

Dormanzformen mitteleuropäischer Zikaden

W. WITSACK

Abstract

Auchenorrhyncha species survive unfavourable environmental conditions (decrease and/or cessation of the development) in species-specific hibernating stages (as eggs, nymphs or adults) in dormancy. In 21 species the types of dormancy, the voltinism, the hibernating stage and the conditions of induction and termination are compiled.

The dormances of these 21 Auchenorrhyncha species of Central Europe are ordered into a system of five dormancy forms (cf. WITSACK 1981, modified according to MÜLLER): 1. quiescence, 2. oligopause, 3. eudiapause, 4. parapause, 5. hyperpause. The conditions of induction and termination of these dormancies are described. Depending on the dormancy type, the conditions of induction are photoperiod (short day) or temperature (coolness), the terminating conditions are in most cases the temperature (coolness), rarer the photoperiod. The parapause begins obligatory without induction through environmental factors. 13 species

are monovoltine, 6 species bivoltine and two species can be optionally mono- or bivoltine. In 15 species egg dormancy was recognized, in 3 species larval dormancy and in 5 species ovarial dormancy. In some cases simultaneous or successive dormancies were observed in addition to the main dormancy form. As egg dormancies especially second parapauses, eudiapauses or oligopauses were shown, as larval dormancies only quiescences or oligopauses and as ovarial dormances oligopauses or parapauses. Until now, evidence of hyperpauses in Auchenorrhyncha are missing.

1. Einleitung

Zikaden sind durch ihre phytosuge Ernährungsweise direkt von ihren Wirtspflanzen abhängig. Damit sind die Hauptentwicklungszeiten zumeist auf die Vegetationsperiode beschränkt. Die im Winter wirkenden pessimale abiotischen Lebensbedingungen wirken sich sowohl auf die Zikaden wie auch die

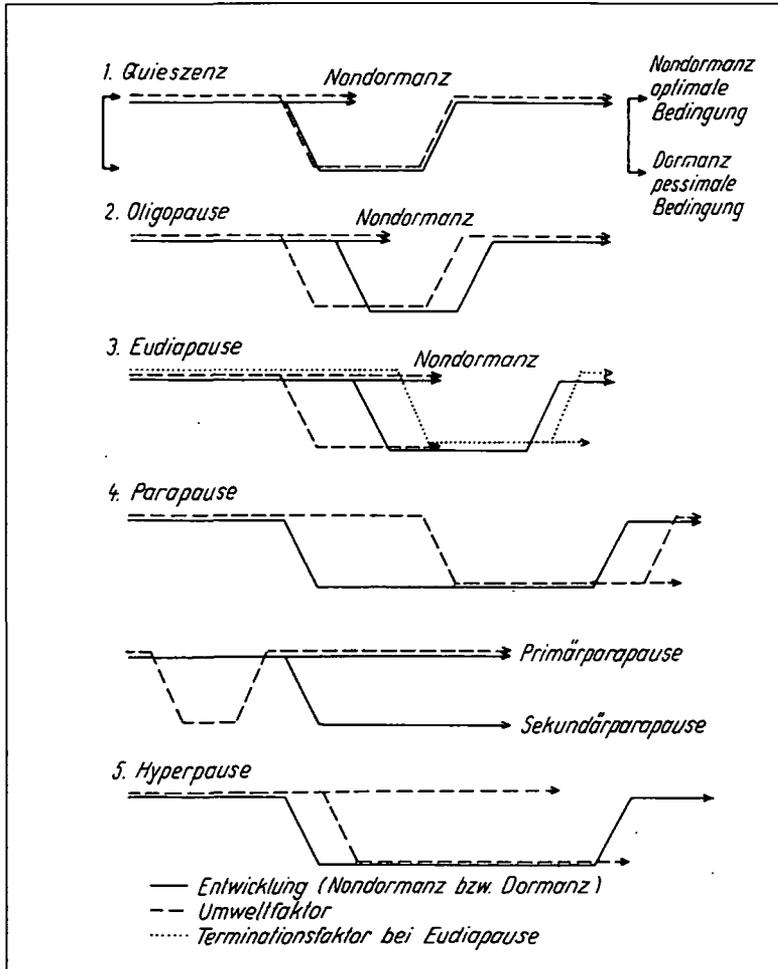


Abb. 1: Schema des Verlaufs der Entwicklung (ausgezogene Linien) und der als Induktions- und Terminationsfaktoren wirkenden Umweltfaktoren (gestrichelt oder punktiert) bei den fünf Dormanzformen (aus WITSACK 1981, z.T. in Anlehnung an MÜLLER 1970).

Abszisse: Zeit; **Ordinate:** oberes Niveau: Dormanz bzw. pessimale Valenz des induzierenden bzw. terminierenden Faktors. - Bei Quieszenz, Oligopause und Eudiapause ist auch die mögliche Nondormanzentwicklung dargestellt.

Wirtspflanzen entwicklungshemmend bzw. mortalitätsfördernd aus. Um diese Zeiten in unseren Breiten zu überstehen, haben die Zikaden – wie auch die meisten anderen Insektenarten – Überlebensmechanismen entwickelt, die ein Überdauern der winterlichen Bedingungen gewährleisten. Dies führte dazu, dass die am besten angepassten Entwicklungsstadien den Winter mit geringer Mortalität überdauern können. Weniger gut an die winterlichen Bedingungen angepasste Stadien der Arten würden den Winter nicht überleben. Durch selektive Vorgänge haben sich offenbar so die verschiedenen artspezifisch festgelegten

Überwinterungsstadien herausgebildet, also die Imaginal-, Larval- und Eiüberwinterer.

2. Dormanzstadien

Das wohl am geeignetsten erscheinende Überwinterungsstadium scheint das Eistadium zu sein, da es relativ unabhängig von einer Nahrungsaufnahme und damit vom Zustand der Wirtspflanzen ist. Dies konnte MÜLLER (1980, siehe auch WITSACK 1989) bei der Analyse der Zikaden des Leutratals bei Jena auch zahlenmäßig gut dokumentieren. Auf den untersuchten Kontrollflächen befanden sich unter den Arten im Durchschnitt etwa 55 % Eiüberwinterer und jeweils ca. 17 % Larval- bzw. Imaginalüberwinterer. Durch verschiedene physiologische Adaptationsmechanismen an winterliche Bedingungen (z. B. Verringerung des Wassergehaltes bzw. Einlagerung gefrierhemmender Stoffe) bzw. Ansammlungen von Reservestoffen gelingt es offenbar recht gut, die Überwinterungsfähigkeit des Eistadiums zu erhöhen. Die überwinternden Imagines und Larven anderer Arten können durch Verringerung der Bewegungs- und Stoffwechselaktivität und durch weitere Adaptationen ebenfalls den Winter als besonderes ökologisches Ereignis überstehen. Für die bezüglich ihrer Dormanz untersuchten mitteleuropäischen Arten sind die Dormanzstadien in Tab. 2 dargestellt.

