

(Aus dem Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie
der Freien Universität Berlin)

Ein Beitrag zur Neuen Systematik — demonstriert am Beispiel zweier *Javesella*-Arten (Homoptera - Cicadina: Delphacidae)^{1, 2}

VON HILDEGARD STRÜBING UND ARNIM HASSE

(Mit 11 Abbildungen)

Eingegangen am 31. 7. 74

Javesella pellucida ist eine überaus häufige kleine Zikade aus der Fam. der Delphacidae. Bekannt und berüchtigt bei Massenauftritten — und dazu neigt sie — als Getreideschädling und Virusüberträger, ist sie über das gesamte holarktische Faunengebiet verbreitet: in Europa bis weit nach Skandinavien, im Süden bis Nordafrika, im Osten über Rußland, den Balkan, Türkei bis zur Mongolei, auch aus Nordamerika nachgewiesen, und überall im gleichen Habitus der tief schwarzen ♂♂ mit weißem Strich am Hinterrand vom Pronotum und den ockergelbbraunen ♀♀. 1969 brachte Kollege REMANE von den Azoren eine Art mit, die mit gelben ♂♂ und ♀♀ zunächst den Eindruck einer anderen Gattung erweckte. Bei genauer Ansicht, d. h. Präparation des männlichen Begattungsorgans, zeigte sich die verblüffende Tatsache, daß es dem von *pellucida* so ähnlich war, daß aufgrund dieses, bei der Determination von Kleinzikaden meist so zuverlässigen Merkmals, eine Trennung in 2 Arten nicht möglich erschien. Handelte es sich um eine ökologische oder geographische Rasse von *pellucida*, die durch die Inselisolation einen anderen Habitus angenommen hatte? Kollege REMANE übergab mir einige lebende Exemplare zur Gesangsanalyse in der Hoffnung, hier Aufschluß über eine Artdiagnose zu erhalten. Wir nahmen die Tiere zunächst in Zucht, um größeres Material und unbegattete ♀♀ zur Tonanalyse zu gewinnen, begattete antworteten bekanntlich nicht auf die ♂-Signale. Schon bei der Zucht zeichneten sich die ersten Unterschiede ab: Als Zuchtpflanze eignete sich *Poa annua*, eine Graminee, an der sich beide Arten züchten lassen. *Javesella pellucida* brütet im Freien u. a. auch an *Lolium perenne* und ist polyphag. Auch die Azoren-*Javesella* ist

¹ Referate gehalten anlässlich der Tagung der Deutschen Entomologischen Gesellschaft in Freiburg i. Breisgau im März 1974.

² Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der dafür vielmals gedankt sei.

nicht monophag und besiedelt im Freien nach Mitt. von Herrn REMANE Grasflächen der mittleren und höheren Lagen bis über 1 000 m von 6 der 9 Azoren-Inseln. An *Lolium perenne* aber starben die Tiere ab, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Generationenfolge, larvale Quieszenz entsprachen durchaus den bekannten Gegebenheiten bei *Jav. pellucida*: Kurtageinwirkung im 2. - 3. Larvenstadium löste einen Entwicklungsstopp aus, der bei Rückführung in Langtag wieder aufgehoben werden konnte. Überführen der Imagines in Kurztag bei + 12° C und einer Lichtphase von $\frac{8}{10}$ hatte nur eine Verlangsamung der embryonalen Entwicklung zur Folge, die Tiere legten offenbar normal ab und entwickelten sich bis zum mittleren Larvenstadium. Larven, die einer längeren Kurtageinwirkung, d. h. einer Quieszenz, ausgesetzt waren, ergaben dunklere, etwas kleinere Imagines, bei der Azorenform aber niemals schwarze ♂♂, wie sie bei *pellucida* unabhängig von der im larvalen Wachstum gebotenen Lichtphase auftreten. Die „Azoren-♂♂“ wurden mehr oder weniger dunkelbraun und zeigten niemals weiße Pronotumzeichnungen. Die ♀♀ beider Formen nahmen im Kurztag braune Färbungen an, *pellucida* dunklere als die Nachkommen der Azoren-Population. Unter Langtagzucht blieben diese Nachkommen der nächsten Generationen hell wie die Ausgangstiere. Es lag nun nahe, einen Kreuzungstest beider Formen zu versuchen, insbesondere als sich herausgestellt hatte, daß die Gesangs- und Verhaltensweisen so ähnlich verliefen, daß es zu einer akustischen Verständigung und relativ normal verlaufenden interspezifischen Wechselgesängen beider Arten kam. In jeder Kreuzungsrichtung wurden etwa 1 000 Nachkommen in einer Reihe von parallelen Ansätzen gewonnen. Die Bastarde waren ausnahmslos steril. Damit war zunächst der Beweis erbracht, daß es sich um 2 getrennte, genetisch fixierte Arten handeln mußte. Kollege REMANE beschrieb die Art daraufhin als *Javesella azorica* (REMANE 1975)³. Nach Angaben REMANES scheint sie auf die Inselgruppe der Azoren beschränkt zu sein.

Wenden wir uns nun der Unterschiedsanalyse der beiden Arten und ihrer Bastarde zu:

In der Färbung nehmen die Bastarde eine intermediäre Stellung ein, sie werden ± graubraun, wobei die Streuung relativ groß ist und besonders die ♀♀ stark aufhellen und gelb werden können.

Die Größe beider Arten ist stark umweltabhängig. Wie erwähnt, entstehen durch Kurtageinwirkung etwas kleinere Formen; Nahrungsmangel bzw. zu große Populationsdichten während des larvalen Wachstums bewirken entsprechende Ausbildungen kleiner Imagines bis hin zu ausgesprochenen Kümmerformen. Eine Beurteilung von Größenunter-

³ Einfügung bei der Korrektur.

