BIOLOGISCHES ZENTRALBLATT
HERAUSGABE UND REDAKTION: R. HARDER / K. HENKE
A. KÜHN / H. STUBBE

Band 68 Heft 9/10 1949

Zur Systematik und Phylogenie der Zikaden-Endosymbiosen

Von HANS JOACHIM MÜLLER

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg

Mit 1 Abbildung

Die endosymbiontischen Bündnisse der Zikaden mit pflanzlichen Mikroorganismen, Bakterien und Pilzen, waren in den letzten drei Jahrzehnten Gegenstand eingehender Untersuchungen (ŠULC 1924, BUCHNER 1925, RICHTER 1928, H. J. MÜLLER 1940, RAU 1943), wonach nunmehr nahezu 370 Arten auf ihren Symbiontenbestand geprüft sind. Das sind zwar nur reichlich 3 % der in der Bearbeitung BEIERS (1928) angegebenen, bisher beschriebenen rund 12000 Zikadenspezies – zudem konnte die Determination, besonders der kleineren neotropischen Formen, nicht immer völlig gesichert zu Ende geführt werden –, doch verteilen sich die untersuchten Arten zu etwa gleichen Teilen auf die beiden von KIRKALDY (1906) aufgestellten Superfamilien der *Cicadoidea* und *Fulgoroidea* (Tab. 1) und enthalten Vertreter aus 19 der von HAUPT (1929) unterschiedenen 20 Familien und aus 52 von insgesamt 74 Unterfamilien. Bei der Fülle der aufgefundenen Symbiontenformen und -kombinationen in den einzelnen Wirten sowohl wie bei der Gesamtheit des untersuchten Materials scheint daher nicht nur eine übersichtliche Darstellung und Ordnung der fast verwirrenden Vielfalt symbiontischer Organisation geboten, es drängen sich im Zusammenhang damit auch Fragen nach der phylogenetischen Entwicklung der symbiontischen Konsortien und somit nach ihrer Bedeutung für das natürliche System der Zikaden auf. Der hier vorgelegte Versuch einer solchen zusammenfassenden und statistisch systematisch auswertenden Überarbeitung stellt zugleich eine notwendige Vorarbeit dar für eine moderne Darstellung der gesamten Hemipteren-Symbiosen, wie sie für BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs im Rahmen der Insektenbearbeitung vom Verfasser geplant ist.

Auf eine Darstellung der allgemeinen Grundzüge der Zikadensymbiose kann dabei hier ebenso wie auf die Schilderung der einzelnen Befunde um so mehr verzichtet werden, als diese bei den angegebenen Autoren leicht nachgelesen, und soweit zum Verständnis der zu entwickelnden Gedankengänge erforderlich, aus der Übersichtstabelle (Tab. 2) entnommen werden können. Vielmehr kam es darauf an, die vorliegenden Feststellungen unter einheitlichen Gesichtspunkten, vor allem auch in nomenklatorischer Hinsicht zu sichten

und zu ordnen und dadurch einer phylogenetischen Betrachtung überhaupt zugänglich zu machen.

Tabelle 1. Anzahl der aus den einzelnen Familien auf Symbiose untersuchten Arten

13 *Cicadidae*	32 *Cixiidae*
15 *Cercopidae*	24 *Derbidae*
96 *Membracidae*	3 *Phalaenomorphidae*
1 *Aethalionidae*	9 *Flatidae*
1 *Ledridae*	16 *Laternariidae*
22 *Jassidae*	25 *Fulgoridae*
25 *Euscelidae*	1 *Eurybrachiidae*
0 *Nirvaniidae*	3 *Ricaniidae*
10 *Typhlocybidae*	16 *Issidae*
	51 *Delphacidae*
	6 *Tettigometridae*
183 *Cicadoidea*	186 *Fulgoroidea*

A. Übersicht über die Symbiontenbestände der Zikaden

Mit Ausnahme der 10 Typhlocybiden, von denen BUCHNER nur bei 5 Arten (aus drei Gattungen) eine für Zikaden völlig ungewöhnliche Symbiose mit darmbewohnenden Bakterien wahrscheinlich machen konnte und die einer erneuten Bearbeitung besonders dringend bedürfen, sind bei allen bisher untersuchten 369 Zikadenarten Symbionten in verschiedener, bei den einzelnen Arten konstanter Anzahl aufgefunden worden. In den weitaus meisten Fällen handelt es sich dabei zweifellos um Bakterien, die allerdings sehr oft in stark hypertrophierten Formen und pleomorphen Zyklen in Erscheinung treten (vgl. H. J. MÜLLER 1942). Daneben treten „hefe-artige" Formen (H) auf, die von SCHWARZ (1924), allerdings bei Cocciden, als Konidien von Ascomyceten erkannt wurden. Die Symbionten werden vorläufig, d. h. solange sie nicht näher spezifiziert werden können, mit Buchstaben gekennzeichnet.

