, erst dann, wenn f- und r-Symbionten bereits ein Stück in den Hohlraum übergegangen sind. Die Bildung des Ballens erfolgt, wenn die Dotterschollen das basophile Ooplasma gerade überdecken. Während der Ballenbildung scheint auch eine Vermehrungsperiode aller Symbionten einzutreten; denn der fertige Ballen ist dicht mit Symbionten gefüllt und relativ größer als bei allen übrigen untersuchten Araeopiden (Abb. 15). — Zahlenmäßig überwiegen die r-Symbionten sehr deutlich. Hefen und Rektalsymbionten sind in etwa gleicher Anzahl vertreten. Die f-Symbionten können von den r-Symbionten nicht unterschieden werden.



Abb. 14. *Jassidaeus lugubris*. Eiinfektion, Durchbruch der Keilzellen. Die Hefen dringen in den Hohlraum ein, ohne in den Keilzellen zu verweilen. Azanfärbung, Vergr. 1:460

d) *Die Araeopiden mit der Symbiontenkombination H + f.* Die folgenden Gattungen der Familie Araeopidae besitzen ausschließlich die Symbiontenkombination H + f. Wenn man auch nach der Besiedelungsweise der Hefen einen Mycetocytentyp und einen Syncytientyp feststellen kann, so zeigen doch alle folgenden Gattungen, auch in bezug auf die f-Organbildung so viele Gemeinsamkeiten und Zwischenformen, daß es zweckmäßig ist, die Gattungen nicht einzeln zu besprechen, sondern sie lediglich nach der Siedlungsform der Hefen in mycetocytalen und syncytialen Besiedelungstyp zu gliedern.

α) *Mycetocytentyp*. Gattung *Megamelus*.

1. *Die Hefen*. Von *Megamelus notula* GERMAR, der einzigen Art dieser Gattung, die von mir untersucht wurde, lagen einige Larvenformen sowie geschlechtsreife Männchen und Weibchen vor. MÜLLER (1949) stellte bei Lebendpräparationen von *Megamelus*-Gelegen fest, daß die Art Hefen als Symbionten besitzt. Histologisch war diese Art allerdings bisher noch nicht untersucht. *Megamelus notula* ist die einzige von mir

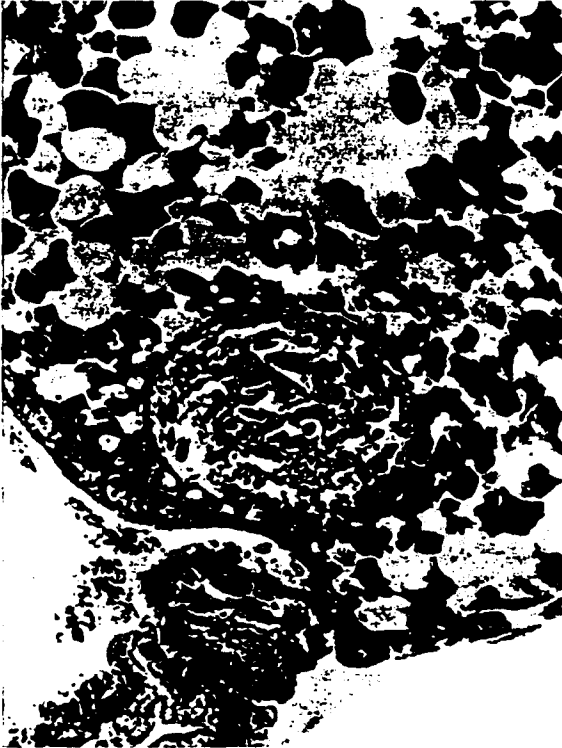


Abb. 15

Abb. 15. *Jassidaeus lugubris*. Fertiger Symbiontenballen, Azanfärbung, Vergr. 1:460

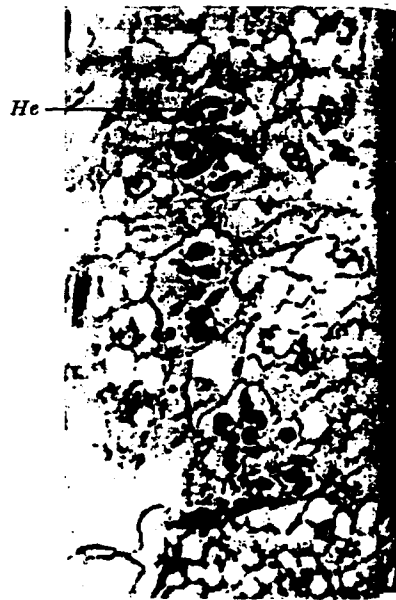


Abb. 16

Abb. 16. *Megamelus notula*. Männchen mycetocytäre Hefebesiedelung im thorakalen Fettgewebe, HE-Färbung. Vergr. 1:460

untersuchte hefeführende Art, die zum Mycetocytentyp zu rechnen ist. Die Hefen infizieren bei diesem Befallstyp vorwiegend einzelne Fettgewebszellen, die regellos über das gesamte abdominale und thorakale Fettgewebe verteilt sind. Jede infizierte Fettzelle bleibt gegenüber den übrigen nicht befallenen Zellen scharf abgegrenzt. Dieser „ideale“ Mycetocytentyp ist vorwiegend im Fettgewebe der vorderen Abdominalsegmente der Männchen und in jüngeren Larven verwirklicht (Abb. 16). Jede infizierte Zelle beherbergt etwa 15—25 Symbionten. Das Zellplasma liegt nur noch als Gerinnsel zwischen ihnen. Der Zellkern ist mehr oder weniger polygonal und etwas größer als die typischen runden Fettgewebszellkerne. Neben diesen von Hefen angefüllten Zellen trifft man oft Zellen mit nur einer oder doch wenigen Hefen, die sicher

noch im Anfang der Infektion stehen und noch völlig die charakteristischen Merkmale normaler Fettgewebszellen zeigen. Auch im thorakalen Fettgewebe finden sich bei manchen Tieren besiedelte Zellen, allerdings weit seltener als im Abdomen. Da thorakaler Symbiontenbefall auch bei Weibchen nur im Imaginalstadium festgestellt wurde, ist anzunehmen, daß erst die Entwicklung der Gonaden den Weg zur Besiedelung des Thorax freimacht. Vor allem bei Weibchen reichen die Germarien oft bis in die Kopfregion, aber auch die Hodenfollikel dringen meist eine Strecke weit ins thorakale Fettgewebe vor.

Beim Weibchen ist der infizierte Fettgewebsanteil sehr viel größer als beim Männchen. So verschmelzen in vielen Zonen nebeneinanderliegende Mycetocyten unter Auflösung der Zellgrenzen zu Syncytien, die dann oft als mehr oder weniger lange Stränge im symbiontenfreien Fettgewebsteil liegen.

Das Fettgewebe eines der untersuchten Weibchens war so reichlich mit Symbionten angefüllt, daß ich es zum syncytialen Typ rechnen muß. Nur wenn man vergleichsweise Männchen untersucht hat, finden sich auch bei diesem Infektionsgrad noch Anklänge an den mycetocytären Typ. Deshalb sei noch einmal ausdrücklich vermerkt, daß eine reinliche Scheidung in mycetocytären und syncytialen Typ kaum durchführbar ist. Das thorakale Fettgewebe war bei allen untersuchten weiblichen Imagines von Hefen besiedelt.

Bei Männchen und Weibchen sind hingegen die peripheren Fettgewebsschichten selten von Mycetocyten durchsetzt.

2. *Das f-Organ.* Die Besprechung des f-Organs erfolgt zusammen mit den Arten, die den syncytialen Hefebesiedlungstyp verkörpern.

β) *Syncytialer Besiedlungstyp.* Untersucht wurden:

Chlorionidea flava P. LÖW, ♂♂ und ♀♀,

Metropis latifrons KBM., ♂♂, ♀♀ und jüngere L. (etwa L₂),

Eurysa lurida, einige L., etwa L₃ (s. auch MÜLLER 1940),

**Eurysa lineata* PERRIS, ♀♀ und einige L₂,

Criomorphus albomarginatus CURTIS, 2 ♀♀, einige L₁,

**Criomorphus moestus* BOHEMAN, 1 ♂, 1 ♀,

**Criomorphus pteridis* SPINOLA, viele L₂₋₄,

**Criomorphus affinis* FIEBER, ♂♂ und ♀♀,

**Criomorphus borealis* SAHLBERG, 1 ♀,

**Calligypona spinosa* FIEBER, 1 ♂, 1 ♀,

**Calligypona lugubrina* BOHEMAN, 1 ♀,

**Calligypona paludosa* FLOR, 1 ♀,

**Calligypona obscurella* BOHEMAN, mehrere ♂♂,

Calligypona excisa MELICHAR, ♂♂ und ♀♀,

**Calligypona exigua* BOHEMAN, 1 ♂,

**Calligypona albifrons* FIEBER, 1 ♂, 3 ♀♀,

Euidella speciosa BOHEMAN,

Euconomelus lepidus BOHEMAN, ♂♂, ♀♀,

**Delphacodes pilosus*, 2 ♂♂, 1 ♀.

Für die mit * gekennzeichneten Formen teilte STRÜBING (1956) die Symbiontenkombination bereits mit.

1. *Die Hefen.* Der syncytiale Typ der Fettgewebsbesiedlung ist dadurch ausgezeichnet, daß große Teile des Fettgewebes unter Auflösung der Zellgrenzen zusammenhängend von Hefen bewohnt werden. Die Veränderung der Zellkerne des Fettgewebes ist geringfügig. Immerhin neigen die Kerne zu Verästelungen und Lappungen, wie sie bei den normalen Zellkernen des Fettgewebes sonst nicht auftreten. Am stärksten von den Symbionten verändert ist das Plasma der Zelle, das meist nur noch als körnige Masse zwischen den Symbionten liegt, wenn die Besiedlung stark ist. Aber auch die Besiedlungsdichte der Zellen schwankt, und dort, wo in Larven soeben erst die Infektion begonnen hat, liegen die Symbionten noch in den Vakuolen der Zelle, umgeben vom Plasma. Die Besiedlung des Fettgewebes beginnt in den hinteren Segmenten des Abdomens (s. embryologischen Teil). Dort ist auch im allgemeinen die größte Befallsdichte festzustellen, während die vorderen Segmente häufig spärlicher besiedelt werden. Desgleichen sind bei den Imagines im Thorax meist weniger Symbionten pro Zelle und prozentual zum gesamten Fettgewebe des Thorax zu finden. Dort, wo die Hefen von Anfang an Gäste im Fettgewebe waren, d. h. vor allem im Mittelteil der hinteren Abdomensegmente (Abb. 17), ist die Veränderung des Gewebes am weitesten fortgeschritten. Solche stark besiedelten Fettgewebekomplexe sind aber häufig von einer unbesiedelten epithelartigen Fettgewebszellschicht umgeben, so daß man von einem Hefemycetom sprechen möchte (Abb. 18).

Die Männchen enthalten fast immer viel weniger Hefesymbionten pro Flächeneinheit als die Weibchen. Bei *Chlorionidea flava* könnten die Männchen durchaus zum Typus der mycetocytären Besiedlung gestellt werden, während die Weibchen den syncytialen verkörpern.

Innerhalb der Gattung *Calligypona* stellt *C. excisa* eine Form dar, die wenig dicht besiedelt ist und bei der große Fettgewebekomplexe überhaupt symbiontenfrei bleiben, während *C. lugubrina* die Art darstellt, bei der die Symbionten, mit Ausnahme einer einschichtigen, epithelialen, nur selten infizierten Schicht unter der Epidermis, jede abdominale Fettgewebszelle dicht bevölkern, so daß der Fettgewebscharakter völlig verlorengegangen ist und nur die Zellkerne mehr oder weniger verändert erhalten geblieben sind.

Wie auch MÜLLER bereits feststellte, werden die peripheren Fettgewebslappen weniger infiziert und bleiben teilweise völlig steril (*C. ob-*

scurella). Bei den *Criomorphus*-Arten ist die periphere Fettgewebsschicht locker infiziert. Die Männchen und ein *Metropis*-Weibchen sind auffällig

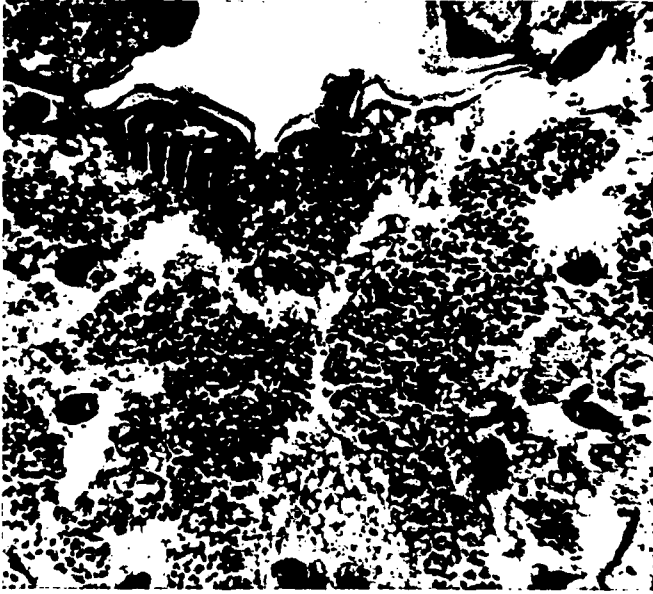


Abb. 17. *Eurysa lurida*. Weibliche L., Hefeverteilung im abdominalen Fettgewebe (syncytialer Besiedelungstyp), HE-Färbung, Vergr. 1:185



Abb. 18. *Calligypona obscurella*. Männchen, syncytialer Hefebesiedelungstyp mit epithelartiger Umhüllung des besiedelten Fettgewebes, Azanfärbung, Vergr. 1:460

wenig dicht besiedelt, ein anderes Weibchen steht an Besiedelungsdichte *C. lugubrina* kaum nach. Bei Tieren mit relativ wenig Symbionten sind die peripheren Fettgewebslappen oft symbiontenfrei, bei dichter besiedelten Tieren der gleichen Art dagegen infiziert.

Da die Besiedelungsdichte und der Veränderungsgrad des Fettgewebes von Art zu Art, innerhalb der Geschlechter und von Individuum zu Individuum verschieden ist, verzichte ich auf eine nähere Beschreibung der Arten und Gattungen. Damit soll nicht gesagt sein, daß es keine sich spezifisch verhaltende Arten oder Gattungen gibt. Voraussetzung für eine solche Feststellung wäre allerdings, daß von jeder Art sehr viele Tiere verschiedensten Alters und verschiedenen physiologischen Zustandes vergleichend untersucht würden. Mein Material reicht lediglich zu der Feststellung aus, daß die genannten Arten den von MÜLLER (1940) beschriebenen syncytialen Besiedelungstyp verkörpern.

2. *Die f-Organen.* Bei allen untersuchten Arten sind die f-Organen paarige, am vierten und fünften Intersegmentalmuskel aufgehängte, zum Teil rundliche, meist aber längliche Organen (Abb. 19 und 20).

In geschlechtsreifen Imagines sind die beiden Organen häufig von ihrer ursprünglichen Befestigung gelöst und noch mehr seitlich gegen die Sternite gepreßt. Die Tracheolenversorgung ist auch bei diesen Mycetomen, wie bei allen symbiontischen Organen, sehr reichlich.

Eine mit Azan scharf blau tingierte, kernlose, sehr flache Membran, eventuell nur eine verdichtete Plasmaschicht des Epithels, begrenzt die Organen gegenüber dem Fettgewebe. Unter dieser Membran folgt das immer deutliche, einschichtige Epithel mit ellipsoiden Kernen, die stets einen oder mehrere Nukleolen besitzen. Die Epithelkerne liegen nicht im dichten basalen Teil der Zellen, sondern direkt an den Mycetocyten im netzartigen vakuolisierten Plasma. In diesem Plasma findet man viele kleine Granula, die Pigmente darstellen dürften. Den zentralen Teil des Organen nehmen wenige Mycetocyten ein, die bei allen untersuchten Arten voneinander durch eine dünne, dem Epithel entstammende Plasmaschicht getrennt sind. Die Kerne der Mycetocyten sind groß, rund oder oval, kaum gelappt oder verästelt, sehr chromatinreich. Sehr wahrscheinlich ist die Mycetocytenzahl, ebenso wie beim Rektalorgan artkonstant.

Die Symbionten sind fast durchweg sehr klein und liegen sehr dicht beieinander, so daß ihre Form schwer bestimmbar ist. Mit MÜLLER kann man eine kugelige oder kurzfädige Form annehmen, was sich an den größeren und weniger dicht liegenden Symbionten von *Calligypona albifrons* bestätigen läßt.

Bei den Männchen sind die f-Organen stets etwas kleiner als bei den Weibchen, und bei alten Tieren nicht so prall mit Symbionten gefüllt.

γ) *Die Infektion der Ovarialeier.* Den Angaben liegen Untersuchungen an Weibchen von *Criomorphus affinis*, *C. borealis*, *Metropis latifrons*, *Delphacodes pilosus*, *Eurysa lineata* und *Calligypona lugubrina* zugrunde.

MÜLLER beschreibt für die hefeführenden Delphacinae einen langgestreckten ovalen Hohlraum, der, völlig von Plasma umgeben, im noch



Abb. 19. *Eurysa lineata*. Weibliche L₁, Befestigung der f-Organen an den vierten und fünften Intersegmentalmuskeln des Abdomens, HE-Färbung, Vergr. 1:185

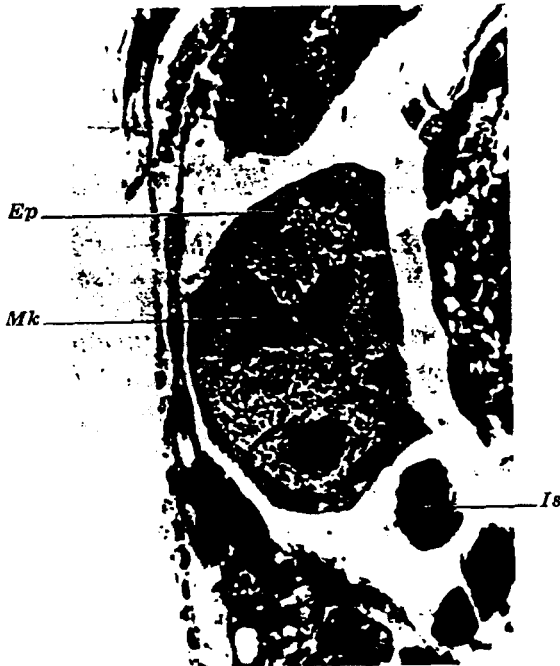


Abb. 20. *Metropis latifrons*. Weibchen, typisches f-Organ, HE-Färbung, Vergr. 1:460

basophilen Ooplasma des unteren Eipoles über dem späteren Keilzellfollikel liegt. In meinem Material findet sich diese Vorbildung des späteren Symbiontenballens nur bei *Eurysa lineata* und *Criomorphus borealis*. Bei den übrigen Arten zeigt sich, direkt oberhalb der Keilzellschicht, nur eine tiefe aber nicht vom Plasma umgebene Eindellung im basophilen Plasma. Immer dann, wenn bei den letztgenannten Arten dieser Hohlraum deutlich wurde, besiedelten bereits die ersten Hefen die schon ausgebildeten Keilzellen. Da MÜLLER diesen Hohlraum aber bereits feststellte, bevor sich die Keilzellen vom übrigen Follikelepithel differenzierten, wurden besonders Weibchen beachtet, bei denen noch sämtliche Eier in basophilem Stadium waren. Aber auch bei diesen Tieren konnte kein den Angaben MÜLLERS entsprechender Hohlraum festgestellt werden, so daß die Hohlrumbaueung nicht allen Araeopiden mit der Symbiontenkombination H + f zukommt.

Der übrige Besiedelungsmodus der untersuchten Arten deckt sich mit den Angaben früherer Autoren (ŠULC 1924, BUCHNER 1925, MÜLLER 1940). Die Hefen verweilen nur kurz in den Keilzellen („gleitende Infektion“), dringen in den Hohlraum vor und liegen zusammen mit den undeutlichen f-Symbionten in einem nur locker besiedelten Symbiontenballen. Das kurze Verweilen der Hefen in den Keilzellen, förmlich ein Durchgleiten, darf man nicht so auffassen, als sei die Gesamtzeit der Infektion sehr kurz. Das Gegenteil (*Criomorphus borealis* z. B.) ist häufig der Fall. — Die ersten Hefen besiedeln den vorgebildeten Hohlraum oft schon, wenn das Ooplasma sich noch völlig basophil färbt, die letzteren treffen erst ein, wenn die Einlagerung der Dotterschollen in das Ooplasma schon abgeschlossen ist. Das Durchgleiten der Keilzellen ist typisch für alle Hefen. Die Symbiontenballenbildung erfolgt nach dem schon beschriebenen Modus. Der Ballen liegt tief im Dotter, die Vermehrung der Hefen erfolgt erst nach Invaginationsbeginn.

2. Familie Cixiidae

Unterfamilie Cixiinae

a) Gattung *Oliarius* STAL. Von der Gattung *Oliarius* sind bisher fünf Arten auf ihre symbiontischen Einrichtungen untersucht worden. Alle diese Arten besitzen x-, a-, c- und d-Symbionten; d-Symbionten sind nur bei weiblichen Tieren zu finden, so daß MÜLLER die Vermutung aussprach, daß die d-Organen zum c-Organ im gleichen Verhältnis stehen wie das Rektalorgan zu dem x-Organ. Bisher steht der Beweis durch eine Untersuchung der Embryologie noch aus.

Meinen Untersuchungen liegen Weibchen von *O. panzeri* P. Löw sowie Larven und Imagines (Männchen und Weibchen) von *O. pallens* GERM. zugrunde. An den Männchen von *O. panzeri* stellte MÜLLER bereits die

Symbiontenkombination dieser Art fest (Abb. 21 a). Da seine Angaben bezüglich der Symbionten und deren Wohnstätten in keiner Weise erweitert werden können, seien meine diese beiden Arten betreffenden Beobachtungen nur in aller Kürze mitgeteilt.

α) Die *a*-Organe. Paarige, parallel zur Mediane ziehende, kräftige, schlauchförmige Organe mit großen, leicht spiralisierten Symbionten.

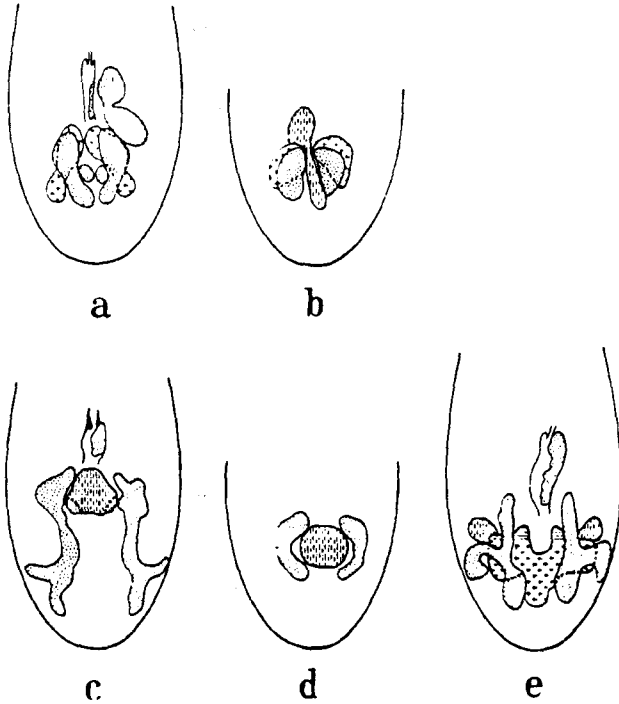


Abb. 21a—e. Stark schematisierte Abbildungen über die Lage der Symbiontenorgane. Nach Rekonstruktionen, Arten etwa einheitlich groß gezeichnet. a-Organ mit Kreuzen versehen, Infektionshügel quergestreift, *x*- und Rektalorgane fein punktiert, Begleitsymbiontenorgane längsgestreift, a-Organ von *Trypetimorpha* mit Punktstrichen, Infektionshügel längsgestreift. a *Oliarius pallens*, weibliche Larve. b *O. pallens*, männliche Larve. c *Trypetimorpha fenestrata*, Weibchen. d *T. fenestrata*, Männchen. e *Ommatidiotus dissimilis*, Weibchen

Ein kräftiges, kubisches Epithel mit gekörneltm Plasma umhüllt die großen, kubischen, mycetocytalen Syncytien, die voneinander durch Plasmastränge getrennt sind, die aus dem unter dem Epithel liegenden Plasmabelag vorspringen. Die Mycetocytenkerne liegen, klein und länglich spindelförmig, sowohl im Plasmabelag unter dem Epithel als auch auf den Plasmahauptsträngen. Im stark vakuolisierten Plasma der beiden vielkernigen, etwas erhabenen Infektionshügel finden sich stark mit Eosin färbbare Kurzschläuche, welche Infektionsformen darstellen.

β) Die *x*-Organe. Ebenfalls paarige, kompakte Kurzschläuche, die median im Abdomen liegen und deren kaudale Enden häufig so aneinandergepreßt sind, daß man sie bei oberflächlicher Betrachtung für ein Mycetom hält. Im Mittelteil jedes Teilmycetoms rufen die zwischen

beiden liegenden d-Organen Einbuchtungen hervor, die im Larvenstadium zunächst eine hantelförmige Gestalt der x-Organen bedingen. Der „Hantelgriff“ kann durch das Wachstum der d-Organen so stark verdünnt werden, daß er schließlich zerreißt — das Teilmycetom zerfällt in einen rostralen und einen kaudalen Abschnitt. Beide umfassen das zwischen ihnen liegende d-Organ. Histologisch bieten die Teilmycetome das gewohnte Bild: unter einer Hüllmembran (Entalmembran) ein dünner Plasmabelag, aus dem plasmatische Septen ins Innere des Mycetoms vorspringen, sich dort verzweigen und die großen, bizarr gelappten und zerschissenen x-Symbionten umschließen. Die Mycetomkerne liegen vorwiegend auf den Plasmasepten. Zentrale Mycetomhöhlräume treten auf und sind durch die Degeneration der primären zentralen Mycetocyten (vgl. MÜLLER) entstanden.

