

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie
der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Entomologische Abteilung

NEUERE VORSTELLUNGEN ÜBER VERBREITUNG UND PHYLOGENIE DER ENDOSYMBIOSEN DER ZIKADEN*

Von

H. J. MÜLLER

Mit 2 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Dezember 1961)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einführung	190
B. Analyse der Symbiosemannigfaltigkeit	192
I. Die Häufigkeitsverteilung der Symbionten	192
II. Die Kombinationsfähigkeit der Symbionten	194
III. Die Einpassung der Symbionten in den Wirtsorganismus	195
IV. Das Verhalten der Symbionten während der Entwicklung des Wirtes	198
C. Symbiose und Phylogenie	199
Zusammenfassung	209
Literatur	209

A. Einführung

Zikaden sind ohne Ausnahme Pflanzensaftsauger und zwar bis auf die kleine hochspezialisierte Gruppe der Typhlocybinen Phloemsauger. Sie nehmen also eine sehr einseitige, sterile und Vitamin B-arme Kost zu sich. Es ist daher nicht überraschend, daß sie fast alle — mit Ausnahme eben jener Typhlocybinen — Endosymbiosen mit Mikroorganismen aufweisen, welchen nach unseren bisherigen Kenntnissen vor allem die Aufgabe zufällt, diese Nahrung zu komplettieren. Gegenüber anderen plantisugen Insekten sind sie besonders dadurch ausgezeichnet, daß nicht nur ein Mikroorganismus als Gast auftritt, sondern bisher mehr als 50 Formen morphologisch und nach der Art ihrer Unterbringung im Wirt unterscheidbar sind. Da bei fast allen eine spezifische mikrobiologische Analyse noch aussteht, wurden sie nur mit vorläufigen Indizes (lateinisches und griechisches Alphabet) versehen. Meist treten mehrere Symbiontensorten in einer Zikadenart gleichzeitig nebeneinander auf. Nur 5% der untersuchten Zikadenarten sind monosymbiont. Über die Hälfte haben zwei, fast ein Drittel drei und 6% mehr als drei (bis zu sechs) Symbiontensorten (s. Tabelle 1).

Das alles erscheint in einer zunächst verwirrenden Vielfalt von Formen und Kombinationen. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß nach

* Nach einem anlässlich der Ehrenpromotion seines verehrten Lehrers und Freundes, PAUL BUCHNER, in Greifswald im November 1960 gehaltenen Vortrag.

METCALF's Schätzung vor etwa 5 Jahren bis jetzt 30000 Zikadenarten in 3500 Gattungen und 45 Familien beschrieben worden sind.

Eine starke Zunahme der Artenzahl in den letzten Jahrzehnten beruht erstens auf der taxonomischen Verwendung der Genitalmorphologie, die eine leichtere Abgrenzung schwieriger Einheiten ge-

stattet, und zweitens auf der besseren Durchforschung tropischer und subtropischer Gebiete, in denen die Entwicklungszentren der Zikaden liegen.

Auf den Besitz von Endosymbionten wurden aber bisher nur 405 Arten aus etwa Dreiviertel der Familien $\cong 1,3\%$ untersucht. Es muß daher zunächst völlig aussichtslos erscheinen, eine sinnvolle Ordnung der vielfältigen Erscheinungen und systematische oder gar phylogenetische Beziehungen finden zu wollen: nicht nur weil die Stichproben viel zu klein sind und aus vielen Familien, besonders der australischen und äthiopischen Region, noch völlig fehlen, sondern auch, weil man nicht weiß, ob verschiedengestaltete Symbionten infolge verschiedenen Wirtsmilieus nur phänotypisch verschieden bzw. gleichgestaltete infolge Konvergenz in ähnlichen Wirten aber artspezifisch verschieden sind. Obwohl diese Fragen endgültig nur durch eine — bisher nicht einmal ansatzweise versuchte — mikrobiologische Analyse zu klären sind, haben doch alle Bearbeiter, voran BUCHNER, RAU und der Verfasser, der Versuchung nicht widerstehen können, eine Sichtung und phylogenetische Deutung wenigstens hypothetisch in Angriff zu nehmen. Sie wurden dabei angeregt und ermutigt erstens durch auffallende spezifische Häufigkeitsverteilungen der Symbionten und parallel damit bestimmter Symbiontenkombinationen und zweitens durch die möglich erscheinende Klassifikation nach Anpassungserscheinungen, ausgedrückt im Gestaltwandel (Pleomorphie) der Symbionten, in ihren Einpassungen in den Entwicklungszyklus der Wirte und den organbildenden Leistungen der Wirte zur Unterbringung der Symbionten. Daß sich außerdem die große Linie dieser Erscheinungen beim Hinzukommen neuen Materials meist bestätigt hat, kann man als Hinweis darauf werten, daß die Stichproben vielleicht doch schon ausreichend sind, um wenigstens die großen Zusammenhänge erkennen zu lassen. Es ergaben sich nämlich keine nennenswerten Verschiebungen in den oben gezeigten Prozentsätzen der

Tabelle 1. Die Anzahl der Zikadenarten, die keinen, einen oder mehrere endosymbiontische Mikroorganismontypen beherbergen

	Fulgo- roidea	Cica- doidea	Insgesamt	
			absol- ut	prozen- tual
asymbiont	0	10	10	2,5
monosymbiont	15	7	22	5,4
disymbiont	119	105	224	55,0
trisymbiont	74	50	124	30,5
tetrasymbiont	8	9	17	4,2
pentasymbiont	1	5	6	1,5
hexasymbiont	0	2	2	0,5
	217	188	405	

mono-, di-, tri- und polysymbionten Zikaden beim schrittweisen Anwachsen des geprüften Artenmaterials. Leider haben Krieg und Nachkrieg bedingt, daß lange keine Erweiterungen möglich waren und viel Material unbearbeitet liegt.

Nun hat soeben ERMISCH 32 Arten neu untersucht. Dabei wurden möglichst viele Vertreter einer kleineren systematischen Einheit berücksichtigt, um ein möglichst vollständiges Bild der symbiontischen Verhältnisse wenigstens einer Familie zu erhalten. Es wurden dazu die Delphaciden (Araeopiden) gewählt. Sie bilden durch den Besitz eines beweglichen Sporns an der Hintertibia eine morphologisch gut abgegrenzte Familie, sind in unserer Fauna reichlich vertreten und wurden durch eine gleichzeitige systematische Revision und phylogenetische Analyse von dem führenden Spezialisten W. WAGNER besonders gründlich durchgearbeitet. Daneben erbrachte die Aufklärung eines vollständigen Zyklus einer „Hefe“-führenden Form durch Embryonalstudien Ergebnisse, die in mancher Hinsicht überraschend sind und eine Beschäftigung mit dem erwähnten „Homologie“-problem ermöglichten. Sie erfordern eine neue übersichtliche Darstellung der Beziehungen zwischen Symbiontengarnitur und System der Zikaden und die Revision früherer, von mir veröffentlichter Stammbaum-Versuche (H. J. MÜLLER 1949 u. BUCHNER 1953).