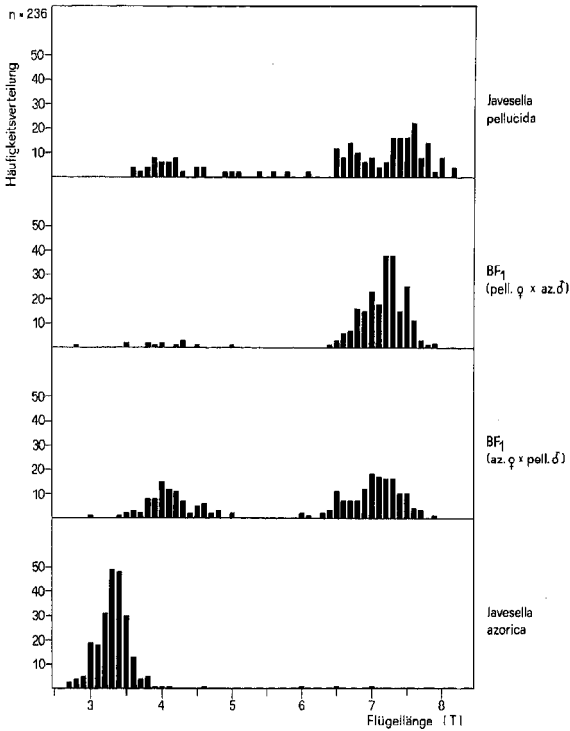


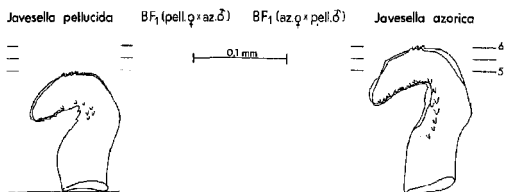
Abb. 1. Häufigkeitsverteilung der lang- u. kurzflügeligen Formen von *Javesella pellucida* u. *Javesella azorica* sowie deren Bastarden. Alle Meßwerte, die links des Teilstriches 5 liegen (also in Richtung zum Nullwert), umfassen die brachypteren Formen.

schieden zwischen beiden Arten ist daher schwierig. Meßwerte von je 236 Tieren, die zur gleichen Zeit unter identischen Bedingungen im gleichen Raum aufgewachsen waren, ergaben geringfügig höhere Werte der Körperlänge für *Javesella azorica*. Auffällig war, daß in diesen Zuchtreihen unter identischen Bedingungen *Javesella azorica* in wesentlich stärkerem Maße kurzflügelig aufgetreten war. Nach mündlicher Mitteilung von Kollegen REMANE war unter seinen 800 Freilandfängen kein einziges macroptereres Tier. *Javesella pellucida* tritt bei uns im Freien meist langflügelig auf.

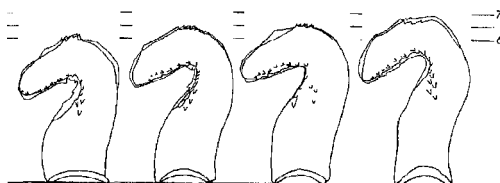
Aus dem Histogramm (Abb. 1) geht die Häufigkeitsverteilung der lang- und kurzflügeligen Formen der beiden Ausgangsarten und ihrer Bastarde hervor. Alle Meßwerte, die jenseits des Teilstriches 5 liegen (in Richtung zum Nullwert) umfassen die brachypteren Formen. Es ist deutlich zu erkennen, daß *pellucida* nicht nur meist langflügelig auftritt, sondern auch die kurzflügeligen Formen nie so stark verkürzte Flügel aufweisen wie bei *azorica*. Macroptere Formen treten hier nur vereinzelt auf. Interessanterweise zeigen die Bastarde mit der *pellucida*-Mutter gehäuft langflügelige Formen und nur vereinzelt Brachypterie, bei denen mit der *azorica*-Mutter tritt demgegenüber ein größerer Anteil brachypterer Individuen auf, die allerdings nicht das Ausmaß der Flügelverkürzung erreichen wie die Mutter. Das heißt: die Bastarde scheinen in Bezug auf die Flügellängen zwar eine Mittelstellung einzunehmen, aber doch mehr dem mütterlichen Typ zuzuneigen. Vergleicht man Exemplare beider Arten gleicher Körpergröße, ist festzustellen, daß der Aedeagus bei *azorica* größer ist als der von *pellucida* (siehe Abb. 2).

Dargestellt sind jeweils die kleinsten bzw. größten Formen von Zuchtreihen gleicher Bedingungen, in der Mitte der Durchschnittswert von je 100 Messungen. Bei aller Ähnlichkeit des Organs beider Arten fällt als durchgehendes Merkmal auf, daß *azorica* einen schlankeren, längeren Penis besitzt, während dieser bei *pellucida* etwas bauchig vorgewölbt und stärker gestaucht erscheint.

Die kleinste und die größte Form einer Zuchtserie ist bei *azorica* größer als bei *pellucida*. Demgemäß liegt auch der arithmetische Mittelwert bei *azorica* höher als bei *pellucida*. Dieser Schaftlänge wurde die Lobenlänge gegenübergestellt, gemessen vom Schnittpunkt einer gedachten Tangente an der Apikalseite bis zur distalen Spitze der Loben. Die Beziehungen sind die gleichen (Abb. 3), wenn sie auch bei den Schaftlängen noch deutlicher hervortreten. *Azorica* ist größer, die Bastarde stehen in der Mitte, auch hier wieder mit — wenn auch geringem — Bezug zur Mutter.



Extrem kleine Formen einer Zuchtreihe



Abmessungen im arithmetischen Mittel



Extrem große Formen einer Zuchtreihe

Abb. 2. Größenverhältnisse des Aedeagus von *Javesella pellucida* u. *J. azorica* und den Bastarden beider Arten. n = 100.

Ähnliche Beziehungen finden wir im Gesang der Tiere. Wie bereits erwähnt, sind die Lautäußerungen beider Arten außerordentlich ähnlich. Sie weisen die gleichen Grundelemente auf, die bei beiden Arten in ihrer zeitlichen Folge anscheinend beliebig variiert werden können.

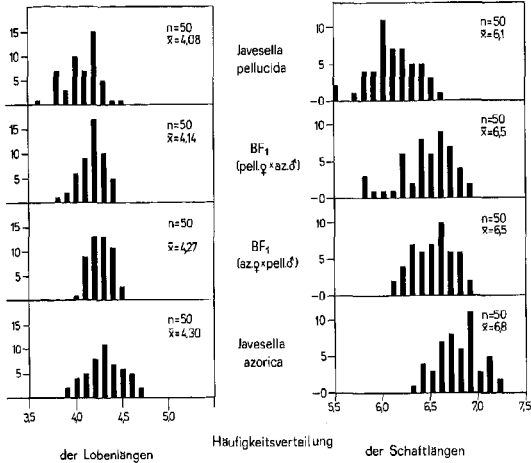


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Loben- u. Schaftlängen des Aedeagus beider Arten und der Bastarde. Die Längenausdehnung wurde als Schaft, der etwas gekrümmte Haken als Lobus bezeichnet. Die Schaftlänge war die höchste Längenausdehnung, die Lobenlänge wurde gemessen vom Schnittpunkt einer gedachten Tangente an der Apikalseite (größte Höhe = Apex) bis zur distalen Spitze der Loben.