Das Rektalorgan ist weit hinter der Valvula pylorica der ventralen Wand des Rektums eingefügt. Das Organ besteht aus großen (etwa 10) Mycetocyten, die zwei stark verästelte Kerne besitzen. Die Symbionten sind gewundene Kurzschläuche. Infektionsformen liegen nahe der ventralen Tunica. Es sind etwas längere Schläuche, die nur deshalb auffallen, weil der von ihnen besiedelte Rektalorganabschnitt pro Fläche weniger Symbionten beherbergt als die übrigen Organteile.

γ) *Das c-Organ.* Das c-Organ ist in beiden Geschlechtern vorhanden. Es ist unpaar, breit schlauchförmig und durch eine Einschnürung in seinem rostralen Abschnitt besonders charakterisiert. Es liegt bei Larven im vorderen Abschnitt des Abdomens, dorsal von den übrigen symbiontischen Organen. Seine Längsachse verläuft parallel zur Abdomenhauptachse. Eine flache Membran bildet auch hier die äußerste Organhülle. In jungen Larven besteht das Organ noch aus großen kubischen, mycetocytalen Syncytien. Bei den Imagines dagegen verschmelzen diese zu einem Synsyncytium, in dem die Grenzen im Zentrum des Organs verschwinden. Als deren Reste bleiben nur Plasmastränge bestehen, die weiterhin aus der dünnen Plasmaschicht unter dem Hüllepithel ins Organinnere vorspringen. Die rundlichen Mycetocytenkerne liegen im Plasmaring oder auf den Plasmasepten.

Die Symbionten sind feine lange Fäden, welche die larvalen Mycetocyten dicht anfüllen, bei den Imagines aber das Zentrum des Organs meiden, so daß hier ein leerer Raum besteht. Mit Hämalaun-Eosin zeigen sie Mischfarbigkeit, bei Azanfärbung tingiert sie Anilinblau etwas. So charakteristisch diese Färbung der Symbionten ist, zur Identifikation nebeneinanderliegender einzelner Individuen von c- und d-Symbionten genügt sie nicht.

δ) *Die d-Organen.* Die paarigen Organe sind nur bei weiblichen Tieren ausgebildet. Bei den Imagines werden die kugeligen Teilmycetome, wie bereits erwähnt, von den rostralen und kaudalen Abschnitten der

x-Organ völlig umfaßt. Jedes Teilmycetom ist von einer flachen Membran umhüllt, die aber auch zwischen die Mycetocyten vordringt und diese umhüllt. Bei den Adulten besteht das Organ aus zahlreichen Mycetocyten. Sie zeigen im Schnitt rundliche Form, sind einkernig und bestehen aus einem dünnen peripheren Plasmabelag mit dem Kern und den zentral liegenden Symbionten. Die Symbionten sind sehr dünne, etwas spiralisierte Stäbchen, die durch Plasmafarbstoffe schwach gefärbt werden. Infektionsformen konnten nicht festgestellt werden.

ε) *Die Infektion der Ovarialeier.* Die Eiinfektion am hinteren Eipole wurde bei den *Oliarius*-Arten verfolgt. Der Darstellung liegt eine Kombination der Ergebnisse von je einem besonders günstigen Weibchen von *O. pallens* und *O. panzeri* zugrunde.

Die Oogenese ist dadurch besonders ausgezeichnet, daß die Einlagerung von Dotterschollen in das basophile Eiplasma früher Stadien sehr plötzlich erfolgt. Solange das Ooplasma noch basophilen Charakter zeigt, sind die Follikelzellen gleichgestaltet. Durch die schnelle Dottereinlagerung wird das Ei stark vergrößert und die Follikelzellen, die sich nicht vermehren, werden entsprechend stark abgeflacht, so daß sie lediglich ein sehr flaches Epithel darstellen. Die Follikelzellen des hinteren Eipoles dagegen bleiben von diesen Prozessen unberührt; denn während der Dotterbildung werden in diesem Bereich keine Dotterschollen eingelagert, so daß sich diese Zellgruppe als spitzhenkelförmige Erhebung vom blasig aufgetriebenen Ei abhebt. Die Follikelzellen, welche die Zone begrenzen, unter der noch Dotter zu finden ist, klappen aus der radialen Anordnung in eine tangentiale um, so daß durchaus der Eindruck einer vorübergehenden Dachzellbildung (s. *Trypetimorpha*) entsteht. Etwa gleichzeitig beginnt aber die Besiedelung sämtlicher Zellen des abgehobenen Ringes durch die Symbionten. Nun kompensiert der dachzellartige Keilzellring die tangentiale Drehung, wodurch der Hohlraum für den späteren Symbiontenballen über dem Dotter entsteht. — Charakteristisch für *Oliarius* ist es, daß mediane, d. h. direkt unter den Schaltzellen auf dem hinteren Eipol liegende Keilzellen fast gar nicht ausgebildet sind und nicht besiedelt werden. So liegen die seitlichen, stark besiedelten Keilzellfollikelkomplexe etwa rechtwinklig zueinander. Die Kerne der Keilzellen werden trotz starker Symbiontenbesiedelung kaum verändert. — Die a- und x-Symbionten sind leicht voneinander zu unterscheiden. Die a-Infektionsformen stellen massige Kurzschläuche mit auffälligen Plasmaeinschlüssen dar, die Rektalsymbionten sind dünner, länger und weniger eosinophil. — Nachweisbar ist in den Keilzellen und im Symbiontenballen auch eine dritte Symbiontensorte: dünne, blaß gefärbte Fäden. Ob es sich hierbei um Vertreter der c-Organen oder um Abkömmlinge der d-Organen, oder aber um nicht sicher unterscheidbare Infektionsformen beider Organen handelt,

konnte ich nicht entscheiden. Eine Klärung könnte durch Lebenduntersuchungen an Eimaterial herbeigeführt werden. — In den Keilzellen findet wahrscheinlich eine Symbiontenvermehrung statt; denn die a-Symbionten sind nach dem Zusammenbruch des Keilzelloffikels stark verkleinert. Die Symbionten fallen nach Durchbrechen der Keilzellwand in eine flache Höhlung und werden dort seitlich etwas vom Dotter umflossen, nie aber völlig in diesen versenkt. Der Ballen behält also stets Verbindung zum Periplasmasaum.

b) Gattung *Hyalesthes* SIGNORET. Diese Gattung ist bisher noch nicht untersucht worden. Von *Hyalesthes obsoletus* SIGNORET lagen mir einige sehr schlecht erhaltene Männchen zur Untersuchung vor. Es konnte lediglich festgestellt werden, daß die Tiere a- und x-Symbionten sowie wahrscheinlich noch eine dritte symbiontische Form, eventuell c wie *Oliarius*, besitzen. Nähere Aussagen erlaubte das Material jedoch nicht.

3. Familie *Tropiduchidae*

Gattung *Trypetimorpha* COSTA. Bisher waren von dieser Familie vier Arten untersucht (RICHTER 1928, MÜLLER 1940). Als Symbionten zeigte *Tambina* spec. Hefen im abdominalen Fettgewebe und f-Symbionten in einem unscheinbaren, unpaaren Organ. Die übrigen drei von MÜLLER untersuchten und nicht näher bestimmbar Arten F_q , T_a , T_b zeigten paarige x- und gleichzeitig paarige f-Organe.

Mir lag als Untersuchungsobjekt die einzige mitteleuropäische Art dieser Familie *Trypetimorpha fenestrata* COSTA vor. Untersucht wurden vier adulte Tiere, zwei Männchen und zwei Weibchen.

Als symbiontische Organe wurden ein unpaares a-Organ und paarige x-Organe in beiden Geschlechtern festgestellt (Abb. 21 c, d, Abb. 22). Das a-Organ ist bei allen untersuchten Tieren histologisch stark verändert und beherbergt noch einen zweiten Symbionten. Da das griechische Alphabet zur Bezeichnung solcher akzessorischer Symbionten nicht mehr ausreicht, wird der Bewohner der *Trypetimorpha* a-Organe vorläufig als A_T -Symbiont bezeichnet (akzessorischer Tropiduchiden-Symbiont). Da auch in Zukunft noch viele Neubeschreibungen akzessorischer Symbionten zu erwarten sind, wird eine neue Terminologie notwendig werden, in deren Rahmen auch der A_T -Symbiont neu bezeichnet werden kann.

a) *Das a-Organ.* Das a-Organ ist unpaar und liegt, oval geformt, zwischen dem rostralen Abschnitt der x-Organe (Abb. 22). Ehe mit der histologischen Untersuchung des Organs begonnen wird, sei noch einmal festgestellt, daß das Organ zweierlei Symbionten beherbergt:

1. voluminöse Kurzschläuche wechselnder Größe, die a-Symbionten;
2. zarte, blaß gefärbte Schläuche, die A_T -Symbionten.

Die Besiedelung des Organs durch den zweiten Symbionten führt zu einer starken Veränderung des typischen Baues. Anfangs hielt ich daher

das a-Organ für das unpaare Organ eines Begleitsymbionten. Alle Veränderungen sind aber durch die Anwesenheit des noch ungezügelter akzessorischen Symbionten erklärbar. — Das für die a-Organen so charakteristische Epithel ist am stärksten verändert. Nur die unter dem Peritoneum liegende, etwas kompaktere Plasmaschicht ist erhalten geblieben. In ihr liegen noch einige Epithelzellkerne. Der faserige, vakuolisierte Epithelanteil ist zusammen mit dem peripheren Plasma der mycetocytalen Syncytien völlig aufgelöst und dieser Bereich ist durch den akzessorischen Symbionten infiziert, so daß eine breite, mit A_T -Symbionten besiedelte Zone die erhaltenen zentralen a-Mycetocyten mantelartig umhüllt (Abb. 23). Nur dort, wo die Infektionshügel des Organs liegen, ist dieser A_T -Symbiontenrandsaum nicht ausgebildet. Die A_T -Symbionten dringen aber auch zwischen die a-Mycetocyten vor, indem sie die Plasmastränge, die die mycetocytalen Syncytien begrenzen und in denen die Mycetocytenkerne liegen, auflösen. Die Mycetocytenkerne zeigen dann



Abb. 22. *Trypetimorpha fenestrata*. Männchen, Lage der Mycetome im Abdomen, Frontal, Azanfärbung, Vergr. 1:72

mehr oder weniger pyknotische Erscheinungen, je nachdem, wie weit der Infektionsgrad fortgeschritten ist. Nunmehr dringen die A_T -Symbionten auch zwischen die a-Symbionten vor, die auf den Befall zunächst mit einer starker Volumenvergrößerung reagieren, später aber aufgelöst werden. Auch findet man Stellen, an denen die mycetocytalen a-Syncytien samt Symbionten völlig durch die akzessorischen Symbionten verdrängt sind. Bei den mycetocytalen a-Syncytien, die am wenigsten infiziert sind, stellen die a-Symbionten kurze, etwas gewundene Schläuche dar (Abb. 24a). Dort, wo die Syncytien am stärksten von A_T -Symbionten befallen sind, bilden die a-Symbionten hingegen stark hypertrophierte Formen, die sich mit Plasmafarbstoffen fleckig färben und zum Teil bereits auflösen (Abb. 24b). Zwischen diesen Extremen gibt es sämtliche Übergänge.



Abb. 23. *Trypetimorpha fenestrata*. Weibchen, a-Organ von zwei Symbionten besiedelt. Übersichtsbild, Azanfärbung, Vergr. 1:460

Das Organ besitzt zwei Infektionshügel. Während aber die Infektionshügel eines normalen a-Organ aus einer Kernansammlung mit syncytial verschmolzenem Plasma bestehen, sind die Kerne des *Trypeti-*

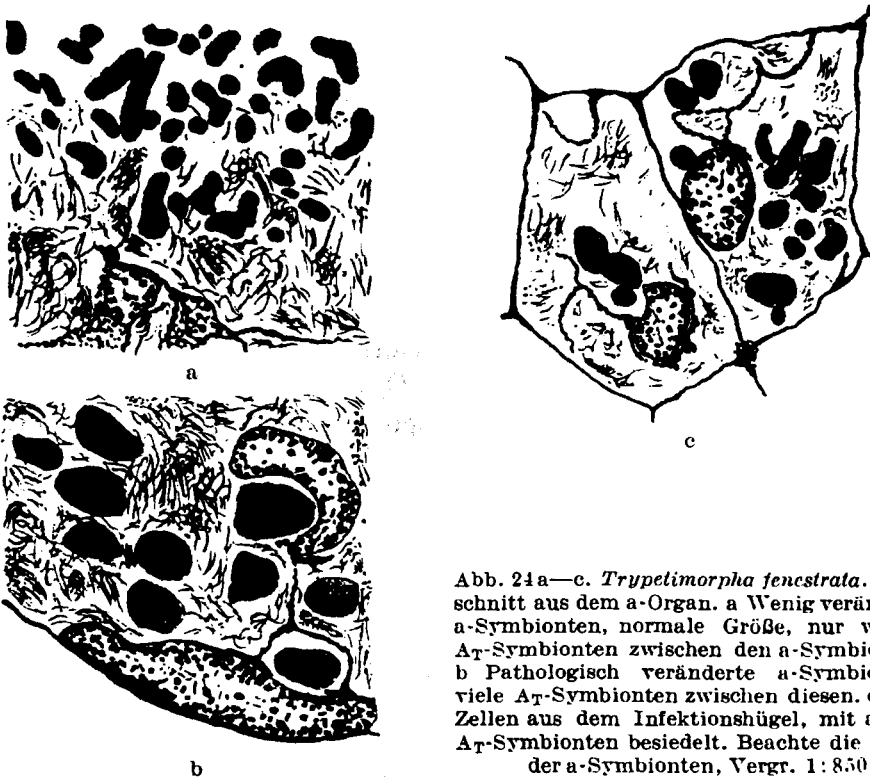


Abb. 24a—c. *Trypetimorpha fenestrata*. Ausschnitt aus dem a-Organ. a Wenig veränderte a-Symbionten, normale Größe, nur wenige AT-Symbionten zwischen den a-Symbionten. b Pathologisch veränderte a-Symbionten, viele AT-Symbionten zwischen diesen. c Zwei Zellen aus dem Infektionshügel, mit a- und AT-Symbionten besiedelt. Beachte die Größe der a-Symbionten, Vergr. 1:850

morpha a-Organen unauffällig und liegen in großen, wohlausgebildeten Zellen. Die Infektionshügel werden von beiden Symbionten besiedelt. Die a-Infektionsformen sind kompakte Kurzschläuche, die größtmäßig zwischen den normalen a-Symbionten und ihren Verfallsformen stehen (Abb. 24 c). Die A_T-Infektionsform zeigte keine Unterschiede gegenüber normalen Formen, stellen also kleine blasse Schläuche dar.

Das Auftreten von akzessorischen Symbionten in a-Organen ist innerhalb der Cicadoiden (z. B. bei den Membraciden, RAU 1943) verbreitet und innerhalb der Fulgoroiden nicht selten. Einige Poiocerinen und Tettigometriden (MÜLLER) zeigen Verhältnisse, die den von *Trypetimorpha* beschriebenen sehr stark ähneln. In allen Fällen zeigen diese Doppelmycetome der Fulgoroiden, daß starke Auseinandersetzungen zwischen den beiden Symbionten stattfinden, die den Aufbau des a-Organes und die a-Symbionten mehr oder weniger verändern.

β) *Die x-Organen.* Die paarigen x-Organen sind lange, lateral das Abdomen in der Längsachse durchziehende, jedoch gewundene Schläuche, die den entsprechenden Organen der *Stenocranus*-Gruppe histologisch so weit gleichen, daß völlig auf die dortige Beschreibung und die zusammenfassende Betrachtung im allgemeinen Teil der Arbeit verwiesen werden soll. Im Zentrum der x-Organen treten keine zentralen Hohlräume auf, vielmehr sind die x-Symbionten, wenig zerschlissene Formen, wie bei der *Stenocranus*-Gruppe in einem plasmatischen Netzwerk zu finden.

Das Rektalorgan der Weibchen ist eiförmig, im wesentlichen in der dorsalen Valvulafalte entwickelt und hängt frei ins Rektum. — Die beiden Mycetocytenkerne sind nicht verästelt oder gelappt, sondern groß und kompakt. Die Symbionten sind klein und leicht gekrümmt, die peripheren Infektionsformen etwas größer und rundlicher, zudem mit Plasmafärbstoffen stärker tingiert. Die Epithelien zeigen die typische Ausbildung (vgl. *Kelisia*).

γ) *Die Infektion der Ovarialeier.* Wenn im basophilen Plasma des Eies die Dotterschollen gebildet werden, heben sich die Follikelzellen des unteren Eipoles spitzhenkelförmig vom Plasma ab und bilden so den schmalen, zum Dotter hin breiter werdenden Besiedlungsraum für die Symbionten. Die unteren dieser Follikelzellen werden zu den Keilzellen, während die übrigen plötzlich eine schlanke Gestalt annehmen und dem Dottermaterial wieder entgegenwachsen. MÜLLER hat diesen Follikelzelltyp als Dachzellen bezeichnet. — Die Keilzellen werden zu diesem Zeitpunkt von den Seiten her von den Symbionten besiedelt und zwar gleichzeitig von x- und a-Infektionsformen. Die Azanfärbung tingiert die Rektalsymbionten gleichmäßig blau, während die a-Symbionten zentral einen meist stark mit Azokarmin gefärbten Bereich zeigen. Sie sind auch etwas größer als die Rektalsymbionten. A_T-Symbionten

können während der gesamten Symbiontenballenbildung nicht sicher von Artefakten getrennt werden. — Sind die Keilzellen dicht mit den Symbionten beladen, so erhält man den Eindruck eines Mycetoms, da die vielen Symbionten die Zellgrenzen weitgehend durchbrechen und nur die Begrenzungen zum Dotter und zu den Schaltzellen erhalten bleiben. Die starke Keilzellfüllung ist die Folge einer Vermehrung der Symbionten in den Keilzellen, denn die Zahl der primär infizierenden Symbionten ist wesentlich geringer. Plötzlich zerreißen die den Hohlraum begrenzenden Keilzellmembranen und die Symbionten dringen in den durch die Dottervermehrung auf Uhrglasform reduzierten Hohlraum vor. Wie üblich, schließt sich der Dotter langsam irisblendenartig über den Symbionten. Die Dachzellen füllen die Follikellücke, sobald die Keilzellen degeneriert sind, und die folgende Chorionabscheidung beendet die Oogenese. Der Symbiontenballen ist ziemlich klein und nur wenig tief in den Dotter versenkt.

4. Familie Issidae

Gattung *Ommatidiotus* SPINOLA. Von der Gattung *Ommatidiotus* war bisher noch kein Vertreter bezüglich der symbiontischen Einrichtungen untersucht. Zur Bearbeitung kamen *Ommatidiotus dissimilis* FALLÉN (vier Weibchen, drei Männchen) und *Ommatidiotus concinnus* HORV. (eine männliche L₅).

Zwischen beiden Arten konnten keine Unterschiede in der Symbiontenkombination und der Organabildung festgestellt werden. Die Symbiontenkombination, a + x + o (Abb. 21 e), harmonisiert mit der von MÜLLER für die a-Gruppe dieser Familie und für *Caliscelis bonelli* LATR. beschriebenen. Das a-Organ ist unpaar, x- und o-Organ sind paarig.

α) *Das a-Organ.* Das a-Organ ist in beiden Geschlechtern ein unpaariger Schlauch, der im hinteren ventralen Abdomenteil liegt. Bei den Weibchen ziehen die Lateraleile des Organs rostralwärts, die Spitzen sind in Infektionshügel verwandelt. Das Epithel des Organs ist kubisch, die Zellen sind stark vakuolisiert, die Kerne eiförmig. Die Tracheolen dringen bis an das Epithel vor. Das Organ besteht aus deutlich gegeneinander abgegrenzten mycetocytalen Syncytien. Die Symbionten liegen in Plasmavakuolen. Die a-Symbionten sind plump schlauchförmig, bei den Weibchen größer als bei den Männchen. Die Infektionsformen finden sich in dem stark vakuolisierten Plasma der syncytial verschmolzenen Infektionshügelzellen. Die Infektionsformen sind groß, plump schlauchförmig, oft etwas gebogen, stark eosinophil mit deutlichen basophilen Granulationen.

β) *Die x-Organ.* Die paarigen Organe liegen im hinteren dorsalen Abdomenabschnitt und sind bei den Männchen und Weibchen oft geknickt, gebogen und gewunden. Wie üblich, umhüllt die Entallem-

bran jedes Teilmycetom. Das Organplasma bildet einen dünnen Wandsaum, aus dem radiale Plasmastränge wenig weit ins Lumen vorspringen. Die Mycetomkerne sind klein und liegen meist auf den Radialsepten. Im Zentrum des Organs ist ein Spaltraum vorhanden, der auf die degenerierten primären Mycetocyten zurückgeht. Die Symbionten, groß und stark gelappt mit vielen eosinophilen Einschlüssen, liegen meist zwischen den radialen Septen, werden dort vom Organplasma umhüllt und bilden mit diesem die bei der *Stenocranus*-Gruppe näher beschriebenen Verzahnungen (Abb. 4). — Unterschiede zwischen den Symbionten der beiden Geschlechter bestehen nicht.

Das Rektalorgan der Weibchen ist in einer Falte der Valvula pylorica entwickelt, wird aber in seinem rostralen Teil so tief von der Valvulaspalte angeschnitten, daß es bilateral symmetrisch geteilt erscheint und den Eindruck hervorruft, als sei es in beiden Valvulafalten verankert. Das Organ besteht aus etwa zehn typisch gebauten Mycetocyten mit geweihtartig verästelten Kernen. Die Symbionten sind kurz schlauchförmig, mit eosinophilen Tröpfchen im Plasma. Besondere Infektionsformen waren nicht nachweisbar.

γ) *Die o-Organen.* In beiden Geschlechtern sind die Organe der Begleitsymbionten paarig, rundlich geformt und liegen ventral der a-Organen. Die Organe zeigen Geschlechtsdimorphismus im histologischen Aufbau. Sie bestehen aus kegelförmigen Mycetocyten, die nur von den Tracheolen zusammengehalten werden, also von keiner peritonealen Hülle umgeben sind. Die Mycetocyten haben einen zentralen, ursprünglich spindelförmigen, aber meist stark verzweigten und zerschnürten Kern. Die Symbionten sind sehr lange, kräftige Schläuche, die verschlungen in den Mycetocyten liegen. Mit Eosin werden sie blaß angefärbt. — Die weiblichen Organe sind größer, ihre Mycetocytengrenzen aber nur noch peripher deutlich. Die Mycetocytenkerne sind so stark fragmentiert, daß man überall zwischen den Symbionten einzelne Reste findet. Das Plasma der Mycetocyten umschließt jeden einzelnen Symbionten. Bei den Weibchen sind die Symbionten gedrungene Kurzstäbchen und nur schwer färbbar. Bei ihnen zeigt das Organ große Ähnlichkeit mit den q-Organen der *Stenocranus*-Arten. Besondere Infektionsformen sind nicht nachweisbar.

δ) *Die Infektion der Ovarialeier.* Die Infektion der Keilzellen am hinteren Eipol beginnt im drittältesten Ei der Ovariolen und wird im nächstälteren Ei mit der Symbiontenballenbildung beendet. Zunächst hebt sich der Keilzellularring etwas vom basophilen Ooplasma ab, so daß ein im Schnitt etwa dreieckiger Hohlraum entsteht. Die Infektionsformen lassen sich deutlich unterscheiden. Die Abkömmlinge der a-Organen sind am größten und stellen stark eosinophile plumpe Kurzschläuche mit basophilen Einschlüssen dar. Die Infektionsformen des

Rektalorgans sind etwas kleiner und deutlich schlauchförmig, die kugel- bis eiförmigen o-Infektionsformen am kleinsten und nur schwach mit Eosin oder Anilinblau färbbar.

Während sich die Keilzellen mit Symbionten anfüllen und polsterförmig in den gebildeten Hohlraum vorquellen, beginnt die Einlagerung der Dotterschollen in das Ooplasma. Durch beide Vorgänge wird der dreieckige Hohlraum fast völlig reduziert. Nach einer Symbiontenvermehrung in den Keilzellen erfolgt der Durchbruch der Symbionten zum Dotter. Die Symbionten dringen dabei nur langsam in diesen vor, da



Abb. 25. *Ommatidiotus dissimilis*. Symbiontenballen mit kappenartig aufliegenden o-Symbionten, Azanfärbung, Vergr. 1:460

der Dotter zurückgedrängt werden muß. Den großen, plumpen a-Symbionten gelingt dies am leichtesten, die Rektalsymbionten werden ebenfalls wenig behindert, während die o-Symbionten zurückbleiben. Möglicherweise sind diese Sonderungsvorgänge bereits auf zeitlich verschiedene Infektion der Keilzellen zurückzuführen, indem die o-Symbionten diese zuletzt besiedeln und folglich auch zuletzt wieder verlassen. Die Bildung des Symbiontenballens konnte nicht verfolgt werden. Nach seiner Ausbildung beherbergt er aber vorwiegend a- und Rektalsymbionten, die von einer deutlichen Plasmahülle umgeben werden, auf der die meisten o-Infektionsformen kappenförmig angeordnet liegen (Abb. 25). Einige o-Symbionten scheinen aber auch in den Symbiontenballen eingedrungen zu sein. Diese eigenartigen Verhältnisse zeigte jedes Ei, das die Oogenese beendet hatte.

II. Die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen der Araeopiden

In die vergleichend anatomischen Untersuchungen über die Symbiose der Araeopiden-Imagines bzw. -Larven wurde die Embryonalentwicklung der symbiontischen Einrichtungen von *Conomelus limbatus* FABRI-

crus und *Stenocranus minutus* FABRICIUS mit einbezogen. Von *Conomelus limbatus* konnten etwa 110, von *Stenocranus minutus* etwa 90 Schnittserien ausgewertet werden, die sich über die gesamte Embryonalentwicklung verteilen.

Das besondere Interesse galt der Embryologie von *Conomelus*, da über den Individualzyklus der Symbionten einer Form mit der Kombination $H + f$ bisher nur wenige Beobachtungen mitgeteilt worden sind. Einige veröffentlichte BUCHNER (1925), der einige Eistadien einer indischen *Eurybrachys*-Art untersuchte, und MÜLLER (1940), der seinen ausführlichen Darstellungen über die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen von *Cixius nervosus* L. und *Fulgora europaea* L. einige Beobachtungen an Embryonen von *Liburnia (Calligypona) fairmairei* PERRIS beifügte.