Monosymbiont sind 22 Arten, davon führen 2 Derbiden (Dn_0 und *Nisia atrovenosa*), die Membracide *Pyrgauchenia* und die Ledride *Ledra aurita* „Hefen", 11 Derbiden *X*-Symbionten und 5 Typhlocybinen, eine Derbine (Dn_c) und eine Aphanine (*Lycorma*) Bakterien, wobei die Symbiose der 5 Typhlocybinen, wie erwähnt, noch unsicher ist.

Disymbiont sind insgesamt 205 (= 55 % aller) Zikaden, nämlich: 14 *Cixiidae*, 8 *Derbidae*, 3 *Phalaenomorphidae*, 9 *Flatidae*, 18 *Fulgoridae*, 1 *Eurybrachiidae*, 1 *Ricaniidae*, 9 *Issidae*, 37 *Delphacidae* (= 100 Fulgoroidea), sowie 12 *Cicadidae*, 14 *Cercopidae*, 40 *Membracidae*, 1 *Aethalionidae*, 15 *Jassidae*, 23 *Euscelidae* (= 105 *Cicadoidea*). Disymbionte Formen sind also fast in allen Familien häufig anzutreffen, mit Ausnahme der Tettigometriden, Laternariiden und Ledriden. Dabei sind die Symbiontenkombinationen $H+f$ (73 mal), $X+f$ (13 mal) und $a+X$ (14 mal) auf die Fulgoroiden, $H+a$ (41 mal), $a+t$ (45 mal) und $a+B_1$*) (19 mal) auf die Cicadoiden beschränkt.

* B_1, B_2, B_3 . . . usw. = erster, zweiter, dritter Begleitsymniont usw.

Trisymbiont sind 113 (= 30,5 %) der untersuchten Zikadenarten und zwar: 15 *Cixiidae*, 1 *Derbidae*, 11 *Laternariidae*, 7 *Fulgoridae*, 2 *Ricaniidae*, 7 *Issidae*, 14 *Delphacidae*, 6 *Tettigometridae* (= 63 *Fulgoroidea*), sowie 1 *Cicadidae*, 1 *Cercopidae*, 39 *Membracidae*, 7 *Jassidae*, 2 *Euscelidae* (= 50 *Cicadoidea*). Außer den schon der disymbionten Formen entbehrenden Familien besitzen die Familien der *Phalaenomorphidae*, *Flatidae*, *Eurybrachiidae* und *Aethalionidae* keinen dritten Symbionten, dagegen weisen die Tettigometriden nur trisymbionte Arten auf. Die trisymbionten Symbiontenkombinationen bauen ausschließlich auf den disymbionten Konsortien auf, wobei von den Fulgoroiden 54 Arten mit $X+a+B_1$ vorkommen, während die Kombinationen $X+f$ nur 8 mal und $H+f$ nur einmal erweitert werden. Bei den Cicadoiden wird in ähnlicher Weise $a+t$ 45 mal – davon 4 mal mit H –, dagegen $a+B_1$ nur 4 mal und $H+a$ nur einmal um einen dritten Symbionten vermehrt.

Tetrasymbiont sind noch 16 (= 4,3 % aller untersuchter) Zikaden, nämlich 3 *Cixiidae* und 4 *Laternariidae* (= 7 *Fulgoroidea*), sämtlich mit $X+a+B_1+B_2$, sowie 9 *Membracidae* ($a+t+B_1+B_2$, davon 2 mal für B_2 Hefen), also nur Formen, die mit den Gruppen $X+a$ bzw. $a+t$ ohnehin zu polysymbionten Verhältnissen neigen.

Pentasymbiont sind 6 (= 1,7 %) Zikaden: eine wahrscheinlich richtiger zu den Cixiiden zu stellende Derbine mit $X+a+B_1+B_2+B_3$ und 5 Membraciden mit $a+t+B_1+B_2+B_3$,

hexasymbiont schließlich nur 2 *Membracidae* (*Enchophyllum 5-maculatum* und eine andere, nicht näher bestimmte Membracine *Ae*) mit $a+t+B_1+B_2+B_3+B_4$, bzw. H statt B_4.