Zur Lautaufzeichnung wurde eine etwas abgeänderte Methode gegenüber der Beschreibung von 1967 (vgl. STRÜBING 1967) verwendet. Doch ist das für die hier getroffenen Aussagen nicht von Belang. Zur Aufnahme diente das Holmco-Mikrofon GW/S 241 BL, der Aufnahmebereich lag zwischen 350 - 3 500 Hz. Eine Strophe besteht grundsätzlich aus dem Angesang und dem Nachgesang (vgl. Abb. 4 und STRÜBING 1960); der Angesang setzt sich aus einer wechselnden Zahl von Versen zusammen, die bei *pellucida* meist viel geringer ist als bei *azorica*. *Jav. azorica* bringt häufig nur den Angesang, bereits dieser besitzt Signalwert gegenüber dem ♀ (Abb. 4 e). Der 2. Strophenteil, der Nachgesang, ist nicht in Verse gegliedert und kann sehr wechselnde Länge aufweisen. Er ist bei *azorica* meist kürzer als bei *pellucida*, doch wie die Verszahl im Angesang kann auch die Länge des Nachgesanges sehr variieren. Trotz aller Überschneidungen zwischen beiden Arten drücken sich diese Unterschiede auch im Gesang der Bastarde aus:

Der Bastard mit der *pellucida*-Mutter zeigt häufig weniger Verse im Angesang und einen längeren Nachgesang, der Bastard mit der *azorica*-Mutter zahlreiche Verse mit kürzerem Nachlaut. Aufschlußreicher aber noch scheint die Struktur der Lautmuster (Abb. 4). Die Feinstruktur von Angesang und Nachgesang ist bei beiden Arten unterschiedlich, bei *Jav. azorica* treten im Angesang mehr Zwischensilben auf und der Nachgesang scheint nicht so stark gegliedert wie bei *pellucida*. Bei stärkerer Dehnung könnte man diese strukturellen Unterschiede noch deutlicher machen, doch geht es hier zunächst um die Charakteristik der einzelnen Lautelemente und ihre biologische Interpretation. Es ist sehr schwer, wirklich vergleichbare Aufnahmen zu erhalten. Die Stellung der Tiere zum Mikrofon ist sehr unterschiedlich, damit ändern sich die Resonanzverhältnisse in dem Glasbehälter, in dem die Tiere zur Aufnahme und gleichzeitigen Beobachtung während des Versuches gehalten wurden. Ihre physiologische Bereitschaft bzw. Erregung, mit der sehr wechselnde Gesangssequenzen aufgebaut werden, stellt keine meßbare Größe dar. Es wurden möglichst Tiere in gleicher biologischer Situation, d. h. gleicher Erregungsstufe verglichen, in diesem Fall ♂♂, die Signale, also Lockrufe aussandten und nicht bereits durch Antworten des Partners stimuliert waren. Wie gezeigt werden wird, ist die Struktur der aufgezeichneten Lautäußerungen abhängig von der verwendeten Aufnahmetechnik. In dem hier dargestellten Fall wurde ein dynamisches Mikrofon der Fa. Holmco verwendet, und die Tiere während des Versuches zur gleichzeitigen Beobachtung in einem Glaszylinder von 10 cm Höhe und 5 cm Durchmesser auf ihrer entsprechenden Nährpflanze gehalten. Bei gleicher Aufnahmetechnik in allen Versuchen blieb diese Feinstruktur der Lautsignale immer gleich. Die nächste Abbildung (5) zeigt bei stärkerer Raffung gegenüber der vorigen ♂-Gesang bei vorangegangenen ♀-Antworten. Es werden Strophen aneinandergereiht und zusätzliche Elemente eingebaut. a) untypische *azorica*-Strophen, b) stärkere Erregung bei normalem Strophenmuster, aber die Verse im Angesang folgen außerordentlich schnell aufeinander, das Silbenmuster ist sehr dicht. Für b) und c) gilt: zahlreiche Verse im Angesang, kurze Nachgesänge. Bei dem Bastard in c) mit der *azorica*-Mutter werden am Ende bereits Schnarrlaute eingebaut, die zum Werbegesang mit gesteigerter Erregung überleiten. Der Bastard mit der *pellucida*-Mutter neigt wieder dem *pellucida*-Typ zu: wenig Anschläge, die auch strukturell dem *pellucida*-Muster ähneln, während e) bereits die nächste Erregungsstufe kennzeichnet: vor dem Angesang tritt noch ein Schnarrlaut auf, der Nachgesang wird stark verkürzt, und es wird eine Tonfolge eingefügt, die dem akustischen Eindruck nach als ♂-Klopfen bezeichnet wird.