3. Induktion und Termination

Die Überdauerung ungünstiger Umweltbedingungen durch Dormanz ist in Mitteleuropa an einer Anzahl von Zikadenarten untersucht worden. Dabei hat sich ergeben, dass diese Dormanzen zumeist durch verschiedene, aber artspezifisch determinierte Umweltfaktoren gesteuert werden, die als Induktions- bzw. Terminationsfaktoren wirken. Die Induktions- und Terminationsfaktoren dieser Arten werden in Tab. 2 genannt.

3.1 Induktion

Die Dormanz kann entweder durch bestimmte Umweltfaktoren (Induktionsfaktoren) induziert werden oder genetisch vorgegeben sein und daher von der Umwelt quasi unabhängig (obligatorisch) eintreten. Nach der Induktion erfolgt die Realisierung (Mani-

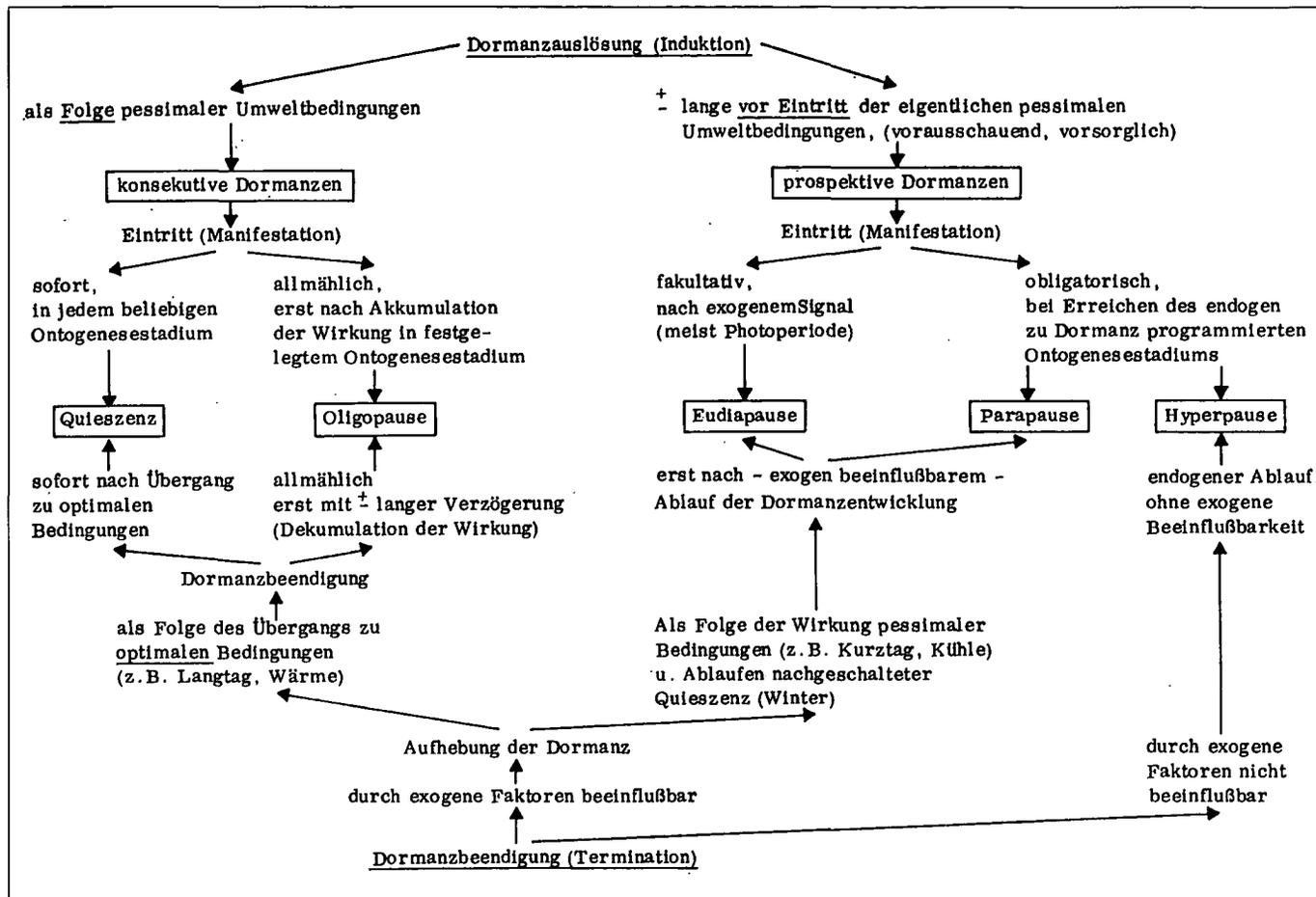
festation) der Dormanz. Diese kann sich zeitlich gesehen entweder direkt oder verzögert einstellen (konsekutive bzw. prospektive Dormanzen).

3.2 Termination

Bei Einsetzen der Dormanz spielen bestimmte Umweltfaktoren (wie z. B. Kühle)

MÜLLER (1966, 1970, 1976a, 1976b) begründet, später modifiziert (WITSACK 1981, MÜLLER 1992) und direkt oder modifiziert inzwischen vielfach für die verschiedenen Insektengruppen angewendet (vgl. Zusammenstellung bei MÜLLER 1992).

Das modifizierte System der Dormanzen enthält fünf Dormanzformen (vgl. WITSACK 1981):



als Terminationsfaktoren eine bedeutende Rolle. Durch das Wirken dieser Umweltfaktoren ist eine Beendigung der Dormanz, die Termination, nach einer bestimmten Wirkungszeit möglich.

4. System der Dormanzformen

Die auf dem ersten Blick verwirrend erscheinende Vielzahl an Dormanzphänomene erforderte eine Ordnung bzw. Systematisierung in einem System der Dormanzformen. Ein ökologisch orientiertes System der Dormanzformen geht von den Induktions- und Terminationsmechanismen aus. Es wurde von

1. Quieszenz
2. Oligopause
3. Eudiapause
4. Parapause
5. Hyperpause

Die ersten beiden Formen (vgl. Tab. 1, Abb. 1), Quieszenz und Oligopause, sind konsekutive Dormanzen, d.h. sie folgen unmittelbar (Quieszenz) oder verzögert (Oligopause) dem sich verändernden Umweltfaktor. Sie treten also gewöhnlich nach Verschlechterung der Umweltbedingungen ein. Die übrigen drei Dormanzen sind prospektive Dormanzformen. Sie beginnen also „vorausschauend“, da

Tab. 1: Bestimmungsschlüssel der Dormanzformen von der Induktion (von oben) bzw. von der Termination (von unten) ausgehend (aus WITSACK 1985, ergänzt nach MÜLLER)

sie bereits vor Beginn des Wirkens pessimaler Bedingungen eintreten. Dabei wirkt bei den Eudiapausen ein Umweltfaktor (zumeist die Photoperiode) als Signalfaktor. Bei Parapause und Hyperpause beginnt die Dormanz praktisch obligatorisch, d.h. ohne einen exogenen Signalgeber.