Die Mehrzahl der Zikaden (92,6 %) sind also polysymbiont, dagegen nur 7,4 % monosymbiont. Über die Hälfte der geprüften Formen sind disymbiont (55 %); ein Drittel hat einen dritten Symbionten dazu erworben; nur relativ wenige (6,7 %) besitzen darüberhinaus noch einen oder mehrere (bis insgesamt 6) weitere Symbionten. Schon daraus läßt sich schließen, daß die Zikaden sehr geneigt sind, mehrere Mikroorganismen in das symbiontische Verhältnis aufzunehmen. Dabei ist übrigens bemerkenswert, daß die gleichen Verhältniszahlen (über die Hälfte di-, ein Drittel trisymbionte Arten usw.) schon bei H. J. MÜLLERS Bearbeitung der Fulgoroidensymbiosen hervortraten, so daß damit ein wesentlicher Zug der Zikadensymbiose erarbeitet zu sein scheint, der sich bei der Überprüfung weiterer Formen nicht mehr geändert hat und voraussichtlich auch bei noch größerem Material nicht mehr ändern wird. Jedoch scheinen sich die einzelnen Familien hinsichtlich der Herausbildung polysymbionter Verhältnisse verschieden zu verhalten, indem bei den Cicadoiden vor allem die Membraciden und bei den Fulgoroiden z. B. die Cixiiden und Laternariiden dazu neigen, während die Derbiden, Flatiden und Ledriden darin zurückhaltender sind, ebenso die Cercopiden und Cicadiden.

Aus der Fülle der etwa 50 morphologisch unterscheidbaren Symbiontenformen, die bei den bisher untersuchten 369 Arten auftreten, lassen sich nur wenige: die *a*-, *X*- (oder Riesen-), *f*- und *t*-Symbionten, sowie die sogenannten „Hefen" an histologischen Besonderheiten, vor allem auch ihrer Mycetome und Siedlungsweisen im Wirtsgewebe sowie an ihren Übertragungsmechanismen mit Sicherheit immer wieder erkennen und bei den verschiedensten Wirten als identisch nachweisen, während das bei der großen Masse der übrigen Symbionten höchstens innerhalb niederer systematischer Einheiten der Wirtsarten möglich ist (Einzelheiten siehe bei MÜLLER 1940 und bei RAU 1943). Ohne damit zunächst etwas über ihre phylogenetische Stellung als Symbionten und ihren systematischen Wert andeuten zu wollen, wurden die Symbionten deshalb, erstmals von MÜLLER 1940, in vier verschiedene Kategorien eingeteilt:

1. Hauptsymbionten: Univalente (ein-wertige), d. h. nicht unbedingt verbindungsbedürftige Symbionten. Ein Hauptsymbiont tritt allein oder mit einem (selten mehreren) Nebensymbionten und vielfach darüber hinaus mit ein bis vier weiteren „Begleit"symbionten zusammen bei jeder der untersuchten Zikaden auf, – mit Ausnahme einiger weniger, wahrscheinlich sekundär in ihrem Symbiontenbestande reduzierter Formen (Dn_c und *Lycorma*) und der völlig abseits stehenden Typhlocybinen. Hauptsymbionten sind die „Hefen" und die *X*-Symbionten, die monosymbiont leben können, sich aber gegenseitig ausschließen und vertreten.
2. Nebensymbionten: Polyvalente (mehr-wertige), d. h. verbindungsbedürftige Symbionten. Ein Nebensymbiont tritt in allen di- und polysymbionten Zikaden neben einem Hauptsymbionten oder in Begleitung anderer (Neben-)Symbionten, niemals jedoch allein auf. Hierher gehören die *a*-, *f*- und *t*-Symbionten, wobei sich *a*- und *f*-, sowie *f*- und *t*-Symbionten gegenseitig ausschließen und vertreten. Nur die *a*-Symbionten vermögen (bei Cicadoiden) mit einem anderen Neben- oder Begleitsymbionten, also ohne Hauptsymbionten, vollwertige, stabile symbiontische Verbindungen zu bilden.
3. Begleitsymbionten sind alle die zahlreichen, selbstverständlich auch polyvalenten Symbiontenformen, die in geringerer Verbreitung in allen polysymbionten Zikaden die Haupt- und Nebensymbionten begleiten und niemals ohne diese vorkommen.
4. Akzessorische Symbionten sind alle die Formen, deren Verbreitung auch innerhalb einer Wirtsart nicht völlig konstant und deren Übertragung auf die folgende Wirtsgeneration unregelmäßig oder nicht in allen Fällen erwiesen ist. Sie haben oft noch parasitische Eigenschaften und treten stets als letzte in den polysymbionten Zikaden in Erscheinung.

(RAU faßt für die Cicadoiden die Kategorien 1 und 2 zu Hauptsymbionten, 3 und 4 zu akzessorischen Symbionten zusammen, was zweifellos eine gewisse

Berechtigung hat, doch würden dadurch viele der wohleingepaßten Begleitsymbionten der Fulgoroiden (z. B. *b*, *cd*, *o*, *p*, *q* und andere) auf eine Stufe mit den meist noch sehr ungezügelten (mit griechischen Buchstaben gekennzeichneten) Formen, beispielsweise der Membraciden gestellt.)