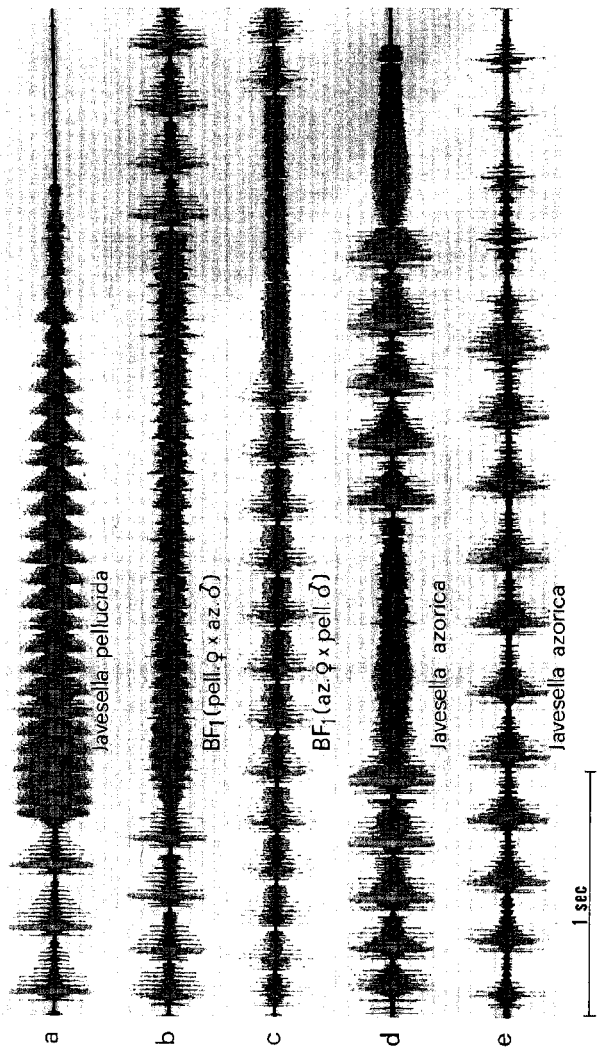


Abb. 4. a) 1 Strophe eines *Javesella pellucida*-♂; 3 Verse im Angesang u. ein rhythmisch gegliederter Nachgesang. — b) 1 Strophe eines Bastard-♂ der Kreuzung *pellucida*-♀ × *azorica*-♂. — c) 1 Strophe eines Bastard-♂ mit einer *azorica*-Mutter (*azorica*-♀ × *pellucida*-♂). — d) 2 Strophen eines ♂ von *Javesella azorica*. — e) 1 ♂ von *Javesella azorica*, das nur Anlaute, also nur den 1. Strophenteil bringt, die Zahl der Anlaute ist aber bedeutend größer als bei einer Normalstrophe. Man beachte außer der Verszahl die Feinstruktur der Lautmuster. Wenn sicher auch Fehler in der Aufnahme durch Reflektionen vorhanden sind, so sind diese unter identischen Versuchsbedingungen doch sehr ähnlich und die Aufnahmen daher durchaus vergleichbar. Das starke Hinneigen des Bastards zum mütterlichen Typ des Lautmusters ist unverkennbar und war in allen Aufnahmen entsprechend deutlich.

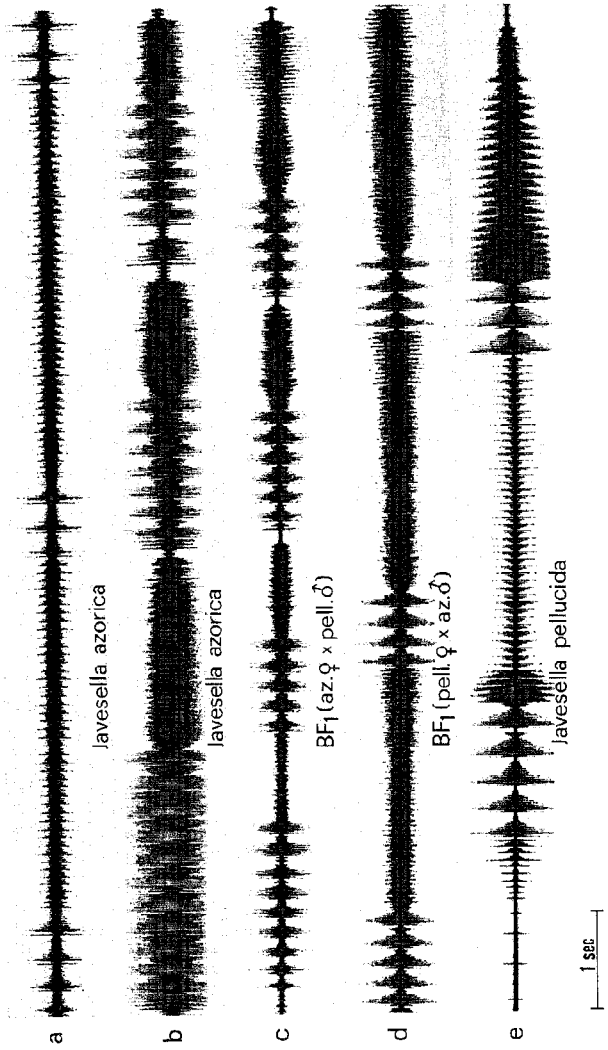


Abb. 5. Um die Variabilität der Lautmuster aufzuzeigen, wurde in a) eine untypische *J. azorica*-Strophe dargestellt mit sehr geringer Zahl von Anlauten und langen, hier ebenfalls rhythmisch gegliederten Nachlauten. Solche Muster traten äußerst selten auf. Weitaus typischer und die allgemeine Regel war der Strophenaufbau in 5 b. Die Aufnahmen wurden in Abb. 5 stärker gerafft als in 4, um die Lautsequenzen aufzuzeigen, die bei stärkerer Erregung eines ♂ nach vorangegangener ♀-Antwort auftreten. Näheres im Text. c) u. d) Strophenfolge der jeweiligen Bastarde u. e) 2 *Javesella pellucida*-Strophen mit längerem ♂-Klopfen zwischen diesen beiden Strophen gemäß der sich steigenden Erregung des Tieres. Bei der 1. Strophe ist der Nachlaut außerordentlich verkürzt.



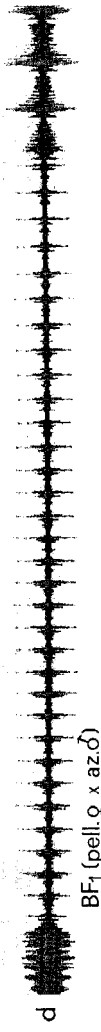
Javesella pellucida ♂



BF₁ (pell. ♂ x az. ♂)



Javesella pellucida ♂



BF₁ (pell. ♂ x az. ♂)



Javesella azorica ♂

a-b) 1 sec

c-e) 1 sec

Abb. 6. Die Erregung der ♂♂ hat sich weiter gesteigert. In a) sind wieder 2 Strophen eines ♂ von *Javesella pellucida* dargestellt, dazwischen ♂-Klopfen. Bei der 2. Strophe löst sich der Nachgesang in einzelne Schnarrstöße auf, die zum Schnarren des Werbegesanges überleiten. — b) 2 1/2 Strophen eines Bastard-♂ mit einer *pellucida*-Mutter; in der Mitte ♂-Klopfen. — c), d) u. e) veranschaulichen das ♂-Klopfen bei stärkerer Dehnung. Man beachte auch hier die unterschiedliche Feinstruktur der Zwischensilben. (Näheres im Text).