4.1. Quieszenz

Die Quieszenz zeichnet sich dadurch aus, dass die Manifestation praktisch ohne Verzögerung und direkt nach dem Einwirken ungünstiger Bedingungen eintritt (vgl. Tab. 1, Abb. 1). Ursache (Umweltfaktor) und Wirkung (Dormanz) sind unmittelbar verbunden. Dadurch ist eine physiologische Adaptation an die pessimalen Bedingungen (z. B. das Ansammeln von Reservestoffen bzw. Erhöhung der Frostresistenz) zumeist nicht möglich. Überwinterung durch Quieszenz führt deshalb gewöhnlich zu hohen Mortalitätsraten.

Mit dem Übergang des pessimalen Faktors (z. B. Kühle) in den für die Entwicklung wieder optimalen Bereich (Normaltemperaturen) setzt sich die Entwicklung unverzögert fort.

Als Induktionsfaktoren können verschiedene abiotische Faktoren (z. B. Temperatur, Photoperiode, Feuchtigkeit) oder auch die Nahrung in Betracht kommen. Für mitteleuropäische Zikaden bedeutsam sind offenbar die thermisch und hygrisch bedingten Quieszenzen.

4.1.1 Thermische Quieszenz

Diese durch Temperaturen in pessimalen Bereichen verursachten Quieszenzen sind wohl die häufigsten Dormanzen mitteleuropäischer Zikaden. Die direkte Reduktion der Entwicklungsgeschwindigkeit durch Kühle (Q 10-Regel) ist bereits ein solcher Quieszenz-Effekt, der experimentell an verschiedenen Arten nachgewiesen werden konnte (vgl. WITSACK 1985).

Als Überwinterungsdormanz spielt eine thermische Quieszenz z. B. bei *Euscelis incisus* eine Rolle (MÜLLER 1981, WITSACK 1991). Es bleiben sowohl die Eier als auch die Larven unter Kühlebedingungen in Dormanz. In normalen Wintern und günstigen klimatischen

Lagen vermag diese Art dadurch erfolgreich zu überwintern. Populationsökologische Untersuchungen (MÜLLER 1981) zeigten jedoch, dass in strengeren Wintern bzw. klimatisch extremeren Lagen die Quieszenzen nicht zum Überwinterungserfolg führen können, sondern simultan eine obligatorische Eidormanz (WITSACK 1991) damit den Erfolg sichert.

Bei den meisten durch Kühle terminierbaren Dormanzen (Oligopausen, Eudiapausen, Parapausen) ist die thermische Quieszenz als Folgedormanz von Bedeutung. Da die eigentliche Termination der genannten Dormanzen meist mitten im Winter bereits erfolgt ist, schließt sich dann – durch die bestehende Kühle verursacht – eine thermische Quieszenz bis zum Ansteigen der Temperaturen in den wieder optimalen Bereich im Frühjahr an (vgl. WITSACK 1981, 1985).

4.1.2 Hygrische Quieszenz

Untersuchungen zur Embryogenese von Zikaden haben bisher mehrfach eine hygrische Quieszenz wahrscheinlich gemacht. Wenn Eier bald nach ihrer Ablage unter nicht optimalen hygrischen Bedingungen (z. B. trocken oder unter hohen osmotischen Werten) weilen, verbleiben sie in einer hygrischen Dormanz, die durch die Überführung unter wieder günstige hygrische Bedingungen überwunden wird. Dabei kann die Mortalität artspezifisch sehr stark variieren. Während Arten wie *Euscelis incisus* (WITSACK 1991) und *Mocuellus metrius* (WITSACK 1985) eine relativ lange Trockenzeit überleben, überstehen andere Arten wie *Javesella pellucida* (SCHÖPKE 1996) jedoch nur kurze Zeit diesen Zustand.

Größere Bedeutung können hygrische Quieszenzen offenbar im Sommer besitzen. Die Embryonen der in lebendes Pflanzensubstrat abgelegten Eier nehmen während der Embryogenese Wasser aus der Umgebung auf (vgl. WITSACK 1985, 1991, SCHÖPKE 1996). Bei sommerlichen Trockenperioden oder an ungünstigen Standorten ist es den Eiern nicht möglich, dieses Wasser aus der Umgebung zu entnehmen. Dadurch kann es zu hygrisch bedingten Quieszenzen kommen, die bei späterem Wasserangebot überwunden werden können. Experimentell wurden solche hygrischen Quieszenzen für *Euscelis incisus* (WIT-

SACK 1991), *Dicranotropis hamata*, *Macrosteles sexnotatus* und *Euscelis lineolatus* (SCHÖPKE 1996) nachgewiesen. Besondere Bedeutung haben solche hygrischen Quieszenzen offenbar auch für mediterrane Arten. Experimentelle Nachweise dieser Dormanzen liegen für *Euscelis alsius* (WITSACK 1985), *Euscelis marocisus* und *Euscelis ormaderensis* (SCHÖPKE 1996) vor.

4.2. Oligopause

Bei dieser ebenfalls konsekutiven Dormanzform erfolgt die Wirkung auf den induzierenden Umweltfaktor, die Manifestation der Dormanz, zeitlich verzögert (vgl. Tab. 1, Abb. 1). Auch die Aufhebung der Dormanz verzögert sich nach dem Übergang zu wieder optimalen Bedingungen. Kürzere Einwirkzeiten können nach dem Übergang zu optimalen Bedingungen auch zumeist rascher zur Weiterentwicklung führen. Es ist also ein akkumulativer Effekt bezüglich der „Induktionsbedingungen“ nachweisbar. Bei sehr langer Einwirkzeit kann es zum (langsamen) Abklingen der Dormanz (Akkommodationen) auch bei pessimalen Bedingungen kommen (z. B. bei *Anaceratagallia ribauti* – WITSACK 1985), d.h. die Entwicklung setzt sich (meist gebremst) nach einiger Zeit auch unter den ungünstigen Bedingungen fort.