Die „Hefen", — nach den Ergebnissen von SCHWARZ an Lecanien: Konidien von Ascomyceten — finden sich als typische Hauptsymbionten bei insgesamt 129 Zikaden, 77 mal bei Fulgoroiden und 52 mal bei Cicadoiden. Monosymbiont treten sie zweimal bei ersteren (Dn_0 und *Nisia atrovenosa*) und zweimal bei letzteren (*Ledra* und *Pyrgauchenia*) auf. Auch von den polysymbionten „hefe"führenden Zikaden finden sich in beiden Superfamilien Vertreter, bei den Fulgoroiden ausschließlich in Verbindung mit *f*-, bei den Cicadoiden nur in Verbindung mit *a*-Symbionten als Ergänzung, wobei sich nur die letzte Kombination als weiter ausbaufähig erweist, besonders in Begleitung der *t*-Symbionten. So lassen sich folgende Reihen aufstellen:

		Fulgoroidea	*Cicadoidea*	
monosymbiont	4	H (2)	H (2)	
disymbiont	114	$H + f$ (73)	$H + a$ (41)	
trisymbiont	8	$H + f + B_1$ (2)	$H + a + B_1$ (2)	$H + a + t$ (4)
tetrasymbiont	2			$H + a + t + B_1$ (2)
hexasymbiont	1		$H + a + t + B_1 + B_2 + B_3$ (1)	
	129			

Bei den Phalaenomorphiden (3), Flatiden (9), Eurybrachiiden (1), Aethalioniden (1) und Ledriden (1) sind bisher nur *H*-Verbindungen gefunden worden, während sie bei Cixiiden, Laternariiden, Tettigometriden, Cercopiden und Heteronotinen unter den Membraciden bisher vollkommen fehlen. Bei den übrigen Familien finden sich Hefen in wechselnder Verbreitung: selten bei den Derbiden, Eusceliden und Jassiden, häufiger bei Fulgoriden, Issiden, Ricaniiden, Delphaciden, Cicadiden und Membraciden.

Die Hefen leben vorzugsweise in ± abgegrenzten Bezirken des Fettgewebes, wobei sich in den einzelnen Familien meist alle Übergänge von diffuser Besiedlung bis zu mycetomartiger Bindung finden, doch scheinen die Hefen im allgemeinen einer engeren Konzentration auf epithelumschlossene Organe sowie der Aufnahme von mehr als einem weiteren Symbionten einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen.

Als Hauptsymbionten leben sie in 57 % aller disymbionten Zikaden, während sie in den mehr als zwei Symbionten führenden Arten meist als Begleit- oder akzessorische Symbionten angesehen werden. Das gilt besonders bei den

polysymbionten Verbindungen mit $a + t$. Bemerkenswert ist das Auftreten mit $a + X$ bei *Issus dilatatus* und mit $f + X$ bei *I. coleoptratus*, da sich H und X sonst stets, H und a wenigstens bei den Fulgoroiden ausschließen. Bei vier Membraciden (den Stegaspinen *Lycoderes galeritus* und *mitratus*, bei der Membracine *Spongophorus* und der Heteronotine *Omolon laporti*) leben sie im angeschwollenen Epithel des a-Organs, ähnlich den Epithelsymbionten der Poiocerinen unter den Laternariiden, bei der Hyphinoine *Cymbonorpha* sowie 18 ♀♀ und einem ♂ von *Cicadula quadrinotata* im Mitteldarmepithel, während sie in anderen ♂♂ fehlten (BUCHNER).

Riesen- oder X-Symbionten, im weiblichen Geschlecht stets von Rektalsymbionten in der Valvula pylorica begleitet, wurden in 108 Fällen (= 29,4 %), und zwar ausschließlich bei Fulgoroiden (bei 58 % derselben) gefunden. Bei 11 Derbiden (10 Derbinen und der Meenopline *Paranisia*) leben sie als alleinige Symbionten und sind deshalb als Hauptsymbionten anzusprechen. Im Gegensatz zu den Hefen sind sie aber bedeutend verbindungsfähiger: außer in 27 disymbiontischen erscheinen sie in allen tri-, tetra- und pentasymbionten mithin bei 97 (51 %) aller polysymbionten Fulgoroiden.

Parallel zu den polysymbionten Reihen der Hefen lassen sich auch hier eine mit $X + f$ und eine mit $X + a$ beginnende Serie aufstellen, wobei sich wieder die letztere als die ausbaufähigere erweist.

Monosymbiont	11	X (11)	
disymbiont	27	$X + f$ (13)	$X + a$ (14)
trisymbiont	62	$X + f + B_1$ (8)	$X + a + B_1$ (54)
tetrasymbiont	7		$X + a + B_1 + B_2$ (7)
pentasymbiont	1		$X + a + B_1 + B_2 + B_3$ (1)
	108		

Von 97 polysymbionten X-Verbindungen beginnen also nur 21 mit $X + f$, wobei 13 $X + f$ nur 8 $X + f + B_1$ gegenüberstehen, dagegen 76 mit $X + a$, unter denen $X + a + B_1$ fast 7 mal so oft wie die trisymbionte Kombination $X + f + B_1$ erscheint.