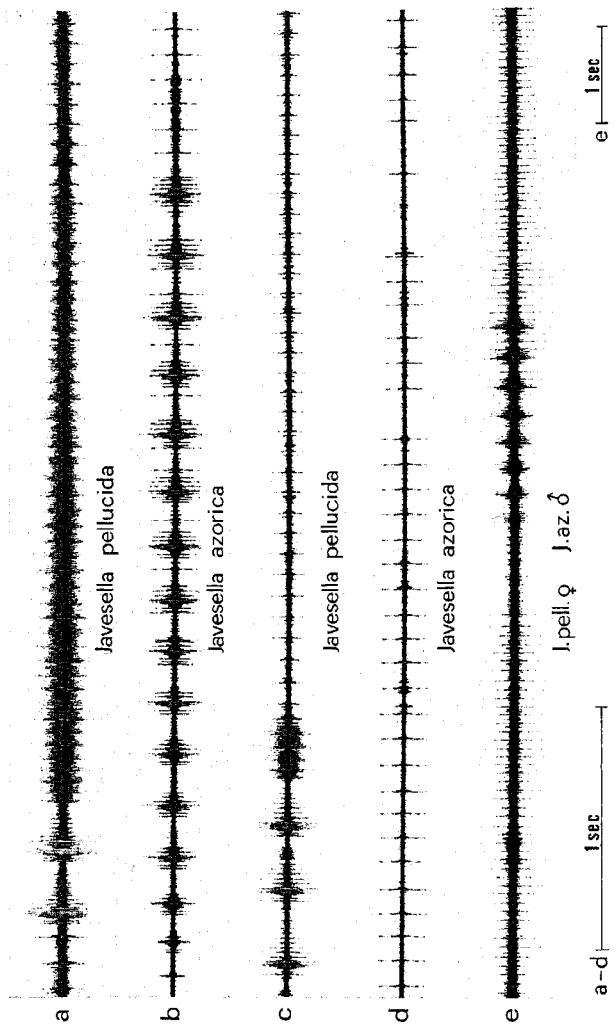


Abb. 7. Wechselgesänge zwischen ♂ u. ♀. In a) fällt das ♀ in den Nachgesang des *pellucida*-♂ mit seinen Klopfirhythmien ein. In b) fällt d. ♀ dagegen bereits in die Verse des Angesanges ein, ein Verhalten, das für *J. azorica* recht typisch ist, bei *pellucida* äußerst selten beobachtet wird. — c) Im Wechselgesang wird bes. bei *pellucida* der Nachlaut der Strophe stark verkürzt. — d) ♀-Klopfen von *Javesella azorica* mit sehr unterschiedlicher Puls-Wiederholungsrate (ist dem vom *pellucida*-♀ äußerst ähnlich). — e) Wechselgesang zwischen *J. pellucida*-♀ u. *J. azorica*-♂; er entspricht in seiner Intensität und Dauer durchaus dem Verhalten intraspezifischer Partner. Es kommt danach auch zur normalen Kopulation.

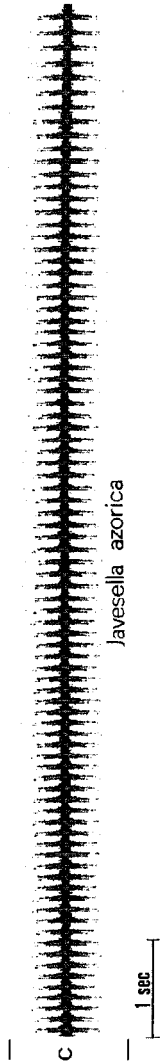
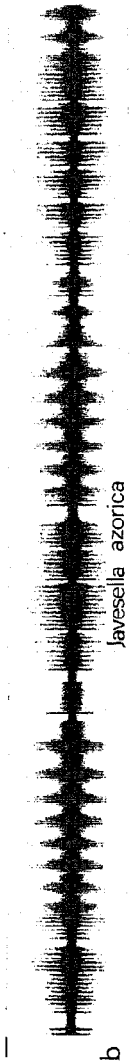


Abb. 8 zeigt die höchste Erregungsstufe der Tiere kurz vor der Kopulation. Die beiden Streifen von a bilden die unmittelbare Fortsetzung und enden im 2. Streifen mit einer Art Knurren bei Einleitung der Kopulation. Entsprechendes gilt für die beiden Streifen in b, c) stellt das Dauerknarren eines ♂ von *J. azorica* dar. Näheres im Text.

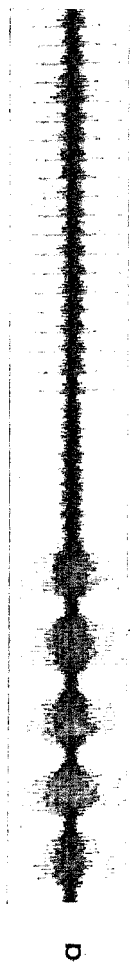
Die Erregung steigert sich weiter (vgl. Abb. 6), die Pulsfolgen i Nachgesang werden außerordentlich dicht bzw. kann sich der Nachgesang in die für den Werbebesang typischen Schnarrstöße auflösen. Entsprechend vergleiche man das für diese Kreuzungsrichtung typische Vermuster beim Bastard mit der *pellucida*-Mutter. Die nächsten drei Streifen zeigen bei stärkerer Dehnung den Feinbau des δ -Klopfens für die beiden Ausgangsarten und den Bastard mit der *pellucida*-Mutter. Es soll aber an dieser Stelle noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die Feinstrukturierung zu einem hohen Anteil von der verwendeten Aufnahmetechnik abhängt und nur Vergleichswert bei der gleichen Aufnahmetechnik besitzt. Dazu gehört auch, daß die Aufnahmen gleiche Güte haben müßten, d. h. der Störpegel der Fremdgeräusche gleich niedrig sein müßte. Das ist schwierig und bei e) nicht der Fall, er ist hier größer. Dennoch kommt zum Ausdruck, daß bei *azorica* die Hauptamplitude zweigipfelig ist und dichtere Zwischensilben auftreten.

Die folgende Abbildung (7) zeigt die Wechselgesänge zwischen δ und φ . Die $\varphi\varphi$ weisen bei allen bisher untersuchten Delphaciden Klopfrythmen auf (vgl. Strübing 1960), die in der zeitlichen Folge, d. h. in der Wiederholungsrate, variieren können, je nach der Erregung des Tieres und vermutlich auch je nach umgebender Temperatur. Je stärker die Erregung, um so anhaltender wird das φ -Klopfen, bzw. das φ klopft auch länger, wenn die δ -Antwort zunächst ausbleibt. Normalerweise fallen die $\varphi\varphi$ im Wechselgesang an einer bestimmten Stelle in das δ -Signal ein, hier in a) in den Nachgesang der Strophen. Erfolgt eine erneute Reaktion vom δ , ist das φ zunächst stumm, d. h. es kommt zu den Wechselgesängen oft zu sehr präzisiertem Aufeinander-Reagieren beider Partner. In b) fällt das φ bereits in die Verse des Angesanges vom δ ein, und der Streifen c) veranschaulicht, daß im Wechselgesang besonders bei *pellucida*, der Nachklang der δ -Strophe verkürzt werden kann. Es können also beide Elemente, Angesang und Nachklang in ihrem zeitlichen Muster im Wechselgesang verändert werden. Streifen d) zeigt die unregelmäßigen Klopfrythmen eines *azorica*- φ , die Puls-Wiederholungsrate kann daher kaum einen Erkennungswert für das δ besitzen. Der letzte Streifen e) bestätigt, was vorher ausgeführt wurde, nämlich daß es zwischen diesen beiden Arten zu einer fast normalen interspezifischen Kommunikation beider Partner kommen kann. Hier ist der Wechselgesang zwischen *azorica*- δ und *pellucida*- φ , wobei besonders bemerkenswert erscheint, daß auch für das *pellucida*- φ bereits ein isolierte Verse des Angesangs vom *azorica*- δ genügen, um Antwort auszulösen. Der Wechselgesang ging noch über längere Zeit weiter, kam abschließend zur normalen Kopulation, die bei beiden Arten nur wenige Sekunden dauert.