Oligopausen weisen häufig eine hohe Plastizität der Vorgänge auf (BÄHRMANN 1985). Dies betrifft beispielsweise die Steuerung, die durchaus multifaktoriell sein kann, d.h. durch verschiedene Umweltfaktoren kombiniert beeinflusst wird. Da in manchen Fällen Oligopausen stark quieszetäre Züge aufweisen (quieszetäre Oligopause), können sie als Weiterentwicklung der Quieszenzen betrachtet werden. Sie sind aber strenger an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden, während bei der Quieszenz durchaus unterschiedliche Stadien betroffen sein können (wie z. B. bei *Euscelis incisus* und *Anakelisia fasciata*). Andererseits können die Oligopausen bestimmter Arten stark zu prospektiven Dormanzformen (z. B. zur Eudiapause) tendieren (diapausäre Oligopause). Deshalb können die Oligopausen als Bindeglieder zwischen der Quieszenz und den prospektiven Dormanzformen (insbesondere zur Eudiapause) aufgefasst werden.

Als maßgebliche steuernde Umweltfaktoren der Oligopausen kommen Temperatur,

Photoperiode und Nahrung in Betracht. Der bei mitteleuropäischen Zikaden am häufigsten nachgewiesene Faktor ist die Photoperiode (Kurztag), teilweise beeinflusst von der Temperatur (Kühle). Welches Futter und „crowding“ wurden als „Induktionsfaktoren“ biotischer Art an *Nilaparvata lugens* in Japan durch KISIMOTO (1956) nachgewiesen (vgl. MÜLLER 1992).

4.2.1 Photoperiodisch bedingte Oligopausen

Die meisten der bei Zikaden bisher festgestellten Oligopausen sind photoperiodisch bedingt (vgl. Tab. 2).

Als Beispiel soll die ovariale Oligopause von *Anaceratagallia ribauti* dargestellt werden (vgl. WITSACK 1985). Wachsen junge Larven bei Kurztagbedingungen auf, so bleibt die Ovarialentwicklung aus und es erfolgt erst nach über drei Monaten eine Eiablage (als Folge der Akkommodation). Werden Tiere unter Langtag herangezogen und gleich nach der Imaginalhäutung unter Kurztag gebracht, so legen sie ebenfalls keine Eier. Unter Langtag herangezogene und unter diesen Bedingungen verbleibende Weibchen sind aber bald nach der Imaginalhäutung ablagebereit. Unter Freilandbedingungen wird die Eiablage durch den Kurztag im Spätsommer und Herbst verhindert. Sie beginnt dort nach der Überwinterung erst ab Mitte Mai. Dagegen legten die am 9. Oktober unter Laborbedingungen (LT 18/6, +20°C) gebrachten Freilandtiere bereits nach zwei Wochen erste Eier.

Es zeigt sich der für photoperiodisch bedingte Oligopausen typische Dormanzmechanismus. Die Eiablage wird bereits durch Kurztagbehandlung der Larven verhindert. Der Übergang zu Langtag führt bei Dormanztieren nach einiger Zeit (knapp zwei Wochen) zur Eiablage. Erfolgt keine Umstellung der Photoperiode auf Langtag, dann kann durch Akkommodation auch im Kurztag nach über drei Monaten die ovariale Entwicklungshemmung überwunden werden.

4.3. Eudiapause

Unter Eudiapausen sind prospektive (vorausschauende) Dormanzen zu verstehen, die jeweils durch verschiedene Ökofaktoren indu-

ziert und terminiert werden (vgl. Tab. 1, Abb. 1). Induktion und Manifestation sind noch stärker als bei Oligopausen an bestimmte Entwicklungsstadien gebunden.

Bei den meisten in Mitteleuropa untersuchten Eudiapausen ist die Photoperiode (zumeist Kurztag) der Induktionsfaktor. Terminationsfaktor ist Kühle. In der Terminationsphase hat dagegen die Photoperiode keine

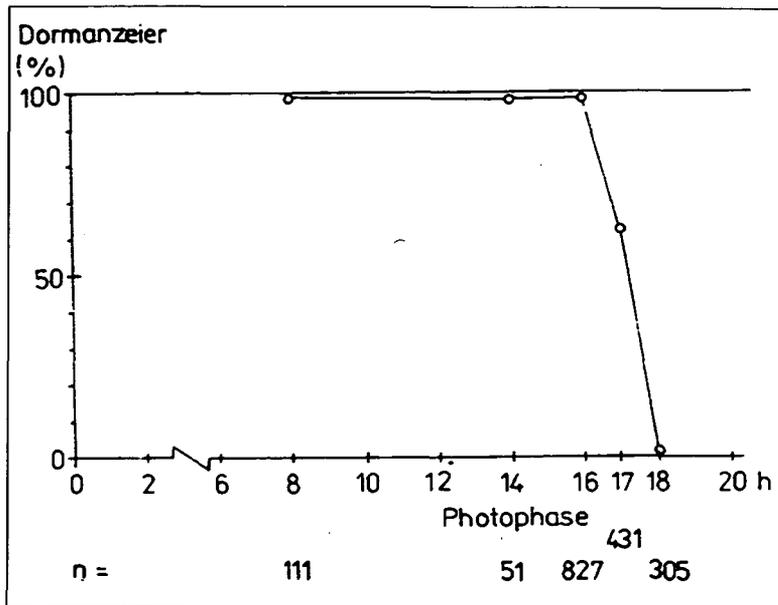


Abb. 2: Photoperiodische Wirkungskurve - Dormanzraten von Eiablagen von unter unterschiedlichen Photoperioden aufgewachsenen und ablegenden *Arthaldeus pascuellus*-Weibchen (aus WITSACK 1985).

Bedeutung mehr (vgl. WITSACK 1985). Werden die Tiere, bei denen durch Kurztag eine Eudiapauseinduktion erfolgen würde, aber durchgängig Langtagbedingungen ausgesetzt, so entwickeln sie sich direkt (subitan) weiter. Es tritt keine Dormanz ein. Dadurch ist es möglich, im Labor diese Arten kontinuierlich zu halten und zu vermehren.

Die Photoperiode wirkt praktisch als Signalfaktor. Dabei können relativ geringe Lichtstärken (teilweise um 1 Lux) noch als Licht wirksam sein. Die Photoperiode, bei der 50 % Dormanz eintritt, wird als „kritische Photoperiode“ bezeichnet. Sie liegt bei den verschiedenen Zikadenarten durchaus in unterschiedlichen Bereichen, so z. B. bei *Macrosteles sexnotatus* bei ca. L16/D8, bei *Jassargus obtusivalvis* und *Arthaldeus pascuellus* bei etwa L17/D7 (Abb. 2) (vgl. WITSACK 1985), und ist offensichtlich genetisch fixiert.

Die Lichtphase der kritischen Photoperiode kann bei in nördlicheren Breiten vorkommenden Insektenpopulationen länger sein als

bei den südlicheren (vgl. MÜLLER 1992). Für Zikaden stehen zwar Nachweise zur Variabilität der kritischen Photoperiode in Abhängigkeit von der geographischen Verbreitung noch aus. Das Phänomen ist aber auch hier zu erwarten.