B. Analyse der Symbiosemannigfaltigkeit

I. Die Häufigkeitsverteilung der Symbionten

Der erste Schritt zur Analyse der Mannigfaltigkeit besteht in der Prüfung der Häufigkeitsverteilung der beobachteten Symbiontentypen bei den untersuchten Zikaden. Dabei wurde natürlich schon mehr oder weniger bewußt eine Homologisierung nach REMANES Kriterien der Lage, der Struktur der Organe und Form der Symbionten durchgeführt, für die im einzelnen später noch Begründungen gegeben werden. In der Tabelle der häufigsten Formen (Tabelle 2) sind die sog. akzessorischen, nur bei einzelnen Arten auftretenden Symbionten der Übersicht halber nicht berücksichtigt. Die in Spalte 2 angeführte *prozentuale Häufigkeit* der Symbionten bei den untersuchten Zikaden zeigt, daß es keinen Symbiontentyp gibt, der bei allen Zikadenarten vorkommt. Es fällt jedoch eine deutliche Trennung in zwei Gruppen auf:

1. Gruppe der essentiellen Symbionten. Fünf Symbionten, die häufig, d. h. jeweils bei mehr als 25% der Arten erscheinen: a mit über 64% in allen größeren Einheiten auftretend, „H“, sog. Hefen — nach Untersuchungen von SCHWARTZ bei Schildläusen Konidien von Ascomyceten — mit 36,7% weniger häufig, aber in sehr vielen Familien vorkommend, ferner x, f und t, die — zwar weit verbreitet — allerdings jeweils auf

Tabelle 2. Die prozentuale Häufigkeit (Spalte 2) der wichtigsten bei den Zikaden bisher unterscheidbaren Endosymbionten (Spalte 1), ihr Auftreten in mono- und polysymbionten Kombinationen, d. h. ihre Soziabilität (Spalte 3 und 4), die Häufigkeit ihrer wechselseitigen Verbindungen (Spalte 5) und ihr Vorkommen in den systematischen Untereinheiten (Spalte 6) sowie einige Angaben über ihren Bau und ihre Unterbringung im Wirtsorganismus

Sym- bion- ten- art	Hän- figkeit in %	Auftreten in mono- (I), di- (II), tri- (III) usw. symbiontischen Verbindungen — Soziabilität						Ge- sam- zahl	Verbindungen mit						Vorkommen im Zikadensystem	Pleo- morphie	Organ- epithel	Inf- Hügel	Bemerkungen		
		I	II	III	IV	V	VI		a	H	x	f	t	B							
a	64,1	(1)	120	113	18	6	2	678	—	51	88	—	106	23	Col.	F	C	+	+	+	heterogen
H	36,7	4	133	8	3	1	312	51	—	3	95	7			F	C	+	+	+		
x	29,8	11	28	71	10	1	326	88	3	—	22				F		+	+	+		
f	28,6		105	10	1	1	244	95	22	—					F	C	+	+	+		
t	26,0		45	45	9	1	278	106	7	10					10 Cixiidae		+	+	+	? heterogen ähnlich b	
b	2,5		11		2		32	10	10						12 Cercopidae		+	+	+		
b _c	3,0				1		25	12							8 Olar., 1 Hy. 3 Cixiinae		+	+	+		
od	2,2				1		28	9	3	9					1 ? Derbinae		+	+	+	ähnlich e?	
e	0,75				2		11	3	3	3					3 Pyrops spec. 12 Poiocerinae		+	+	+		
g	0,25				1		5	1	1	1					1 Acristus		+	+	+		
g	0,25				1		5	1	1	1					6 Dictyopharinae		+	+	+	heterogen	
h	0,75				1		9	3	3	3					2 Nogodiminae		+	+	+	heterogen (2)	
i	0,75				1		9	3	3	3					1 Issidae		+	+	+	Degeneration ♂	
k	2,9				4		40	12	12	12					1 Asiraca		+	+	+		
l	0,25				1		3	1	1	1					4 Sten., 3 Kel.		+	+	+		
l	0,25				1		3	1	1	1					4 Kelisia		+	+	+		
m	1,5				2		18	6	6	6					8 Delph. Gr. I		+	+	+	heterogen? (2)	
n	0,5				2		6	2	2	2					6 Tettagometra		+	+	+	ähnlich k?	
n	0,5				2		6	2	2	2					1 Aconophora		+	+	+		
o	1,5				6		18	6	6	6					1 Aconophora		+	+	+		
o	1,5				6		18	6	6	6					6 Cicadinae		+	+	+		
p	0,25				1		3	1	1	1							+	+	+		
q	1,7				7		21	7	7	7							+	+	+		
q _{1/2}	1,0				4		4	4	4	4							+	+	+		
r	1,7				6		12	6	6	6							+	+	+		
r	1,7				6		12	6	6	6							+	+	+		
s	1,5				1		24	6	6	6							+	+	+		
s	0,25				1		3	1	1	1							+	+	+		
u	0,25				1		3	1	1	1							+	+	+		
v	0,25				1		3	1	1	1							+	+	+		
v	0,25				1		3	1	1	1							+	+	+		
w	1,5				1		13	6	6	6							+	+	+		

Col. = Coleorrhyncha, F = Fulgoromorpha, C = Cicadomorpha.

eine der beiden großen Familiengruppen der Cicadomorpha und der Fulgoromorpha beschränkt sind.

2. Gruppe der komplementären Symbionten. Zahlreiche, d.h. alle übrigen Symbiontenformen mit meist weit weniger als 5% Verbreitung.

II. Die Kombinationsfähigkeit der Symbionten

Diese Unterschiede bestätigen sich, wenn nun die Häufigkeit der wechselseitigen Verbindungen, die Kombinationsfähigkeit, gewissermaßen die „Soziabilität“ der Symbionten untersucht wird (Spalte 3/4). Zunächst ist festzustellen, daß regelmäßig einer, meist aber zwei der essentiellen Symbionten in jeder Zikade auftreten, komplementäre jedoch nur in Gemeinschaft mit essentiellen, nie ohne wenigstens einen derselben. Wenn man versucht, die Soziabilität zahlenmäßig zu erfassen, d.h. also die Fähigkeit, mit ein, zwei, drei anderen in einem Wirt zusammen zu leben, als Bewertungsskala (= Häufigkeit \times Kombinationszahl) benutzt (Spalte 4), so zeigen sich auch da große Unterschiede zwischen den essentiellen (Soziabilität >200) und den komplementären Symbionten (Soziabilität <50).

Es wird dadurch zusätzlich eine weitere Gliederung möglich, die schon früher angewendet wurde (H. J. MÜLLER 1949). Bei den essentiellen Symbionten lassen sich unterscheiden:

1. *Hauptsymbionten*, von denen einer oder zwei in allen Wirten zu finden sind und die, wenn auch selten, sogar *allein* auftreten können, z. B. H, x, auch a (obwohl nur bei *Hemiodocus*, einer altertümlichen Homoptere, s. u.). Ihre Soziabilität ist >300 und ihre Häufigkeit liegt über 30%.

2. *Nebensymbionten*, die nie allein erscheinen, sondern wie f und t stets mit Hauptsymbionten zusammen. Sie sind aber häufiger als komplementäre (25—30%) und haben eine Soziabilität von 200—300. Sie schließen sich gegenseitig aus: t ist nur bei den Cicadomorphen, f wie x nur bei den Fulgoromorphen zu finden.

Die komplementären Symbionten lassen sich aufteilen in:

3. *Begleitsymbionten*, die auf bestimmte Unterfamilien, Tribus oder Gattungen beschränkt sind, in diesen aber mehr oder weniger regelmäßig auftreten. Sie bilden oft Involutionsformen, sind aber auch mehr oder weniger pleomorph und leben in wohlgestalteten Organen, z. T. mit besonderen Infektionsformen. Sie erscheinen gehäuft bei Fulgoromorphen, besonders in Kombinationen und zur Ergänzung der Kombination a + x.

4. *Akzessorische Symbionten* (in der Tabelle nicht aufgeführt). Sie sind meist auf einzelne Wirtsarten beschränkt, leben nach Dichte und Art der Besiedlung unregelmäßig, weisen mehr oder weniger parasitenhafte Züge auf, indem sie sich in Mycetomen anderer Symbionten einnisten,

besonders häufig bei Cicadomorphen, speziell bei Membraciden zur Ergänzung der Kombination $a + t$.