Die Abbildung (8) zeigt die Lautsequenzen bei höchster Erregung der Tiere, d. h. kurz vor Vollzug der Kopulation. Die ersten beiden Oszillogramme folgen unmittelbar aufeinander (vgl. 8 a). Der Nachgesang wird in mehr oder weniger kurze Schnarrstöße umgewandelt, die auch in der Lautstärke zunehmen, schließlich erfolgt, eingeleitet durch einen kurzen Paarungslaut, die Kopulation. Ganz entsprechend ist der Werbegesang bei *azorica* aufgebaut (Abb. 8 b), praktisch sind beide auch akustisch nicht voneinander zu unterscheiden. Auch im Werbegesang bringt das *azorica*-♂ eine größere Verszahl der Angesangsfolgen als das *pellucida*-♂. Bei diesen Werbegesängen sitzt das ♂ meist unmittelbar hinter dem ♀ und balzt es flügel Schlagend an. Die Flügelschläge erfolgen so schnell, daß sie von unserem Auge gerade noch erfaßt werden können. Sie können an wechselnde Elemente gekoppelt sein, vornehmlich an die Verse des Angesanges, an die Klopf-töne oder sehr häufig an die Schnarrstöße. Es gibt auch in den Verhaltensweisen beider Arten keine erkennbaren Unterschiede.

Abschließend läßt sich feststellen, daß der Aufbau und die Gliederung der Lautsequenzen bei beiden Arten große Übereinstimmung zeigen, artspezifische Abweichungen liegen nur in der Feinstruktur der Lautmuster. Bei beiden Arten können die einzelnen Sequenzen sehr variabel aneinandergereiht werden. Ausgehend von der Strophe als Grundelement ist der weitere Aufbau des Gesanges eine Folge der steigenden Erregung der Partner, insbesondere der ♂♂. Man kann eine ähnliche Schlußfolgerung vermuten, wie sie von Otto (1967) für den Gesang der Grillen gezogen wurde: nämlich daß die zentralnervöse Steuerung darauf beruht, daß intensitätsabgestufte Erregungspulse über die gleichen Kommandofasern zu den Erfolgsorganen laufen, anders wäre der sehr variable und vielseitige Aufbau der Lautmuster kaum erklärbar, der nach Verhaltensbeobachtungen einen deutlichen Zusammenhang mit der sexuellen Erregung der Tiere erkennen läßt.

Außer diesen, klar einer biologischen Situation zuzuordnenden Lautmuster, gibt es bei den ♂♂ beider Arten das Dauerknarren, einen Knarrlaut, der häufig auftritt, ohne daß die ♂♂ sich von der Stelle rühren (vgl. Abb. 8 c). Sie sitzen saugend an den Pflanzen und knarren fast pausenlos über mehr oder weniger lange Zeiträume. Knarrtöne können von Locksignalen abgelöst werden. Knarren allein hat keinen Signalwert auf das ♀. Eine biologische Bedeutung dieses Knarrens konnte nicht erkannt werden. Sicher ist, daß die ♂♂ sich dabei gegenseitig stimulieren. In der Versuchsanordnung, d. h. in dem kleinen Glaszylinder von 5 cm Durchmesser und 10 cm Höhe, trat vielleicht noch ein zusätzlicher Effekt auf, der das Dauerknarren zu einem besonders lautstarken Schallereignis werden ließ. Durch die Resonanzeigenschaften des Glases traten vermutlich stehende Wellen auf, die eine Art Dauer-



— 10 m sec

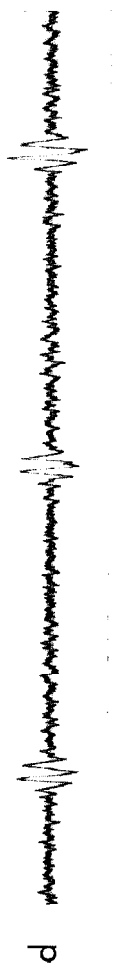
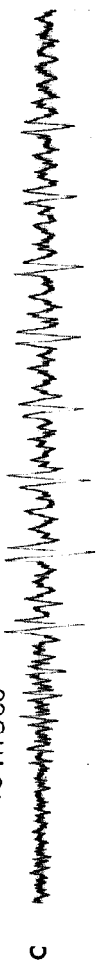
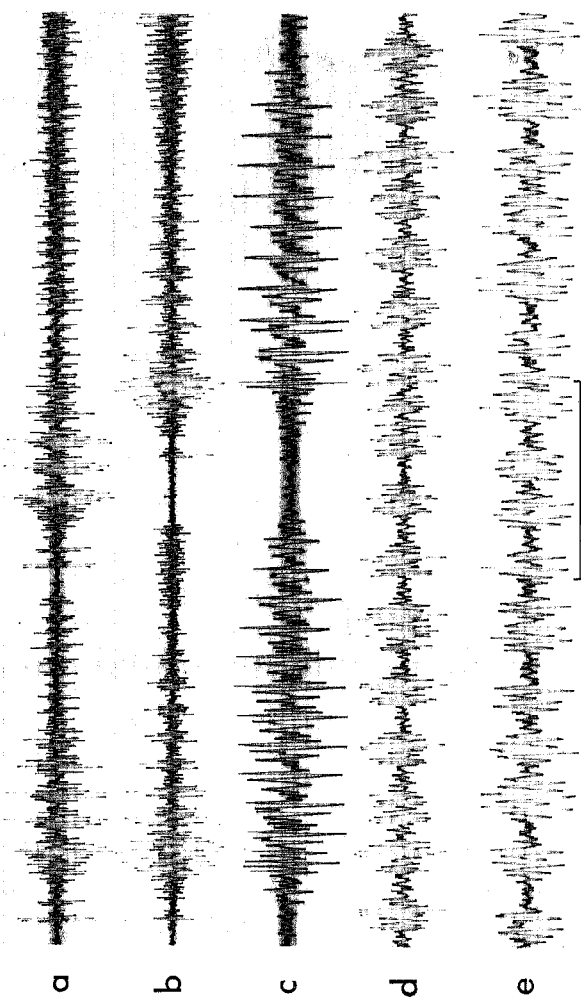


Abb. 9. *Javesella pellucida*. Registrierung der Lautäußerungen (♂) mit dem Bändchenmikrofon M 130 (Beyer). — a) Übersicht: Strophe bei geringer zeitlicher Dehnung. — b) 3. Vers des unter a) abgebildeten Angesanges bei hoher Auflösung. — c) Vers aus einer Strophe desselben Individuums (Angesang). Der Anfangsteil zeigt gegenüber b) eine starke Abweichung. — d) ♂-Klopfen (aus a)).