Werden kleine „Versuchspopulationen“ im Bereich der kritischen Photoperiode gehalten, so fällt eine stark unterschiedliche Reaktion der Individuen auch bei sonst völlig identischen Versuchsbedingungen auf. Dies ist offenbar auf einen genetisch fixierten, individuell ausgeprägten Polymorphismus zurückzuführen.

Ist die Dormanz eingetreten, so wirkt Kühle bei den meisten mitteleuropäischen Zikadenarten als Terminationsfaktor. Die Terminationsvorgänge sind – wie auch bei thermischen Parapausen – von der Tiefe der Temperatur und der Dauer der Kühlebehandlung abhängig. Die optimale Terminationstemperatur liegt – wie auch bei thermisch terminierbaren Parapausen von *Elymana sulphurella* dargestellt (vgl. auch Abb. 3) – zumeist im Bereich deutlich oberhalb von 0°C.

Bei gleicher Terminationstemperatur erfolgt die Weiterentwicklung (wie auch bei thermisch terminierbaren Parapausen) nach einer längeren Kühlephase rascher als bei kürzerer Kühlebehandlung danach bei wieder optimalen Entwicklungsbedingungen (vgl. Abb. 4; *Elymana sulphurella*). Am Verlauf der Kurven zeigt sich, dass für die einzelnen Individuen die Termination der Dormanz zeitlich recht unterschiedlich beendet wird, möglicherweise ebenfalls ein Zeichen für genetischen Polymorphismus der Terminationsvorgänge.

Bei den bisher bei mitteleuropäischen Zikaden nachgewiesenen Eudiapausen (vgl. Tab. 2) ist die Photoperiode (Kurztag) der Induktionsfaktor und Kühle der Terminationsfaktor. Das Eistadium ist das Dormanzstadium. Die Induktion dieser embryonalen Dormanz erfolgt bereits im mütterlichen Körper, die Termination aber durch Kühleinfluss auf die Eier. Ob sich bei mitteleuropäischen Zikaden auch andere Induktions- und Terminationsmechanismen herausgebildet haben, können nur weitere Untersuchungen klären.

Bei mediterranen Zikaden kann der Mechanismus anders sein. So wurde bei der

Übersommerungsdormanz von *Euscelis alsius* Langtag als Induktionsfaktor, aber auch Kühle als Terminationsfaktor festgestellt (vgl. WITSACK 1985).

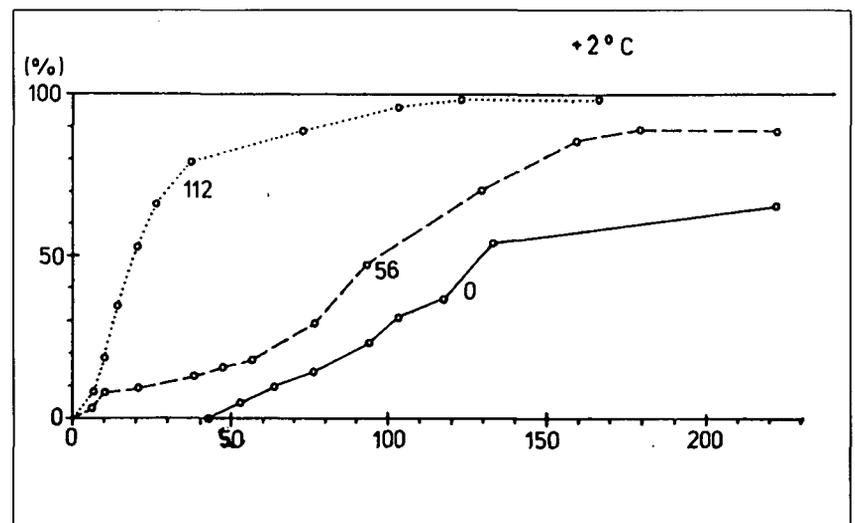
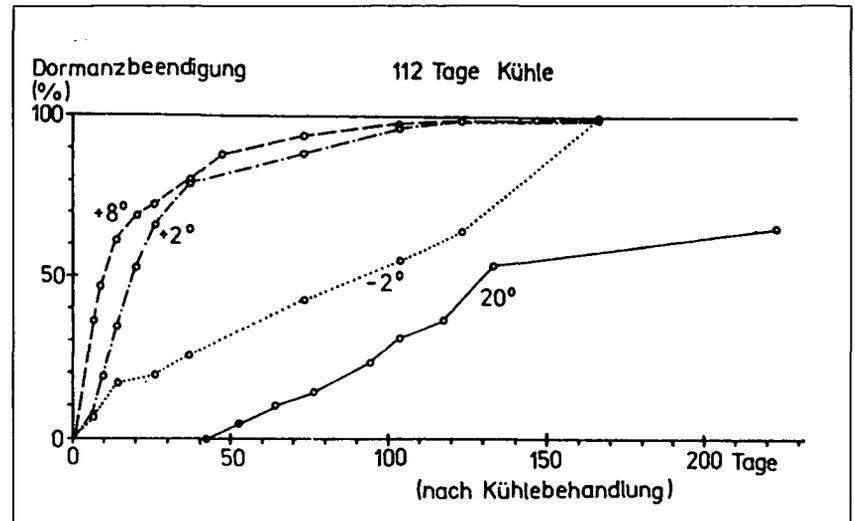
Die besondere ökologische Bedeutung der Eudiapausen ist darin zu sehen, dass sowohl eine sehr hohe Überlebenschance winterlicher Bedingungen (insbesondere durch die hervorragenden physiologisch-ökologischen Adaptationsmöglichkeiten), als auch der Weg zu einer variablen Generationenzahl (Mono-, Bi- oder Polyvoltinismus) möglich ist. Bei einer raschen Entwicklung unter günstigen Temperaturbedingungen produzieren die Imagines der ersten Generation unter den noch existierenden Langtagbedingungen Subitaneier, die sich ohne Dormanz weiterentwickeln und eine zweite Generation aufbauen. Die Imagines dieser zweiten Generation gelangen unter Kurztagbedingungen und erzeugen die später überwinternden Dormanzeier. In thermisch ungünstigen Situationen (z. B. in kühlen Gebirgslagen oder Sommern) erhalten die Imagines der ersten Generation durch die temperaturbedingte Entwicklungsverzögerung mitunter bereits Kurztagbedingungen, so dass sie bereits Dormanzeier ablegen und nur eine Generation im Jahr realisiert wird.