Die Embryologie der Symbiontenkombination $x + a + B$ ($B =$ Begleitsymbionten) wurde von MÜLLER ausführlich dargestellt und ist von SANDER (1956) durch Untersuchungen an *Pyrilla perpusilla* WALKER für die frühembryonale Entwicklung bestätigt worden. Andersartige Ergebnisse waren deshalb bei meinen Untersuchungen an *Stenocranus minutus* von vornherein nicht zu erwarten. Der Vergleich zwischen *Conomelus* und einer Araeopide der Kombination $x + a + B$ erschien mir dennoch wünschenswert. Deshalb wurde *Stenocranus minutus* in die Untersuchung einbezogen, die sich ausschließlich auf die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen bezieht und selbst hier noch viele Fragen offenlassen mußte.

1. Primitiventwicklung

Die Symbionten liegen zu Beginn der Entwicklung von einer dünnen plasmatischen Membran umgeben in der Nähe des hinteren Eipoles. Diese Symbiontenansammlung samt Umhüllung bezeichnen wir als Symbiontenballen. Die im Reticuloplasma liegenden Dottschohlen umgeben den Symbiontenballen allseitig, d. h., dieser berührt nicht den Periplasmasaum, der dem Dotter aufliegt. In dieser Zeit sind die verschiedenen Symbionten im Ballen noch ungeordnet (Abb. 26).

Die Hefen im Symbiontenballen von *Conomelus* zeigen gegenüber normalen Formen im Fettgewebe keinerlei Unterschiede. Daß auch die f -Symbionten nicht auf eine bestimmte Stelle des Symbiontenballens konzentriert sind, kann man aus dem Umstand schließen, daß es nicht gelang, diese sehr kleinen Formen mit Sicherheit nachzuweisen.

Ungeordnet liegen auch die Symbionten im Symbiontenballen von *Stenocranus*. Am auffälligsten sind die großen ovalen Rektalsymbionten, die sowohl eine gewisse Affinität zu Hämalaun und Azokarmin zeigen, als auch mit Anilinblau und Eosin gefärbt werden, so daß Mischfarben entstehen. — Schwierig zu unterscheiden sind in diesem Stadium die

a- und q-Symbionten. Morphologisch einander ähnlich, beide in Schnittserien kugel- bis eiförmig, sind sie auch mit der Hämalaun-Eosin-, der PIEKARSKI-ROBINOW- und der Eisenhämatoxylin-Färbung nicht immer

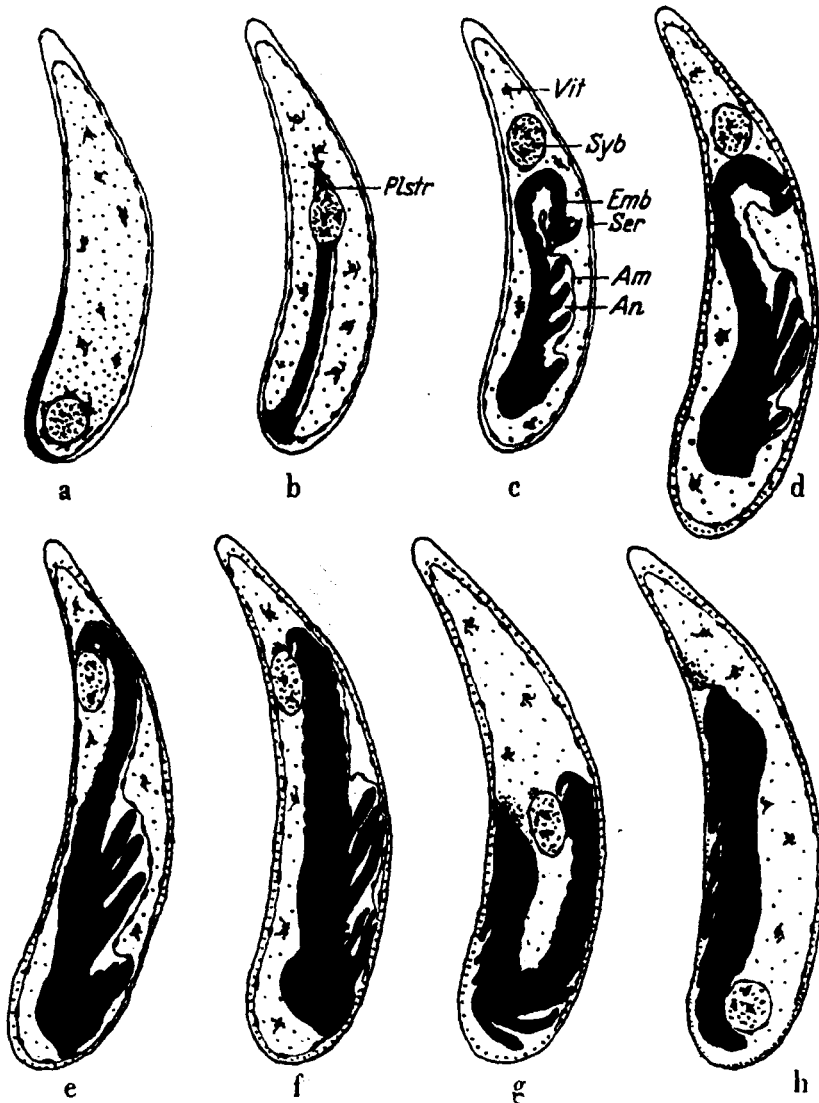


Abb. 26 a—h. *Conomelus limbatus*. Schematische Darstellung der Symbiontenballenverlagerung während der Embryonalentwicklung. a Hüllenbildung um den Symbiontenballen durch Vitellophagen. b Invagination des Keimstreifs. c Symbiontenballen nach der Lösung vom Embryo. d—f Erneute Verknüpfung von Embryo und Symbiontenballen. g Umrollung. h Nach der Umrollung

sicher zu trennen. Bei der Azanfärbung zeigen die a-Symbionten allerdings eine stärkere Affinität zu Anilinblau, so daß eine Unterscheidung von den q-Symbionten möglich wird. Weit aus am häufigsten finden sich im Symbiontenballen die Infektionsformen des a-Organs, am seltensten sind die q-Symbionten vertreten.

Die Furchungsteilungen beginnen bei beiden Arten sofort nach der Eiablage. In Eiern, die etwa 2—3 Tage nach der Ablage fixiert wurden, haben die ersten Furchungskerne bereits den Periplasmasaum erreicht und dort mit der Bildung eines lockeren Blastoderms begonnen. Zu dieser Zeit sind aber auch schon Kerne an der Membran des Symbiontenballens zu finden.

Das zur Verfügung stehende Material erlaubt in diesen Stadien nur Aussagen über *Conomelus*. Hier ist etwa 36 Std nach der Eiablage ein

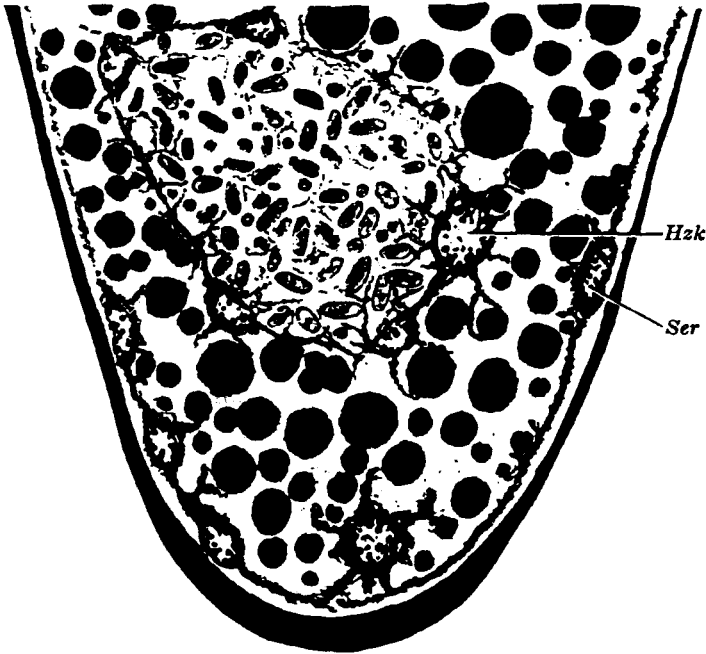


Abb. 27. *Conomelus limbatus*. Erste Umhüllung des Symbiontenballens (Vitellophagen-abkömmlinge), Dotterschollen schematisiert. Sagittalschnitt, Vergr. 1:325

lockeres Blastoderm gebildet, in welches immer noch Furchungskerne eindringen. — Am Symbiontenballen liegen bereits 8—10 Kerne, die den Furchungskernen bzw. den Kernen im Dotter gleichen. Das diese Kerne umgebende Plasma beginnt sofort sich auf der Symbiontenballenhülle auszubreiten, so daß alsbald die benachbarten Zellen miteinander verbunden sind und somit das erste Hüllepithel um den Symbiontenballen gebildet ist (Abb 27).

Eine Beteiligung von Blastodermzellen an dieser Umhüllung, wie sie MÜLLER (1940) bei *Fulgora* und *Cixius* feststellte, findet bei *Conomelus* nicht statt, da der Symbiontenballen zu dieser Zeit noch keine Verbindung mit dem Blastoderm hat. Für die Vitellophagennatur der Umhüllung spricht außerdem, daß alle Hüllzellen lange plasmatistische Fortsätze sowohl in dem umgebenden Dotter, als auch in den Symbiontenballen entsenden. Im Ballen verzweigen sich diese Plasmafortsätze

vielfach, wodurch ein plasmatisches Netz gebildet wird, in dessen Maschen die Hefen liegen. Nach außen (in den Dotter) entsenden die Plasmafortsätze ebenfalls Verzweigungen, umspinnen die Dotterschollen und bauen diese ab. Während dieser Vorgänge differenziert sich das Blastoderm in Serosa und Keimanlage. Am dritten und vierten Tage nach der Eiablage beginnt sowohl bei *Conomelus* als auch bei *Stenocranus* die Invagination des Keimstreifens in der für Hemipteren typischen Weise (Abb. 26 a und b). Das Hinterende der Keimanlage (median am Hinterpol des Eies) stülpt sich, den dorsalen Randbezirk mitziehend, in den Dotter ein. Die ventral liegende Keimanlage liefert den Embryo, der dorsale Randbezirk bildet das Amnion. Das Lumen dieses handschuhfingerartig eingestülpten Schlauches stellt die Amnionhöhle dar (Abb. 26 b). Die Spitze der sich einstülpenden Keimanlage trifft sofort auf den Symbiontenballen und schiebt diesen während der Invagination durch den Dotter bis zum vorderen Eipol. Dort löst sich das hintere Ende des Keimstreifens wieder vom Symbiontenballen. Vom Beginn der Einstülpung bis zur Lösung des Keimstreifens vergehen bei *Conomelus* drei, bei *Stenocranus* vier Tage. Die Verlagerung des Symbiontenballens während der Einstülpung ist bei der Untersuchung der Embryologie symbiontenführender Insekten der verschiedensten Ordnungen (Mallophagen, Anopluren, Hemipteren) beobachtet und ausführlich dargestellt worden. — Während dieser Entwicklungsperiode findet bei den polysymbiontischen Fulgoroiden die Sonderung der Symbionten statt, d. h., der gemischte Symbiontenballen wird in ein entmischtes Sammelmycetom verwandelt.

Die Befunde an *Conomelus* und *Stenocranus* lassen sich in die bisher bekannten Erscheinungen gut einordnen. — Betrachten wir diese Vorgänge zunächst bei *Conomelus*. — Bereits am Beginn der Invagination findet eine Hefevermehrung statt, wodurch der Symbiontenballen dicht mit Hefen gefüllt wird. Diese Vermehrungsphase führt zur allmählichen Vergrößerung des Ballens.

Während der Invagination wird der ursprünglich kugelförmige Ballen ellipsoid, wobei seine Längsachse mit der Längsrichtung des Eies zusammenfällt. Der den Symbiontenballen berührende Keimstreif umhüllt die hintere Polkappe des Ballens kalottenartig mit zwei Zellschichten. SANDER (1956), der diesen Vorgang an *Pyrilla* eingehend verfolgte, bezeichnete diese beiden Zellschichten als „outer“ und „inner envelope of mycetom“ („äußere“ und „innere Hüllzellschicht“). Im Gegensatz zu den Befunden an *Pyrilla* umhüllen diese beiden Schichten den Symbiontenballen von *Conomelus* während der Invagination nicht.

Im letzten Drittel der Invaginationsperiode wandern die Kerne der ersten Symbiontenballenhülle (Vitellophagenabkömmlinge) zwischen die Hefen. Dieser Einwanderungsprozeß stellt zugleich die Sonderung der Hefen von den f-Symbionten dar (vgl. allgemeinen Teil der Arbeit).

Nach dem Einwandern der Kerne verstärkt sich zwischen den Hefen das bereits vorhandene Plasmanetz. Die Kerne sind vom Plasma umgeben, das zwischen die Hefen vordringt, so daß jedem Kern ein bestimmter Anteil von Hefezellen zugeordnet wird. Die Hefen sind damit in Mycetocyten aufgenommen. Die f-Symbionten konnten auch in dieser Entwicklungsperiode noch nicht eindeutig festgestellt werden. Es ist aber anzunehmen, daß auch sie bereits in Wirtszellen aufgenommen worden sind („inner envelope“?). Der Symbiontenballen ist somit in zwei Mycetocytenverbände aufgeteilt worden, die als Primärmycetome bezeichnet werden. Der Symbiontenballen hat sich also in ein Sammelmycetom verwandelt. Das Sammelmycetom wird durch eine dünne kernlose Membran vom Dotter abgegrenzt, die von den Plasmaausläufern der Hefemycetocyten gebildet wird.

Am vorderen Pole des Sammelmycetoms ist diese Membran aber nicht entwickelt, vielmehr tritt sie hier in Wechselwirkung mit der von vielen Autoren (RIES 1931, SCHÖLZEL 1937, MÜLLER 1940, SANDER 1956 u. a.) beschriebenen Plasmastrahlung, so daß das Hefemycetom zum Dotter hin geöffnet erscheint. — Die Plasmastrahlung ist bei *Conomelus* besonders am Ende der Invagination ausgebildet, zeigt aber nie die Klarheit, die MÜLLER für *Fulgora* beschreibt. Da man die Entstehung und Bedeutung der Plasmastrahlung seit SANDERS (1956) Untersuchungen an *Pyrilla* als prinzipiell geklärt betrachten darf, soll auf diese Fragen nicht näher eingegangen werden. Es sei nur vermerkt, daß die Plasmastrahlung [eine mitosespindelähnliche Zusammenballung von Plasmafasern am oberen Eipol (Abb. 28)] für die Lösung des Symbiontenballens (bzw. Symmelmycetoms) vom Keimstreif verantwortlich ist.

Die Verbindung der Membran des Hefemycetoms mit der Plasmastrahlung bei *Conomelus* ist nur deshalb von besonderem Interesse, weil auf bzw. in den Strängen der Plasmastrahlung bei Immersionsvergrößerungen sehr kleine, durch Anilinblau leicht gefärbte, runde Gebilde in großer Anzahl sichtbar werden. Von dem abgebauten Dotter sind sie unterscheidbar, außerdem ist ihre Größe konstant, was bei Dotterspaltprodukten in dieser Anzahl selten der Fall sein dürfte.

Diese Gebilde kann man auf verschiedene Weise deuten. Sie könnten die sonst noch nicht nachweisbaren f-Symbionten darstellen, denen sie in Form und Größe ähneln. Andererseits könnten es bereits beginnende Degenerationserscheinungen in den Strängen der Plasmastrahlung sein, denn SANDER (1956) erwähnt, allerdings „irregular granulations“ im Plasma der degenerierenden Strahlung. Auch bei *Stenocranus minutus* gibt es undeutbare Granula in der Plasmastrahlung, wenn auch nicht in dieser Anzahl. Eine Deutung als Artefakte ist möglich, erscheint aber doch am unwahrscheinlichsten. Es spricht vielmehr alles dafür, daß die

geschilderten Gebilde die orangefarbenen Pigmentkügelchen darstellen, die eben zu diesem Zeitpunkt, etwa am sechsten und siebenten Tage nach der Eiablage, im Symbiontenballen auftreten. Bei Lebendbeobachtungen an Eiern fällt nämlich der Mycetocytenballen nach 6—7 Tagen durch diese Pigmentgranula auf. Die Lage des Mycetocytenballens zeigt ganz eindeutig, daß die Granula in der Endphase der Invagination kurz

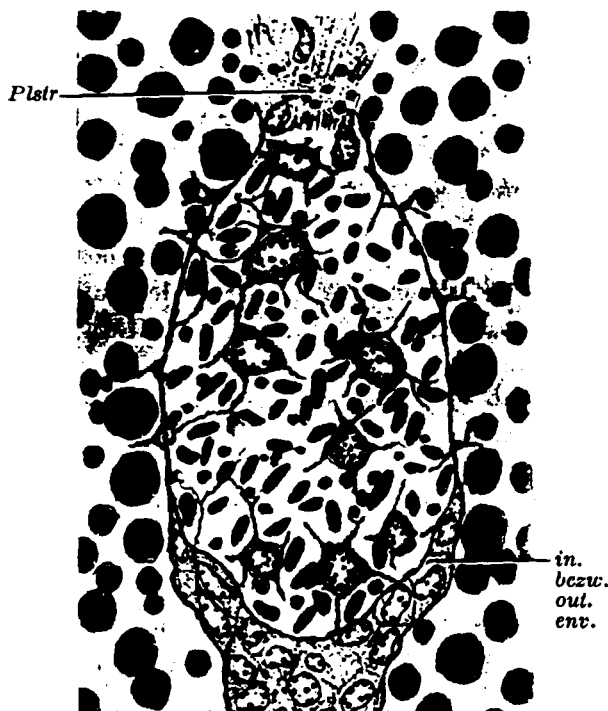


Abb. 28. *Conomelus limbatus*. Symbiontenballen während der Invagination, Ausbildung der Plasmastrahlung, Sagittalschnitt, Vergr. 1:300 leicht schematisiert

vor seiner Ablösung entstehen. MÜLLER hat die Granula bereits an Eiern von *Liburnia fairmairei* beschrieben. Die Pigmentkörner liegen auf den Plasmafäden der Mycetocyten. Sehr wahrscheinlich werden sie auch von diesen abgeschieden, und es besteht die Möglichkeit, daß wenigstens zeitweilig die Plasmastrahlungsfasern an ihrer Bildung beteiligt sind bzw. diese einleiten; denn wenn die beschriebenen Gebilde im Bereich der Plasmastrahlungsfasern feststellbar sind, sind im Hefemycetom erst sehr wenige Granula nachweisbar. Daß die Plasmastrahlung eine gewisse Bedeutung für die Entstehung der Pigmentgranula haben könnte, dafür sprechen auch die entsprechenden Beobach-

tungen von SANDER (1956) an *Pyrilla*. Hier treten im Mycetocyten der sog. dritten Symbionten die Granula kurz nach der Aufnahme der Reste der Plasmastrahlung durch die Mycetocyten auf. — Die einwandfreie Klärung der Frage, ob die rundlichen Gebilde in der Plasmastrahlung von *Conomelus* Pigmentgranula sind, war auch bei Lebendpräparationen nicht möglich.

Im vorderen Viertel des Eies löst die Plasmastrahlung das Sammelmycetom vom Embryo, der nunmehr die Kaudalkrümmung vollführt. Der Transport des Sammelmycetoms durch die Plasmastrahlung ist nur geringfügig, denn der Ballen löst sich nur unweit der Stelle vom Keimstreif, an welcher er bis zur Weiterentwicklung des Embryos (Umrollung) liegt.

Während der Zeit des Erscheinens der Pigmentgranula müssen die bereits geschilderten kalottenartig den Mycetocytenballen umgebenden

Zellen der „inner“ oder „outer envelope“ eine Vermehrung durchmachen. Obwohl dies nicht direkt beobachtet werden konnte, ist diese Annahme erforderlich, da nach der Lösung des Sammelmycetoms vom Keimstreif die Mycetocyten von einem flachen, aber deutlichen Epithel umhüllt werden. Die länglichovalen Kerne dieser Hülle entsprechen keineswegs den in der Nähe liegenden Vitellophagen, sondern vielmehr den Kernen der geschilderten blastodermalen Kalotte. Vergleicht man diese Befunde

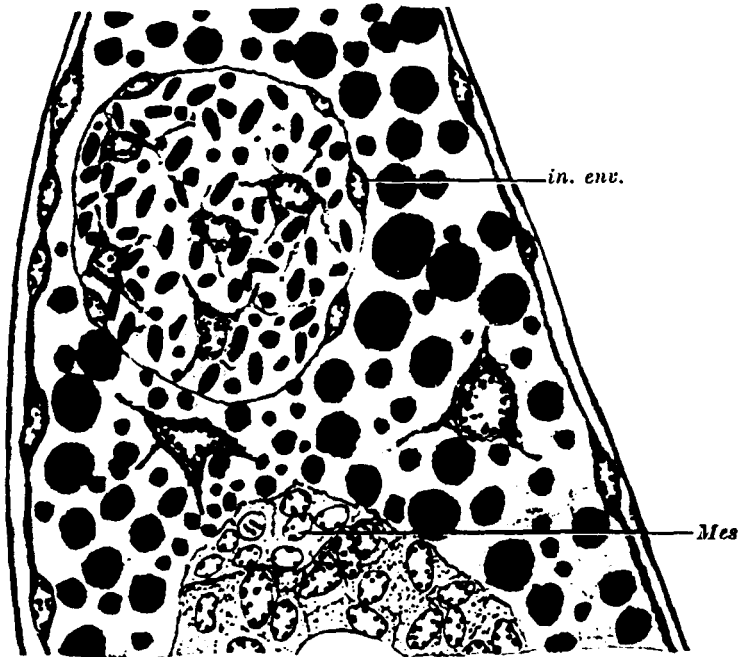


Abb. 29. *Conomelus limbatus*. Sammelmycetom nach der Lösung vom Embryo, etwas schräger Sagittalschnitt, Vergr. 1:325, Dotter schematisiert

mit den Ergebnissen von SANDER (1956), so dürfte das Hüllepithel der „inner envelope of mycetom“ entsprechen. Die völlige Umhüllung des Mycetoms durch diese Schicht würde allerdings später als bei *Pyrilla* erfolgen (Abb. 29).

Damit ist die Entwicklung des Sammelmycetoms abgeschlossen. — Der Embryo vollendet nunmehr die Primitiventwicklung. Das Sammelmycetom bleibt von diesen Vorgängen unberührt am oberen Eipole liegen.

Betrachten wir den Invaginationsablauf bei *Stenocranus*, so stellt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei *Cixius* und *Fulgora* heraus. Schon bald nach Invaginationsbeginn ist die Plasmastrahlung sehr viel deutlicher als bei *Conomelus* und entspricht den Verhältnissen, die MÜLLER für *Fulgora* beschreibt. Zu dieser Zeit sind die noch regellos verteilten Symbionten von drei Hüllen umgeben. Direkt auf dem Symbiontenballen liegt das ursprüngliche Hüllepithel (wahrscheinlich nur aus Vitellophagen gebildet). Seine

Kerne sind, wie auch SANDER (1956) an *Pyrilla* feststellte, etwas in den Symbiontenballen versenkt. Die meisten dieser großen, rundlichen Kerne liegen entweder am oberen Pol des Symbiontenballens, über der Polstrahlung, bzw. am unteren Pol, an der Ansatzstelle des Ballens am Embryo. Über dieser ursprünglichen Hüllmembran befindet sich eine von blastodermalen Zellen gebildete, ebenfalls syncytiale Hülle. Man darf annehmen, daß sie die von SANDER (1956) als „inner envelope“ bezeichnete Hüllschicht darstellt, wenn sie auch, wie ähnlich für *Conomelus* geschildert, den Symbiontenballen nicht völlig, sondern nur etwa bis zur Mitte umhüllt. Ihre Kerne sind noch deutlich von denen der ursprünglichen Hülle zu unterscheiden, da sie abgeflacht sind. Die dem vorderen Symbiontenballenpole am nächsten liegenden Kerne der „inner envelope“ sind Ansatzstellen der Plasmastrahlungsfasern. Die von SANDER (1956) an *Pyrilla* beschriebene dritte Hülle des Ballens, die „outer envelope“, ist zu dieser Zeit ebenfalls feststellbar. Sie besteht aber, soweit ich an meinen Serien sehen konnte, pro Sagittalschnitt höchstens aus 2—3 Zellen, die den hinteren Symbiontenballenpol kalottenartig umfassen.

Die Symbiontensonderung beginnt erst in der allerletzten Phase der Invagination, verläuft aber dann so rasch, daß bei der Abtrennung des Ballens vom Keimstreif bereits ein Sammelmycetom vorliegt. Die Sonderung dauert höchstens zwei Tage.

Zuerst setzt die Sonderung der a-Symbionten ein. Das geschieht ganz in der von MÜLLER für die a-Symbionten von *Cixius* dargestellten Weise, indem die Hüllzellen der unteren Polkappe, wahrscheinlich Abkömmlinge der „inner envelope“, Plasmafortsätze in die a-Symbiontenmasse entsenden und diese somit in mehrere (etwa 4 je Sagittalschnitt) große Mycetocyten einschließen. — Den gleichen Besiedelungsmodus schildert SANDER (1956) für *Pyrilla*. Die a-Mycetocyten bilden so eine untere Kappe, die breiter ist als der darüberliegende Rest des Symbiontenballens. Während diese Vorgänge der a-Symbiontensonderung ablaufen, beginnen sich die Rektal- und q-Symbionten zu ordnen. Letztere streben dem oberen Pole des Ballens zu, während die Rektalsymbionten im Mittelteil des Symbiontenballens verbleiben. — Zellen der Symbiontenballenhülle, wahrscheinlich zur „inner envelope“ gehörig, entsenden Plasmafortsätze zwischen die Rektalsymbionten. So wird jede Hüllzelle in eine Mycetocyte verwandelt. Die Kerne dieser Mycetocyten verändern dabei ihre Lage nicht, so daß die dem Dotter zugewandten Plasmateile weiterhin als Epithel fungieren. — Die q-Symbionten haben sich unterdessen am vorderen Symbiontenballenpole gesammelt. Ganz wie bei der Hefesonderung von *Conomelus* rücken die Vitellophagenabkömmlinge der ursprünglichen Hülle von den Seiten her zwischen die q-Symbionten vor. Die Hüllzellkerne der Polkappe dagegen

verändern ihre Lage nicht, sondern stehen weiterhin in lebhafter Wechselwirkung mit dem Dotter, bis die Plasmastrahlung den Ballen vom Keimstreif gelöst hat und deren Reste dann von den Mycetocyten der q-Symbionten resorbiert werden (SANDER 1956).