100 msec

Abb. 10. a) *J. azorica*: 2 Verse aus dem Angesang eines ♂ (Mikrofon 4144 B & K). — b) *J. pellucida*: 2 Verse aus dem Angesang eines ♂ (Mikrofon 4144 B & K). — c) *J. pellucida*: 2 Verse aus dem Angesang eines ♂ (Mikrofon M 130 Beyer). — d) *J. azorica*: Dauerknarren eines ♂ (Mikrofon 4144 B & K). — e) *J. pellucida*: Dauerknarren eines ♂ (Mikrofon M 130 Beyer).

reiz mit stark stimulierender Wirkung auf die Tiere ausübten, so daß dieses Knarren tatsächlich zu einem nahezu pausenlosen Dauerknarren über Stunden wurde.

Durch die dargestellten Untersuchungen sollte deutlich gemacht werden, wie schwierig es oft ist, Arten nur nach morphologischen Kriterien zu trennen und welchen Aufschluß eine Art diagnose durch zusätzliche ökologische — (Nährpflanzenwahl), genetische — (Kreuzungsversuche) und Verhaltens-Analysen (hier in besonderem Maße gestützt durch akustische Signalgebung) bieten kann. Besonders interessante Aspekte werfen vielleicht die Kreuzungsergebnisse auf. Es war in allen Parametern klar ersichtlich, daß die Bastarde zwar eine Mittelstellung, aber mit deutlicher Tendenz zum mütterlichen Erbe, aufwiesen. Es darf in diesem Zusammenhang daran erinnert werden, daß für Heuschrecken ganz entsprechende Ergebnisse erzielt wurden und daß bei Kleinzikaden der Gattung *Euscelis* (STRÜBING 1964) die Untersuchungen auf die chromosomalen Verhältnisse ausgedehnt werden konnten, die klarlegten, daß *Euscelis* dem XO-Typ entspricht und man daher eine Koppelung der zur Diskussion stehenden Merkmale an das X-Chromosom annehmen kann. Möglicherweise liegen hier bei den Delphaciden ganz ähnliche Beziehungen vor.

Es soll aber auch erwähnt werden, daß an extranukleäre Faktoren, d. h. einen stärkeren Einfluß des Eiplasmas gedacht werden könnte, der nach mündlicher Mitteilung von D. v. HELVERSEN ebenfalls in ganz ähnlichen Versuchsergebnissen bei Bastarden von Feldheuschrecken vermutet wird. Diese Ergebnisse beruhen zunächst auf der Auswertung der Lautsequenzen.

Nachfolgend soll versucht werden, weitere Aussagen zur Trennung der hier beschriebenen Arten über die physikalischen Signaleigenschaften zu treffen. Akustische Signale können im allgemeinen durch die Analyse der spektralen Frequenzanteile und der Zeitfunktion unterschieden werden. Da bei Kleinzikaden jedoch eine Vibrationskommunikation im Nahfeld vorliegt (HASSE, 1974), muß der Aussagewert dieser Analysen geprüft werden. Übereinstimmend haben die bisherigen Versuche gezeigt, daß auch unter weitgehenden Freifeldbedingungen die Aufzeichnungen der Lautmuster verfälscht wird.

Bezüglich des Frequenzspektrums ergibt sich z. B. eine klare Entfernungsabhängigkeit, unabhängig von der Wahl des Mikrofontyps⁴. Für die Auswertung der Zeitfunktion können daher auch bei hoher Auflösung zunächst nur die Folge von Impulsen bzw. Impulsgruppen herangezogen werden, nicht aber die Phasen- und Amplitudenverhältnisse.

⁴ Für diese Versuche wurden der Druckempfänger 4144 (Brüel + Kjaer) und das Bändchenmikrofon M 130 (Beyer) verwendet.

Gehen Impulsgruppen ineinander über, kann, wie bei der Gattung *Euscelis* nachgewiesen werden konnte, eine Phasenverschiebung beider Erreger-Einheiten vermutet werden, da auch hier ein entsprechender Lauterzeugungsmechanismus vorliegt.

Verse des *pellucida*-Angesanges können z. B. unterschiedlich aufgebaut sein (Abb. 9 b, 9 c). Über die größte Länge lösen sich Impulsgruppen gegeneinander ab, während der Anfangsteil verwischt erscheint. Im Vergleich zum ♂-Klopfen kann davon ausgegangen werden, daß die Impulsgruppen von beiden Erregereinheiten überwiegend synchron oder mit geringer Phasenverschiebung über die größte Verslänge erzeugt werden, im Anfangsteil liegt eine stärkere Phasenverschiebung vor. Die ebenfalls im ♂-Klopfen (Abb. 9 d) auftretenden Impulsgruppen werden vom Tier mit variabler Pausendauer erzeugt, so daß eine alternierende Arbeitsweise der Erregermuskeln auszuschließen ist.

Für die Auswertung der an beiden *Javesella*-Arten durchgeführten Versuche bedeuten diese Bedingungen zunächst, daß trotz sorgfältiger Analysen keine absoluten Aussagen über die von den Tieren abgestrahlten Frequenzbereiche und die dazugehörigen Intensitäten getroffen werden können. Der Vergleich der unter identischen Bedingungen erfolgten Registrierungen ist dagegen zulässig, wodurch die Möglichkeit einer Artabgrenzung gegeben ist.