4.4. Parapause

Die Parapausen unterscheiden sich gegenüber den bisherigen drei Dormanzformen (Quieszenz, Oligopause, Eudiapause) dadurch, dass sie obligatorisch (d.h. ohne Induktion durch äußere Bedingungen) eintreten (vgl. Tab. 1, Abb. 1). Die Dormanz kann also durchaus bei optimalen Umweltbedingungen beginnen. Ihr Eintritt wird durch das genetische Entwicklungsprogramm der betreffenden Art fixiert. D.h. in einem bestimmten Entwicklungsstadium tritt diese Dormanz – quasi als Entwicklungshemmung – obligatorisch ein. Die Termination ist aber nur durch bestimmte äußere Terminationsbedingungen (häufig durch Kühle) möglich. Dabei wirkt die Kühle in ähnlicher Weise wie bei der Termination von im Embryonalstadium sich manifestierenden Eudiapausen. Optimale Temperaturen für die Termination liegen meist oberhalb von 0°C, bei *Elymana sulphurella*-Dormanzeiern z. B. bei ca. +8°C (vgl. Abb. 3). Die „Tiefe der Dormanz“, die sich als Dauer der

notwendigen Kühlbedingungen zur Termination ausdrückt, ist bei den verschiedenen Arten, aber auch innerhalb einer Art recht unterschiedlich. Der individuelle Unterschied kommt im abgeflachten Verlauf der Terminationkurven zum Ausdruck (vgl. Abb. 4). Da die Haltungsbedingungen aller Eltern in den Versuchen gleich waren, ist ein exogener Einfluß vor Beginn der Dormanz auszuschließen,

Abb. 3: Dormanzbeendigung von *Elymana sulphurella*-Dormanzeiern, die 112 Tage unterschiedlichen Kühlbedingungen ausgesetzt waren, in der anschließenden Wärmeperiode (LT 18/6, +20°C). Kontrollversuch ohne Kühle (+20°C, LT) (aus WITSACK 1985).



so dass offenbar ein genetischer Polymorphismus vorliegt.

Experimentell ist festgestellt worden, dass ein Teil dieser obligatorisch eintretenden Dormanzen durch das frühzeitige Bieten anderer Bedingungen – z. B. durch den Übergang eines abiotischen Umweltfaktors in einen anderen Valenzbereich – gar nicht erst stattfindet. Diese Form der Parapause wurde als **Primärparapause** bezeichnet.

Abb. 4: Dormanzbeendigung von *Elymana sulphurella*-Dormanzeiern, die 0, 56 bzw. 112 Tage Kühlbedingungen (+2°C) ausgesetzt waren, in der anschließenden Wärmeperiode (LT 18/6, +20°C). Kontrollversuch ohne Kühle (+20°C, LT) (aus WITSACK 1985).

Ist diese vorzeitige Verhinderung der Dormanz experimentell nicht möglich, erfolgt die Dormanz also unabhängig von einer Veränderung der Umweltvalenz davor, dann ist sie als **Sekundärparapause** definiert.

Ein besonderer Fall ist bei *Stenocranus minutus* (MÜLLER 1957, 1958) und *Stenocranus major* (STRÜBING 1963) gefunden worden, die sogenannte „doppelte Parapause“. Die erste Dormanzphase der Ovarialentwicklung wird durch den Terminationsfaktor Kurztag, die daran sich anschließende Dormanz dagegen durch erneute Langtagbedingungen überwunden. Dadurch stagniert im Freiland die Ovarialentwicklung der jungen Weibchen unter den natürlichen Langtagbedingungen im Sommer. Diese erste photoperiodische Parapause wird zwar durch die herbstlichen bzw. winterlichen Kurztagbedingungen terminiert. Es schließt sich aber dann eine weitere ovariale Entwicklungshemmung an, die erst durch die längere Photophase im nachfolgenden Frühjahr überwunden wird.

4.5. Hyperpause

Aus der Literatur sind Dormanzen (z. B. bei Staphylinidae, Coleoptera) bekannt, die sich obligatorisch (d.h. ohne äußere Beeinflussbarkeit) einstellen, deren Termination aber praktisch ohne eine Beeinflussbarkeit durch äußere Faktoren abläuft (vgl. Tab. 1, Abb. 1). Dieser als Hyperpause (sensu TOPP 1976) bezeichnete Dormanztyp kann also durch Umweltfaktoren weder verhindert noch beendet werden. Sie ähnelt in gewisser Weise einer Parapause, wobei die Termination sich aber von der Umwelt losgelöst - praktisch obligatorisch - vollzieht. Diese Form der Dormanz ist bei Zikaden bisher nicht nachgewiesen worden.

4.6. Dormanzkombinationen

4.6.1 Simultane Dormanzen

Finden bei einer Art parallel zwei oder mehrere Dormanzen **nebeneinander** statt, so können sie als simultane Dormanzen bezeichnet werden.

So ist die Möglichkeit bei *Euscelis incisus* gegeben, dass eine Überwinterung durch thermische Quieszenz der Embryonen und der

mittleren Larvenstadien, aber auch eine hygrische Quieszenz und Sekundärparapause der Embryonen erfolgen kann (WITSACK 1991). Bei *Anakelisia fasciata* ist eine thermische Quieszenz und auch Sekundärparapause der Eier sowie eine thermische Quieszenz der Weibchen als Überwinterungsdormanz nebeneinander möglich (WITSACK 1985).

4.6.2 Sukzedane Dormanzen

Erfolgen zwei oder mehrere Dormanzen **nacheinander**, so haben wir es mit sukzedanen Dormanzen zu tun.

Ein gutes Beispiel dafür demonstriert *Philaenus spumarius* (vgl. WITSACK 1973). Die Weibchen haben eine Primärparapause bezüglich der Ovarialentwicklung, die durch frühzeitig gebotenen Kurztag verhindert werden kann. Die abgelegten Eier überwintern in einer Sekundärparapause und werden durch Kühle terminiert.

Als sukzedane Diapausen können auch die bereits oben genannten ovarialen „doppelten Parapausen“ bei *Stenocranus minutus* (MÜLLER 1957, 1958) und *Stenocranus major* (STRÜBING 1963) angesehen werden, die ja nacheinander folgen.

Und schließlich lässt sich dieses Phänomen auf zahlreiche andere Arten mit unterschiedlichen Überwinterungsdormanzen ausweiten, bei denen nach einer bestimmten Hauptdormanz eine thermisch bestimmte Quieszenz bis zum Temperaturanstieg im Frühjahr nachfolgt. Dies betrifft wohl fast alle Eudiapausen, auch manche Oligopausen und Parapausen, die im Eistadium stattfinden.

5. Bedeutung der Dormanzen

Die Hauptbedeutung der Dormanz der Zikaden in Mitteleuropa besteht – wie bereits eingangs dargestellt – zweifellos in der erfolgreichen Überdauerung der lebensfeindlichen winterlichen Bedingungen. Daneben spielen Dormanzen möglicherweise auch für die Bewältigung extremerer sommerlicher Trockenheit und Hitze eine Rolle. Hierüber gibt es zwar bisher nur relativ wenige Untersuchungen. Zu jenen („Sommer“-) Dormanzen gehören aber offenbar die hygrischen Eidormanzen von *Euscelis incisus* (WITSACK 1991), *Dicranotropis hamata*, *Macrosteles sexnotatus*

und *Euscelis lineolatus* (SCHÖPKE 1996). Solche Mechanismen spielen offenbar in mediterranen Gebieten eine weitaus größere Rolle. Experimentelle Untersuchungen liegen für *Euscelis alsius* (WITSACK 1985), *Euscelis marocisus* und *Euscelis ormaderensis* (SCHÖPKE 1996) vor.