Bis auf die beiden erwähnten *Issus*-Arten schließen sich H und X aus. X-Symbionten beherbergen mit Ausnahme der kleinen Familien der Phalaenomorphiden und Eurybrachiiden sowie der noch relativ wenig untersuchten Flatiden alle Fulgoroidenfamilien; bei Cixiiden und Tettigometriden treten sie sogar ausschließlich als Hauptsymbionten auf, ebenso bei fast allen Laternariiden.

Sie sind vor allen anderen Symbionten durch Riesenwuchs und die frühzeitig, bereits am Ende der Embryonalentwicklung der ♀♀ erfolgende Abspaltung

eines kleinbleibenden, später die Übertragungsformen liefernden Stammes von Nebenformen ausgezeichnet, die in einer Tasche der Valvula rectalis gesondert untergebracht und deshalb als Rektalsymbionten bezeichnet werden. Diese ähneln in Form und Größe (gedrungene bis oft s- oder u-förmig gebogene Schläuche in Kugelhüllen) den a-Symbionten, besitzen nur bedeutend mehr eosinophile Einschlüsse, die bei den Riesenformen selbst oft in erheblicher Größe und Anzahl auftreten (MÜLLER 1940). Im Einzelnen weisen die Riesensymbionten in fast allen Familien besondere Eigentümlichkeiten auf und zeigen vor allem in Bau und Größe eine enge Korrelation zur Größe ihrer Träger, eine Erscheinung, die sich besonders bei Formen wie *Bruchomorpha* bestätigt, wo bei Wirten wie Symbionten ein Geschlechtsdimorphismus in bezug auf die Größe besteht.

Am häufigsten begegnen wir bei den Zikaden den meist mehr oder weniger lang schlauchförmigen u- oder s-förmig in Kugelhüllen geborgenen a-Symbionten! Bei 247 Arten (= 67 %) finden sie sich in meist paarigen, seltener unpaaren, oft mehr oder weniger langgestreckt wurstförmigen, seltener kugelig gedrungenen, bisweilen traubigen und sekundär mehrteiligen Mycetomen, die stets von einem wohl entwickelten, vorwiegend kubischen Epithel umhüllt sind. Stets sind sie im weiblichen Wirtstier durch mehr oder weniger mächtige Infektionshügel ausgezeichnet. Im Gegensatz zu den Hauptsymbionten treten sie niemals allein auf. So finden sie sich bei den Fulgoroiden überhaupt nur in Verbindung mit den X-Symbionten, d. h. also als Nebensymbionten (76 mal), bei den Cicadoiden sehr häufig zusammen mit den t-Symbionten (106 mal) und mit den Hefen (42 mal), die sie bei den Fulgoroiden streng meiden; jedoch, besonders bei Cicadiden und Cercopiden, auch offensichtlich in der Rolle von Hauptsymbionten (23 mal) in Begleitung anderer Symbionten. Die Neigung zur Aufnahme weiterer Symbionten ist in fast allen Verbindungen mit Ausnahme der Hefen groß. Folgende Entwicklungsreihen sind zu erkennen:

onosymbiont	0	—	—	—	—	
disymbiont	119	$a + B_1$ (19)	$a + H$ (41)	$a + X$ (14)	$a + t$ (45)	
trisymbiont	104	$a + B_1 + B_2$ (4)	$a + H + B_1$ (1)	$a + X + B_1$ (54)	$a + t + B_1$ (41)	$a + t + H$ (4)
etrasymbiont	16	—	—	$a + X + B_1 + B_2$ (7)	$a + t + B_1 + B_2$ (7)	$\ldots + H$ (2)
entasymbiont	6	—	—	$a + X + B_1 + B_2 + B_3$ (1)	$a + t + B_1 + B_2 + B_3$ (5)	
hexasymbiont	2	—	—	—	$a + t + B_1 + B_2 + B_3 + B_4$ (1)	$\ldots + H$ (1)
usgesamt	247	23	42	76	99	7
		Cicadoidea		*Fulgoroidea*	*Cicadoidea*	

Die Reihen mit $a + B_1$, $a + H$ und $a + t$ kommen also ausschließlich bei Cicadoiden vor, die letztere, besonders in den polysymbionten Gliedern, fast ausschließlich bei den Membraciden; die $a + X$-Reihe ist dagegen rein fulgoroid.