Der maximale Frequenzbereich liegt für Aufnahmen mit dem Druckempfänger z. B. bei *azorica* zwischen 400 und 600 Hz, bei *pellucida* zwi-

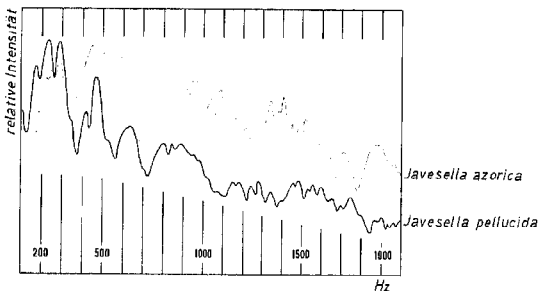


Abb. 11. Frequenzspektrum des ♂-Angesanges für *Javesella azorica* (gepunktete Kurve) im Vergleich zu *Javesella pellucida* (durchgehende Kurve).

schen 200 und 400 Hz (Abb. 11). Weitere Maxima treten bei *azorica* stärker hervor. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Betrachtung der Zeitfunktionen. Die hohe zeitliche Auflösung läßt für *azorica* (Abb. 10 a) gegenüber *pellucida* (Abb. 10 b) auf eine andere Phasenlage der beiden Erreger-Einheiten schließen, da die Impulsgruppen nicht so klar unterbrochen sind. Zum Vergleich sei die mit dem Bändchenmikrofon registrierte Zeitfunktion dargestellt (Abb. 10 c). Die Impulsgruppen treten klarer hervor, gleichzeitig ändern sich, abhängig von den registrierten Frequenzen, die Zahl der Nulldurchgänge und die Amplitudenverhältnisse.

Auch für andere Gesangsstrukturen können entsprechende Unterscheidungen getroffen werden (Angaben für Druckempfänger 4144):

So liegt der Maximalbereich für das ♂-Klopfen bei *pellucida* zwischen 350 bis 400 Hz, im Gegensatz dazu bei *azorica* bei 500 bis 600 Hz. Das umgekehrte Verhältnis ergibt sich für das ♀-Klopfen. Hier liegt das höhere Frequenzmaximum für *pellucida* mit 800 bis 900 Hz vor, während *azorica*-♀ bei 380 bis 450 Hz arbeiten.

Betrachtet man dagegen die Zeitfunktion des Dauerknarrens (Abb. 10 c, d), ist sie aufgrund der unregelmäßigen Impulsfolge, unabhängig von der Wahl des Mikrofons, für beide Arten nicht zu unterscheiden.

Zusammenfassung

Javesella azorica, eine Inselendemische Art von den Azoren, Schwesterart zu *Javesella pellucida*, wurde nach ökologischen, morphologischen und bioakustischen Faktoren gegen *Javesella pellucida* abgegrenzt. Dabei zeigte sich in allen Parametern eine außerordentlich nahe Verwandtschaft, die darin gipfelte, daß das gegenseitige bioakustische Verständnis so gut wie zwischen intraspezifischen Partnern war. Dennoch blieben alle gezüchteten Bastarde steril. Die Bastarde nahmen zwar in morphologischer Hinsicht, in der Färbung und Flügelgröße sowie im Aufbau der Lautmuster eine intermediäre Stellung ein, aber in allen diesen Parametern mit deutlichem Hinneigen zum mütterlichen Typ. Das legt den Verdacht einer Koppelung der zur Diskussion stehenden Merkmale an das X-Chromosom nahe. Möglicherweise muß aber auch an den Einfluß extranukleärer Faktoren gedacht werden.

Im Lautmuster beider Arten werden mit steigender Erregung der Tiere variabel aneinandergereihte Lautsequenzen aufgebaut, ausgehend von dem Grund„gesang“ einer 2teiligen Strophe. Beide Arten zeigen typische Werbeverhaltensweisen, die von spezifischen Lautsignalen begleitet werden. In der Feinstruktur der Lautmuster konnten artkonstante Unterschiede festgestellt werden. Die zur Artunterscheidung unter identischen Bedingungen durchgeführten Versuche lassen nur relative Aussagen über die physikalischen Signaleigenschaften zu, nach denen aber dennoch eine Abgrenzung der Arten möglich ist.

Summary

Javesella azorica, an endemic insular species of the Azores has been separated from a sister species *Javesella pellucida* by means of ecological, morphological, and bioacoustic factors. As to all of these parameters the investigation resulted in a remarkable close relationship culminating in a mutual bioacoustic understanding as among intraspecific partners. However, all of the reared hybrids were sterile. Indeed, as to morphological characteristics, pigmentation, wing-length and the arrangement of acoustic patterns those hybrids took an intermediate position, yet in all of these parameters with an evident tendency towards the mother-type. This raises suspicion of a linkage of all characteristics under discussion with the X-chromosome. Probably, an influence of extracellular factors must also be taken into consideration.

Concerning the acoustic patterns of both species an increasing excitation of the individuals leads to a built-up of variable joint sound sequences which begin with a basic "song" in a binary strophe. Both species show a typical courtship behaviour which is accompanied by specific acoustic signals. An analysis of the sound patterns shows differences determined by the species. Those experiments on distinction of species carried out under identical conditions allow only relative statements in respect to the physical signal characteristics, but they make possible a demarcation of the species.

Literatur

- HASSE, A.: Lauterzeugung und Lautrezeption von Kleinzikaden am Beispiel mehrerer *Euscelis*-Arten (Homoptera-Cicadina). Dissertation, Freie Universität Berlin, 1974.
- OTTO, D.: Untersuchungen zur nervösen Kontrolle des Grillengesanges. Zool. Anz. 31. Suppl. Bd. 585 - 592, 1967.
- REMANE, R.: Eine bisher unbeschriebene Art der Gattung *Javesella* Pennah (Homoptera-Cicadina: Delphacidae) von den Azoren. Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Serie A, Nr. 269, 1 - 6, 1975.
- STRÜBING, H.: Paarungsverhalten und Lautäußerung von Kleinzikaden, demonstriert an Beispielen aus der Familie der Delphacidae (Homoptera Auchenorrhyncha). Verh. XI. Intern. Kongreß für Entomologie, Bd. III, 12 - 14, 4 Tafeln, Wien 1960.
- Zur Untersuchungsmethodik der Lautäußerungen von Kleinzikaden (Homoptera-Cicadina). Zool. Beitr. N. F. 13, 265 - 284, 1967.
- Lautäußerung von *Euscelis*-Bastarden (Homoptera Auchenorrhyncha). Verh. Deutsch. Zool. Ges. München, 268 - 281, 1963.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. HILDEGARD STRÜBING
Dr. ARNIM HASSE

Institut für Allgem. Zoologie
und Exp. Morphologie

1 Berlin 33

Königin-Luise-Straße 1 - 3