Dies ist natürlich kein starres Schema, denn es finden sich Übergänge, z. B. stehen die *m*-Symbionten der Fulgorinen zwischen Begleit- und akzessorischen Symbionten und *x* trägt infolge seiner Beschränkung auf die Fulgoroiden mehr Nebensymbiontencharakter ähnlich *t* (s. unten). Ein solches Einteilungsschema nach Häufigkeit und Soziabilität bietet noch keine ausreichende Grundlage für eine phylogenetische Beurteilung. Zwar erscheint es einleuchtend anzunehmen, daß akzessorische Symbionten später erworben wurden und also phylogenetisch jünger sind, da sie nur bei einzelnen Arten vorkommen, und ebenso, daß Begleitsymbionten jünger als essentielle Symbionten sind, da sie zwar bei ganzen Gattungen oder gar Familien durchgängig auftreten, nicht aber in Unterfamilien. Andererseits müssen aber die essentiellen wegen ihrer Häufigkeit nicht notwendig alt sein; denn jüngere durchschlagkräftige könnten sekundär häufig geworden sein.

III. Die Einpassung der Symbionten in den Wirtsorganismus

Es kann aber als dritter Bewertungsschritt die Einpassung in den Wirtsorganismus herangezogen werden. Diese sei hier wenigstens für die essentiellen Symbionten kurz ins Gedächtnis zurückgerufen.

Der *a*-Symbiont ist am weitesten (bei 64% der Arten) und in fast allen Familienreihen verbreitet. Er allein ist fähig, ohne Nebensymbionten, allein mit komplementären Symbionten auszukommen, wenigstens bei Cicadomorphen. Er tritt sonst bei Fulgoromorphen nur mit *x* als $a + x$ und bei den Cicadomorphen meist mit *H* oder *t* auf. Seine Form ist kugelig bis gedrunen schlauchförmig. Er liegt u-förmig oder spiralig in Kugelhüllen von 5—20 μ Durchmesser aufgerollt. Seine Bakterienatur ist allgemein anerkannt (RESÜHR). Er lebt in typischen Mycetomen lateral im Abdomen, die meist paarig sind, schlauchförmige oder polygonale Form haben und embryonal aus einem unpaaren Zustand hervorgehen, der bei den Issiden und Delphaciden in beiden Geschlechtern oder nur bei den Männchen erhalten bleibt. Bei den Membraciden sind die *a*-Organe sekundär mehrteilig, bei Cercopiden oft stark verformt. Sie besitzen eine dünne, peritoneale Hülle und ein mehr oder weniger kubisches, steriles Epithel, das kegelförmige Mycetocyten einschließt, die meist syncytial verschmolzen sind. Die Infektionsformen sind gedrungener, stärker färbbar als die normalen Mycetominsassen und werden regelmäßig in Infektionshügeln gebildet, die larval, zunächst als sterile embryonale Zellnester, angelegt und erst spät besiedelt werden. Die Infektionsnester wölben sich bei Cicadomorphen hügelartig nach außen vor, während sie bei den Fulgoromorphen mehr oder weniger versenkt bleiben. Nach REMANES Homologiekriterien der Lage und der speziellen

Strukturen sind die a-Symbionten offenbar homolog und wahrscheinlich auch bei anderen Homopteren verbreitet. Sie sind wahrscheinlich sehr alt, da sie schon bei *Hemidoecus fidelis*, einem Vertreter der als urtümlich angesehenen Homopterenengruppe der Peloridiidae (und zwar als einzige Symbionten!) vorkommen, die nur in Regenwäldern und Moosen der Südkontinentsspitzen als vermutliche Relikte aus dem Karbon leben.

Die *x-* oder *Riesensymbionten* finden sich nur bei Fulgoroiden, selten allein, häufig mit a, seltener mit f, nur ausnahmsweise mit H vergesellschaftet. Ihre Grundform ist im Infektionsstadium zwar den a-Symbionten (also bakterien-) ähnlich, sonst aber zu extremer Riesenform von mehr als Amöbengröße hypertrophiert, polygonal-fingerförmig gelappt, mit mehr oder weniger stark geriffelter Oberfläche und großen Einschlüssen. Ihre Größe steht in einer gewissen Korrelation zur absoluten Wirtgröße. Sie sind klein und rundlich in kleinen Wirten, groß und gelappt in großen Zikaden. Einen deutlichen Beweis dafür bietet die geschlechtsdimorphe Isside *Caliscelis bonellii*, bei der die x-Symbionten der Weibchen doppelt so groß wie die der viel kleineren Männchen sind. Sie zeigen in enger Verknüpfung mit der Wirtsentwicklung einen extremen Polymorphismus, der in einem komplizierten Rhythmus abläuft. Der Riesenwuchs endet in jeder Generation in beiden Geschlechtern blind. Nur in Weibchen-Embryonen wird ein klein bleibender Stamm abgezweigt, der über ein embryonales transitorisches Mitteldarmorgan das sog. Rektalorgan besiedelt, das quasi als abgelöster Infektionshügel, als ein Filialorgan anzusehen ist, in dem die Infektionsformen für die nächste Wirtsgeneration bereit und zwar klein gehalten werden. Das meist laibförmige Rektalorgan ist in einer Falte der Valvula rectalis zwischen Darmepithel und Tunica eingeschoben und besteht aus einer artspezifisch festgelegten Zahl zweikerniger Mycetocyten. Die x-Organen sind stets paarig, lateral gelegen, eventuell geteilt. Ein dünnes Epithel (= Entalmembran) umzieht eine innere, von Vitellophagen, und eine periphere, vom Mesoderm abstammende Schicht von Mycetocyten, die syncytial verschmolzen oder aufgelöst sein können. Die Homologie der x-Symbionten ist nicht zu bezweifeln, da ihre Lage und Struktur sowie ihr komplizierter Formwandel eine analoge Entstehung in verschiedenen Gruppen völlig unwahrscheinlich machen. Sie stellen offenbar sehr alte Symbionten dar, die jedoch wohl nicht so alt wie die a-Symbionten sind, da sie nur bei Fulgoromorphen vorkommen.

Die *t-Symbionten* finden sich nur bei den Jassoidea, dort aber sehr häufig; allerdings nie allein, sondern fast nur mit a-Symbionten, oft in einem charakteristischen Doppelmycetom, vergesellschaftet, selten mit „Hefen“. Auch sie stellen wohl hypertrophierte Bakterien dar. Ihre polygonal-rosettenförmig gelappte Gestalt und ihre Struktur zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit x-Symbionten. Sie leben in einkernigen, poly-

gonalen Mycetocyten, die von einem dünnen Epithel (= ? Entalmembran) umhüllt sind und teilweise oder völlig von a-Syncytien umschlossen werden können. Ihre Infektionsformen sind abgerundet oder polygonal und bilden sich zunächst im Innern der Mycetome in sog. Wanderzellen, die dann aus dem Mycetom heraustreten, zerfallen und die Infektionsformen in die Hämolymphe entlassen. Auch die Homologie der t-Symbionten ist durch Kriterien der Lage und speziellen Struktur der Symbionten und Organe, besonders ihrer Infektionsformen, gesichert. Sie sind zweifellos jünger als die a-Symbionten.

Die *f-Symbionten* treten nur bei Fulgoroiden, in vielen Familien vorwiegend mit H, seltener mit x zusammen auf. Es handelt sich um kleine, kugelige Bakterien, die selten involutiert sind, keinen Pleomorphismus zeigen und keine besonderen Infektionsformen ausbilden. Ihre meist unscheinbaren Mycetome liegen — in manchen Familien paarig, in anderen unpaar entwickelt — im 5. Abdominalsegment, bei Delphaciden zwischen dem 4. und 5. Intersegmentalmuskel aufgehängt. Eine kernlose, bindegewebige Hülle und ein syncytiales Epithel (= Entalmembran) umspannen kubische, oft zweikernige Mycetocyten, die den sekundären a- und x-Mycetocyten entsprechen. Ihre Homologie scheint durch Lage und Organstruktur gesichert. Sie sind offenbar jünger als a- und x-Organe.