Die Vitellophagenabkömmlinge zwischen den q-Symbionten beginnen schnell zu degenerieren, so daß dann, wenn die Plasmastrahlung resorbiert ist, nur noch wenige als Mycetocytenkerne des primären q-Organ zu finden sind. Das q-Organ beherbergt auch nur wenige Symbionten in den Vakuolen seiner Mycetocyten, zwischen denen noch Dotterschollen und verschiedenartige Granula liegen.

Damit ist die Symbiontensonderung beendet, und 9—10 Tage nach der Eiablage, vier Tage nach Invaginationsbeginn, liegt ein entmischtes Sammelmycetom vor.

Es hat sich dann bereits vom Keimstreif gelöst und befindet sich nunmehr unweit des die Kaudalkrümmung vollziehenden Embryos (Abb. 30). — Das Sammelmycetom ist größer als der Symbiontenballen. Es war nicht möglich, nur an Schnittpräparaten festzustellen, ob es sich dabei lediglich um eine Vergrößerung oder um eine Vermehrung der Symbionten handelt.



Abb. 30. *Stenocranus minutus*. Sammelmycetom nach der Lösung vom Embryo, Sagittalschnitt, Vergr. 1:370, Dotter schematisiert

2. Definitiventwicklung

Bei der Beobachtung von lebendem Eimaterial fällt während der Definitiventwicklung eine allmähliche, aber deutliche Vergrößerung des Eies auf (Abb. 26d—h), die auch MÜLLER beschreibt.

Sehr bald tritt der Embryo wieder in Beziehung zum Sammelmycetom, das am sechsten und siebenten Adominalsegment dorsal befestigt wird. Danach erfolgt die Umrollung des Keimes, wobei das verankerte Sammelmycetom mitgezogen wird. Sobald der Embryo seine endgültige Lage im Ei eingenommen hat, beginnt die Weiterentwicklung des Sammelmycetoms. Sehr bald zerfällt es in die einzelnen Primärmycetome, an denen noch einige Differenzierungsvorgänge stattfinden. Im schlüpfreifen Embryo sind alle symbiontischen Organe so weit differenziert, daß man die Imaginalorgane unschwer ableiten kann.

Im Hefemycetom von *Conomelus* beginnt, noch bevor der nun stark wachsende Embryo wieder mit dem Sammelmycetom in Berührung tritt, die Degeneration der Mycetocytenkerne. Häufig ist dabei das Zusammenrücken einiger Mycetocytenkerne in der Eimitte feststellbar, wobei es zu starken Kernlappungen und zum „Zusammenfließen“ der

Kerne kommt. Diese Degenerationsphase der Mycetocytenkerne hält bis lange nach der Umrollung an und endet schließlich mit ihrer völligen Assimilation.

Während im Hefemycetom die Degenerationsphase der Mycetocytenkerne beginnt, nähert sich der Embryo wieder dem Ballen und vollzieht den erneuten Anschluß an diesen.

Im einzelnen verlaufen die Vorgänge bei *Conomelus* folgendermaßen (Abb. 26 d—h): Zunächst verkürzt sich der stark S-förmig gekrümmte

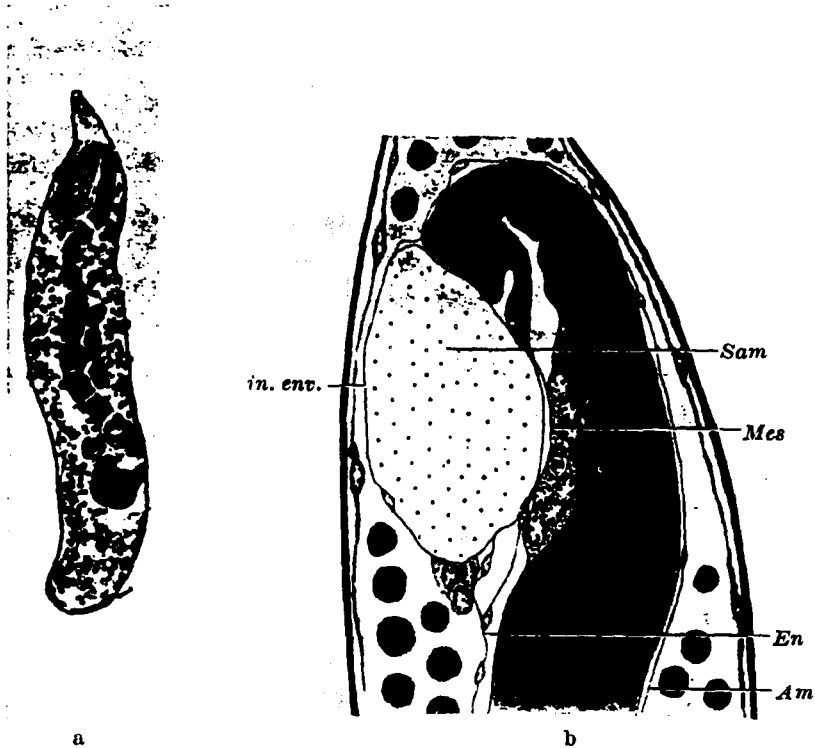


Abb. 31 a u. b. *Conomelus limbatus*. Zweite Kaudalkrümmung des Embryos und Ausbildung der Entalmembran. a Übersichtsbild, Sagittalschnitt, HE-Färbung, Vergr. 1:72. b Ausschnitt von 31 a, nur die verschiedenen Membranen und das Mesoderm zellulär gezeichnet. Sagittalschnitt, Vergr. 1:450

Embryo und die Kopfkapsel nähert sich der Serosa des hinteren Eipoles dorsal. Gleichzeitig wird die Kaudalkrümmung langsam rückgängig gemacht, so daß die Abdomenspitze dem Mycetocytenballen näher und näher rückt. Die Verbindung mit dem Embryo wird zunächst etwa am sechsten oder siebenten Abdominalsegment hergestellt und zwar dort, wo eine Gruppe wahrscheinlich mesodermaler Zellen bereits in der Endphase der Primitiventwicklung (Abb. 29) aufgefallen war. Es ist anzunehmen, daß diese mesodermalen Bänder (lateral ribbons, SANDER 1956), deren Entwicklung nicht näher verfolgt werden konnte, ebenso wie bei *Pyrilla* vom Mesoderm an den Seiten des Proktodaeums herzuleiten sind. Ist die Verbindung erfolgt, so wird der Embryo jetzt nicht nur geradeaus

gestreckt, sondern die Abdomenspitze krümmt sich zur ventralen Serosa hin und legt sich dem vorderen Pol des Sammelmycetoms an (Abb. 26e, Abb. 31). Bei diesem Vorgang wird das Sammelmycetom an die ventrale Serosa gepreßt und dadurch ellipsoid geformt.

Zu dieser Zeit wird an der Dorsalseite des Embryos eine Membran sichtbar, die dem Amnion sehr stark ähnelt. MÜLLER fand eine solche Struktur ebenfalls und hielt sie für das Peritonealepithel. Ähnliche Bildungen sind in verschiedenen Insektenordnungen festgestellt worden [z. B. bei *Pteronarcys* von MILLER (1940) und bei *Pediculus* von SCHÖLZEL (1937)].

MILLER (1940) hat sie als „Entalmembran“ bezeichnet. Diesen Terminus übernimmt SANDER (1956) für die entsprechende Struktur bei *Pyrilla*. Die Entalmembran von *Pyrilla* „arises from stomodaeum and proctodaeum“ (SANDER 1956, S. 42). Auch bei *Conomelus* überzieht diese Membran die Dorsalseite

des Embryos vom Proktodaeum bis zum Stomodaeum, liegt dorsal der beschriebenen Mesodermzellen und berührt die „inner envelope“ des Sammelmycetoms (Abb. 31 b).

An dieser Stelle verschmelzen Entalmembran und innere Hüllzellschicht.

Diese Verbindung genügt zum Mitziehen des Mycetocytenballens während der Umrollung. Bei *Fulgora*, *Cixius*, *Pyrilla* und *Stenocranus* wird die Befestigung des Ballens

erreicht, indem die mesodermalen Zellen das Sammelmycetom umwachsen. Dieser Vorgang findet bei *Conomelus* nicht statt.

In den folgenden Tagen verkürzt sich der Embryo sehr stark. Lebhaftige Zellteilungen führen außerdem zu einer Vergrößerung der einzelnen Embryonalgewebe, wodurch der Keim eine stark gedrungene Gestalt annimmt. Die zweite kaudale Abdomenkrümmung, die oben beschrieben wurde, wird bei der Verkürzung des Embryos ebenfalls wieder rückgängig

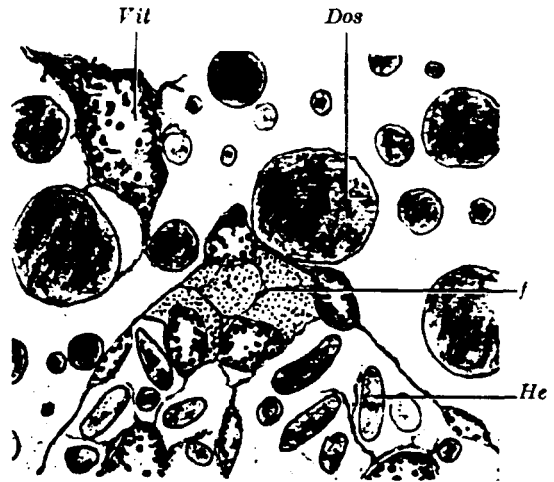


Abb. 32. *Conomelus limbatus*. Das 1-Primärorgan im Sammelmycetom, Sagittalschnitt, Vergr. 1: 750, Dotter schematisiert



Abb. 33. *Conomelus limbatus*. Vermehrung der Hefen, Ausstrichpräparat, Gramfärbung Vergr. 1: 500

gemacht, so daß der Embryo jetzt gestreckt im Dotter liegt (Abb. 26f). Das Sammelmycetom bleibt von diesem Vorgang unberührt, da es bereits durch die Entalmembran etwa am siebenten Abdominalsegment fest verankert ist.

Im Hefemycetom beginnt etwa gleichzeitig eine starke Vermehrung der Symbionten (Abb. 33), wie durch Lebenduntersuchungen leicht



Abb. 34. *Concomelus limbatus*. Umrollung, etwas schräger Sagittalschnitt. Verankerung des Sammelmycetoms durch die Entalmembran, HE-Färbung, Vergr. 1:460

nachzuweisen ist. Die Vermehrungsperiode beginnt vor der Umrollung und findet erst 1—2 Tage nach dieser ihren Abschluß. Das Sammelmycetom wird dabei so stark vergrößert, daß seine Hülle, die „inner envelope“, sehr bald zerreißt.

In der ersten Phase der Symbiontenvermehrung, vor der Umrollung, liegen am ehemaligen Vorderpol des abgeflachten Mycetocytenballens einige Zellen (etwa fünf), in deren Plasma die f-Symbionten erstmalig sicher nachzuweisen sind (Abb. 32). Nach dem Kernbau zu urteilen sind diese Zellen am ehesten als Abkömmlinge der blastodermalen Hüllmembran („inner envelope“) anzusprechen. Manche Anzeichen deuten darauf hin,

daß die f-Symbionten in frühen Entwicklungsstadien tatsächlich in die Hüllkappe des hinteren Symbiontenballenpols aufgenommen werden und schließlich, wenn diese das Sammelmycetom umwächst, passiv zu dessen Vorderende transportiert werden. Nicht ausgeschlossen ist aber auch, daß die Zellen, welche die f-Symbionten umschließen, mesodermaler Natur sind und sich vom Embryo lösen, während dessen Hinterende den Mycetocytenballen umfaßt. Ein solcher Prozeß wäre bereits als definitive f-Organbildung zu deuten.

Die Ausrollung des Embryos erfolgt in der gleichen Weise wie bei *Fulgora* (MÜLLER). — Der Embryo durchstößt mit dem Kopf Amnion

und Serosa und schiebt sich auf der Serosakutikula der Ventralseite mit dem Kopf gegen den Vorderpol des Eies, wodurch das Abdomen aus dem Dotter gezogen wird. Am Ende liegt der Embryo auf der Ventralseite des Eies, nur noch dorsal vom Dotter bedeckt. Das befestigte Sammelmycetom muß selbstverständlich dem Embryo folgen (Abb. 34). Offenbar macht es aber auch bei *Conomelus* die Drehung der Abdomenspitze aus dem Dotter nicht mit, sondern bleibt infolge des Reibungswiderstandes liegen. Wenn die Abdomenspitze aus dem Dotter gezogen wird und nach unten auf die ventrale Serosakutikula fällt, wird die Verankerungsstelle des Sammelmycetoms infolgedessen nach unten gezogen und der Mycetocytenballen dadurch soweit geschwenkt, daß seine Achsen um etwa 90° gedreht werden. Dieser Vorgang ist bei den trisymbionten Arten mit gut gegeneinander abgegrenzten Primärmycetomen (*Fulgora*, *Cixius*, *Stenocranus*) deshalb gut zu verfolgen, weil die bei Umrollungsbeginn hintereinanderliegenden Primärmycetome nun (mit dem Embryo als Bezugsbasis) übereinanderliegen. An dem einheitlichen Sammelmycetom von *Conomelus* fällt eine solche Feststellung schwer. Sie müßte durch die f-Symbionten-Mycetocyten erleichtert werden, die beim Umrollungsbeginn am ehemaligen Vorderpol des Symbiontenballens (d. h. nahe dem vorderen Eipol) liegen und nun oberhalb der Hefen zu finden sein sollten. Aber in keinem Falle konnten die f-Mycetocyten in diesem Stadium sicher nachgewiesen werden.

Die Entalmembran hat während oder kurz nach der Umrollung den Mycetocytenballen völlig umhüllt. Die mesodermalen Zellen dagegen, die bei *Fulgora*, *Cixius*, *Pyrilla* und *Stenocranus* den Symbiontenballen umgeben, bilden nur dort, wo das Hefemycetom dem Keimstreif aufliegt, die Unterlage der Mycetocyten. Bestenfalls kann man hier von einem kalottenförmigen Hüllansatz sprechen, der aber im Laufe der Weiterentwicklung verschwindet.

Sofort nach Abschluß des Umrollungsprozesses wachsen die lateralen Teile des Embryos um den Dotter und vollziehen den Rückenschluß. Falls die f-Mycetocyten nach der Umrollung dorsal auf dem Hefemycetom liegen, haben sie sich wohl dort bereits in zwei Organe geteilt und gleiten auf der Entalmembran des Hefemycetoms lateral abwärts. Dieser Nachweis war aber nicht möglich, da die sehr kleinen Organe nicht sicher von Anschnitten der den Rückenschluß durchführenden Keimblätter zu trennen sind. Sobald aber der Rückenschluß vollzogen ist und die Differenzierung der Intersegmentalmuskeln beginnt, sind die f-Organen sicher nachzuweisen. Sie liegen wie bei den Imagines zwischen den Intersegmentalmuskeln des vierten und fünften Abdominalsegmentes (Abb. 36). Zunächst bestehen sie allerdings nur aus wenigen, lose zusammenhängenden Mycetocyten, in deren Plasma die nach wie vor sehr unscheinbaren f-Symbionten liegen. Bis zum Ende der Embryonal-

entwicklung vermehren sich jedoch die Mycetocyten, so daß bereits die typische Organform entsteht. Erst jetzt läßt sich zeigen, daß zweierlei Kerne am Organaufbau beteiligt sind und zwar: 1. die Mycetocytenkerne, welche rundlich und an der Peripherie des Organs angeordnet sind, und 2. Kerne des späteren Hüllepithels, die flach ellipsoid aber



Abb. 35. *Conomelus limbatus*. Hefemycetom nach der Umrollung. Sagittalschnitt, Azanfärbung, Vergr. 1:460

nur wenig kleiner als die Mycetocytenkerne sind. Selbst mit der Azanfärbung lassen sich aber die zur jeweiligen Kerngruppe gehörigen Plasmaanteile nicht sicher auseinanderhalten. Über die Herkunft der Epithelkerne können keine Aussagen gemacht werden.

Das Hefemycetom ist wenige Tage nach der Umrollung nicht mehr von der Entalmembran umhüllt. Vielleicht wird diese sehr unscheinbare Membran während der Vermehrungsphase der Hefen zerrissen, obwohl die Hefevermehrung bereits abklingt, wenn die Entalmembran noch um das Hefemycetom nachweisbar ist. Die Hülle des Mycetoms wird jetzt nur von einer sehr dünnen Plasmamembran gebildet (Abb. 35). Die Hefever-

mehrung verläuft in den folgenden Tagen zögernd und das kugelförmige Mycetom bleibt weiterhin erhalten.

Kaudal, dorsal und lateral entwickelt sich bald wohlausgebildetes Fettgewebe, welches an das Mycetom grenzt. Nur rostral liegen vor dem Mycetom noch einige Dotterschollen. Da sich mit der Differenzierung der Organe das ursprünglich ventral gelegene Ausgangsmaterial, auf dem das Mycetom ruhte, mehr und mehr verringert, sinkt dieses nach unten und liegt schließlich auf der ventralen Fettgewebsschicht. Dieses Absinken wird auch durch den dorsal, direkt über dem Mycetom, sich ausbildenden Mitteldarm unterstützt. In der Endphase der Embryonalentwicklung treffen mehr und mehr Fettgewebsskerne auf das Mycetom. Zunächst durchdringen sie die plasmatische Umhüllung nicht, späterhin aber

wandern sie zwischen die Hefen ein. Etwa gleichzeitig ist die Ausbildung des Mitteldarms vollendet und damit der die Hefen vorn begrenzende Dotterrest stark zusammengeschmolzen. Eine starke Hefevermehrung, die jetzt ebenfalls stattfindet, führt zur Infektion des lateralen und ventralen Fettgewebekomplexes. Die Auflösung des Mycetoms beginnt etwa zwei Tage vor dem Schlüpfen. Die Mycetocytenkerne sind nicht mehr nachweisbar und sicher degeneriert. Die Vermehrungsperiode der Hefen hält bis zum Schlüpfen des Embryos an. Zu diesem Zeitpunkt sind zwei ventrale Fettgewebslappen bereits syncytial besiedelt.

Die postembryonale Entwicklung wurde nicht eingehend untersucht. *Conomelus*-Material stand mir zu diesem Zwecke überhaupt nicht zur Verfügung. Wie jedoch Larven verschiedener Arten zeigten (*Criomorphus pteridis*, *Megamelus notula*, *Euryrsa lurida*, *Euryrsa lineata*, *Metroipsis latifrons*), sind die postembryonalen Verände-

rungen nur geringfügig. Beim f-Organ (Abb. 37) beginnen die Mycetocytenkerne bereits im ersten Larvenstadium zum Organzentrum zu wandern, so daß eine deutliche Trennung zwischen Hüllepithel und Mycetocyten eintritt. Während sich die Mycetocytenkerne späterhin lediglich vergrößern, teilen sich die Kerne des Epithels noch mehrfach, wodurch die Größendifferenz der beiden Kerntypen immer offensichtlicher wird. Im vierten oder fünften Larvenstadium kommt es zu einer starken Plasmaanreicherung um die Epithelkerne, die bis dahin nur durch eine membranöse Plasmalamelle verbunden waren. Damit ist das Epithel so ausgebildet, wie es Abb. 20 für die Imago zeigt, und die Organdifferenzierung beendet.

Die Hefen erobern postembryonal mehr oder weniger große Fettgewebekomplexe.

Betrachten wir nun die Entwicklungsvorgänge bei *Stenocranus*. — Noch ehe der Embryo erneut mit dem Sammelmycetom in Berührung kommt, finden an diesem einige Differenzierungsvorgänge statt. Die



Abb. 36. *Conomelus limbatus*. Sagittalschnitt durch das f-Organ während der Differenzierung der Abdominalmuskulatur, Azanfärbung, Vergr. 1:460

Kerne des a-Primärmycetoms, die zunächst nur dort, wo der Keimstreif den Symbiontenballen berührte, d. h. an der Basis der a-Mycetocyten, lagen, wandern jetzt auf den Plasmasträngen ins Innere der Mycetocyten. Auffälliger sind aber die Veränderungen in dem Teile des Sammelmycetoms, in dem die Rektal- und q-Symbionten lokalisiert sind.



Abb. 37. *Conomelus limbatus*. f-Organ im schlüpfreifen Embryo, Azanfärbung, Sagittalschnitt, Vergr. 1:460

Die Abgrenzung dieser Symbionten von den a-Mycetocyten war bereits früher erfolgt. Rektal- und q-Symbionten waren jedoch zunächst nur gesondert, nicht aber durch ein Epithel getrennt. Nunmehr bildet sich ein Hüll epithel um die Rektalsymbionten aus. Gleichzeitig mit der Umhüllung verdichtet sich auch das Plasmamnetz im Inneren des x-Mycetoms, so daß die x*-Symbionten schließlich in Vakuolen des Plasmas dieser Hülle liegen. Die q-Symbionten erscheinen gegenüber den nun in wohlausgebildeten Primärmycetomen liegenden a- und x-Formen vernachlässigt. Die wenigen q-Symbionten liegen zunächst über dem x-Organ, weiterhin von einer Plasmahülle umgeben. Zwischen ihnen finden sich einige Kerne (Vitellophagenabkömmlinge), kleinere Dotterhollens und unregelmäßig geformte Granula; sicherlich die von SANDER (1956) an *Pyrilla* beobachteten Reste der Plasmastrahlung. In etwas späteren Stadien sind allerdings diese „Verunreinigungen“ mit Dotterteilchen und Plasmaresten verschwunden und die Symbionten liegen in Vakuolen des Plasmas der Vitellophagenabkömmlinge (Abb. 38).

Der Anschluß des Sammelmycetoms an den Embryo wird auch bei *Stenocranus* etwa am siebenten Abdominalsegment vollzogen. Die bei *Conomelus* geschilderten mesodermalen Zellen („lateral ribbons“ nach SANDER 1956) sind an der Vereinigungsstelle ebenfalls nachweisbar.

* Die Rektalsymbionten werden ontogenetisch zu x-Symbionten, von denen nur bei den ♀♀ ein Stamm Rektalsymbionten abgezweigt wird!

Ob es auch bei *Stenocranus* nach der dorsalen zu einer ventralen Kaudalkrümmung wie bei *Conomelus* kommt, konnte nicht festgestellt werden.

Die weitere Entwicklung nach der Befestigung des Sammelmycetoms am Abdomen des Embryos verläuft bei *Fulgora*, *Cixius* (MÜLLER) und *Stenocranus* völlig gleich. Der Mycetocytenballen wird von der mesodermalen Zellgruppe verankert, die den a-Symbiontenteil kelchartig umfaßt. Während der nun einsetzenden Umrollung vergrößert sich diese Umhüllung und greift auch auf das x-Mycetom über. Während die Hüllzellen aber die a- und x-Primärmycetome zuletzt lückenlos umschließen, treten nur wenige auf die Hülle des q-Primärorgans über und bilden dort einen lockeren, epithelialen Verband (Abb. 38). Da die mesodermalen Zellen auch zwischen die a- und x- bzw. x- und p-Primärmycetome vordringen und jedes Organ nun vollständig mit einer neuen Hülle umgeben, zerfällt das Sammelmycetom schließlich.

Die Entalmembran konnte bei *Stenocranus* ebenfalls nachgewiesen werden und zwar bereits vor der

Verankerung des Sammelmycetoms. Wenn der Umhüllungsprozeß beginnt, wird der Teil der Membran, der am Mycetom liegt (Abb. 31 b), gegen dieses gepreßt und ist dann nicht mehr nachweisbar. Der rostral liegende Teil scheint aber das Sammelmycetom mit den Mesodermzellen zusammen zu umhüllen. Eine exakte Feststellung ist allerdings bei *Stenocranus* schwierig, während MÜLLER diesen Prozeß bei *Fulgora* und *Cixius* verfolgen konnte. Daß aber die Entalmembran auch bei *Stenocranus* sehr wahrscheinlich ein Teil des Sammelmycetoms umhüllt, geht daraus hervor, daß nach dem Zerfall des Sammelmycetoms eine der Entalmembran entsprechende Hülle über dem mesodermalen Epithel des a- und x-Organ festgestellt werden konnte.

Der Zerfall des Sammelmycetoms verläuft sehr schnell, so daß man nur selten auf Stadien stößt, die sein Studium gestatten.

Nach der Umrollung liegt das a-Primärmycetom auf der Ventralseite des Embryos und über diesem das primäre x-Organ, das zu dieser Zeit bereits Hufeisenform angenommen hat. Das q-Primärmycetom befindet

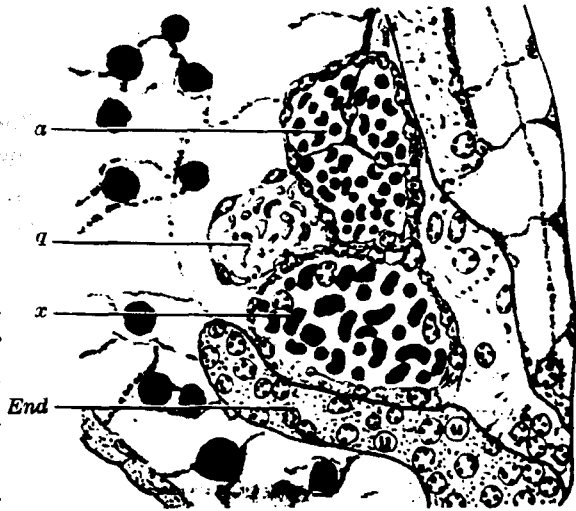


Abb. 38. *Stenocranus minutus*. Organverteilung beim Zerfall des Sammelmycetoms, Sagittalschnitt, halbschematisch, Vergr. 1:325

Alle untersuchten Arten beherbergen erwartungsgemäß Symbionten. Kein einziges Exemplar weicht in seiner Symbiontenkombination von den übrigen Untersuchungsobjekten der gleichen Species ab.