Monosymbionte a-Symbiosen wurden bisher nicht gefunden; disymbionte treten 119 mal, trisymbionte 104 mal, tetrasymbionte 16 mal, pentasymbionte 6 mal und hexasymbionte 2 mal auf; oder anders ausgedrückt: die a-Symbionten sind an 58 % aller di-, an 92 % aller tri-, an allen tetra-, an allen penta- und an allen hexasymbionten Verhältnissen, also an 72,2 % aller 312 polysymbionten Konsortien überhaupt beteiligt. Die a-Symbionten stellen damit nicht nur die verbreitetste Symbiontensorte der Zikaden, sondern auch die wichtigsten Neben-(und Haupt)symbionten dar. In 14 der 19 untersuchten Familien treffen wir a-Organe, bei den Cicadoiden fehlen sie nur den beiden monosymbiont hefeführenden Arten *Ledra aurita* und *Pyrgauchenia breddini*, und freilich den so vollkommen abweichenden Typhlocybiden, bei den Fulgoroiden außer den monosymbionten Derbiden und der Aphanine *Lycorma* aber auch den disymbionten (H + f) Flatiden, Phalaenomorphiden, Eurybrachiiden und großen Gruppen der Fulgoriden (den Tropiduchinen z. B. völlig), Issiden und Delphaciden, nämlich allen Hefe- und f-führenden Formen – bis auf den bereits erwähnten Fall von *Issus dilatatus* ($X + a + H$), im Ganzen also zu 59 %. Während also fast alle Cicadoiden a-Symbionten besitzen, ist weit über die Hälfte der Fulgoroiden frei von ihnen.

Bei aller Einheitlichkeit im Grundaufbau lassen sich bei den a-Symbionten der einzelnen Wirtsgruppen doch bestimmte typische Ausprägungen feststellen, die offensichtlich auf konstitutionelle Eigenheiten der Wirte zurückgeführt werden müssen. So sind die Infektionshügel bei den Cicadoiden stets wirklich nach außen sich vorwölbende, oft zapfenartige Auswüchse, bei den Fulgoroiden dagegen ins Innere des Myzetoms versenkte Zellnester, die meist nach außen nur eine geringfügige Anschwellung verursachen.

Der Grundtyp der Cicadoiden-a-Organe ist das langgestreckte, schlauchförmige Myzetom mit ein- bis wenigkernigen Mycetocyten (= Jassidentyp BUCHNERS). Bei den Gaeaninen finden sich paarige Gruppen rundlicher Mycetome zu großen Trauben vereint. Bei den Fulgoroiden herrschen vielkernige Syncytien (und Synsyncytien) mit wandständigem Wirtsplasmabelag vor. Die a-Organe der Laternariiden sind extrem lange, dünne, vielfach verschlungene Schläuche, die der Cercopiden flächig entwickelte Gebilde z. T. mit fensterartigen Durchbrüchen usw. Während bei den Fulgoroiden nur selten eine engere räumliche Beziehung zu den Nachbarmycetomen anderer Symbionten auftritt (die a-Organe der Cixiiden legen sich halbmondförmig um die ovalen b-Organe) besteht bei den Cicadoiden dazu eine besondere Neigung. Von lokkerer Anlagerung eines Begleitsymbiontenorgans (z. B. *Cicadella*, Cercopiden) in die konkave, stets nach außen gerichtete Einwölbung des muldenförmig gebogenen a-Organs führt besonders bei $a + t$-Formen eine fast lückenlose Reihe

über Fälle mit halbseitiger Umfassung des t-Organs (*Paramesus*-Typ BUCHNERS), bei dem jedoch noch beide Teile ihre eigenen Epithelien bewahren, zum *Eupelix*-Typ BUCHNERS, wo ein gemeinsames Epithel beide Mycetome umschließt, bis zum völligen kugelschalen-förmigen Einschluß eines t-Organkernes in einen lückenlosen Mantel von a-Mycetocyten, der außen von einem gemeinsamen, nun vom a-Organteil allein gelieferten Epithel umgeben wird (Membracinentyp BUCHNERS). In diesem konzentrisch gebauten Doppelmycetom scheinen dann, speziell bei den Membraciden, besonders günstige Verhältnisse für die Aufnahme weiterer Symbionten zu bestehen, die oft unter dem Bilde heftiger Auseinandersetzungen, bald den t-Kern, bald die a-Rinde zusätzlich besiedeln, und in ausgeglicheneren Fällen dann eine dritte Zone zwischen beiden beziehen.

95 mal ist bei den Fulgoroiden das unscheinbare f-Organ, mit kleinen, zarten, kugeligen Symbionten dicht gefüllt, nachgewiesen worden, während es den Cicadoiden stets fehlt.