Die unterscheidbaren *Begleitsymbionten* sind oft in der Form mehr oder weniger pleomorph (k, n, o, b, cd, w), leben oft in sehr spezifisch gebauten Organen und weisen häufig besondere Infektionsformen und -mechanismen auf (z. B. mit Filialorgan unter dem Germarium mit oft sehr kompliziertem Zyklus), sind also vielleicht schon relativ alt. Manche andere sind aber noch sehr typisch bakterienartig (m) und offenbar wenig angepaßt. Deshalb ist ihre Homologisierung nur innerhalb der kleineren systematischen Einheiten ihres Vorkommens (Familien, Tribus, Gattungen) einigermaßen möglich, scheint aber nie darüber hinaus zu gehen.

Die Vielzahl der *akzessorischen* Symbionten ist infolge des unregelmäßigen Vorkommens und ihres parasitenhaften Eindringens in andere Mycetome ohne Kultur kaum homologisierbar.

Die Behandlung der sog. „Hefen“ wurde bewußt bis zuletzt zurückgestellt, da sie zweifellos eine gesonderte Betrachtung erfordern. Sie sind — an zweiter Stelle nach den a-Symbionten — sehr weit und in fast allen Familienreihen verbreitet und erscheinen daher in der Häufigkeitsskala als essentielle Symbionten. Sie wurden deshalb bisher für „alt“ gehalten. Sie vereinen sich nur bei Cicadomorphen auch mit a-Symbionten, bei Fulgoromorphen nur mit f, jedoch selten mit Begleitern, und kommen sehr selten mit x bzw. t vor. Ihre Form ist wenig plastisch, kurzelliptisch z. B. bei *Calligypona*, zigarrenförmig bei *Jassidaeus*, und bietet wenig Differenzierungsmöglichkeiten. Weder Pleomorphismus

noch besondere Infektionsformen sind ausgebildet. Die Siedlungsweise ist sehr verschieden. Nur ausnahmsweise findet sich mycetomartige Unterbringung (*Issus*, einzelne Membraciden, Micrutalinen); meist liegen sie im Fettgewebe, mehr oder weniger locker verstreut, diffus verteilt oder auf einzelne Mycetocyten konzentriert (*Megamelus notula*), die syncytial verschmelzen können (*Calligypona*), interzellulär bei Fulgorinen und *Jassidaeus*-Weibchen, manchmal im Epithel anderer Mycetome (a-Organ einiger Membraciden), nur einige Male im Darmepithel (*Cymbomorpha*, Membrac., *Cicadula*). Die Siedlungsweisen sind aber höchstens typisch und einheitlich in den Familien, meist nur für Gattungen und Arten der Wirte. ERMISCH fand die Besiedlung in der Larval- und Imaginalentwicklung der Delphacidenarten sehr veränderlich sowohl mit dem Alter wie in Abhängigkeit vom Geschlecht, und offenbar auch individuell schwankend nach Befallsstärke und lokaler Verteilung. Weitere Prüfungen erscheinen nötig; weder der mycetocäre noch der syncytiale Typ sind artspezifisch durchgängig nachweisbar. Eine durchgehende Homologisierung der Hefen ist also offensichtlich nicht möglich. Vielmehr scheint hier der Fall vorzuliegen, daß weite Verbreitung ein hohes phylogenetisches Alter vortäuscht. Die Hefen stellen offenbar vielmehr ganz allgemein einen modernen, sehr leistungsfähigen Symbiontentyp dar, der alte Symbionten ersetzen und oft, wie die meisten akzessorischen Symbionten, sehr aggressiv verdrängen kann. Wahrscheinlich wurden sehr verschiedene Hefe„arten“ an den verschiedensten Stellen des Systems erst in jüngerer Zeit in analoger Weise aufgenommen. Es ist denkbar, daß die Aufnahme nur nach vorhergehendem Besitz von Bakterien möglich war, deren Leistungen nun übernommen wurden. Die Homologie der Hefen ist also nur durch ihre geringe morphologische Plastik und durch negative Charaktere in der Anpassung vorgetäuscht. Physiologisch und verbreitungsmäßig sind sie zwar unter die Hauptsymbionten einzuordnen, phylogenetisch aber als Komplementärsymbionten zu bewerten. Sie bedürfen dringend mikrobiologischer Nachprüfung, die wahrscheinlich gar nicht so schwierig sein dürfte, gerade weil sie vielleicht wegen ihres geringen Alters als Symbionten noch wenig spezialisiert sind.

IV. Das Verhalten der Symbionten während der Entwicklung des Wirtes

Zur Beurteilung der Homologie bietet sich als weitere Möglichkeit die Prüfung des Verhaltens der Symbionten während der Wirtsentwicklung an. Die Einpassung und Synchronisation der symbiontischen Zyklen in die Ontogenese der Wirte kann besonders bei den plurisymbionten Zikaden wichtige Hinweise auf ihr phylogenetisches Alter geben. Dabei müssen der Sonderung der im reifen Ovarialei in einem gemeinsamen Symbiontenballen gemischten Symbiontensorten während der Embryo-

genese und dem Zeitpunkt und der Art ihrer Aufnahme in die embryonalen Wirtsgewebe besondere Beachtung geschenkt werden.

Aus den verhältnismäßig wenigen Untersuchungen über die Embryogenese der Zikaden, die vorwiegend von Endosymbioseforschern (BUCHNER 1925, H. J. MÜLLER 1940, RAU 1942, ERMISCH 1960) stammen, ergibt sich, daß die essentiellen Symbionten a, x und t, die auch sonst hoch angepaßt erscheinen, sehr zeitig, kurz nach der ersten Umhüllung des im Ovarialei gemischten Symbiontenballens durch blastodermale Zellen und Vitellophagen während der Anlage und beginnenden Invagination des Keimstreifens in junge Embryonalzellen des Wirtes aufgenommen werden, die Komplementärsymbionten b, f, p dagegen erst viel später, nach der Ausrollung des Embryos. Zu dieser Zeit zerfällt das Sammelmycetom, d. h. der entmischte, aus den primären Mycetocyten und Syncytien der essentiellen Symbionten gebildete ehemalige Symbiontenballen, die essentiellen Symbionten werden erneut umhüllt und endgültig in Mycetome mesodermaler Herkunft überführt (die daher einen zweischichtigen Bau aufweisen), während die Komplementärsymbionten als bisher unbeachtet gebliebene Reste des Symbionten-gemisches nun erst von Wirtszellen übernommen werden, die zugleich ihre endgültige Heimstätte bilden.

Die „Hefen“ werden nun, wie ERMISCH an *Conomelus limbatus* zeigen konnte, in jeder Hinsicht wie (jüngere) Komplementärsymbionten behandelt, d. h. sie werden zu Beginn der Embryogenese nur in einem lockeren syncytialen Vitellophagenverband untergebracht, der nach der Ausrollung des Keimes keine neue Umhüllung durch mesodermale Elemente erhält, und treten dann später in das embryonale Fettgewebe über, in dem sie sich mehr oder weniger regellos ausbreiten und nur selten schärfere mycetomartige Komplexe bilden.

Damit hat sich die Wahrscheinlichkeit sehr vergrößert, daß die „Hefen“ ganz allgemein Komplementärsymbionten darstellen, d. h. also relativ junge Symbionten, die offenbar untereinander spezifisch verschieden sind und an sehr verschiedenen Stellen des bereits stark entfalteten Zikadenstammbaumes aufgenommen wurden.

C. Symbiose und Phylogenie

Vergleicht man nach den bisher durchgeführten sichtenden und ordnenden Zusammenstellungen das System der Zikaden, so wie es sich in groben Zügen aus den üblichen Darstellungen der Taxionomen abzeichnet, mit der Verbreitung und Kombination der Symbionten, so fallen zunächst eine Reihe großer und in vieler Hinsicht deutlicher Unterschiede zwischen den beiden von vielen Systematikern aufgestellten Familiengruppen der Fulgoromorpha und Cicadomorpha (= Über-

familien Fulgoroidea und Cicadoidea KIRK.) auf, die im folgenden tabellarisch gegenübergestellt sind (Tabelle 3).