Tabelle 1. Die untersuchten Arten und ihre Symbionten

Anzahl	Familie, Unterfamilie, symbiontische Gruppe	Haupt-	Neben-	Begleit-	Akz.-	Species
		Symbionten				
3	Cixiidae:					
3	Cixiinae:	a x		c d		<i>Oliarius pallens</i> , <i>O. panzeri</i> , <i>Hyalesthes obsoletus</i>
26	Araeopidae					
26	Araeopinae					
1		a x				<i>Kelisia punctulum</i>
1		a x		q		<i>Stenocranus longipennis</i>
2		a x		q ₁		<i>Kelisia scotti</i> , <i>K. pallidula</i>
2		a x		q ₂		<i>Kelisia ribauti</i> , <i>K. sabulicola</i>
1		x H	f	r		<i>Jassidaeus lugubris</i>
19		H	f			<i>Megamelus notula</i> , <i>Chlorionidea flava</i> , <i>Delphacodes pilosus</i> , <i>Metropis latifrons</i> , <i>Eurysa lineata</i> , <i>Criomorphus albomarginatus</i> , <i>C. moestus</i> , <i>C. pteridis</i> , <i>C. affinis</i> , <i>C. borealis</i> , <i>Calligypona albifrons</i> , <i>C. excisa</i> , <i>C. spinosa</i> , <i>C. lugubrina</i> , <i>C. exigua</i> , <i>C. paludosa</i> , <i>C. obscurella</i> , <i>Euconomelus lepidus</i> , <i>Euidella speciosa</i>
1	Tropiduchidae	a x			AT	<i>Trypetimorpha fenestrata</i>
2	Issidae	a x		o		<i>Ommatidiotus dissimilis</i> , <i>O. concinnus</i>

Monosymbiontische Arten wurden nicht gefunden.

Disymbiont sind 20 der untersuchten Arten (ausschließlich Araeopiden), womit sich die Zahl der disymbionten Fulgoroiden auf 120 (=55% der untersuchten Fulgoroiden) erhöhte.

Trisymbiont sind 11 der untersuchten Arten (*Hyalesthes* ist als vermutlich trisymbiont mit einbezogen) und zwar drei Cixiinae, fünf Araeopidae, eine Tropiduchide und zwei Issidae. Damit sind insgesamt 73 trisymbionte Fulgoroiden (=33% der untersuchten Arten) beschrieben worden.

Tetrasymbiont ist eine Art und zwar überraschenderweise die Araeopide *Jassidaeus lugubris*. Die Zahl der tetrasymbionten Fulgoroiden erhöht sich damit von 16 auf 17, das sind 8% der untersuchten Arten.

sich noch über dem x-Organ, d. h. am weitesten dorsal. Diese Lage kommt durch die Drehung des Sammelmycetoms in der Endphase der Umrollung zustande, die bei *Conometus* näher beschrieben und von MÜLLER für *Fulgora* und *Cixius* ausführlich dargestellt worden ist. Im Zustande dieser Organanordnung zerfällt das Sammelmycetom. Zunächst gleitet der vordere Teil des hufeisenförmigen x-Organes kaudalwärts vom a-Organ herab, so daß er unter das Rektum zu liegen kommt (Abb. 38), dem sich die beiden noch kurzen Schenkel des Hufeisens anlegen. Das q-Organ schiebt sich in rostraler Richtung vom x-Organvorderteil auf das a-Organ und von diesem auf das ventrale, bereits differenzierte Fettgewebe. Sehr bald zerfällt das x-Organ (wenigstens bei den Männchen) in zwei Teilmycetome, die das a-Organ rostral-dorsalwärts umwachsen. Damit ist die endgültige Lagerung der Mycetome erreicht.

Die histologischen Veränderungen am Ende der Embryonalentwicklung sind ebenfalls geringfügig. Beim a-Organ, umhüllt von der Entalmembran und den mesodermalen Zellen, degenerieren die Grenzen der primären Mycetocyten, deren Kerne unter der mesodermalen Hülle liegen. Die Symbionten vermehren sich und vergrößern dadurch das Mycetom. Die x-Teilmycetome sind ebenfalls von der Entalmembran und den mesodermalen Zellen umhüllt. Die Kerne ihrer Primärmycetocyten liegen weiterhin zwischen den x-Symbionten. Beim q-Organ wandern die mesodermalen Zellen schnell zwischen die Symbionten ein und teilen das Organ mycetocytal auf. Eine Umhüllung des Organs fehlt zunächst. Jedenfalls ist die Entalmembran nicht nachweisbar. Später wird das Organ von einer dünnen Membran mit spindelförmigen Kernen, wahrscheinlich dem Peritoneum, umhüllt. Nach dem Einwandern der Kerne vermehren sich die q-Symbionten sehr schnell. Die Primärmycetomkerne degenerieren.

Somit haben alle symbiontischen Organe (außer dem Rektalorgan) ihre prinzipielle Differenzierung beendet. Während der postembryonalen Entwicklung vollziehen sich nur noch unwesentliche Veränderungen, die endlich zu den geschilderten symbiontischen Einrichtungen der Imagines führen.

Die Entwicklung des Rektalorgans wurde nicht weiter verfolgt, da das bearbeitete Material in den Stadien nach der Ausrollung zu lückenhaft ist.

D. Allgemeiner Teil

I. Einordnung der Ergebnisse in die Grundzüge der Fulgoroidensymbiose

1. Allgemeines

Waren bisher von 186 Arten der Fulgoroiden die symbiontischen Einrichtungen untersucht, so liegen nunmehr 217 bearbeitete Arten vor.

Die Arten, ihre Klassifikation und ihre Symbiontenkombination wurden in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

Alle untersuch
Kein einziges Ex
den übrigen Unte

Tabell

Anzahl	Familie, Unterfamilie, symbiontische Gruppe
3	Cixiidae:
3	Cixiinae:
26	Araeopidae
26	Araeopinae
1	
1	
2	
2	
1	
19	
1	Tropiduchidae
2	Issidae

Monosymbiont

Disymbiont (symbiontischen), womit sie (= 55% der untersuchten)

Trisymbiont sind. Unter diesen sind 73 trisymbiontische Fulgoroiden benannt worden.

Tetrasymbiont sind. Unter diesen sind 73 trisymbiontische Fulgoroiden benannt worden.

2. Die Symbionten und ihre Ansiedelungsweise

Als symbiontische Mikroorganismen treten auch bei den von mir untersuchten Arten Bakterien und Ascomyceten („Hefen“) auf.

Die symbiontischen Bakterien werden fast ausschließlich in Mycetomen, d. h. in besonderen, aus mehreren Zellen (Mycetocyten) aufgebauten Organen, konzentriert. Fettgewebsbesiedelung kommt bei keiner der von mir untersuchten Arten vor. Die Mycetome liegen nur im Abdomen, sie zeigen eine für jede symbiontische Bakterienform typische Ausbildung. Lage und Form können oft nur an Larven oder jungen Adulten gesichert werden, bei älteren Tieren bedingt die Gonadenentwicklung oft Lageverschiebungen und Formveränderungen (Eindellungen, Zerschnürungen usw.). Alle symbiontischen Bakterien der untersuchten Arten werden durch Ovarialeinfektion auf die Nachkommen übertragen.

Die symbiontischen Ascomyceten der Zikaden werden seit ŠULC (1923) als „Hefen“ bezeichnet, da er diese Symbionten für Saccharomyceten hielt. Nach SCHWARZ (1924, 1932) handelt es sich bei den außerordentlich ähnlichen Symbionten der Cocciden um Ascomyceten. Da sich die Bezeichnung „Hefen“ aber eingebürgert hat, wird sie in dieser Arbeit beibehalten. Die Hefen werden oft kurz als „H“ bezeichnet.

Die Hefen besiedeln fast ausschließlich das Fettgewebe. Mycetome mit Hefen sind bei den Fulgoroiden bisher nur von *Issus dilatatus* OLIV. bekanntgeworden. Besiedelt wird vorwiegend abdominales Fettgewebe. Einige der von mir untersuchten Arten zeigen aber als Imagines auch eine Besiedelung des thorakalen Fettgewebes (*Megamelus notula* u. a.).

Die Hefen werden, ebenso wie die Bakterien, durch Ovarialeinfektion auf die Nachkommen übertragen.

Die Symbionten der Zikaden werden seit MÜLLER nach der Art ihrer Verknüpfung untereinander in Symbiontentypen eingeteilt.

1. Hauptsymbionten sind symbiontische Mikroorganismen, die monosymbiontisch vorkommen können. Dazu gehören a, x, H. Bei allen untersuchten Arten treten die Hauptsymbionten nie als alleinige Symbionten auf.

2. Nebensymbionten sind symbiontische Mikroorganismen, die, wenn überhaupt, nur mit bestimmten Hauptsymbionten vorkommen. Einzige Nebensymbionten der Fulgoroiden sind die f-Symbionten.

3. Begleitsymbionten sind symbiontische Mikroorganismen, die meist spezifisch für eine Familie sind und nicht auf eine Verknüpfung mit bestimmten Hauptsymbionten (wie f-Symbionten) angewiesen sind.

4. Akzessorische Symbionten sind symbiontische Mikroorganismen, die innerhalb einer Wirtsart nicht konstant vorkommen oder noch nicht völlig in das symbiontische Verhältnis eingegliedert sind.

Es sei betont, daß mit den gewählten Definitionen, die sich eng an MÜLLER (1949) und BUCHNER (1953) anschließen, nicht deren Auffassung übernommen wird, daß die Typeneinteilung eine Stufenfolge des Symbiontenalters darstelle. Das Einteilungsprinzip nach Symbiontentypen wurde benutzt, weil diese Stufenfolge die Verbreitung der einzelnen Symbionten widerspiegelt und die Wechselbeziehungen der Symbionten untereinander zum Ausdruck bringt.

Im folgenden sollen die verschiedenen symbiontischen Einrichtungen besonders im Hinblick auf die Frage untersucht werden, ob sie homolog oder analog sind. Die Möglichkeit symbiontische Einrichtungen zu homologisieren besteht nur, wenn sich die zu vergleichenden systematischen Kategorien sehr nahe stehen; denn Symbiontenerwerb tritt innerhalb der Insekten in verschiedenen Ordnungen unabhängig voneinander auf.

Grundlage der Homologisierung sollen die methodischen Homologiekriterien von REMANE (1956) sein (erstens Kriterium der Lage, zweitens Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen, drittens Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen, viertens Hilfskriterien. Näheres bei REMANE 1956).

Zur Homologisierung der Organe dient der Vergleich der Organe. Die Symbiontenform kann nur Hilfsmittel bei der Frage sein, ob zwei symbiontische Organe in verschiedenen Familien homolog sind. Würde man gleichartige Form der Symbionten als genügend für die Homologie ihrer Organe erachten, so müßte man die a-Organen der Fulgoroiden und die Mycetome des Silvaniden (Coleoptera) *Oryzaephilus surinamensis* L. (KOCH 1931) als homolog erklären, denn beide „zeigen die typische Gestalt des a-Symbionten“ (FINK 1952).

a) Die Hauptsymbionten und ihre Wohnstätten. Bei den untersuchten Arten trat ein Hauptsymbiont niemals allein auf, sondern entweder zusammen mit noch einem Hauptsymbionten ($a + x$) oder in Verbindung mit Nebensymbionten ($H + f$) oder zusammen mit noch einem Hauptsymbionten und Begleitsymbionten ($a + x + q$), oder mit Haupt-, Neben- und Begleitsymbionten ($x + H + f + r$) bzw. mit Haupt- und akzessorischen Symbionten ($a + x + A_T$).

α) Die a-Symbionten. In 11 der erstmalig untersuchten Arten waren a-Symbionten nachweisbar, so daß sich die Zahl der bei Fulgoroiden festgestellten Arten mit a-Symbionten von 95 auf 106 (= 49%) erhöht. Die a-Symbionten kommen immer zusammen mit x-Symbionten und zum Teil zusätzlich mit Begleitsymbionten vor, zusammen mit x-Symbionten in disymbiontischen Arten ist a nur einmal vertreten (*Kelisia punctulum*), zehnmal dagegen in trisymbiontischen Zyklen.

Die a-Symbionten sind hypertrophierte Bakterien, die, bei den einzelnen Familien verschieden gestaltet, immer von kräftigen, etwas

spiralig gewundenen Kurzschläuchen herleitbar sind. Typisch hierfür sind die a-Symbionten von *Oliarius* und *Ommatidiotus*. Die a-Symbionten der adulten Weibchen der Araeopiden dagegen sind verhältnismäßig klein, fast kugelig geformt. Die Männchen und die Larven dieser Arten zeigen ebenfalls die oben beschriebenen gewundenen Kurzschläuche. Die abweichende Form der Symbionten in legereifen Weibchen kommt dadurch zustande, daß fortlaufend Teilungen der Schläuche stattfinden, wodurch sich das Organ auch immer dichter anfüllt. Bei den Männchen dagegen erlischt die Teilungsfähigkeit der Symbionten im letzten Larvalstadium. Die Symbionten der Geschlechter sind also bei den Araeopiden verschieden gestaltet. — Die zum Teil aberrante Form der a-Symbionten von *Trypetimorpha* ist pathologischer Natur und entsteht unter dem Einfluß der A_T-Symbionten. Bei allen Arten zeigen die a-Symbionten granuläre Einschlüsse, die nicht näher untersucht worden sind.

Von den a-Symbionten der Weibchen werden besondere Infektionsformen gebildet. Diese sind immer stärker färbbare, entweder kräftige oder klumpige Kurzschläuche (*Oliarius*, *Ommatidiotus*) oder Kugelformen (Araeopiden).

Der bisher geschilderte Bau der a-Symbionten allein berechtigt nicht dazu, sie bei den verschiedenen Familien zu homologisieren. Die Form der a-Symbionten ist wenig spezifisch, Rektalsymbionten, q-Symbionten und andere Begleitsymbionten sind ihnen sehr ähnlich.

Die a-Symbionten sind immer in abdominalen Organen lokalisiert. Die Organe sind entweder in beiden Geschlechtern unpaar (*Ommatidiotus*, *Trypetimorpha*) oder beim Männchen unpaar, bei den Weibchen aber paarig (*Kelisia* und *Stenocranus*) oder aber (bei manchen Araeopiden: *Asiraca*, nach MÜLLER) bei Männchen und Weibchen paarig. Es läßt sich hier ohne weiteres eine Entwicklung vom unpaaren querliegenden Schlauch zu zwei paarigen Säcken feststellen, was um so leichter möglich ist, als an der Embryonalentwicklung des Organs dieser Prozeß verfolgt werden kann (*Fulgora*, *Stenocranus*). Die Teilung des unpaaren Schlauches der weiblichen Larven erfolgt bei *Kelisia scotti* erst auf dem vierten Larvenstadium. Das a-Organ bzw. die beiden Teilmycetome werden durch zwei laterale Tracheen versorgt und verankert. Wenn sich der Beweis erbringen läßt, daß die versorgenden Tracheenäste der verschiedenen Familien identisch sind, wäre damit die Homologie der Organe weitgehend gesichert. Die Lage und Morphologie der Organe innerhalb der Familie Araeopidae ist so ähnlich (Abb. 1), daß sich bei den von mir untersuchten Arten keine Unterschiede feststellen lassen. *Asiraca clavicornis* FABR. zeigt paarige Organe bei Männchen und Weibchen und damit die höchste morphologische Differenzierung der a-Organen.

Die entscheidenden Merkmale für die Homologie der Mycetome in verschiedenen Familien liefert das histologische Bild. Es zeigen sich folgende Gemeinsamkeiten:

1. Peritoneale Organumhüllung,
2. Organepithel,
3. Aufbau des Mycetoms aus mehr oder weniger kegelförmigen mycetocytalen Syncytien,
4. Ausbildung von Infektionshügeln.

Die peritoneale Organumhüllung ist bei allen untersuchten Arten nachzuweisen. Sie ist sehr unscheinbar, besitzt kleine spindelförmige Kerne und wird wohl während der Larvalentwicklung gebildet. Zur Homologisierung kann diese Hülle nur wenig beitragen, da viele innere Organe vom Peritoneum umgeben sind. Das kubische Epithel dagegen bildet sich nach MÜLLER aus den Zellen der äußeren Hüllzellschicht am Sammelmycetom nach der Umrollung. Hier liegt also eine Ausbildung vor, die in engem Zusammenhang mit dem Symbionten steht; denn diese äußere Hüllschicht läßt sich von der Entalmembran, einer bei symbiontenfreien Insekten nur vorübergehenden Bildung der Embryonalentwicklung, herleiten. Die Epithelausbildung ist bei den untersuchten Arten recht einheitlich. Nur bei *Stenocranus longipennis*, *Kelisia punctulum* und bei Weibchen von *K. scotti* ist der kubische Aufbau kaum noch wahrnehmbar. Die Männchen und Larven von *K. scotti* dagegen repräsentieren ebenfalls das kubische Epithel, obwohl es flacher ausgebildet ist als z. B. bei *Oliarius pallens* (s. auch MÜLLER 1940). Unterschiede bei den einzelnen Familien sind somit vorhanden. Innerhalb der Araeopiden finden sich ebenfalls Unterschiede. So zeigen z. B. *Kelisia sabulicola* und *K. ribauti* auffällig vakuolisiertes Epithelplasma mit körnigen Einlagerungen.

Das Mycetom der *Oliarius*- und *Ommatidiotus*-Arten und die Organe einiger *Kelisia*-Arten sind aus kegelförmigen mycetocytalen Syncytien aufgebaut. Bei anderen Araeopiden-Arten ist diese Aufteilung nicht mehr nachweisbar (Synsyncytium). — Die embryologischen Untersuchungen sowohl an *Fulgora* als auch an *Stenocranus* zeigen, daß die Organe ursprünglich alle aus zentralen und peripheren Mycetocyten verschiedener Herkunft aufgebaut sind. Die zentralen Mycetocyten werden von den blastodermalen Hüllzellen gebildet, die während der Symbiontensonderung die a-Symbionten aufnehmen, während die peripheren Mycetocyten von den mesodermalen Zellelementen herzuleiten sind, die während und nach der Umrollung des Embryos das Sammelmycetom umhüllen. Nach der Mycetomsonderung führt eine Vermehrungsperiode der Symbionten zur Besiedelung dieser Zellen und somit zu ihrer Umwandlung in Mycetocyten. Dieser Zustand überdauert aber kaum das erste Larvenstadium; denn amitotische Kernvermehrung der Mycetocyten führt zur

Bildung von mycetocytalen Syncytien, die alsbald mit den benachbarten mycetocytalen Syncytien zu sog. Symsyncytien verschmelzen, so daß das Organ in der höchst entwickelten Form völlig syncytial verschmolzen ist. Das Plasma der mycetocytalen Syncytien wird im Verlauf dieser Entwicklung zunächst wandständig, zuletzt aber völlig aus dem Lumen des Organs herausgepreßt und bildet am Ende der Larvalentwicklung nur noch einen mehr oder weniger flachen Wandbelag unter dem Organepithel, der die Kerne beherbergt. Vergleichen wir diese Darstellung (soweit die Angaben Larvenstadien betreffen, sind sie nach MÜLLER wiedergegeben, da die postembryonale Entwicklung von mir nicht untersucht worden ist) mit den Verhältnissen bei den untersuchten Arten, so können wir feststellen, daß einige Vertreter der *Stenocranus*-Gruppe a-Organ zeigen, bei denen die Aufteilung in mycetocytale Syncytien den Endzustand der Entwicklung bildet (*Kelisia ribauti*, *K. sabulicola* und *K. punctulum*). Die übrigen Arten dieser Gruppe weisen eine weitgehende Reduktion der als Syncytiengrenzen fungierenden Plasmahauptstränge auf, also eine symsyncytiale Organverschmelzung. Bei allen Arten dieser Gruppe sind aber die zentralen Syncytien wahrscheinlich degeneriert. Als Reste zeigen sich einzelne Kerne oder Kernreste auf den Plasmasträngen oder in kleineren Plasmainseln.

MÜLLER wertet den Grad der syncytialen Verschmelzung von der mycetocytal-syncytialen Aufteilung bis zum Syncytium als Entwicklungsreihe; da diese Entwicklung aber in den Rahmen der aromorphischen Analogien fällt, sind phylogenetische Aussagen meines Erachtens schwierig.

Bei den untersuchten Arten werden vom a-Organ besondere Zonen zur Bildung der Infektionsformen ausgebildet: die Infektionshügel. In ihrem Aufbau konnten keine Unterschiede festgestellt werden, sofern nicht, wie bei *Trypetimorpha fenestrata*, ein akzessorischer Symbiont zu krankhaften Veränderungen führt. Die verschiedene Lage der Infektionshügel geben die Abb. 1 und 21 wieder.

Nach der Betrachtung des a-Organ und seiner Symbionten können wir feststellen, daß die Homologie des Organs gesichert wurde nach dem Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen. Auch die Lage kann homologisiert werden. Die Teilung des unpaaren Organs in zwei Mycetome läßt sich durch Zwischenglieder verknüpfen und ist embryologisch gesichert. Die Symbionten werden ebenfalls als identisch angesehen, obwohl das gleiche Organ mit gänzlich anderen Symbionten ebenfalls homologisiert werden müßte.

β) Die x-Symbionten. In 12 der erstmalig untersuchten Arten kommen x-Symbionten vor, so daß nunmehr 120 Fulgoroiden mit x-Symbionten bekannt geworden sind (das sind 55% der untersuchten Arten).

Die x-Symbionten kommen bei den untersuchten Arten entweder nur mit a-Symbionten vor (einmal) oder mit a + B-Symbionten (neunmal) oder mit a-Symbionten + akzessorischen Symbionten oder aber in der Zusammenstellung $x + f + H + B$, also in einem Tetrasymbionten-Zyklus (einmal). Die x-Symbionten sind Bakterien, die in weiblichen Tieren als Infektionsformen im Rektalorgan und als Involutionsformen in den Mycetomen zu finden sind. Die Infektionsformen sind in allen Familien gekrümmte Kurzschläuche, deren Größe schwankt. Sie sind den a-Symbionten oft ähnlich, aber von den Infektionsformen der a-Organen doch sicher zu unterscheiden. Von den Rektalsymbionten werden peripher im Organ liegende Infektionsformen (II. Ordnung) gebildet, die etwas plumper, vor allem stärker tingierbar sind.

Die Symbionten der Mycetome sind außerordentlich stark involutiert. Vergleichsweise sei erwähnt, daß sie schon bei *Kelisia punctulum* größer sind als eine durchschnittliche *Amoeba proteus* PALLAS. MÜLLER konnte feststellen, daß zwischen Symbiontengröße und Körpergröße des Wirtes Korrelationen bestehen. Größere Wirte zeigen größere Symbionten, während die Anzahl der Symbionten konstant ist. Mein Untersuchungsmaterial kann zur Stützung dieser Hypothese wenig beitragen, außerdem sind genaue Messungen nicht vorgenommen worden. Trotzdem ist eindeutig, daß *Jassidaeus*, die kleinste untersuchte Art, auch die kleinsten x-Symbionten zeigt. Innerhalb der Araeopiden läßt sich folgende Reihe aufstellen: *Jassidaeus lugubris*, *Kelisia sabulicola*, *K. ribauti*, *K. scotti*, *K. pallidula*, *Stenocranus longipennis*, *K. punctulum*. Diese Reihe betrifft Körpergröße, Symbiontengröße und Symbiontenform. Die x-Symbionten zeigen ja, wie im speziellen Teil dargelegt, als Extreme entweder rundliche Form (*Jassidaeus* = Derbinentyp nach MÜLLER) oder aber eine stark gelappte und zerschlissene amoeboiden Form, die bei den von mir untersuchten Arten nicht typisch verwirklicht ist, am ehesten bei *Oliarius* (*Fulgora*-Typ nach MÜLLER). Der Derbinentyp kommt bei kleinen Wirten, mit demzufolge kleinen Symbionten vor, der *Fulgora*-Typ bei großen Wirten mit großen Symbionten. Es bestehen also auffällige Beziehungen zwischen Symbiontentypen und Körpergröße der Wirte.

Die fingerförmigen Verästelungen der Randzonen der x-Symbionten allerdings, die mit dem Wirtsplasma in Wechselbeziehungen stehen, sind immer in gleicher Weise vorhanden, wenn Plasma die Symbionten umhüllt. Ihre Zahl pro Symbiont ist natürlich bei buchtigen oder gar gelappten Formen (*Kelisia punctulum*) gegenüber runden Formen erhöht. Möglicherweise könnten gründliche Auszählungen auch statistisch gesicherte Unterschiede pro Flächeneinheit bei verschiedenen Symbiontengrößen ergeben.

Die x-Symbionten enthalten immer verschiedenartige Einschlüsse. Die Organe, in denen die x-Symbionten lokalisiert sind, befinden sich

immer im Abdomen des Wirtes. Stets sind bei Adulten zwei Teilmycetome vorhanden, zu denen bei den Weibchen noch ein Rektalorgan als Infektionsformenbildner kommt.

Die beiden Teilmycetome sind ursprünglich beiderseits parallel zur Mediane verlaufende Schläuche, die embryonal durch Zerschnürung eines hufeisenförmigen x-Organs entstehen. Sie werden, soweit bekannt, von je einem lateralen Tracheenast versorgt und verankert.

Die Form der Organe kann spezifisch für manche Familien sein. Bei den Araeopiden kommen z. B. immer zwei hantelförmige Schläuche vor, bei den Issinen (*Ommatidiotus*) gewundene, hufeisenartige Teilmycetome. Allerdings ist die Form der imaginalen Teilmycetome vielfach durch die übrigen Symbiontenwohnstätten bedingt (Araeopiden a-Organ) oder wird durch die Gonadenentwicklung stark verändert. Zerschnürungen der Teilmycetome sind dann häufig (*Kelisia*-Arten).

Histologisch gliedern sich die Organe 1. in Hüllmembran und 2. mycetocytale Syncytien mit wandständigem Plasma, in dem die Kerne liegen.

Bei der Hüllmembran der Organe handelt es sich um die Entallemembran, die das Sammelmycetom nach der Umrollung umhüllte. Die Hüllmembran der x-Organe ist also im Gegensatz zur Peritonealmembran der a-Organe eine spezifische Einrichtung symbiontischer Organe und entspricht dem a-Organ-Epithel.