Die evolutive Herausbildung von Dormanzmechanismen hat für die bestimmte Art

Schließlich wird durch die Form der Dormanz, die entsprechenden Induktions- und Terminationsbedingungen usw. auch die Anzahl der Generationen festgelegt. In Parapause überwinternde Arten haben zumeist nur Monovoltinismus aufzuweisen, während bei Quieszenz, Oligopause und Eudiapause auch Bivoltinismus (auch potentieller Polyvoltinismus) möglich ist.

Tab. 2:
Übersicht über die bisher untersuchten Dormanzen bei Zikaden, Voltinismus, Dormanzstadium, Induktion und Termination.

| Art | Voltinismus | Stad. | Dormanz | Induktion | Termination | Autor |
|-----------------------------------|----------------|-------|----------------------------|--------------|-------------|-----------------------------|
| <i>Agallia brachyptera</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | - | T | WITSACK 1985 |
| <i>Anaceratagallia ribauti</i> | monovoltin | Ovar | Oligopause | P | | WITSACK 1985 |
| <i>Anaceratagallia venosa</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | - | T | WITSACK 1985 |
| <i>Anakelisia fasciata</i> | monovoltin | Ei | Quieszenz | T | T | WITSACK 1985 |
| <i>Anakelisia fasciata</i> | monovoltin | Ei | (Sekundäre Parapause) | | T | WITSACK 1985 |
| <i>Anakelisia fasciata</i> | monovoltin | W | (Quieszenz) | T | T | WITSACK 1985 |
| <i>Arthaldeus pascuellus</i> | bivoltin | Ei | Eudiapause (Quieszenz) | P-KT -T | T -T | WITSACK 1985 |
| <i>Chloriona smaragdula</i> | monovoltin | L | Oligopause | P | | STRÜBING 1960 |
| <i>Cicadella viridis</i> | mono-/bivoltin | Ei | Sekundäre Parapause | | T | WITSACK 1985 |
| <i>Conomelus anceps</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | | T | WITSACK 1985 |
| <i>Elymana sulphurella</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | - | T | WITSACK 1985 |
| <i>Euidella speciosa</i> | monovoltin | L | Oligopause | P | | STRÜBING 1960 |
| <i>Euscelis incisus</i> | bivoltin | L3/4 | Quieszenz | T | T | MÜLLER 1981 WITSACK 1991 |
| <i>Euscelis incisus</i> | bivoltin | Ei | Quieszenz | H | H | WITSACK 1991 |
| <i>Euscelis incisus</i> | bivoltin | Ei | Quieszenz | T | T | WITSACK 1991 |
| <i>Euscelis incisus</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | | T | MÜLLER 1981 WITSACK 1991 |
| <i>Jassargus obtusivalvis</i> | bivoltin | Ei | Eudiapause (Quieszenz) | P-KT (-T) | T (-T) | WITSACK 1985 |
| <i>Macrosteles sexnotatus</i> | bivoltin | Ei | Eudiapause (Quieszenz) | P-KT (-T) | T (-T) | WITSACK 1985 |
| <i>Mocuellus metrius</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | - | T | WITSACK 1985 |
| <i>Mocydea crocea</i> | monovoltin | Ovar | Primäre Parapause | | P-KT (T) | MÜLLER 1976 |
| <i>Muellerianella brevipennis</i> | bivoltin | Ei | Oligopause (diapausäre) | P-KT | (T) | WITSACK 1971 |
| <i>Muellerianella fairmeirei</i> | bivoltin | Ei | Oligopause | P | (T) | DROSPOULUS 1977 |
| <i>Philaenus spumarius</i> | monovoltin | Ei | Sekundäre Parapause | | T | WITSACK 1973 |
| <i>Philaenus spumarius</i> | monovoltin | Ovar | Primäre Parapause | | P-KT | WITSACK 1973 |
| <i>Stenocranus major</i> | monovoltin | Ovar | Doppelte Primäre Parapause | | P-KT-LT | STRÜBING 1963 |
| <i>Stenocranus minutus</i> | monovoltin | Ovar | Doppelte Primäre Parapause | | P-KT-LT | MÜLLER 1957, 1958 |
| <i>Turrutus socialis</i> | bivoltin | Ei | Eudiapause (Quieszenz) | P-KT (-T) | T (-T) | WITSACK 1985 |

Erklärung: Spalte 3: L = Larven, W = Weibchen; Spalte 4: „Nebendormanzen“ in Klammern; Spalte 5 und 6: T = Temperatur (Kühle); P = Photoperiode, KT = Kurztag, LT = Langtag, H = hygrische Induktion bzw. Termination.

auch eine spezifische saisonalen Einnischung zur Folge (vgl. MÜLLER 1992, WITSACK 1985, 1989, 1993). Vom zumeist artspezifisch fixierten Überwinterungsstadium ausgehend ist die Phänologie der Art maßgeblich determiniert. Außerdem erfolgt durch die Einschränkung auf zumeist ein Überwinterungsstadium eine Synchronisation der im Laufe des Jahres divergierenden Entwicklung (vgl. WITSACK 1985).

Es sei auch auf den evolutiven Aspekt der Dormanzen hingewiesen (vgl. MÜLLER 1992). Dormanzen sind keine statischen Phänomene. Dadurch, dass die Arten den sich ständig ändernden Wirkungen der Umwelt unterworfen sind, der Genpool aber verschiedene Möglichkeiten u.a. durch den genetischen Polymorphismus bereithält, sind die Dormanzmechanismen einer fortwährenden Selektion aus-

gesetzt. Dies könnte auch kurzfristig zu selektiven Veränderungen der Dormanzmechanismen führen (z. B. Veränderungen der kritischen Photoperiode bei unterschiedlicher regionaler Verbreitung). Andererseits deutet das Vorhandensein mehrerer simultaner Dormanzformen bei einer Art an (vgl. *Euscelis incisus*, *Anakelisia fasciata*), dass es auch einen hohen Grad an Flexibilität bei bestimmten Arten gibt.

6. Zusammenfassung

Zikaden überdauern ungünstige Umweltbedingungen durch Dormanz (Verminderung bzw. Einstellung der Entwicklung) in artspezifisch festgelegten Überwinterungsstadien (Imaginal-, Larval- und Eiüberwinterer). Für insgesamt 21 Arten werden die Formen der Dormanz, der Voltinismus, das Überwinterungsstadium und die Induktions- und Terminationsbedingungen zusammengetragen.