Tabelle 3. Vergleich der wesentlichsten Unterschiede in der Anatomie und in den endosymbiontischen Einrichtungen zwischen den fulgoromorphen und cicadomorphen Auchenorrhynchen

	Fulgoromorpha	Cicadomorpha
Mittelhüften	nach außen gerückt	median wie die Hinterhüften
Tegulae	vorhanden	fehlen
Ocellen	auf der Unterseite des Kopfes	mehr oder weniger auf der Oberseite des Kopfes
Das embryonale Sammelmycetom	zerfällt in Einzelmycetome	bleibt auch in der Imago erhalten
Symbiontentypen daher	in getrennten Mycetomen	in einem Mycetom untergebracht
Mycetome liegen	in der hinteren Abdomenhälfte	in der vorderen Abdomenhälfte
Infektionshügel des a-Organes	versenkt	nach außen vorgewölbt
x-Symbionten	häufig	fehlen
Nebensymbionten	f	t
Begleitsymbionten	viele verschiedene, meist in besonderen Mycetomen	keine oder wenige, und dann im Doppelmycetom a + t
Akzessorische Symbionten	selten	oft viele
Hefen	nie mit a allein	oft mit a kombiniert

So scheint die Trennung der beiden Familienreihen auch von der Seite der Endosymbiosen her berechtigt und bestätigt.

In einer tabellarischen Aufstellung der Fulgoromorphen-Familien (z. T. im Anschluß an METCALF) (Tabelle 4) zeigt sich, daß in allen Familienreihen die Grundkombination a + x oder ihre Erweiterungen a + x + Begleiter auftritt (86mal), daneben aber x + f (eventuell erweitert zu x + f + Begleiter) 22mal. Da die Kombination a + x + f bisher niemals gefunden wurde, muß wohl angenommen werden, daß f mehrfach a verdrängen konnte. In modernen, besonders entwicklungsfähigen Familien, bei den fliegenartigen Derbiden, den mehr oder weniger flügellosen Delphaciden und den schmetterlingsartigen Flatiden verschwindet aber auch x zugunsten von H (oder umgekehrt), so daß die Kombination f + H noch etwas häufiger als a + x ist, die offenbar ihr Schwergewicht in den mehr oder weniger altertümlichen Tettigometriden, Fulgoriden und Cixiiden hat. So scheint eine Tendenz von a + x über x + f zu x + H zu bestehen, die teilweise zu Reduktion auf x (Derbiden) und H führt, wobei das Auftreten von Hefen offenbar den Abbau der Polysymbiosen begünstigt bzw. Begleitsymbionten, die bei a + x so häufig

Tabelle 4. Verteilung und Häufigkeit der typischen Endosymbionten-Kombinationen in den Familienreihen und Familien der fulgoromorphen Zikaden

Familienreihe Familie	a + x-Serien		x + f-Serien		f + H-Serien	Reduktionsformen		
	a + x	a + x +	x + f	x + f +	f + H	x	H	B
Tettigometrina		6 s						
Cixiides								
Cixiidae . . .	4	c + d 18 b + e						
Achilidae . . .	7		3					
Derbidae . . .	1	1 g + h	4			10	1	1
Meenoplidae . .			3	1 +		1	1	
Delphacides	1	q (q ₁ q ₂) 13 p		7 + r + r + H	54			
Issides								
Issidae	1	o 8 l H		1 + H	8			
Tropiduchidae		1 AT	3		1			
Fulgorides								
Fulgoridae . .		i 15 k E						
Dictyopharidae	1	6 m			13 1 + m'			
Flatides								
Nogodinidae .		2 + n						
Lophopidae .		1 + P						
Flatidae . . .					7			
Acanaloniidae					2			
Ricaniidae . .					1			
Eurybrachiidae					1			
	15	71	13	9	88	11	2	1
	86		22					

auftreten (in >82% der a + x-Verbindungen), weitgehend entbehrlich macht.

Daß bei den Cicadomorphen frühzeitig eine stärkere Aufspaltung in drei deutlich unterscheidbare Überfamilien (Cicadoidea, Cercopoidea und Jassoidea) aufgetreten sein muß, wird trotz des geringen bisher geprüften Materials durch die Endosymbionten-Verteilung bestätigt. In den beiden ersteren herrschen die a-Symbionten in allen untersuchten Arten vor, jeweils begleitet von einem mehr oder weniger charakteristischen (jedoch auf Homologie nicht untersuchten) Nebensymbionten, der bei den Singzikaden oft von Hefen, bei den Schaumzikaden manchmal von stäbchenförmigen Bakterien ersetzt ist. Die Nebensymbionten beider Überfamilien Bc und W machen jedoch selbst z.T. noch einen wenig

Tabelle 5: Verteilung und Häufigkeit der typischen Endosymbionten-Kombinationen in den Familien und Unterfamilien der Jassoidea

Familienreihe Familien Unterfamilien	a + t	a + t +	a + H	H	a +	
Jassoidea						
Ledridae				1		
Ulopidae			1			
Cicadellidae						
Eupelicinae	1					
Aphrodinae	1	2				
Errhomenellinae . .						
Evacanthinae . . .	1					
Cicadellinae			2		1	
Deltocephalidae						
Penthimiini			1			
Grypotini			2			
Fieberiellini . . .						
Scaphytopiini . . .	1					
Euscelini	8	1	1			
Macrostelini . . .		1				
Deltocephalini . .	11	1	1			
Jassidae						
Megophthalminae . .		1				
Jassinae			2			
Macropsinae			1			
Idiocerinae	2	2				
Agallinae		1				
Typhlocybides . . .						10
Membracidae						
Terentiines						
Terentinae				1		
Centrotines						
Stegapsinae	1		2			
Tolaniinae	1	3				
Centrotinae	1	2				
Membracides						
Heteronotinae . . .			6		1 + v 1 + u	
Smiliinae	14	3	6			
Hyphinoinae		5	6			
Darniinae	8					
Polyglyptinae . . .	1	15				
Membracinae	1	17				
	52	54	31	2	3	10
	106					

eingepaßten Eindruck, so daß das Schwergewicht der Symbiose auf den mächtig entfalteten a-Organen liegt, damit einen Hinweis auf einen gewissen urtümlichen Zustand gebend, der beiden Gruppen auch von morphologischer und ökologischer Seite anhaftet (Larven im Boden, bodennahe oder in Schaumhüllen, die hohe Luftfeuchtigkeit garantieren!). Beide haben sich auch nicht so reich aufgegliedert wie die Jasso-

idea, die als Gegenstück zu den $a+x$ -tragenden Fulgoroidea mit der Verbindung $a+t$ ausgerüstet sind und sich zu mehreren Familien entfaltet haben (Tabelle 5).

Auch für die Familien der Jassoidea, die vom Boden die Strauch- und Baumschicht erobert haben, lassen sich (wie bei denen der Fulgoroidea) keine besonders typischen Symbionten oder Symbiontenkombinationen angeben, vielmehr ist nur überall parallel die gleiche Tendenz zu beobachten, die Grundkombination $a+t$, die mit Erweiterungen durch oft mehrere akzessorische Symbionten, speziell bei den Membraciden, in mehr als 80% aller Fälle gefunden wurde, in $a+H$ abzuwandeln. Selten ist t durch Begleitsymbionten ersetzt. Wenige Male ist die Reduktion auf Hefen allein erfolgt. Bei den offenbar polyphyletisch entstandenen blattbewohnenden Typhlocybinen sind schließlich alle Symbionten verschwunden, offensichtlich in Verbindung mit dem Übergang vom Phloemsaugen zum Zellsaftschlürfen, das offenbar keine Wuchsstoffzuschüsse mehr erforderlich macht.