Das Organ besteht embryonal aus zwei verschiedenen Mycetocytengruppen. Zentral liegen die Primärmycetocyten, die sich bei der Symbiontensonderung ausbildeten, peripher liegen die Mycetocyten, die an den Kernen der mesodermalen Umhüllung während der Umrollung entstanden sind. In den Imagines sind diese ursprünglichen Verhältnisse unkenntlich; denn während der weiteren Embryonal- und Larvalentwicklung sind zunächst die Zellen beider Mycetocytengruppen zu größeren Syncytien verschmolzen (mycetocytale Syncytien), wobei das Plasma auf bestimmte Hauptstränge konzentriert worden ist, die das gesamte Organ netzartig aufteilten. Die Kerne der äußeren Syncytien sind im Plasmarandsaum unter dem Epithel zu finden, die der zentralen auf den „Knoten“ des Plasmanetzes. Vielfach (*Oliarius*, *Ommatidiotus*) sind aber die zentralen Mycetocyten reduziert, wodurch ein Spaltraum entsteht und nun die Plasmahauptstränge der peripheren Mycetocyten als radiale Septen gegen das Lumen der Organe vordringen. Es ist interessant, daß der zentrale Hohlraum (*Fulgora*-Bautyp nach MÜLLER) nur bei den Formen mit den großen, gefiederten Symbionten auftritt, während der Bautyp ohne diesen Hohlraum (Derbinen-Bautyp nach MÜLLER) nur bei den Arten mit rundlichen, kleinen Symbionten vertreten ist. Formen mit Symbionten, die eine Mittelstellung einnehmen

zeigen auch einen geringen Hohlraum (*Kelisia punctulum*). Es bestehen somit Korrelationen zwischen Organgröße und Bauweise.

Das Rektalorgan der Weibchen liegt immer zwischen der muskulären Tunica und dem Darmepithel der Valvulafalten des Pylorus oder des Rektums. Lage und Form des Organs ist charakteristisch für die Familien oder Familiengruppen. Das Organ besteht immer aus Mycetocyten, die zwei zentrale, oft bizarr verästelte Kerne besitzen (*Oliarius*), die amitotisch aus einem Kern entstanden sind. Jede Mycetocyte wird von einem flachen, kleinkernigen Epithel umhüllt, alle zusammen überzieht das stark abgeflachte Darmepithel auf der dem Darm zugekehrten Seite. Nach MÜLLER ist die Zahl der Mycetocyten artkonstant. Die Vertreter der Familie Araeopidae, die in dieser Frage überprüft wurden, lagen in so wenigen Exemplaren je Art vor, daß MÜLLERS Angaben kaum eindeutig bestätigt werden können. *Kelisia scotti* zeigte in vier darauf untersuchten Larven immer neun Mycetocyten, ein *K. pallidula* acht (nicht völlig gesichert), ein *K. ribauti* fünf, ein *K. sabulicola* vier. Bei *Jassidaeus lugubris* aber zeigten drei Tiere je vier Mycetocyten, ein Tier dagegen fünf. Da MÜLLER *Stenocranus*-Arten mit Hilfe dieses Merkmals sicher bestimmen konnte, muß man annehmen, daß der bei *Jassidaeus* beobachtete Ausnahmefall pathologische Ursachen hat. Übervermehrung der Rektalorganmycetocyten fand auch MÜLLER bei *Crepusia* und *Fulgora*, während bei den von mir untersuchten Arten ein *Kelisia sabulicola*-Weibchen Entsprechendes zeigt. In solchen Fällen verlassen die überzähligen Mycetocyten zum Teil den Organverband (wohl Raumangel), bleiben aber auch teilweise im Organ liegen (*K. sabulicola*). Es ist anzunehmen, daß bei *Jassidaeus* diese geringe „Überproduktion“ nicht genügte, um die Organhüllen zu sprengen, oder aber, daß hier der Ansatzpunkt einer Artdifferenzierung mit anderen Mycetocytenzahlen zu finden ist. Wenn auch die Mycetocytenzahlkonstanz eine sichere Artabgrenzung erlaubt, so kann dieses Merkmal kaum zu phylogenetischen Aussagen Verwendung finden.

Die vergleichende Betrachtung der x-Organe sicherte ihre Homologie innerhalb der untersuchten Arten und, wenn man die Ergebnisse MÜLLERS heranzieht, innerhalb der gesamten Fulgoroiden. Die x-Organe der Familien sind homolog nach dem „Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen“ und nach dem „Kriterium der Lage“. Die x-Symbionten sind ebenfalls homolog.

γ) Die Hefen. Die als Hefen bezeichneten Ascomyceten (SCHWARTZ 1924, 1932) kommen in 20 der 32 untersuchten Arten vor und zwar 19mal zusammen mit f-Symbionten, nur einmal aber in der Kombination $H + f + x + r$. Somit finden sich bei 97 untersuchten Fulgoroiden (45%) Hefen als Symbionten.

Die Hefen sind länglich ovale Organismen mit deutlichem Kern und deutlicher Membran. Ihre Form schwankt bei den einzelnen Arten, die Extreme finden wir bei den *Calligypona*-Arten (eiförmige Hefen) und bei *Jassidaeus* (zigarrenförmig). — Das gleiche Bild bietet sich bei den übrigen schon untersuchten Fulgoroiden. — Die Hefen vermehren sich durch Sprossung und Teilung. Im Gegensatz zu den übrigen Hauptsymbionten werden keine Infektionsformen ausgebildet. Proportionsänderungen während der Embryologie treten ebenfalls nicht auf. Es gibt also keinen mit dem Wirtszyklus verbundenen Individualzyklus. BISCHOFF (1955) stellte in *Calligypona pellucida* eine etwas kleinere Form in alten Weibchen fest, die er als Altersform deutet. Diese Form ist nicht an der Eiinfektion beteiligt. — Die Hefen zeigen stark vakuolisiertes Plasma. Solange die verschiedenen Formen mikrobiologisch nicht exakt determiniert worden sind, können die Hefen nicht als zu einer Art gehörig gelten.

Die Hefen kommen hauptsächlich im abdominalen Fettgewebekomplex vor. Bei *Megamelus notula*, *Criomorphus albomarginatus*, *Chlorionidea flava*, *Calligypona spinosa*, *C. lugubrina* wurden sie aber auch im thorakalen Fettgewebe adulter Tiere festgestellt. Es ist möglich, daß diese thorakale Fettgewebsbesiedelung selten auftritt; denn frühere Autoren betonen ausdrücklich, daß der Thorax bei Fulgoroiden symbiontenfrei bleibt. Da Hefen im Thorax von Larven nie festgestellt werden konnten, ergibt sich die Annahme, daß eine Besiedelung erst dann eintritt, wenn das abdominale Fettgewebe weitgehend infiziert ist. (Dagegen spricht, daß *Megamelus notula* immer verhältnismäßig wenig Hefen im Abdomen beherbergt.) Die Besiedelung des Fettgewebes ist verschiedenartig. Die von mir untersuchten Arten zeigen:

1. mycetocytaire Besiedelung (*Megamelus*),
2. syncytiale Besiedelung (viele *Calligypona*-Arten),
3. interzelluläre Besiedelung (*Jassidaeus*, adulte Weibchen),
4. diffuse Besiedelung (*Jassidaeus*-Larven).

Bezieht man die übrigen Familien der Fulgoroiden in die Betrachtung mit ein, so finden sich für die einzelnen Unterfamilien oft sehr charakteristische Besiedelungstypen (nach MÜLLER 1940):

1. interzelluläre Besiedelung bei Fulgoriden,
2. diffuse Besiedelung bei Flatiden, Phalaenomorphiden und Issiden,
3. Organbesiedelung bei *Issus dilatatus*.

Wie bereits aus der Aufzählung der Besiedelungstypen hervorgeht und im speziellen Teil nachgelesen werden kann, ist die Fettgewebsbeschädigung sehr unterschiedlich. Bei der organartigen Besiedelung bleibt vom Plasma lediglich Gerinnsel übrig, die Fettgewebskerne zeigen typische „symbiontische Abänderungen“, d. h. Vergrößerungen und Verästelungen.

Man darf annehmen, daß die Hefesymbiosen phylogenetisch eine Entwicklung zeigen, die in den Etappen verläuft, die wir in den heutigen Besiedelungstypen finden:

1. diffuse Besiedelung,
2. interzelluläre Besiedelung,
3. mycetocytäre Besiedelung,
4. syncytiale Besiedelung,
5. Organausbildung.

Diese Befunde genügen aber offensichtlich nicht, um die Hefebesiedelung der Fulgoroiden zu homologisieren. Die Homologiekriterien können nur beim Vorhandensein bestimmter Strukturen angewandt werden. Diese Strukturen müssen erblich fixiert sein. Die verschiedenartigen Besiedelungsweisen der Hefen kommen aber (abgesehen von dem einzigen bisher nachgewiesenen Hefeorgan bei *Issus*, Fulgoroiden) erst sekundär durch die Fettgewebsbesiedelung in späten embryonalen Stadien zustande, wie die Embryonalentwicklung von *Conomelus* eindeutig ergibt. Zudem hängt jedenfalls innerhalb der Araeopiden der Besiedelungstyp stark von der physiologischen Konstitution des Tieres ab und ist oft nicht einmal innerhalb einer Art gleich.

Daß diffuse Fettgewebsbesiedelung durch Hefen aber auch z. B. bei Cocciden und Aphiden (BUCHNER 1958) auftritt, also sicher analog zu den Fulgoroiden erreicht wurde (vergleichbare symbiontische Zwischenstadien der Unterordnungen fehlen), legt den Schluß nahe, daß ähnliche Verhältnisse auch innerhalb der Fulgoroiden erwartet werden können. Nach diesen Befunden dürfen wir die Hefebesiedelungstypen innerhalb der Fulgoroiden nicht homologisieren. Diese Überlegungen sollen im Zusammenhang mit der Frage nach dem Alter der Symbionten im folgenden Kapitel noch einmal berücksichtigt und unter anderen Gesichtspunkten betrachtet werden.

b) Die Nebensymbionten und ihre Wohnstätten. Als einzige Nebensymbionten treten bei den Fulgoroiden die f-Symbioten auf. Sie kommen bei allen untersuchten Arten zusammen mit Hefen vor, d. h. in 20 Arten, davon 19mal in der disymbiontischen Kombination H + f und einmal mit x und r und H zusammen in einem tetrasymbiontischen Zyklus. f-Symbionten sind somit bei 115 Fulgoroiden (53%) bekannt geworden. Die f-Symbionten sind bei allen untersuchten Arten sehr kleine Bakterien. Es war nicht möglich, ihre Form mit Sicherheit zu bestimmen, doch scheinen sie, wie sich an den etwas größeren Symbionten von *Calligypona albifrons* feststellen ließ, kugelförmig zu sein. Die f-Symbionten sind, sofern es sich um Bakterien handelt, im Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen symbiontischen Fulgoroiden-Bakterien wenig hypertrophiert. Leider sind bisher alle Versuche, die Symbionten samt

ihren Organen im Leben zu untersuchen, fehlgeschlagen. Infektionsformen, die in besonderen Teilen des Organs gebildet werden, sind nicht bekannt. Bei der Eiinfektion sind die f-Symbionten nur schwer zu identifizieren. Während der Embryonalentwicklung des Wirtes vergrößern sie sich in keiner Entwicklungsperiode so, daß man ihre Form sicher feststellen könnte.

Bei allen von mir untersuchten Arten sind die f-Symbionten in einem paarigen Mycetom lokalisiert. Andere Fulgoroiden besitzen ein unpaares, meist quer im Abdomen liegendes f-Organ (MÜLLER). Die Lage der paarigen, schlauchförmigen Teilmycetome der untersuchten Araeopiden ist immer gleich: Die Teilmycetome liegen im fünften Abdominalsegment und sind jeweils zwischen den vierten und fünften Intersegmentalmuskeln (oder nur am vierten, *Jassidaeus*) aufgehängt. Bei geschlechtsreifen Tieren drücken die stark entwickelten Gonaden die f-Organen gegen die Sternite oder auch kaudalwärts, so daß dann häufig nur noch ein Muskel mit dem Teilmycetom verbunden ist. Manchmal sind dann die Mycetome gänzlich von den Muskeln getrennt. — Die ausgebildeten f-Organen können mit Hilfe des Lagekriteriums homologisiert werden. — Die zwei Teilmycetome entstehen nach der Umrollung des Embryos aus einem Primärmycetom. Bei den Fulgoroiden mit einem f-Organ ist diese embryonale Organteilung nicht vollzogen worden. — Jedes Teilmycetom wird von Tracheen versorgt.

Die f-Organen der von mir untersuchten Arten zeigen den gleichen Aufbau, den MÜLLER auch für die Mycetome der von ihm untersuchten Arten beschreibt:

1. Kernlose, wohl bindegewebige Hülle, die die Teilmycetome an den Muskeln befestigt.

2. Deutliches syncytiales Epithel.

3. Kubische bis kegelförmige Mycetocyten zumeist mit einem zentralen, meist runden und wenig verästelten Kern; gelegentliche, auf Amitosen zurückgehende Zweikernigkeit.

Das Epithel ist erst während der letzten Stadien der Embryonalentwicklung unterscheidbar. Man kann im f-Organ zu dieser Zeit einen runden, zentral liegenden Kerntyp und einen ovalen, mehr peripheren Kerntyp feststellen. Erst während der ersten beiden Larvenstadien wird das Plasma der ovalen Kerne zum Epithel konzentriert. Die Kerne vermehren sich während der Larvalentwicklung (ob mitotisch oder amitotisch, konnte nicht festgestellt werden), die Teilungsprodukte vergrößern sich nicht. Die runden Kerne der Mycetocyten dagegen teilen sich embryonal scheinbar nicht mehr, werden aber größer und chromatinreicher (Endomitose?). Das wenige ihnen zugeordnete Plasma liegt um die Kerne und bildet ein netzartiges Maschenwerk, in dem die Symbionten liegen (*Calligypona albifrons*).

Vergleichen wir diese Befunde mit der Histologie der a- und x-Organen, so können wir feststellen: 1. ein Peritoneum fehlt bei den f-Organen. 2. Das syncytiale Epithel entspricht wahrscheinlich der Entalmembran. 3. Die Mycetocyten entsprechen den sekundären Mycetocyten der a- und x-Organen. Vermutlich entstehen sie aus den Hüllzellen des Sammelmycetoms.

Da diese Baumerkmale auch am unpaaren f-Organ der von MÜLLER untersuchten Arten zu finden und die Entstehung paariger Organe aus einem unpaaren embryologisch erklärbar ist, dürfen die f-Organen der Fulgoroiden auch nach dem zweiten Homologiekriterium REMANES (1956) homologisiert werden.

c) Die Begleitsymbionten und ihre Wohnstätten. Symbiontische Bakterien als Begleitsymbionten wurden in 10 der erstmalig untersuchten Arten festgestellt. Begleitsymbionten treten nur einmal bei *Jassidaeus* mit H-Symbionten zusammen auf.

Die Begleitsymbionten kommen immer in Organen vor, diese liegen im Abdomen des Wirtes.

Die Lage und Form der Organe ist wenigstens außerhalb der Familien so verschieden, daß es nicht möglich ist, die Organe aller Begleitsymbionten zu homologisieren.

Die Organe der Begleitsymbionten sind paarig (z. B. o-Organ von *Ommatidiotus*) oder unpaar (z. B. r-Organ von *Jassidaeus*). Die Ableitung der paarigen Organe aus dem unpaaren Organ wäre embryologisch möglich, der Zerfall eines symbiontischen Organs in zwei Teilmycetome findet aber sehr häufig unabhängig voneinander statt (x-Organen, a-Organen, f-Organen).

Als Begrenzung gegen das Fettgewebe besitzen viele Organe der Begleitsymbionten eine dünne Membran mit spindelförmigen Kernen. Wie jedoch die Embryologie der Begleitsymbionten zeigt, wird diese Membran zu verschiedenen Zeitpunkten von verschiedenen Elementen gebildet. Bei *Cixius* (MÜLLER) erhalten die Mycetocyten der b-Organen erst am Ende der Larvalentwicklung eine Hüllmembran, die wahrscheinlich vom Fettgewebe gebildet wird, während die q-Mycetocyten von *Stenocranus* bereits embryonal vom Peritoneum umhüllt werden. — Hier kann nicht homologisiert werden. Die Ausbildung der Mycetocyten und deren Kerne genügen dem zweiten Homologiekriterium nicht. Geeignete Zwischenglieder der Organtypen bei verschiedenen Familien zu finden und damit eventuell die Begleitsymbionten einiger Familien zu homologisieren, konnte nicht Aufgabe dieser Arbeit sein.

Nur die Begleitsymbionten der Araeopiden sollen im folgenden näher betrachtet werden. — Bei den Araeopiden kommen folgende Begleitsymbionten vor:

1. δ -Symbionten (1 Art): kräftige Schläuche,
2. p-Symbionten (1 Art): kugelförmig,
3. q-Symbionten (7 Arten): spindelförmig,
4. q_1 -Symbionten (2 Arten): lange dünne Schläuche,
5. q_2 -Symbionten (2 Arten): kurze dünne Schläuche,
6. r-Symbionten (7 Arten): kurze Schläuche,

Da die δ -Symbionten noch nicht in einem Organ konzentriert sind, sollen sie im folgenden unberücksichtigt bleiben.

Daß alle genannten Organtypen die gleiche Lage haben, geht aus Abb. 1 und 21 und aus den entsprechenden Abbildungen MÜLLER (Tafel III, Abb. XXVI—XXIX) hervor. Die Abweichung der r-Organ ist nur scheinbar und folgt aus dem Riesenwuchs dieses Organs. Ob allerdings die Organe an den gleichen Muskeln befestigt sind und durch gleiche Tracheen versorgt werden, bleibt fraglich. MÜLLER konnte keine Umhüllung der Organe feststellen. Sicherlich ist das darauf zurückzuführen, daß die von mir beobachtete Hülle mit den kleinen spindelförmigen Kernen nur mit der Azanfärbung deutlich wird. Nachuntersuchungen von *Kelisia guttula* GERM. und *Stenocranus major* KBM. zeigten, daß auch dort eine entsprechende Hüllmembran feststellbar ist.

Die Hüllmembran dringt bei allen Organen hauptsächlich in larvalen Stadien bis zwischen die Mycetocyten vor. An der Hüllmembran liegen viele Tracheolen, die ebenfalls oft in den Mycetocyten zu finden sind.

Zeigten alle Begleitsymbiontenorgane bis hierher (bei dem augenblicklichen Stand der Untersuchung) gemeinsame Merkmale, so muß man aber bei der näheren histologischen Untersuchung zwei verschiedene Organtypen feststellen: 1. r-Organ, 2. p-, q-, q_1 - und q_2 -Organ. Das r-Organ besteht aus vielen kleinen Mycetocyten mit wenig verästelten Kernen. Die übrigen Organe setzen sich aus wenigen großen Mycetocyten mit stark verästelten, oft fragmentierten Kernen zusammen. Die Mycetocyten des r-Organ bilden sich im ersten Larvenstadium heraus. Die Mycetocyten des q-Organ entwickeln sich dagegen sehr bald nach dem Zerfall des Sammelmycetoms (s. embryologischen Teil der Arbeit). Somit kann das r-Organ nicht mit den übrigen Organen homologisiert werden. Daß das Begleitsymbiontenorgan von *Jassidaeus* mit dem r-Organ der x + f-Gruppe der Araeopiden identisch ist, geht aus dem speziellen Teil der Arbeit hervor.

Die übrigen Begleitsymbiontenorgane zeigen ebenfalls Unterschiede, andererseits aber auch so viele Gemeinsamkeiten, daß nach den jetzigen Erkenntnissen nicht leicht zu beantworten ist, ob sie homolog oder analog sind. Homolog sind zweifellos die Organe von *Kelisia guttula*, *Kelisia praecox*, *Kelisia vittipennis* und sämtlicher *Stenocranus*-Arten (q-Organ). Homolog sind auch die Organe von *Kelisia scotti* und *K. pallidula* (q_1 -Organ); und *K. ribauti* und *K. sabulicola* zeigen desgleichen

homologe Organe (q_2). Die Organe der letztgenannten Arten erhielten auch nur Indexbezeichnungen um anzudeuten, daß sie möglicherweise auseinander ableitbar sind.

Folgende Unterschiede sind festzustellen: 1. Die q-Symbionten liegen in Vakuolen des Mycetocytenplasmas. 2. Die Form der Symbionten ist verschieden.

Das p-Organ von *Asiraca clavicornis* muß von vornherein als nicht homolog mit den q-, q_1 - und q_2 -Organen bezeichnet werden, da das Mycetom aus mehrkernigen mycetocytalen Syncytien besteht.

Das q-Organ ist von den q_1 - und q_2 -Organen durch stark entwickeltes Mycetocytenplasma unterschieden. Die q-Symbionten sind große spindelförmige Formen, sicherlich stark involutiert, während der Embryonalentwicklung zeitweise auch lang schlauchförmig gewunden. Wir betrachten die q-Symbionten im weiteren als nicht homolog mit den q_1 - und q_2 -Symbionten, während ihre Organe homolog sein können. Die q_2 -Symbionten dürften jedoch nur eine Modifikation der q_1 -Symbionten sein. Ihre Mycetome sind ebenfalls als homolog zu betrachten. Folglich besitzen die Araeopiden fünf bisher bekannte nichthomologe Begleitsymbionten: 1. δ -Symbionten, 2. p-Symbionten, 3. q-Symbionten, 4. $q_1 + q_2$ -Symbionten und 5. r-Symbionten.

d) Die akzessorischen Symbionten und ihre Wohnstätten. Als einzige akzessorische Symbionten traten die A_T -Symbionten von *Trypetimorpha* auf. Sie besiedeln mit den a-Symbionten das a-Organ und verändern Organ und Symbionten sehr stark. Die a-Organinfektion durch A_T -Symbionten ist bedeutend jünger als das a-Organ. Neue Symbionten werden von den Zikaden bevorzugt in schon vorhandenen Mycetomen untergebracht (RAU 1943, Membraciden). Auf spezielle Ausführungen kann hier verzichtet werden.

3. Die Infektion der Ovarialeier

Die Beobachtungen, welche im Laufe unserer Untersuchung bezüglich der Übertragung der Symbionten auf dem Wege einer Ovarialinfektion gemacht wurden, decken sich durchaus mit dem, was auf diesem Gebiet bereits erarbeitet war. Es sei daher an dieser Stelle lediglich auf die sekundären Unterschiede eingegangen, welche fast jede größere Einheit hinsichtlich des Übertragungsmodus aufweist, da solche Differenzen ja möglicherweise für eine der Stammesgeschichte entsprechende Klassifikation von Bedeutung sein können.

Derartige Unterschiede betreffen

1. Form und Histologie der Keilzellen,
2. Infektion der Keilzellen in unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Oocyten,
3. Ausbildung des Hohlraumes, der die Symbionten aufnimmt,

4. Zeitpunkt der Symbiontenvermehrung.

Vergleichen wir die Befunde der Einfeldion der untersuchten Arten mit den Ergebnissen, die MÜLLER für die entsprechende Familie bzw. Unterfamilie ermittelte, so ergibt sich folgendes Bild:

1. *Oliarius*. Der *Oliarius*-Typ ist mit keinem der bereits bekannten Infektionstypen vergleichbar. Typisch für *Oliarius* ist eine vorübergehende Dachzellbildung und die ausschließliche Besiedelung der seitlichen Keilzellen. Der Symbiontenballen wird ähnlich dem *Cixius*-Typ nicht völlig im Dotter versenkt.

2. *Trypetimorpha*. Dieser Typ zeigt wie die Nogodinen die Ausbildung von Dachzellen, allerdings sind diese nicht so stark entwickelt. Alle drei Symbionten infizieren über die Keilzellen. Im übrigen ist dieser Typ durch sehr stark infizierte, mycetomartig angeschwollene Keilzellen ausgezeichnet, da eine Vermehrung der Symbionten in den Keilzellen stattfindet. *Trypetimorpha* kann also nicht zum Tropicuchinentyp gerechnet werden.

3. *Ommatidiotus*. Die Einfeldion dieser Art gehört zum Caliscelinentyp, der dadurch ausgezeichnet ist, daß ein anfangs gebildeter kegelförmiger Hohlraum wieder verschwindet. Bei *Ommatidiotus* wird nun aber anschließend kein neuer Hohlraum gebildet, sondern nach dem Durchbruch der Keilzellen müssen die Symbionten den Dotter zurückdrängen. Besonders interessant ist, daß die o-Symbionten nicht mit in den Ballen aufgenommen werden, sondern dessen Peripherie besiedeln. MÜLLER stellte vor allem bei Araeopiden eine zeitliche Verschiebung der Keilzellinfektion durch die einzelnen Symbiontenarten fest. Bei *Ommatidiotus* ist ein solcher Modus ebenfalls zu vermuten, äußert sich aber besonders erst im Zurückbleiben der o-Symbionten nach dem Keilzeldurchbruch. Diese Tatsache spricht dafür, daß die o-Symbionten als letzte Symbionten lange nach den a- und x-Symbionten von *Ommatidiotus* aufgenommen worden sind. *Ommatidiotus* ist also anscheinend lange disymbiont geblieben. Deshalb wird die Plasmaschicht um den Dotter bereits geschlossen, wenn die a- und x-Symbionten eingelagert sind. Dieser Erklärung kann man jedoch entgegenhalten, daß die kleineren o-Symbionten vielleicht aber auch nur Schwierigkeiten haben in den Dotter vorzudringen, da ihre geringere Masse den Widerstand desselben schwerer überwinden kann.

4. *Araeopiden*. Vergleichen wir die Ergebnisse der Einfeldion der untersuchten Arten mit der von MÜLLER gegebenen Darstellung, so lassen sich folgende Gemeinsamkeiten feststellen: Es kommen bezüglich der Ausbildung des Hohlraumes zur Symbiontenaufnahme zwei extreme Typen vor:

a *Stenocranus*-Typ [sämtliche von MÜLLER untersuchten Arten dieser Gruppe und *St. longipennis* (Symbiontenkombination a + x + q),

Kelisia punctulum (Symbiontenkombination $a + x$): Ausbildung eines kistenförmigen Hohlraumes zur Aufnahme der Symbionten während der Dotterschollenbildung im Ooplasma. Plötzlicher Zusammenbruch des Keilzelloffikels.

b) Gleitender Infektionstyp [sämtliche von MÜLLER untersuchten Arten der Symbiontenkombination $H + f$ und *Eurysa lineata*, *Criomorphus borealis* ($H + f$): Ausbildung eines langgestrecktovalen Hohlraumes im basophilen Plasma zur Aufnahme der Symbionten, bevor sich das Keilzelloffikel differenziert. Die Hefezellen verweilen nicht im Keilzelloffikel, sondern treten „gleitend“ gleich in den Hohlraum über.