F-Symbionten treten niemals allein, sondern nur als Nebensymbionten der Riesensymbionten (21 mal) oder der Hefen (74 mal) auf, und zwar fast ausschließlich als alleinige Nebensymbionten, so daß sie als Charaktersymbionten der disymbionten Fulgoroiden gelten können (86 %). Nur in 9 Fällen wird ein Begleitsymbiont geduldet, wobei charakteristischerweise nur in einem Falle, bei der Fulgorine *Fx*, die Verbindung $H + f + B_1$ gebildet wird, offenbar weil Haupt- wie Nebensymbiont (Hefe und f-Symbiont) nicht zur Aufnahme eines neuen Symbionten neigen; dagegen erscheint $X + f + B_1$ 8 mal. Nur bei *Issus coleoptratus* besteht die merkwürdige Koppelung der beiden sich sonst ausschließenden X und H gleichsam unter der Vermittlung der f-Symbionten, die ja mit beiden allein jeweils häufig vorkommen. Man kann zwei Reihen erkennen:

disymbiont	86	$f + H$ (73)		$X + f$ (13)
		$H + f + X$ (1)		
trisymbiont	9	$f + H + B_1$ (1)		$X + f + B_1$ (8)
insgesamt	95	74	(1)	21

Mit den Hefen oder den X-Symbionten zusammen sind die f-Organe in fast allen Famlien der Fulgoroiden verbreitet, nur den Laternariiden und Tettigometriden fehlen sie bisher völlig, ebenso in den Unterfamilien der Cixiinen und Caliscelinen.

Die f-Symbionten leben in meist paarigen unscheinbaren, schlauchförmigen Mycetomen, die stets von einem wohlentwickelten Epithel umschlossen sind und darin an die Wohnstätten der a-Symbionten erinnern, mit denen sie niemals zusammen auftreten.

Wie die X- und f-Symbionten auf die Fulgoroiden, so sind die t-Symbionten auf die Cicadoiden beschränkt, bei diesen aber weit verbreitet (in 106 von 183 Arten). Während die X-Symbionten aber auch allein auftreten, erscheinen die t-Symbionten ausschließlich mit den a-Symbionten zusammen, meist sogar in engster Wohngemeinschaft in den Doppelmycetomen. Ähnlich wie die Verbindung $X + a$, so befähigt auch die Kombination $a + t$ in erhöhtem Maße zur Aufnahme weiterer Symbionten (siehe unter a-Symbionten!), insbesondere nach der engen räumlichen Vereinigung der beiden Partner im Doppelmycetom der Membraciden. Wie aus den bei den a-Symbionten aufgeführten Reihen ersichtlich ist, stehen den 5 mit $a + B_1$ beginnenden, mehr als zwei Symbionten führenden Cicadoiden 61 gegenüber, die $a + t$ als Grundkombination aufweisen, d. h. 75 % aller tri- und mehrsymbionter Cicadoiden. Unter den polysymbionten Cicadoiden besitzen 62 % t-Symbionten. Jedoch treten die t-Symbionten nur bei den Membraciden (71 mal), Jassiden (14 mal) und Eusceliden (21 mal) auf, fehlen aber den übrigen Familien. Hinsichtlich ihrer Häufigkeit und der Form ihres Auftretens stehen sie somit an der Grenze von Neben- und Begleitsymbionten. Zudem zeigen sie in der Neigung, mit a-Symbionten zusammen Polysymbiosen zu bilden, viel Ähnlichkeit mit den X-Symbionten, mit denen sie auch in einer, wenn auch nicht so extremen Neigung zu Riesenwuchs und pleomorphen Lappungen (Rosetten BUCHNERS) und dem Besitz zahlreicher eosinophiler Granula übereinstimmen. Darauf hat schon RAU hingewiesen, indem sie besonders auf die Ähnlichkeit der Rektalsymbionten mit den Infektionsformen der t-Symbionten in den Wanderzellen aufmerksam machte. Es liegt deshalb der Gedanke nahe, beide als vikariierende Formen eines, ursprünglich wenigstens, einheitlichen Mikroorganismus anzusehen, der sich bei den Fulgoroiden zu den Riesen-, bei den Cicadoiden zu Rosetten-(t)-Symbionten entwickelt hat.

Die t-Symbionten leiten schon über zur großen Gruppe der Begleitsymbionten, deren Verbreitung auf einzelne niedere systematische Kategorien beschränkt ist. Überschaut man die Fülle dieser Formen, so lassen sich nur selten einzelne Vertreter bei verschiedenen, nicht unmittelbar verwandten Zikaden-Gruppen als miteinander identisch erkennen, wie etwa die b-Symbionten der *Cixius*-Gruppe der Fulgoroiden als Begleitsymbionten bei Cercopiden. In den meisten Fällen dagegen erlauben die morphologischen Ähnlichkeiten keine distinkten Aussagen über spezifische Identität. Immer jedoch läßt sich feststellen, daß der größeren Verbreitung auch eine bessere Anpassung als Symbionten entspricht und daß diejenigen Formen, die auf Grund ihrer größeren Verbreitung als die phylogenetisch älteren anzusprechen sind, auch die deutlicher ausgeprägten Symbionteneigenschaften z. B. aufgequollene Form, enger umschriebene Wohnstätten, geregelte Übertragungsverhältnisse auf die nächste Wirtsgeneration usw. besitzen (siehe MÜLLER und RAU). So lassen sich die Begleitsymbionten in eine Reihe mit abnehmender systematischer Verbreitung und sich verringernder Einpassung als Symbionten anordnen, an deren Spitze die hier noch zu den Nebensymbionten gestellten t-Symbionten zu setzen wären, gefolgt etwa von den b-Symbionten usw., bis zu jenen noch sehr unstet und ungezügelt, halb parasitär erscheinenden sogenannten akzessorischen Symbionten, die bei Tettigometriden, vielen Cicadoiden, besonders aber bei den Membraciden als Störenfriede und Eindringlinge in den Mycetomen der älteren Symbionten erscheinen. So sind umgekehrt viele Familien durch den Besitz eines Begleitsymbionten ersten Grades in allen ihren Angehörigen ausgezeichnet, dem sich bei manchen ihrer Vertreter noch einer oder mehrere weitere Begleiter niederen Anpassungsgrades zugesellen, zu denen dann bei fast allen oder nur einzelnen Individuengruppen (Populationen) einzelner Arten noch mehr oder weniger wild und parasitisch anmutende akzessorische Bakterien treten können.