Ein — gewissermaßen von oben gesehener — Stammbaum der Zikaden, dessen Äste sich zentrifugal ausbreiten, soll die vorgetragenen Hypothesen über den phylogenetischen Zusammenhang und das vermutliche Werden der Endosymbiosen der Zikaden mit pflanzlichen Mikroorganismen zusammenfassend verdeutlichen (Abb. 1).

Die Annahme, daß die heute nur noch durch die Peloriidiiden vertretenen, altertümlichen Coleorrhyncha die Wurzel zumindest aller Auchenorrhynchen darstellen, wird von der Endosymbioseforschung dadurch unterstützt, daß *Hemiodoecus fidelis*, die einzige bisher untersuchte Peloriidiide, a -Symbionten beherbergt und zwar ausschließlich, und als einzige unter allen Homopteren ohne Nebensymbionten oder Begleiter! Diese Moosbewohner der *Nothofagus*-Wälder scheinen also jenen urtümlichen Zustand bewahrt zu haben, in dem nur eine Symbiontensorte den physiologischen Ansprüchen noch genügte. Da diese a -Symbionten außerdem dann in allen Verzweigungen des Stammbaumes mit der größten Häufigkeit auftreten, darf wohl mit Recht gefolgert werden, daß sie die ältesten und primär wichtigsten, also wirklichen Hauptsymbionten darstellen.

Wie und wann im einzelnen die Aufspaltung des auchenorhynchen Stammes dann erfolgte, ist schwer zu beurteilen. Heute lassen sich deutlich vier Überfamilien unterscheiden, die jeweils durch den Erwerb eines anderen Nebensymbionten zum Hauptsymbionten a ausgezeichnet sind. Die Fulgoroidea nahmen x , die Jassoidea t , die Cercopoidea Be und die Cicadoidea W auf. Dabei stehen sich aber die drei letzteren vor allem morphologisch untereinander näher und den Fulgoroidea schärfer gegenüber, weshalb die oft, zuerst von KIRKALDY vorgeschlagene Trennung in Fulgoroidea s. l. und Cicadoidea s. l. hier durch die Zusammen-

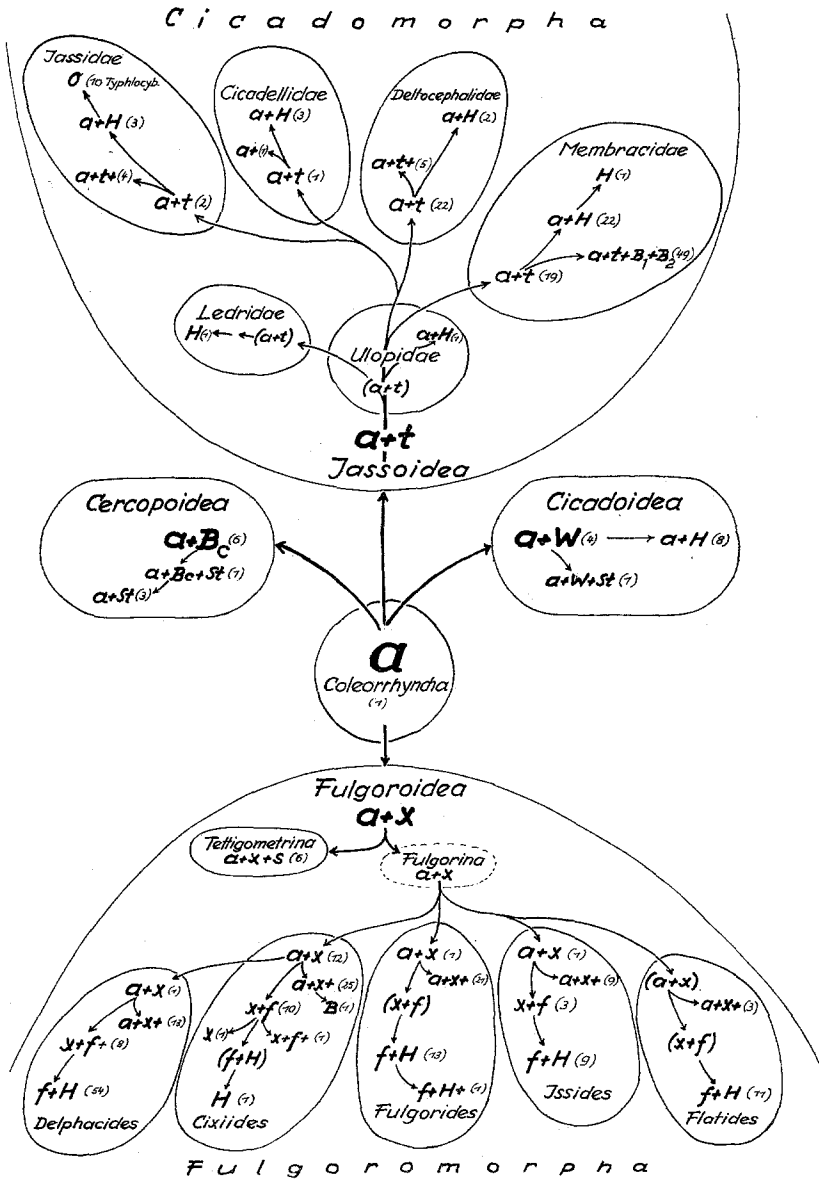


Abb. 1. Hypothetische Beziehungen zwischen der stammesgeschichtlichen Entfaltung der Zikaden und ihren Endosymbiosen

fassung der Cicadoidea, Cercopoidea und Jassoidea zu den Cicadomorpha und Gegenüberstellung der Fulgoromorpha angedeutet ist, für die endosymbiontologische Gründe bereits oben dargelegt wurden.

Da — wie schon angedeutet — die Nebensymbionten der Schaum- und Singzikaden durchaus nicht den Nebensymbionten der Jassoidea (t) und Fulgoroidea (x) verglichen werden können, sondern eher als Begleitsymbionten zu bewerten sind, scheint es berechtigt, jene beiden Überfamilien tiefer am Stammbaum entspringen zu lassen. Sie repräsentieren gleichsam die auf die monosymbionte Stufe der Coleorrhyncha folgende Phase, in der zum Hauptsymbionten a nur mehr einzelne Begleiter mehr oder weniger lose angegliedert wurden, echte Nebensymbionten aber noch fehlen.

Dagegen schuf der Erwerb der x- bzw. t-Symbionten bei Fulgoroiden und Jassoiden offenbar die Grundlage für eine — in zwei ganz verschiedene Richtungen ausstrahlende — reiche Entfaltung des Zikadenstammbaumes; denn diese disymbionten Kombinationen ermöglichten offenbar die relativ leichte Entwicklung zu Plurisymbiosen durch Neuaufnahme von Begleitern und akzessorischen Symbionten. Es wird freilich kaum zu entscheiden sein, ob diese Entwicklung Ursache oder Folge der etwa gleichzeitig anzunehmenden Auffächerung dieser Überfamilien war und ob x und t (ebenfalls) verwandte Organismen sind, die mit ihren divergierenden Wirten nur verschiedene Entwicklungswege einschlugen.