Mein übriges Untersuchungsmaterial zeigt aber Verhältnisse, die zwischen beiden Extremen vermitteln.

1. bildet *Kelisia sabulicola* ($a + x + q_2$) einen ovalen Hohlraum im basophilen Plasma gleichzeitig mit der Keilzellenbildung aus. Der Keilzellendurchbruch erfolgt plötzlich, aber sehr früh (Abb. 9).

2. entwickelt *Jassidaeus* ($x + f + H + r$) während der Keilzellbildung ebenfalls einen tiefen ovalen Hohlraum im basophilen Ooplasma. Die Infektion erfolgt sehr früh und wenigstens für die Hefen gleitend! (Abb. 14.)

3. zeigen die übrigen Formen mit Hefen (und *K. ribauti* $a + x + q_2$) einen uhrglasförmigen bis halbkugeligen Hohlraum etwa während der Dotterscholleneinlagerung und die Infektion der Hefen erfolgt ebenfalls gleitend (außer *K. ribauti*).

4. Gemeinsames Charakteristikum aller Arten bleibt, daß die Symbiontenvermehrung nach dem Verlassen der Keilzellen erfolgt, bei Hefen erst im Symbiontenballen.

5. Nach diesen Ergebnissen ist die Ausbildung des Hohlraumes zur Symbiontenaufnahme zum Teil sogar innerhalb der Gattungen verschieden (*Kelisia*-Arten) und auch nicht für eine bestimmte Symbiontenkombination des Wirtes typisch. Der plötzliche Zusammenbruch des Keilzelloffikels trifft allerdings für alle Wirte mit der Symbiontenkombination $a + x$ und $a + x + B$ zu. Ebenso ist die „gleitende Infektion“ für alle Wirte mit Hefen charakteristisch. Die „gleitende Infektion“ beruht sicherlich auf dem höheren Lysationsvermögen der Hefen, wie sich an *Jassidaeus* deutlich zeigt. Auch bei den übrigen von MÜLLER untersuchten Fulgoroiden mit Hefesymbionten zeigt die Eiinfektion stets etwas abweichende Verhältnisse gegenüber den Organsymbionten besitzenden Arten (z. B. Flatidae) und eventuell auch ein etwas beschleunigtes Passieren der Keilzellen.

4. Die ontogenetische Entwicklung der symbiontischen Einrichtungen

Die Ergebnisse der Untersuchungen an *Conomelus limbatus* und *Stenocranus minutus* stimmen prinzipiell mit den Ergebnissen, die

MÜLLER an *Fulgora europaea* und *Cixius nervosus* und SANDER (1956) an *Pyrilla perpusilla* gewann, überein. Nachdem diese fünf Arten ziemlich eingehend untersucht worden sind, darf man annehmen, daß die Embryologie der symbiontischen Einrichtungen aller di- und trisymbiontischen Arten weitgehend gleich verläuft. Man kann folgende Hauptstadien feststellen:

1. Die Symbiontenballenbildung.
2. Die Umhüllung des Symbiontenballens und sein Transport durch den sich invaginierenden Keimstreif.
3. Die Sonderung der Symbionten.
4. Die Lösung des Symbiontenballens vom Keimstreif durch die Plasmaspindel.
5. Die Neuverknüpfung von Symbiontenballen und Keimstreif an einer bestimmten Stelle des Abdomens, die das Material zur Bildung der definitiven Organe bereitstellt.
6. Die Differenzierung der definitiven Organe.

Bei einer näheren Betrachtung dieser einzelnen Etappen soll die Hauptaufmerksamkeit dem Verhalten der verschiedenen Symbionten gelten.

Die erste Reaktion des Eies auf die Fremdkörper im Dotter ist die Umhüllung des Symbiontenballens, die geschieht, indem die zur Eioberfläche wandernden Furchungskerne auf den Symbiontenballen treffend sich auf seiner Oberfläche ausbreiten, vermehren und so eine syncytiale Hülle herstellen. Je nachdem, ob der Symbiontenballen tief im Ei liegt und allseits vom Dotter umschlossen ist oder aber den Periplasmasaum berührt, sind an der Umhüllung nur Vitellophagen beteiligt (*Conomelus*, *Stenocranus*) oder wird die untere Hälfte von Blastodermelementen gebildet (z. B. *Cixius* nach MÜLLER). Dieser Unterschied ist aber durchaus unwesentlich.

Nach den Untersuchungen SANDERS (1956) wird der Symbiontenballen von *Pyrilla* während der Invagination des Keimstreifs von insgesamt drei Hüllen umgeben: 1. von der primären Hülle des Mycetoms, die von Vitellophagen abstammt, 2. von der „inner envelope of mycetom“, von mir auch als „innere Hüllzellschicht“ bezeichnet und 3. von der „outer envelope of mycetom“, die ich „äußere Hüllzellschicht“ nenne.

Meine Präparate und auch die Zeichnungen MÜLLERS deuten darauf hin, daß innere und äußere Hüllzellschicht bei allen untersuchten Arten ausgebildet sind (ob in der gleichen Ausdehnung wie bei *Pyrilla* ist fraglich). Nachdem der sich invaginierende Keimstreif den Symbiontenballen ein Stück weit in den Dotter geschoben hat, beginnt die Sonderung der Symbionten. Die Umhüllung des Ballens dient wohl zunächst nur zur Abriegelung der Symbionten vom Dotter und bringt sie unter Kontrolle des Wirtes.

Die Symbiontensonderung führt zur Aufnahme der Symbionten in das Zellplasma. Möglicherweise „zähmt“ dieser Kontakt mit dem Wirtsplasma die Infektionsformen nun völlig und verwandelt sie in Symbionten.

MÜLLER und SANDER (1956) bemerken, daß es schwierig ist zu entscheiden, ob die Symbionten (im speziellen Falle die a-Symbionten) in die Hüllzellen eindringen oder ob die Hüllzellen die Symbionten umschließen, d. h. ob die Hüllzellen beim Besiedelungsprozeß passiv oder aktiv sind. Für die a-Symbionten ist diese Frage auch bei *Stenocranus* nicht sofort zu beantworten. Anders dagegen für die q-Symbionten. Die Vitellophagen, die diese Symbionten aufnehmen, rücken nämlich, zunächst an den Seiten des Symbiontenballens liegend, weiter gegen die Mitte des Ballens vor und umschließen die q-Symbionten. Ähnlich verfahren die Zellelemente, die die Rektalsymbionten aufnehmen. Sie dringen zwar nicht direkt zwischen die Infektionsformen ein, doch ist deutlich zu sehen, daß sie Plasmafortsätze zwischen die Rektal-Symbionten entsenden und diese in ihr Plasma einlagern. Das spricht dafür, daß bei der Symbiontensonderung der Fulgoroiden die Hüllzellen die aktiven Teile sind. Die Feststellungen von RAU (1943), die allerdings Membraciden betreffen, stützen diese Theorie ebenfalls. Danach wäre das Einwandern der Hüllzellkerne zwischen die Hefen (bei *Conomelus*) als ein Zeichen der Symbiontensonderung zu werten.

Die Symbionten des Ballens werden von Zellelementen verschiedener Herkunft umhüllt. Die a + x-Symbionten von Zellen der inneren Hüllzellschicht, die q + H-Symbionten von Vitellophagenabkömmlingen. Die f-Symbionten konnten während dieser Zeit nicht sicher identifiziert werden. Sie werden vielleicht von Zellen der „inner envelope“ aufgenommen. Da bei *Conomelus* die „inner envelope“ während der Symbiontensonderung nicht aufgebraucht wird, wie dies bei *Stenocranus* geschieht, ist es nicht verwunderlich, daß diese Zellschicht den Symbiontenballen bei *Conomelus* noch nach der Symbiontensonderung umhüllt. Bei der Symbiontensonderung ergibt sich zeitlich immer folgende Sukzession der Primär-Mycetocytenausbildung: a-Mycetocyten, x-Mycetocyten, B-Mycetocyten.

Nunmehr ist ein Sammelmycetom entstanden, in dem die Primärmycetome der verschiedenen Symbionten vereinigt sind.

Nach der Symbiontensonderung wird bei den Fulgoroiden der Symbiontenballen durch die Plasmastrahlung vom Keimstreif gelöst und bleibt längere Zeit von diesem getrennt. Die neuerliche Verknüpfung geschieht an zwei mesodermalen Zellsträngen des sechsten und siebenten Abdominalsegments („lateral ribbons“ nach SANDER 1956). Diese Verankerung genügt, um das Sammelmycetom während der Umrollung mit durch den Dotter zu ziehen. Die Bänder beginnen bald nach der

Verknüpfung des Symbiontenballens mit dessen Umhüllung und umgeben ihn schließlich mit einer einschichtigen mesodermalen Hülle. Zusätzlich werden die a-x-Primärmycetome noch von einer dünnen Membran überzogen, die MILLER (1940) als „ental membran“ bezeichnete und die MÜLLER für das Peritonealepithel hielt. Die Entalmembran liegt noch über der mesodermalen Hülle. Dieses Organe werden also von zwei verschiedenen Zellsorten umwachsen. Diesem Umhüllungsprozeß kommt entscheidende Bedeutung zu, weil die mesodermalen Zellelemente das Ausgangsmaterial für die endgültigen Mycetome liefern, zunächst jedoch als kräftige Hülle verhindern, daß die Symbionten das übrige Körpergewebe besiedeln. Bei *Stenocranus* werden alle Primärmycetome von der Mesodermalzellen umgeben. Bei *Conomelus* dagegen bilden sie nur den Sockel unter dem Primärmycetom der Hefen, umhüllen dieses aber nicht. Die Entalmembran, die auch bei *Conomelus* die Hefen umgibt, hält ab bereits der nächsten Vermehrungsperiode der Symbionten nach der Umrollung nicht mehr stand und zerreißt. Auch die Begleitsymbionten von *Fulgora* und *Cixius* werden nicht von der mesodermalen Hülle eingeschlossen.

Wenn die Hüllschichten das Sammelmycetom allseitig umschließen, beginnen die Zellen dieser Schichten zwischen die Primärmycetome vorzudringen und diese so gegeneinander abzugrenzen. Dieser Prozeß führt zum Zerfall des Sammelmycetoms: Damit ist der Grundaufbau der definitiven Mycetome beendet.

Die Mycetome bestehen nun aus der Entalmembranhülle (beim q-Organ fehlt diese wahrscheinlich), der mesodermalen Hülle, den Mycetocyten der Primärmycetome und den Symbionten. Obwohl dieser Prozeß für die f-Organ nicht ganz geklärt werden konnte, ist bei ihnen zu dieser Zeit ebenfalls der gleiche Aufbau zu bemerken (s. deskriptiven Teil der Arbeit). — Die Hefen dagegen sind von keiner Hülle umgeben.

Die weitere Organdifferenzierung wurde bei *Stenocranus* nur oberflächlich verfolgt, die Bildung des Rektalorgans der Weibchen überhaupt nicht bearbeitet. Jedoch bestätigen die gemachten Beobachtungen die Ergebnisse, die MÜLLER an *Fulgora* und *Cixius* gewann.

Das a-Organ bleibt bis zum Ende der Embryonalentwicklung unpaarig. Die Kerne der Primärmycetome verschwinden bald nach dem Sammelmycetomzerfall. Ob sie jedoch degenerieren oder nur in die mesodermale Hülle aufgenommen werden, war nicht eindeutig feststellbar. — Die Zellen der Hülle bilden die kegelförmigen mycetocytalen Syncytien auf, ihre Kerne bleiben aber im peripheren Plasmasaum unter dem Epithel liegen.

Das x-Organ wird bald nach dem Zerfall des Sammelmycetoms in paarige Teilmycetome zerschnürt. Bei der Aufteilung des Organs in Mycetocyten lassen sich auch in dessen Zentrum Kerne finden, die wahr-

scheinlich mit den Primärmycetomkernen identisch sind. Die Mehrzahl der Hüllzellkerne bleibt ebenfalls direkt unter der Entalmembran liegen.

Das q-Organ verhält sich dagegen völlig anders. Hier wandern nämlich die Hüllzellen sofort nach dem Zerfall des Sammelmycetoms in das Organ ein, entwickeln reichlich Plasma und umhüllen die schnell lang und sehr kräftig schlauchförmig auswachsenden q-Symbionten. Die Hülle des Organs wird erst später, wahrscheinlich vom Peritoneum gebildet. Die Primärmycetomkerne degenerieren.

Die Primärmycetomkerne der Hefemycetocyten degenerieren ebenfalls und werden durch einwandernde Fettgewebszellkerne ersetzt. Bei den f-Organen bleibt ihr Schicksal fraglich.

Wenn man abschließend die Hauptetappen der Embryologie der verschiedenen Symbionten überblickt, bleibt als wichtigste Feststellung, daß sich jede Symbiontenform anders verhält. Vergleichend betrachtet liefert die Embryologie wichtige Hinweise, die auf das Alter der verschiedenen Symbionten schließen lassen.

II. Der phylogenetische Wert der symbiontischen Einrichtungen der Fulgoroiden

1. Allgemeines

Seitdem endosymbiontische Forschung betrieben wird, haben alle Autoren, die eine größere Artenzahl untersuchten, die Verwertbarkeit der Endosymbiose für die Klassifikation der Wirte geprüft (BUCHNER 1925, SCHEINERT 1933, KOCH 1938, MÜLLER 1940, RAU 1943 u. a.). Die diesbezüglich konsequenteste Auswertung unternahm MÜLLER [1949, 1953 (mit BUCHNER, in BUCHNER 1953)], der einen hypothetischen Stammbaum der Zikaden auf Grund der symbiontischen Einrichtungen entwarf. In diesem Stammbaum werden die Familien polyphyletisch abgeleitet. Die Geschichte der phylogenetischen Forschung zeigt jedoch, daß polyphyletische Stammbäume häufig zugunsten monophyletischer aufgegeben worden sind, wenn sich das untersuchte Material vergrößerte.

Auch die meinen Untersuchungen zugrunde liegenden Arten gehören in Familien (Araeopidae, Cixiidae, Issidae), deren Symbiosen MÜLLER (1949, 1953) polyphyletisch abgeleitet hat.

Im folgenden soll nun untersucht werden, ob ein polyphyletischer Fulgoroidenstammbaum auf Grund der Symbiose noch gefordert werden muß.

Die Symbioseforschung versucht zu erklären, wie die verschiedenartigen Symbiontenkombinationen der Wirtsarten entstanden sind. Der Stammbaum der Symbiontenkombination gestattete Rückschlüsse auf die Phylogenese der Wirtsarten. Der Stammbaum der Symbiontenkombinationen muß dem der Wirtsarten entsprechen, sofern die zur Rekonstruktion verwendeten Merkmale homolog sind.

Zur Aufstellung eines Fulgoroiden-Stammbaumes an Hand der endosymbiontischen Einrichtungen können folgende Kriterien herangezogen werden:

1. Homologe symbiontische Einrichtungen.

2. Das Alter der Symbiontenorgane (Aufnahmefolge der Symbionten).

Da homologe symbiontische Einrichtungen rezenter Fulgoroiden-Arten bereits bei ihren Ahnenformen vorhanden gewesen sein müssen, sind sie zur Stammbaumrekonstruktion besonders wichtig.

Der Eiinfektionsmodus sowie die a-, x- und f-Organen sind in den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit homologisiert worden. Die Einbeziehung der Eiinfektion bei der Erstellung des Fulgoroiden-Stammbaumes bedürfte einer besonderen Diskussion. Eine entsprechende Auswertung muß eingehenderen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Wenn man die homologen Organe und alle anderen symbiontischen Wohnstätten der Fulgoroiden einer vergleichenden Betrachtung unterzieht (s. Tabelle 2), liegt die Annahme nahe, daß alle Mycetome auf Fettgewebsbesiedelung zurückzuführen seien und im Laufe der Entwicklung eine Ausbildung durchgemacht hätten (bzw. durchmachen würden), die schließlich zu dem Differenzierungsgrad der a-Organen führte. Das heißt, alle Organe durchliefen während ihrer Phylogenese etwa die Stufen der Tabelle 2. In x Jahren würde also z. B. auch das

Tabelle 2. Haupttypen der Symbiontenunterbringung bei Fulgoroiden

Nr.	Mycetomausbildung					Vorkommen
	Wohnstätten der Symbionten	Verschmelzungsgrad	Organumhüllung	Infektionsformenbildung	Infektionshügel	
1	Fettgewebsbesiedelung	—	—	—	—	<i>Lycorma spec.</i> BUCHNER 1925
2	Mycetom	—	—	—	—	<i>Meenopline Fla.</i> (MÜLLER 1940)
3	Mycetom	Mycetocyten	Ental- membran	—	—	r-Symbionten der Araeopiden
4	Mycetom	Mycetocyten	Epithel	—	—	f-Organen
5	Mycetom	Syncytien	Ental- membran	ja	Rektal- organ	x-Organen
6	Mycetom	Syncytien	Epithel	ja	am Mycetom	a-Organ

r-Organ so differenziert sein (syncytialer Verschmelzungsgrad, Epithelausbildung, Infektionshügel usw.) wie heute das a-Organ. Diese analogen Entwicklungsstufen aller symbiontischen Organe (aromorphotische Analogien nach REMANE 1956), schließen jedoch auch die Möglichkeit einer

unabhängigen Aufnahme z. B. von a-Symbionten in verschiedenen Fulgoroiden-Familien und die analoge Ausbildung dieses Organs nicht aus, so daß in Wirklichkeit die Homologie (der a-, x- bzw. f-Organen) nur vorgetäuscht sein würde.

Gegen eine solche Vermutung sprechen jedoch folgende Fakten:

1. zeigen diese Organe in Lage, Form, Anlage der Infektionshügel usw. sehr viele Gemeinsamkeiten, die, wenn sie polyphyletisch entstanden wären, das Homologieprinzip (nach REMANE 1956) durchbrechen. Am offensichtlichsten ist dies bei den x-Organen. Die komplizierte Embryologie des Rektalorgans ist auf analogen Wegen nicht zu erwarten.

2. müßte die unabhängige Aufnahme z. B. der a-Symbionten durch verschiedene Familien mindestens auf einem Stadium erfolgt sein, in dem sich die Familien noch sehr nahestanden; kürzere Zeiträume dürften zur Differenzierung des Organs nicht genügen.

Die jeweilige Homologie der a-, der x- und der f-Organen ist somit sehr wahrscheinlich.

Weitere Anhaltspunkte zur Stammbaumrekonstruktion ergeben sich aus der Betrachtung des Alters der Symbiontenorgane.

Am Anfang der Entwicklung der Zikaden standen entweder symbiontenfreie oder doch nur monosymbiontische Arten. Die monosymbiontischen Arten nahmen neue Symbionten auf und wurden dadurch di-, tri- bzw. polysymbiont (Vergrößerung der Symbiontenartenzahl). Sehr wahrscheinlich sind aber auch Symbionten im Laufe der Entwicklung wieder eliminiert worden (Verringerung der Symbiontenartenzahl, vgl. MÜLLER 1949.). Lassen sich Kriterien dafür finden, wann die verschiedenen Bakterien und die Hefen als Symbionten aufgenommen worden sind (Alter der Organe), so können die Symbiontenkombinationen voneinander abgeleitet werden (Entwicklungsreihen).

Der verschiedene Differenzierungsgrad der Mycetome (Tabelle 2) kann (im Sinne des Differenzierungsgesetzes) zur relativen Altersbestimmung dienen. Danach hätte das a-Organ als zuerst erworbenes Mycetom zu gelten. Später wurden die x-Organen, die f-Organen und die Organe der Begleitsymbionten aufgebaut. — Diese Vermutungen werden embryologisch dadurch gesichert (für das f-Organ müßte eine diesbezügliche Untersuchung an günstigen Objekten nachgeholt werden; die eigenen Untersuchungen an *Conomelus* gestatten keine Ausdeutung), daß die a-Symbionten immer zuerst und am „elegantesten“ aus dem Symbiontenballen gesondert werden, wenig später folgen die x-Symbionten. Die Begleitsymbionten aber, die nach obigen Darlegungen als jung zu betrachten sind, werden embryologisch zuletzt und verhältnismäßig „primitiv“ gesondert. Daß die a-Symbionten tatsächlich die ursprünglichsten Fulgoroiden-Symbionten sind, beweist schließlich die

Tatsache, daß MÜLLER (1951) bei der von den Systematikern als „lebendes Fossil“ bezeichneten Peloriidiide *Hemiodocus fidelis* EVANS nur a-Organen fand. Für alle bisher untersuchten Familien, die a-, x- und (oder) f-Symbionten zeigen, sind also Ahnenformen mit der Symbiontenkombination $a + x + f$ zu fordern.

Da f-Symbionten bisher noch bei keiner Art innerhalb der Tettigometridae und Laternariidae gefunden worden sind, besteht die Möglichkeit, daß sich diese Familien von den übrigen abgespalten haben als erst a- und x-Symbionten aufgenommen waren. Die Wahrscheinlichkeit dieser Vermutung erhöht sich mit der Zahl der untersuchten Arten (Die Tettigometriden gelten als systematisch abseits stehend!)

Die für die Ahnenformen der Familien geforderte Symbiontenkombination $a + x + f$ ist bisher in den untersuchten Arten nicht gefunden worden, wohl aber kommen die Kombinationen $a + x$ und $x + f$ bei vielen Familien vor (s. MÜLLER 1949). Daraus kann man folgern, daß a- und f-Symbionten einander ausschließen und die a-Symbionten manchmal die f-Symbionten verdrängen bzw. manchmal von den f-Symbionten eliminiert worden sind. Das heißt, daß die hypothetische Grundkombination $a + x + f$ bei der Differenzierung der Familien sofort zu den Kombinationen $a + x$ und $x + f$ aufspaltete.

In diese Grundkombinationen wurden nun verschiedene Begleitsymbionten aufgenommen. So entstehen die in vielen Familien häufigen Reihen $a + x + B_1$, $a + x + B_1 + B_2 + \dots$, oder $x + f + B_1$, usw. Die Begleitsymbionten (B_1 , B_2 usw.) sind jedoch höchstens innerhalb ihrer Entwicklungsreihe homolog. Noch nie sind homologe Begleitsymbionten in einer $a + x$ - und in einer $x + f$ -Reihe zugleich gefunden worden. Der geschilderte Prozeß der Symbiontenaufnahme und die Verzweigung des Stammbaumes innerhalb der entsprechenden Familien der Fulgoroiden ist auf Seite 132 am Beispiel der Familie der Araeopidae dargestellt.

Die Hefen müssen bezüglich ihres Alters als Symbionten besonders besprochen werden.

Nach MÜLLER (1940, 1949) und BUCHNER (1953) ist die Hefebesiedlung innerhalb der Zikaden homolog und bereits vor der Aufspaltung in Fulgoroiden und Cicadoiden erworben worden, d. h., daß die Hefen sehr alte Symbionten sein müßten (Kombination $a + H$). RAU (1943) ist der Meinung, daß die Hefen der Membraciden noch nicht völlig in den Wirtsorganismus eingegliedert sind, also spät erworbene Symbionten darstellen (Hefen z. B. im Hoden!). Nach MÜLLER (1940, 1949) und BUCHNER (1953) sind die Hefen vor allem aus zwei Hauptgründen als sehr alte Symbionten zu betrachten:

1. Hefen kommen als Symbionten in den meisten untersuchten Familien vor.

2. Hefen können als Hauptsymbionten fungieren.

Beide Argumente sprechen aber nicht unbedingt für ein hohes Symbiontenalter, sondern entweder für eine große physiologische Leistungsfähigkeit (die freilich besonders den alten Symbionten zukommen wird) oder für eine große Aggressivität gegenüber anderen Symbionten, die zu deren Elimination führt.

Dafür, daß die Hefen tatsächlich junge, in vielen Familien analog aufgenommene Symbionten sind, sprechen verschiedene Faktoren:

1. Die Hefen besiedeln das Fettgewebe.
2. Die Hefen werden während der Embryologie des Wirtes wie „junge“ Symbionten behandelt.
3. Die Besiedelungstypen der Hefen können bestenfalls innerhalb einer Familie homologisiert werden.

Die Fettgewebsbesiedelung wird von MÜLLER (1940) damit erklärt, daß die Hefen einer Organkonzentration einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen. Dieser Widerstand scheint aber in den lytischen Eigenschaften junger Symbionten begründet zu sein; denn Fettgewebsbesiedelung findet sich ebenso bei symbiontischen Bakterien. Außerdem ist eine organartige Hefeunterbringung bei *Issus dilatatus* bekannt und der syncytiale Besiedelungstyp der Araeopiden führt ebenfalls bereits zu deutlich organartigen Konzentrationen. Wenn die Hefen alte und homologe Symbionten sind, bleibt schwer verständlich, warum nicht in allen Familien und Arten bereits eine Organkonzentration erreicht ist. — Die Embryonalentwicklung der symbiontischen Einrichtungen zeigt außerdem, daß sich die Hefen bei der Symbiontensonderung wie andere Begleitsymbionten verhalten. Die „alten“ $a + x$ -Symbionten zeigen einen gänzlich anderen Sonderungsmodus. Bei der Bildung der definitiven Mycetome verhalten sich die Hefen ebenfalls wie junge Symbionten, ihre Primärmycetome z. B. werden nicht von einer mesodermalen Hülle umgeben.

Die Hefen der Fulgoroiden können demnach erst als Symbionten in verschiedene Familien aufgenommen worden sein, als die $a + x$ - und die $x + f$ -Reihen schon bestanden. Wo a - oder x -Bakterien mit Hefen als Symbionten zusammen vorkommen, handelt es sich also nicht um „urtümliche Symbiontenkombinationen“ (MÜLLER 1949). Hefen scheinen auch jetzt noch in vorhandene Symbiontenkombinationen aufgenommen zu werden, wofür die *Jassidaeus*-Kombination $X + f + r + H$ zu sprechen scheint. Sind Hefen in den Wirtsorganismus eingebürgert, so eliminieren sie die vorhandenen Bakterien bis auf die f -Symbionten. Mit diesen zusammen bilden sie die häufigste Symbiontenkombination (42%) der Fulgoroiden überhaupt.