Die bisher festgestellten Dormanzen der Zikaden Mitteleuropas wurden in ein System von fünf Dormanzformen eingeordnet (vgl. WITSACK 1981, modifiziert nach MÜLLER): 1. Quieszenz, 2. Oligopause, 3. Eudiapause, 4. Parapause, 5. Hyperpause. Die Dormanzformen werden mit ihren Induktions- und Terminationsbedingungen beschrieben. In Abhängigkeit von der Dormanzform erfolgte die Induktion der Dormanzen durch Photoperiode (Kurztag) oder Temperatur (Kühle), die Termination zumeist durch Temperatur (Kühle), seltener durch die Photoperiode. Die Parapausen beginnen obligatorisch, d.h. ohne das Wirken von exogenen Induktionsfaktoren. Von den 21 intensiver untersuchten Zikadenarten sind 13 Arten monovoltin, 6 Arten bivoltin und zwei Arten fakultativ mono- oder bivoltin. Bei 15 Arten wurden Eidormanzen, bei 3 Larvaldormanzen und bei 5 Ovarialdormanzen nachgewiesen, wobei teilweise neben Hauptdormanzen bei einigen Arten auch simultane oder sukzedane Dormanzen vorkamen. Als Eidormanzen wurden besonders Sekundäre Parapause, Eudiapause oder Oligopause nachgewiesen, als Larvaldormanzen nur Quieszenz oder Oligopause und als Ovarialdormanzen Oligopause oder Parapause. Nachweise von Hyperpausen fehlen bisher bei Zikaden.

7. Literatur

- BÄHRMANN R. (1985): Zur Komplexität der Oligopause, einer bei Insekten häufigen Dormanzform. — *Biol. Zbl.* **104**: 155-176.
- DROSOPoulos S. (1975): Some biological differences between *Muellerianella fairmaiereri* (PERRIS) and *M. brevipennis* (BOHEMAN), a pair of sibling species of Delphacidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). — *Entomologische Berichte (Amst.)* **35**: 154-157.
- KISIMOTO R. (1956): Factors determining the wing-form of adult, with special reference to the effect of crowding during larval period of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL. Studies on the polymorphism in the planthoppers (Homoptera, Aeropidae). — *Oyo-Kontyu* **12**: 105-111.
- MÜLLER H.J. (1957): Über die Diapause von *Stenocranus minutus* FABR. (Homoptera, Auchenorrhyncha). — *Beitr. Entomol.* **7**: 203-226.
- MÜLLER H.J. (1958): Über den Einfluß der Photoperiode auf Diapause und Körpergröße der Delphacide *Stenocranus minutus* FABR. (Homoptera, Auchenorrhyncha). — *Zool. Anz.* **160**: 294-312.
- MÜLLER H.J. (1966): Probleme der Insektendiapause. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena 1965; Zool. Anz. Suppl.* **29**: 192-222.
- MÜLLER H.J. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten. — *Nova acta Leopoldina N.F.* **35**: 7-27.
- MÜLLER H.J. (1976a): Über die Parapause als Dormanzform am Beispiel der Imaginal-Diapause von *Mocycdia crocea* H.S. (Homoptera, Auchenorrhyncha). — *Zool. Jb. Physiol.* **80**: 231-258.
- MÜLLER H.J. (1976b): Formen der Dormanz bei Insekten als Mechanismen ökologischer Anpassung. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **1976**: 46-58.
- MÜLLER H.J. (1980): Die Bedeutung abiotischer Faktoren für die Einnischung der Organismen in Raum und Zeit. — *Biol. Rdsch.* **18**: 373-388.
- MÜLLER H.J. (1981): Die Bedeutung der Dormanzformen für die Populationsdynamik der Zwergzikade *Euscelis incisus* (K&M.) (Homopt. Cicadellidae). — *Zool. Jb. Syst.* **106**: 314-334.
- MÜLLER H.J. (1992): Dormanzen bei Arthropoden. — *G.-Fischer-Vlg., Jena, Stuttgart, New York.* 289 S.
- SCHÖPKE H. (1996): Untersuchungen zur Autökologie von Zikaden (Homoptera: Auchenorrhyncha) unter besonderer Berücksichtigung des Wasserangebotes im Verlauf der Embryogenese. — *Dissertation. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.* 113 S.
- STRÜBING H. (1960): Eiablage und photoperiodisch bedingte Generationenfolge von *Chloriona smaragdula* STÅL und *Euidella speciosa* BOH. (Homoptera, Auchenorrhyncha). — *Zool. Beitr. N.F.* **5**: 301-332.
- STRÜBING H. (1963): Zum Diapauseproblem in der Gattung *Stenocranus* (Homopt., Auchenorrhyncha) — *Zool. Beitr. N.F.* **9**: 1-19.

- TOPP W. (1976): Diapause und ihre Bedeutung für den Entwicklungszyklus der Insekten am Beispiel der Staphylinidae und Catopidae (Coleoptera). — Habilitationsschrift, Kiel 1976.
- WITSACK W. (1971): Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanzformen von Zikaden (Homoptera-Auchenorrhyncha) I. Zur Form und Induktion der Embryonaldormanz von *Muellerianella brevipennis* (BOHEMAN) (Delphacidae). — Zool. Jb. Syst. **98**: 316-340.
- WITSACK W. (1973): Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanzformen von Zikaden (Homoptera-Auchenorrhyncha) II. Zur Ovarial-Parapause und obligatorischen Embryonal-Diapause von *Philaenus spumarius* (L.) (Aphrophoridae). — Zool. Jb. Syst. **100**: 517-562.
- WITSACK W. (1981): Zum weiteren Ausbau des ökologischen Systems der Dormanzformen. — Zool. Jb. Syst. **108**: 502-518.
- WITSACK W. (1985): Dormanzformen bei Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha) und ihre ökologische Bedeutung. — Zool. Jb. Syst. **112**: 71-183.
- WITSACK W. (1989): Bedeutung der Dormanz für die saisonale Einnischung von Zikaden. — Verhandl. IX. Symp. Entomofaun. Mitteleur. 1986 in Gotha, Dresden 1989: 386-389.
- WITSACK W (1991): Simultane Embryonaldormanzen bei *Euscelis incisus* (KBM.) (Homoptera, Auchenorrhyncha) als populationsökologische Mehrfachabsicherung für das Überleben im Winter. — Zool. Jb. Syst. **118**: 287-307.
- WITSACK W. (1993): Synchronisation der Entwicklung durch Dormanz und Umwelt an Beispielen von Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha). — Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **8**: 563-567.

Anschrift des Verfassers:

Doz. Dr. habil. Werner WITSACK
Institut für Zoologie, FB Biologie
Bereich Kröllwitzer Str. 44
D - 06099 Halle/Saale
Deutschland