In allen Familien dieser beiden Überfamilien folgt aber auf die Erweiterung der jeweiligen, oft auch noch allein erhaltenen Grundkombination a + x bzw. a + t zu polysymbionten Kombinationen wie a + x + Begleiter bzw. a + t + Begleiter dann auch ein Austausch und ein Ersatz bereits vorhandener Symbionten, indem sich die Neben- und Begleitsymbionten offenbar als vorteilhafter, tüchtiger erwiesen und daher die älteren verdrängten. Diese Entwicklung ist besonders bei den Fulgoroiden typisch, wo sie lediglich die offenbar sehr frühzeitig als Schwestergruppe abgespaltenen Tettigometriden verschont. Hier ist es zunächst der unscheinbare f-Symbiont, der in Kombination mit x den a-Symbionten überflüssig macht; denn niemals wurde a + x + f gefunden. Es könnte sogar der Verdacht aufkommen, daß f eine Abwandlung, eine moderne Form der a-Symbionten sei. Ihr gänzlich anderer Entwicklungszyklus und Einpassungsgrad (auch während der Embryogenese) spricht allerdings sehr dagegen. Aber auch die Kombination x + f, die sogar durch Begleiter erweitert sein kann, erscheint nicht unangreifbar. Die akzessorischen Hefen vermögen offenbar leicht die x-Symbionten zu ersetzen, so daß vielfach die Verbindung f + H erscheint, die bei den Fulgoroiden die letzte Stufe der Entwicklung darstellt, von seltenen weiteren Reduktionen auf x (Derbiden) und H oder gar Begleiter (in ganz vereinzelt Fällen) abgesehen. Sie findet sich in etwas genauer analysierten Fällen (Delphacidae) stets jeweils bei den auch sonst modernsten, anagenetisch am höchsten stehenden Gruppen (s. unten).

Durchaus problematisch ist bei diesen an sich im einzelnen plausiblen Transformationsreihen $a + x \rightarrow x + f \rightarrow f + H$ jedoch die Tatsache, daß sie sich parallel in fast allen Familien entwickelt haben müssen; denn für die einzelnen Familien sind nicht etwa bestimmte dieser Kombinationen typisch, sondern höchstens bestimmte Begleitsymbionten, weit mehr noch der Baustil der Mycetome, Übertragungsweisen und besondere Ausprägungen in der Form der homologen Symbionten, also eher auf den Wirt und sein inneres Milieu zurückzuführende Merkmale der Endosymbiosen als die Symbionten selbst.

Weniger vielfältig zeigen sich die gleichen Tendenzen auch bei den Jassoidea, von denen leider viel zu wenig moderne Endosymbioseuntersuchungen vorliegen. So ist die Grundkombination $a + t$ gerade bei den als Ausgangsgruppe zu betrachtenden Ulopiden noch nicht gefunden worden (— da überhaupt nur eine relativ hoch stehende Art untersucht wurde —), desgleichen bei den verwandten Ledriden (*Ledra* — nur mit Hefen ausgestattet — ist ebenfalls eine relativ hochstehende Form). Sonst herrscht aber in allen Familien $a + t$ mit den für die Jassoidea typischen Erweiterungen durch akzessorische, im Doppelmycetom lokalisierte Begleiter vor. Zugleich aber zeigt sich auch hier in allen vier Familien parallel die Tendenz zu einer Elimination der t -Symbionten und ihren Ersatz durch Hefen in den offenbar höher entwickelten Einheiten. Nur selten verschwinden sogar auch die a -Symbionten und lediglich bei den innerhalb der Jassidae an verschiedenen Stellen auftretenden Parenchymsaugern (frühere Typhlocybinae) sind alle Endosymbiosen restlos aufgehoben worden.

So ergibt sich im ganzen eine verständliche Übereinstimmung zwischen System und mutmaßlicher Phylogenie der Zikaden und ihrer Endosymbionten. Die Aufgliederung in zwei Familienreihen bzw. vier Überfamilien findet ihre Bestätigung durch typische Symbionten bzw. Symbiontenkombinationen. Die weitere Aufgliederung ist teils durch spezifische, aber nicht durchgehend auftretende Begleitsymbionten, mehr aber durch die von den Wirten bedingte Ausprägung der symbiontischen Einrichtungen und Zyklen charakterisiert. Zugleich ist in fast allen modernen Familien das Phänomen der Elimination und des Austausches von Symbionten zu beobachten, wobei besonders die Hefen befähigt scheinen, die älteren Bakterien ersetzen und ablösen zu können.

Als Beispiel für die fruchtbare Zusammenarbeit mit der üblichen Taxonomie und für die Hilfe, welche die Symbioseforschung bei der phylogenetischen Analyse systematischer Einheiten zu leisten vermag, seien hier die Delphaciden (Fulgoroidea) angeführt, von denen nunmehr 76 Arten (davon 45 einheimische aus 18 von 19 Gattungen) auf Endosymbiosen untersucht worden sind (s. ERMISCH 1960) und die soeben

W. WAGNER einer eingehenden Revision unterzogen hat. Auf den modernen Vorstellungen von RENSCH und REMANE fußend, benutzt er möglichst viele Merkmale und zwar in quantifizierender Weise, um die anagenetische Entwicklungshöhe wie die kladogenetische Aufspaltung erkennen und einordnen zu können.

Die Delphaciden leben in allen Stadien fast ausschließlich an Monokotylen, speziell an Gramineen und Riedgräsern, und stammen höchstwahrscheinlich von den als Larven am und im Boden lebenden, meist düster braun gefärbten Cixiiden ab, die als Imagines Baumbewohner sind. Mit diesem Wechsel in der Lebensweise ist die anagenetische Entwicklung verschiedener Organe verbunden, z. B. eine Verkürzung des Abdomens und Verringerung der Körpergröße, eine für Halmläufer typische Reduktion der Flügel bis zur Brachypterie, Verkürzung der Afterröhre und des Penis bei gleichzeitiger Aufrichtung der Griffel und vor allem eine weitgehende anagenetische Spezialisierung eines beweglichen Posttibialspornes, der als Abstemm- und Bremsorgan beim Sprung gedeutet wird. Aus einer Skala für die Entwicklungshöhe jedes dieser und zahlreicher anderer Merkmale läßt sich für jede Art ein anagenetischer Indexwert (aus der Summe der erreichten Merkmalswerte) errechnen und damit die Entwicklungshöhe derselben abschätzen, während kladogenetische Merkmale wie die Art der Stirnvergrößerung, Besitz von Chitinzähnen oder -platten auf dem Sporn, spezifische Entwicklung der Genitalien usw. die Aufgliederung nach der Breite gestatten.

Es zeigt sich nun, daß sich in einen solchermaßen quantifizierend erarbeiteten Stammbaum der Delphaciden die bei diesen angetroffenen Symbionten und Symbiontenkombinationen zwanglos einordnen lassen, seine Zusammenhänge bestätigen und unterstreichen, ja stellenweise wertvolle Indizien liefern, während schon die erste Bearbeitung der Endosymbiose dieser Familie erwies, daß der von H. HAUPT zur ersten Aufgliederung derselben verwendete Verlauf der Pronotumkiele zu einer unhaltbaren Trennung von Trägern gleicher Symbiontenkombinationen führte, weil — wie sich bald ergab — dieses Merkmal keine anagenetische Bedeutung besitzt (s. H. J. MÜLLER 1942 und 1949).

Der von W. WAGNER kürzlich auf Grund seiner taxionomisch-morphologischen Untersuchungen an europäischem Material und der Ergebnisse der Endosymbioseforschung entworfene Stammbaum der Delphaciden (Abb. 2) zeigt, daß „die Phylogenese der Endosymbionten... ganz vorzüglich übereinstimmt mit dem auf Grund morphologischer Merkmale erarbeiteten System“ (W. WAGNER 1961). Wie in anderen Familien(reihen) der Fulgoroidea weisen die anagenetisch tief stehenden Asiracinen und auch die schon etwas höher entwickelten Kelisiinae und Stenocraninae die typische Grundkombination $a+x$ auf, die bei den Asiracinen durch den p-Symbionten, bei Kelisiinen und Stenocraninen

durch verschiedene, zunächst als q-Symbionten bezeichnete Bakterien ergänzt wird. Aber schon bei den anagenetisch nur wenig höher als *Stenocranus* eingestuftes Jassidaeiniae ist a durch f verdrängt und es tauchen neben einem auch bei brasilianischen Delphaciden gefundenen Begleiter, r (der ähnlich wie p- und q-Symbionten ein großes unpaares Mycetom besiedelt), zusätzlich Hefen auf. Die am höchsten stehenden Delphacinen besitzen dann ausschließlich die auch bei anderen Fulgoroiden häufige Paarung f + H, d. h. auch die x-Symbionten werden offenbar überflüssig, weil Hefen auftreten.