Auch für Aphiden und Coccinen wurden neuerdings (BUCHNER 1958) die Hefen in bestimmten Kategorien als junge Symbionten bewertet.

Die „Hefeinvasion“ scheint demnach nicht nur bei Fulgoroiden verbreitet zu sein.

Zwangsläufig ergibt sich nun jedoch die Frage, warum die Hefeinvasion erst in phylogenetisch junger Zeit einsetzt und nicht bereits mit der Aufnahme der α -Symbionten beispielsweise. Für diese Verhaltensweise kann man zwei Ursachen annehmen: 1. Ehe ein Wirt Hefen als Symbionten aufnehmen kann, müssen seine Abwehrkräfte soweit entwickelt sein, daß diese nicht pathogen wirken können. Diese Resistenz wird offenbar erst erworben, wenn eine symbiontische Eingliederung von Bakterien vorausgegangen ist. 2. Möglicherweise sind aber auch die Hefen erst in jüngster Zeit physiologisch so leistungsfähig, daß sie den Bakterien überlegen sind. Arten, die sehr früh Hefen aufgenommen haben, verloren ihre symbiontischen Bakterien (toxische Wirkung der Hefen gegenüber Bakterien), die symbiontischen Hefen vermochten aber deren Leistungen gegenüber dem Wirt nicht völlig zu ersetzen, so daß diese Arten im Selektionsprozeß mit Arten die nur symbiontische Bakterien besaßen, unterliegen mußten.

Diese allgemeinen Betrachtungen über die Möglichkeit der Rekonstruktion eines Fulgoroiden-Stammbaumes an Hand der symbiontischen Einrichtungen sollen im folgenden Abschnitt am Beispiel der Araeopidae konkretisiert werden.

Nach dem hier Dargelegten ergibt sich,

1. daß die Rekonstruktion der Phylogese der Fulgoroiden an Hand der symbiontischen Einrichtungen zu einem monophyletischen Stammbaum führt,

2. daß die phylogenetische Forschung mit Hilfe der Symbiose auf der Anwendung bekannter Methoden der Phylogenetik beruht, insbesondere auf der Homologieforschung und dem Differenzierungsgesetz.

2. Der phylogenetische Wert der Araeopidensymbiose

Von der Familie der Araeopiden sind nunmehr 76 Arten auf ihre Symbiose untersucht worden, davon 45 einheimische und 31 brasilianische. Die 45 untersuchten einheimischen Arten entfallen auf 18 von 19 Gattungen (Gattungszusammenstellung nach HAUPT 1929), die brasilianischen Arten konnten zuerst nicht näher bestimmt werden und sind deshalb von MÜLLER nur mit Buchstaben gekennzeichnet worden, die ihre mutmaßliche Zugehörigkeit zu den Unterfamilien bzw. Gattungen ausdrücken.

Die bei den Araeopiden bisher festgestellten Symbiontenkombinationen zeigt Tabelle 3. Die homologen Organe sind in dieser Tabelle zusammengefaßt.

Die x-Organen bilden die Homologiebrücke für die zwei sich sonst durch den Besitz von a- oder f-Organen ausschließenden Reihen.

Von den mindestens acht verschiedenen Symbiontenorganen der Araeopiden sind drei, nämlich die jeweils a-, x- und f-Organen innerhalb der gesamten Fulgoroiden homolog. Somit lautet die Symbiontenkombination der Proaraeopiden $a + x + f$. Diese Kombination zerfiel durch wechselseitige Elimination der a- und f-Symbionten zu den Symbiontenkombinationen $a + x$ und $x + f$, welche jeweils zu Ausgangs-

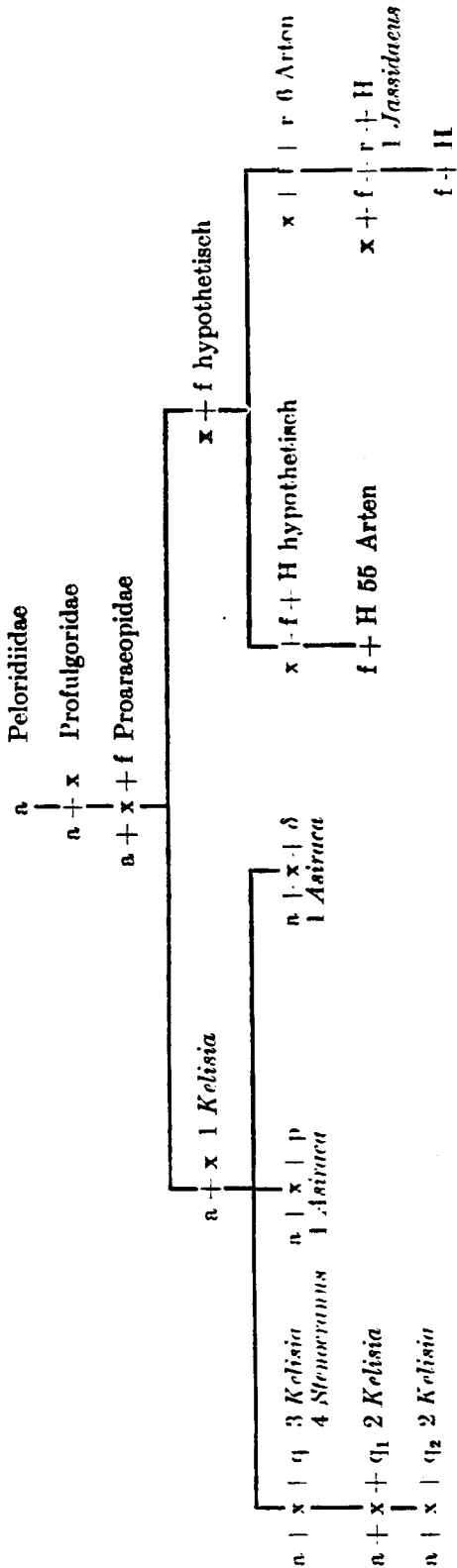
Tabelle 3. Symbiontenkombinationen der Araeopiden

Nr.	Symbiontenkombinationen	Artenzahl	%	Symbiontenzyklus	%
1	$a + \overline{X}$	1	1,3	disymbiont	
2	$a + \overline{X} + \delta$	1	1,3	trisymbiont	25,0
3	$a + \overline{X} + p$	1	1,3		
4	$a + \overline{X} + q?$	7	9,2		
5	$a + \overline{X} + q_1$	2	2,7		
6	$a + \overline{X} + q_2$	2	2,7		
7	$\overline{X} + f + r$	6	7,8		
8	$\overline{X} + f + r + H$	1	1,3	tetrasymbiont	1,3
9	$f + H$	55	72,0	disymbiont + Nr. 1 =	73,3

kombinationen getrennter Entwicklungsreihen (a- und f-Reihe) wurden. In diese Anfangskombinationen beider Entwicklungsreihen wurden analog neue Symbionten (Begleitsymbionten) aufgenommen und dadurch zum Teil vorhandene Symbionten eliminiert. Die Arten der a- und der f-Reihe haben also frühzeitig verschiedene Entwicklungsrichtungen eingeschlagen. Homologe Merkmale, die Arten der a-Reihe mit Arten der f-Reihe verbinden, entstammen den gemeinsamen Ahnen mit der Symbiontenkombination $a + x + f$. Die x-Organen bilden die Homologiebrücken zwischen den beiden getrennten Reihen.

Die Vorstellungen über die Ableitung und Aufspaltung der Symbiontenkombinationen werden in einer schematischen Darstellung zusammengefaßt. In der a-Reihe repräsentiert *Kelisia punctulum* noch den primitiven (sekundär) disymbiontischen Typ ($a + x$). In diese Symbiontenkombination wurden von *Asiraca clavicornis* p-Symbionten, von der Asiracine As (MÜLLER 1940) δ -Symbionten und von *Kelisia*- (bzw. *Stenocranus*-) Arten q-Symbionten aufgenommen.

Es ist selbstverständlich, daß die Ableitung einer Symbiontenkombination von einer anderen, z. B. $a + x + q$ von $a + x$ nicht bedeutet, daß etwa die rezenten *Stenocranus*-Arten ($a + x + q$) von der rezenten *Kelisia punctulum* ($a + x$) abstammen.



Schemm. Hypothetische Ableitung der Symbiontenkombinationen und Stammbaum der Araeopiden. Erklärungen im Text

Die *Kelisia*-Arten mit der Kombination $a + x + q_1$ sind von Arten mit der Kombination $a - x + q$ hergeleitet worden, da angenommen werden kann (vgl. Abschnitt DI 2c), daß die q_1 -Symbionten die q -Symbionten eliminiert haben. Für diese Hypothese spricht, daß die q_1 -Symbionten wenig involutiert und die Mycetocyten plasmaarm sind, während die stärker involutierten q -Symbionten in Wirtsplasmavakuolen liegen, wahrscheinlich also bereits engere Beziehungen zum Wirt besitzen. Es kann trotzdem nicht als entschieden gelten, daß eine Ableitung der Kombination $a + x + q_1$ direkt von $a - x$ (ohne $a + x + q$ -Zwischenstufe) falsch ist und somit bleibt die Homologie der q - und q_1 -Organe doch fraglich.

Sicherer ist die Homologie der q_1 - und q_2 -Organe und somit die Ableitung der Kombination $a + x + q_2$ von $a + x + q_1$ bzw. umgekehrt.

Als Anfangsglieder der f-Reihe sind Arten mit der Kombination $x + f$ zu fordern. Bei den Araeopiden ist diese Symbiontenkombination bisher nicht gefunden worden, aber bei der Untersuchung weiterer Arten zu erwarten.

Über die weitere Entwicklung der f-Reihe erlaubt der bisherige Stand der Untersuchungen nur wenige Aussagen.

Da die Homologie der Hefen innerhalb der Familie nicht

gesichert ist, kann ein Teil der Arten mit der Kombination $H + f$ sich direkt von $x + f$ besitzenden Vorfahren ableiten, wenn man H -Aufnahme und x -Elimination annimmt. Die brasilianischen Arten und *Jassidaeus* haben jedoch sicherlich einen anderen Entwicklungsweg durchlaufen. Ahnenformen dieser Arten nahmen r -Symbionten auf, *Jassidaeus* zusätzlich (und wahrscheinlich erst später) H -Symbionten. Auch in diesem Entwicklungsweig ist nach $x + r$ -Elimination durch die Hefen eine $f + H$ -Kombination im Laufe der weiteren Entwicklung wahrscheinlich.

Die Endosymbioseforschung erlaubt bisher keine Aussagen darüber, ob beide aufgezeigten Wege (vgl. Schema) verwirklicht worden sind und welche Arten welchen Weg eingeschlagen haben.

Möglicherweise bieten eingehendere symbiontische Untersuchungen Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage und helfen die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten mit der Symbiontenkombination $H + f$ klären.

Die Art der Unterbringung der Hefen — mycetocytär oder syncytial — kann schwerlich zur Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen verwendet werden, da sich dieses Merkmal vermutlich in verschiedenen Gattungen parallel entwickelt und teilweise innerhalb einer Art schwankt. Die Eiinfektion, der „gleitende Infektionstyp“ scheint überall dort aufzutreten, wo Hefen als Symbionten vorkommen und bietet somit ebenfalls kaum Anhaltspunkte zur Klassifikation. Allerdings könnte sich die verschiedene Anlage des Oocytenhohlraums zur Symbiontenaufnahme als Klassifikationsmerkmal erweisen.

Die im Schema dargestellten, an Hand der Endosymbiose gewonnenen Hypothesen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Araeopiden-Arten bedürfen der Überprüfung, Ergänzung und Berichtigung durch weitere symbiontische Untersuchungen, vor allem aber durch die Ergebnisse anderer Arbeitsrichtungen (z. B. Chitinmorphologie, vergleichende Anatomie anderer Organe, Physiologie, Verhaltensforschung usw.). Die Endosymbioseforschung vermag keinesfalls allein die Phylogenese der Araeopiden zu klären und kann auch nur dort verwandtschaftliche Beziehungen feststellen, wo gesicherte Homologien vorliegen (z. B. q -Organe bei *Kelisia* und *Stenocranus*, r -Organ bei *Jassidaeus* und brasilianischen Arten). Weitere Aussagen bleiben letztlich Spekulationen. In diesem Sinne will auch das gegebene Beziehungsschema gelesen werden.

Zusammenfassung

1. Die symbiontischen Einrichtungen von 32 Fulgoroiden-Arten wurden untersucht. Der Hauptanteil der untersuchten Arten entfällt

auf die Familie Araeopidae (26 Arten). Die übrigen Arten gehören zu den Familien Cixiidae (3), Tropicuchidae (1) und Issidae (2).

2. Alle untersuchten Arten beherbergen Symbionten. 20 Arten sind disymbiont, 11 Arten sind trisymbiont, eine Art ist tetrasymbiont.

3. Von den Symbionten der untersuchten Arten waren drei Bakterienformen noch nicht beschrieben: Ein akzessorischer Symbiont im a-Organ von *Trypetimorpha fenestrata* (A_T -Symbiont) und zwei Begleitsymbionten bei Arten der Gattung *Kelisia* (q_1 - und q_2 -Symbionten).

4. Die von früheren Autoren eingeführte Gliederung der Symbionten in Haupt-, Neben-, Begleit- und akzessorische Symbionten spiegelt nicht das Alter der Symbionten wider, sondern nur deren Verbreitung und die Wechselbeziehungen mit anderen Symbionten.

5. Die a-, x- und f-Mycetome sind innerhalb der gesamten Fulgoroiden homolog. Die Besiedelung des Fettgewebes durch Hefen kann nicht homologisiert werden.

6. Von *Conomelus limbatus* (Symbiontenkombination $H + f$) und *Stenocranus minutus* (Symbiontenkombination $a + x + q$) wurde die Embryonalentwicklung der symbiontischen Einrichtungen untersucht. Besondere Aufmerksamkeit galt dem Verhalten der verschiedenen Symbionten während der Eientwicklung.

7. Die Embryonalentwicklung der symbiontischen Einrichtungen verläuft in sechs Hauptstadien. Innerhalb dieser Etappen werden die verschiedenen Symbionten (a, x, q, H) vom Wirt nicht gleichartig behandelt. Unterschiede zwischen den Symbionten zeigen sich vor allem im Stadium der Symbiontensonderung und während der Differenzierung der definitiven Symbiontenorgane.

8. Aus den Unterschieden in der Behandlung der Symbionten durch den Wirt während der Embryonalentwicklung lassen sich Schlußfolgerungen auf das Alter der Symbionten ziehen.

9. An Hand der Ergebnisse wurde die Verwendbarkeit symbiontischer Einrichtungen zur Rekonstruktion der Phylogenese der Fulgoroiden untersucht. Die Rekonstruktion der Phylogenese der Fulgoroiden führt zu einem monophyletischen Stammbaum.

10. Die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen und embryologischen Untersuchungen zeigen, daß die a-Symbionten die ältesten in Fulgoroiden lebenden Mikroorganismen sind (Bestätigung der Ansichten von H. J. MÜLLER 1951). Ihnen folgen die x-Symbionten und die f-Symbionten. Diese Symbiontenkombination ($a + x + f$) bestand vermutlich schon vor der Aufsplitterung der Fulgoroiden in die rezenten Familien (Ausnahme = Tettigometridae eventuell Laternariidae).

11. Die Hefen können nur als junge Symbionten gelten. Sie sind von verschiedenen Familien unabhängig erworben.

12. Die Entwicklung der rezenten Symbiontenkombinationen der Araeopiden aus der Kombination $a + x + f$ wird diskutiert. Die Kombination $a + x + f$ zerfiel in die Kombinationen $a + x$ und $x + f$, die zu den Ausgangskombinationen getrennter Entwicklungsreihen (a- und f-Reihe) wurden. Analog wurden in beiden Reihen neue Symbionten in die Ausgangskombinationen aufgenommen. In der f-Reihe führte die Aufnahme der Hefen zur Elimination bereits vorhandener Symbionten (x, vermutlich auch r), nur die f-Symbionten wurden nicht verdrängt.

Liste der Abkürzungen

<i>a</i>	a-Organ bzw. a-Symbionten	<i>Is</i>	Intersegmentalmuskel
<i>Am</i>	Amnion	<i>Mes</i>	Mesodermstreifen
<i>An</i>	Amnionhöhle	<i>Mk</i>	Mycetocytenkern
<i>Dae</i>	Darmepithel	<i>Msk</i>	Kern der mycetocytalen Syncytien
<i>Dos</i>	Dotterschollen	<i>o</i>	o-Symbionten bzw. o-Organ
<i>Emb</i>	Embryo	<i>out. env.</i>	äußere Hüllzellschicht
<i>En</i>	Entalmembran	<i>Pl</i>	Plasma
<i>End</i>	Enddarm	<i>Plstr</i>	Plasmastrahlung
<i>Ep</i>	Epithel	<i>q₁</i>	q ₁ -Symbionten bzw. Organ
<i>epaH</i>	epithelartige Hülle	<i>q₂</i>	q ₂ -Symbionten bzw. Organ
<i>Epzk</i>	Epithelzellkerne	<i>r</i>	r-Symbionten bzw. Organ
<i>f</i>	f-Organ	<i>Re</i>	Rektalorgan
<i>Fe</i>	Fettgewebszellen	<i>Sam</i>	Sammelmycetom
<i>He</i>	Hefen	<i>Ser</i>	Serosa
<i>HSy</i>	Hohlraum zur Symbiontenaufnahme	<i>Sy</i>	Symbionten
<i>Hzk</i>	Hüllzellkern	<i>Syb</i>	Symbiontenballen
<i>env.</i>	innere Hüllzellschicht	<i>Va</i>	Valvula
<i>Inf</i>	Infektionshügel	<i>Vit</i>	Vitellophagen
		<i>x</i>	x-Symbionten bzw. x-Organ

Literatur

- ASCHNER, M.: Experimentelle Untersuchungen über die Symbiose der Kleiderlaus. *Naturwissenschaften* 20 (1932).
- ASCHNER, M., u. E. RIES: Das Verhalten der Kleiderlaus bei Ausschaltung ihrer Symbionten. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 26 (1933).
- BEIER, M.: Homoptera, Cicadina in KÜCKENTHAL-KRUMBACH. In *Handbuch der Zoologie*, Bd. 4, II/2. *Insecta* 3. 1928.
- BISCHOFF, U.: Die postembryonale Entwicklung der Gonaden und symbiontischen Einrichtungen von *Calligypona pellucida* F. (Homoptera-Cicadina). Diss. der Math.-nat. Fak. der Freien Univ. Berlin 1955.
- BUCHNER, P.: Studien an intrazellulären Symbionten. I. Die intrazellulären Symbionten der Hemipteren. *Arch. Protistenk.* 26 (1912).

- BUCHNER, P.: Rassen und Bakterioidbildung bei Hemipterensymbionten. Biol. Zbl. 42 (1922).
- BUCHNER, P.: Studien an intrazellulären Symbionten. V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4 (1925).
- BUCHNER, P.: Studien an intrazellulären Symbionten. VII. Die symbiontischen Einrichtungen der Rüsselkäfer. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1933).
- BUCHNER, P.: Symbiose und Anpassung. Nova Acta Leop., N.F. 8, 52 (1940).
- BUCHNER, P.: Historische Probleme der Endosymbiose der Insekten. T. Entomol. 95 (1952).
- BUCHNER, P.: Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Bas. 1953.
- BUCHNER, P.: Eine neue Form der Endosymbiose bei Aphiden. Zool. Anz. 16 H. 11/12 (1958).
- DLABOLA, J.: Křiží Homoptera in Fauna ČSR. Sv. 1, Praha 1954.
- EICHLER, W.: Behandlungstechnik parasitärer Insekten. Leipzig 1952.
- FINK, R.: Morphologische und physiologische Untersuchungen an intrazellulären Symbionten von *Pseudococcus citri* Risso. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 41 (1955).
- HAUPT, H.: Neueinteilung der Homoptera-Cicadina nach phylogenetisch zu wählenden Merkmalen. Zool. Jb., Abt. System. Ökol. u. Geogr. 58 (1929).
- HEYMONS, R.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Leop. Carol. Akad. 74 (1899).
- HUGER, A.: Experimentelle Untersuchung über die künstliche Symbiontenelimination bei einigen Vorratsschädlingen *Rhizopertha dominica* F. (Bostrychidae) und *Oryzaephilus surinamensis* L. (Cucujidae). Diss. München 1956.
- KOCH, A.: Die Symbiose von *Oryzaephilus surinamensis* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 23 (1931).
- KOCH, A.: Über das Verhalten symbiontenfreier Sitodreparlarven. Biol. Zbl. 53 (1933).
- KOCH, A.: Über künstlich symbiontenfrei gemachte Insekten. Verh. dtach. zool. Ges. 35 (1933).
- KOCH, A.: Die intrazelluläre Symbiose von *Mastotermes darwiniensis* FRAGGOTT. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 34 (1938).
- KOCH, A.: Neuere Ergebnisse auf dem Gebiete der experimentellen Symbioseforschung. T. Entomol. 95 (1952).
- KOCH, A.: Das Verhältnis zwischen Symbiont und Wirt. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Erlangen 1955.
- KOTTER, L.: Bakteriologische und mikrochemische Untersuchungen an der Magenscheibe von *Pediculus vestimenti* BURM. Arch. Mikrobiol. 23 (1955).
- KUNTZE, H. A.: Die Zikaden Mecklenburgs, eine faunistisch-ökologische Untersuchung. Arch. Naturg., N.F. 6 (1937).
- LILIENSTERN, M.: Beiträge zur Bakteriensymbiose der Ameisen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1932).
- MILLER, A.: *Embryonic membranes, yolkcells, and morphogenesis of stonefly *Pteronarcys proteus*. Ann. entomol. Soc. Amer. 33 (1940).
- MÜLLER, H. J.: Die Symbiose der Fulgoroiden (Homoptera-Cicadina). Zoologica 98 (1940).

- MÜLLER, H. J.: Formende Einflüsse des tierischen Wirtsorganismus auf symbiontische Bakterien. *Forsch. Fortschr.* 18 (1942).
- MÜLLER, H. J.: Zur Systematik und Phylogenie der Zikaden-Endosymbiosen. *Biol. Zbl.* 68 (1949).
- MÜLLER, H. J.: Über das Schlüpfen der Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha) aus dem Ei. *Zoologica* 37 (1951).
- MÜLLER, H. J.: Über die intrazelluläre Symbiose der Peloriidiide *Hemiodocus fidelis* EVANS (Homoptera *Coleorrhyncha*) und ihre Stellung unter den Homoptersymbiosen. *Zool. Anz.* 146 (1951).
- RAU, A.: Symbiose und Symbionterwerb bei den Membraciden (Homoptera Cicadina). *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 39 (1943).
- REMANE, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl. Leipzig 1956.
- RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart 1947.
- RESÜHR, B.: Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien. VI. Zur Morphologie und Protoplasmatik der bakteroiden Symbionten einiger Homopteren (*Philaenus spumarius* L., *Cicadella viridis* L. und *Pseudococcus citri* RISSO). *Arch. Mikrobiol.* 9 (1938).
- RICHTER, G.: Untersuchungen an Homopteren-Symbionten. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 10 (1928).
- RIES, E.: Endosymbiose und Parasitismus. *Z. Parasitenk.* 6 (1933).
- RIES, E.: Über den Sinn der erblichen Insektensymbiose. *Naturwissenschaften* 23 (1935).
- RIES, E. u. M. GERSCH: *Biologie der Zelle.* Leipzig 1953.
- ROMEIS, B.: *Mikroskopische Technik,* 15. Aufl. München 1948.
- SANDER, K.: The early embryology of *Pyrilla perpusilla* WALKER (Homoptera), including some observations on the later development. *Aligarh. Muslim Univ. Publ. (Zool. Ser.)* 1956.
- SCHNEINERT, W.: Symbiose und Embryonalentwicklung bei Rüsselkäfern. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 27 (1933).
- SCHÖLZEL, G.: Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. *Z. Parasitenk.* 9 (1937).
- SCHWARTZ, W.: Untersuchungen über die Pilzsymbiose der Schildläuse (Lecaniinen). *Biol. Zbl.* 44 (1924).
- SCHWARZ, W.: Neue Untersuchungen über die Pilzsymbiose der Schildläuse (Lecaniinen). *Arch. Mikrobiol.* 3 (1932).
- SCHWARTZ, W.: Untersuchungen über die Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien. IV. *Arch. Mikrobiol.* 6 (1955).
- SLIFER, u. KING: *aus EICHLER 1952.
- STAMMER, H. J.: Die Verbreitung der Endosymbiose bei den Insekten. *T. Entomol.* 95 (1952).
- STRÜBING, H.: Über Beziehungen zwischen Ovidukt, Eiablage und natürlicher Verwandtschaft einheimischer Delphaciden. *Zool. Beitr. N.F.* 2, H. 2/3 (1956).
- ŠULC, K.: Über die Biologie der Hefepilze und ihre Symbiose mit den Insekten. *Sborn. přírodověd. společn. v M. Ostravě* 2 (1923).
- ŠULC, K.: De la symbiose intracellulaire chez les Fulgoroides. *Soc. Biol.* 92, 1059 (1924).

138 ARMIN ERMISCH: Untersuchungen über die Endosymbiose der Fulgoroiden

ŠULC, K.: Intrazelluläre Symbiose bei den Fulgoroiden (Homoptera). Publ. biol. Ecole vet. Brno 3 (1924).

WAGNER, W.: Beitrag zur Phylogenie und Systematik der Cicadellidae (Jassidae) Nord- und Mitteleuropas. Soc. Sci. Fenn., Commentationes Biol. 12/2 (1951).

WAGNER, W.: Die Bewertung morphologischer Merkmale in den unteren taxonomischen Kategorien, aufgezeigt an Beispielen aus der Taxonomie der Zikaden. Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 53 (1955).

WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde, 3. Aufl. Stuttgart 1954.

Die mit * gezeichneten Literaturangaben lagen nicht im Original vor.

ARMIN ERMISCH, Zoologisches Institut, Leipzig C1, Talstraße 33