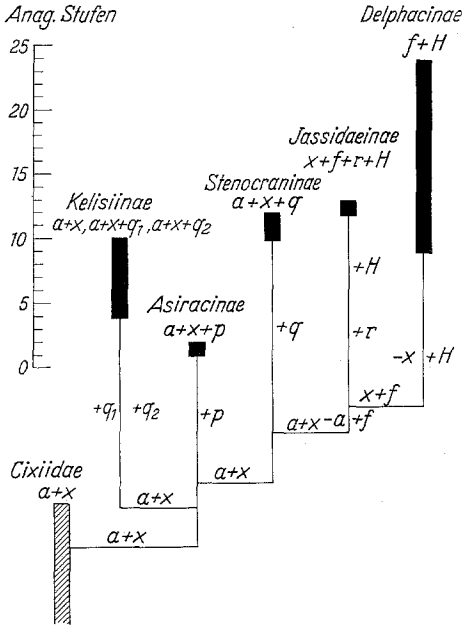


Abb. 2. Stammbaum der Delphaciden und seine Beziehung zu ihren verschiedenen Symbiontenkombinationen, nach W. WAGNER 1962

Eine weitere, bis in den Bereich der Arten gehende gemeinsame Analyse erscheint dabei nicht nur wünschenswert, sondern auch möglich. So waren bisher die Kelisiinae WAGNERS alle in einer Gattung (*Kelisia*) vereint, die nach morphologischen Befunden ebenso eine Aufteilung verlangt wie nach den Endosymbiose-Befunden. Schon Lebendpräparation der bisher nur aus Schnittserien erfaßten verschiedenen Begleitsymbionten und Berücksichtigung von allen erreichbaren Arten würde vermutlich wesentlich

weiter führen, desgleichen die Anwendung mykologischer Untersuchungs- und Zuchttechniken bei den „Hefen“ der Delphacinen.

Gemessen an unseren früheren Versuchen (1942, 1949), möglicherweise bestehende Beziehungen zwischen phylogenetischem System und Symbiontenbesitz der Zikaden aufzudecken, erscheint das Bild nun zwar etwas klarer. Es sei aber abschließend betont, daß es ohne mikrobiologische Analysen stets ein sehr hypothetisches bleiben muß, zumal auch von den Systematikern bisher nur wenige Anhaltspunkte für einen Stammbaum der Zikaden vorliegen. Die Endosymbiose-Forschung kann naturgemäß bestenfalls einige Gesichtspunkte liefern. Daß sie aber zumindestens stimulierend auf die Erarbeitung phylogenetischer Vorstellungen wirken kann, beweisen die Ergebnisse W. WAGNERS.

Es sei mir gestattet, Herrn Dr. h.c. W. WAGNER, für seine selbstlose und unermüdliche Unterstützung mit Auskünften und durch anregende Diskussionen auch an dieser Stelle herzlich zu danken.

Zusammenfassung

Es wird versucht, die Vielfalt der bei den Zikaden auftretenden endosymbiontischen Mikroorganismen und ihrer spezifischen Kombinationen in den systematischen Kategorien ihrer Wirte zu ordnen und möglichst mit phylogenetischen Gesichtspunkten zu interpretieren. Unter Berücksichtigung der Homologiekriterien REMANES werden dabei Häufigkeit, Verbreitung, Kombinationsfähigkeit sowie die Einpassung in den Wirtsorganismus, vor allem während seiner Ontogenese, benutzt. Danach lassen sich fünf weitverbreitete und offenbar „alte“ *essentielle* (Haupt- und Neben-) Symbionten, von denen meist zwei in jeder Zikade auftreten, von zahlreichen *komplementären* „jüngeren“ (Begleit- und akzessorischen) Symbionten unterscheiden, die auf niedere systematische Einheiten beschränkt sind und nur wenig angepaßt erscheinen. Bei einer neueren Untersuchung der Delphaciden-Symbiose, insbesondere ihrer Ontogenese, durch ERMISCH hat sich jedoch gezeigt, daß die sog. „Hefen“ insofern eine Ausnahme bilden, als sie zwar häufige und weitverbreitete, aber offenbar junge und untereinander nicht homologe „Haupt“-Symbionten darstellen. Der bereits früher entworfene, hypothetische Stammbaum der Zikaden und ihrer Endosymbiosen läßt sich dadurch wesentlich vereinfachen. An der gleichzeitig von W. WAGNER durchgeführten modernen taxonomischen Revision der europäischen Delphaciden wird der Wert solcher Betrachtungen für die phylogenetische Analyse der Zikaden deutlich, indem sich eine gute Übereinstimmung zwischen Endosymbiontenbesitz und morphologisch begründetem Zikadensystem ergibt.

Literatur

- BUCHNER, P.: Studien an intrazellularen Symbionten. V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morph. Ökol. Tiere 4, 88—245 (1925).
 — Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1953.
 ERMISCH, A.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Endosymbiose der Fulgoroiden mit besonderer Berücksichtigung der Araeopiden. Z. Morph. Ökol. Tiere 49, 47—138 (1960).
 HAUPT, H.: Neueinteilung der Homoptera-Cicadina nach phylogenetisch zu wertenden Merkmalen. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. 58, 173—286 (1929).
 KIRKALDY, G. W.: Phylogeny of Homoptera. Canad. Ent. 42, 83 (1910).
 METCALF, Z. P.: Phylogeny of the Homoptera Auchenorrhyncha. Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol. 12, 1—14 (1951).
 MÜLLER, H. J.: Die Symbiose der Fulgoroiden (Homoptera-Cicadina). Zoologica, H. 98, 220 S. (1940).
 — Zur Systematik und Phylogenie der Zikaden-Endosymbiosen. Biol. Zbl. 68, 343—368 (1949)

- MÜLLER, H. J.: Über die intrazelluläre Symbiose der Peloriidiide *Hemiodeocus fidelis* EVANS (Homoptera Coleorrhyncha) und ihre Stellung unter den Homopterensymbiosen. Zool. Anz. **146**, 150—167 (1951).
- RAU, A.: Symbiose und Symbionterwerb bei den Membraciden. Z. Morph. Ökol. Tiere **39**, 369—522 (1943).
- REMANE, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1956.
- RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart: Ferdinand Enke 1947.
- RESÜHR, B.: Untersuchungen über die Symbiose von Tieren mit Bakterien und Pilzen. VI. Zur Morphologie und Protoplastmatik der bakteroiden Symbionten einiger Homoptera (*Philaenus spumarius* L., *Cicadella viridis* L. und *Pseudococcus citri* RISSO). Arch. Mikrobiol. **9**, 31—79 (1938).
- SCHWARTZ, W.: Untersuchungen über die Pilzsymbiose der Schildläuse (Lecaniinen). Biol. Zbl. **44** (1924).
- WAGNER, W.: Beitrag zur Phylogenie und Systematik der Cicadellidae (Jassidae) Nord- und Mitteleuropas. Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol. **12**, 1—44 (1951).
- Die Bewertung morphologischer Merkmale in den unteren taxonomischen Kategorien, aufgezeigt an Beispielen aus der Taxonomie der Zikaden. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **53**, 75—108 (1955).
- Probleme bei der Aufstellung eines phylogenetischen Systems. Abh. Verh. naturw. Verein Hamburg, N. F. **4**, 109—128 (1960).
- Dynamische Taxonomie. Ber. 9. Wandervers. Dtsch. Entomol. Berlin 1961 (im Druck).

Prof. Dr. H. J. MÜLLER,
Quedlinburg, E. und J.-Rosenberg-Straße 23