B. Phylogenie der Symbiosen und Zikadensystem

Die Vielzahl der bei den Zikaden auftretenden symbiontischen Mikroorganismen, die eigentümliche Art und Weise ihrer Verbreitung bei ihren Wirten und die Mannigfaltigkeit der dabei entstehenden Kombinationen, wie sie im vorangehenden Teil als Ausgangsmaterial für die nun folgenden Betrachtungen zusammengestellt wurden, lassen die Zikaden wie kaum eine andere Gruppe symbiontenführender Insekten für ein Studium der Beziehungen zwischen System und Symbiose geeignet erscheinen. Tatsächlich finden sich auch bei allen bisherigen Bearbeitern über diesen Fragenkomplex besondere Betrachtungen, ohne daß jedoch eine konsequente Anwendung der sich ergebenden Folgerungen und notwendigen Schlüsse z. B. auf die Phylogenie der Zikaden sowohl wie der Symbionten durchgeführt würde. Gerade die im voranstehenden Kapitel angedeutete Abstufung in der Verbreitung und Anpassung der weniger verbreiteten und der akzessorischen Symbionten fordert aber förmlich zu einer vergleichenden Untersuchung der Phylogenie der Zikaden und ihrer Symbionten heraus.

Solange man dabei nur die Vertreter einer kleineren systematischen Einheit etwa einer Unterfamilie wie die der *Cixiinae* beispielsweise betrachtet, ist der Zusammenhang zwischen der Aufnahmefolge der Symbionten und der Phylogenie der Wirte evident. Die offenbar ursprünglichen Formen wie *Myndus* besitzen nur einen Haupt- und einen Nebensymbionten ($X + a$), bei den weiter abgeleiteten Formen kommen dazu noch ein oder mehrere Begleitsymbionten: bei der *Oliarius*-Gruppe das cd-Symbiontenpaar, bei der *Cixius*-Gruppe die b-Symbionten. Während bei einer *Oliarius*-Art dazu noch ein akzessorischer Organismus α tritt, wird die Kombination $X + a + b$ bei zwei nicht näher bestimmten *Cixius*-Arten durch die e-Symbionten ergänzt. Aber schon bei diesem Beispiel der Cixiinen durchbricht eine Form (Cp) die phylogenetisch zwanglos

verständlichen Stufenfolgen, indem sie statt b sogleich e aufnimmt ($X + a + e$), was nur damit zu erklären ist, daß entweder die e-Symbionten in diesem Falle die b-Symbionten verdrängt haben oder diese vielleicht infolge Isolationserscheinungen überhaupt nicht als Symbionten aufgenommen wurden. Ähnliche Verhältnisse lassen sich an Hand der tabellarischen Übersicht (Tabelle 2) bei vielen Unterfamilien feststellen (vergleiche beispielsweise die Cicadinae, Cercopinae, Aphrophorinae, Aphrodinae, Euscelinae!).

Die Schwierigkeiten werden aber sofort noch größer, wenn man mehrere Unterfamilien und Familien vergleicht. Dabei ist nämlich immer wieder festzustellen, daß in ihnen jeweils zwei oder drei parallele Reihen verschiedener, sich oft gegenseitig ausschließender Symbiontenkombinationen auftreten, so z. B. unter den Delphaciden jeweils eine $X + f + r$-Gruppe und eine $H + f$-Gruppe, sowohl bei den Megamelinen wie bei den Delphacinen, den beiden zentralen Unterfamilien der Delphaciden. Wäre diese Erscheinung auf einzelne Fälle beschränkt, so könnte man eine irrtümliche Aufgliederung von Seiten der mit chitinmorphologischen Merkmalen arbeitenden Systematik annehmen, wie ich dies im Falle der Delphaciden (1940) getan habe, wo nach HAUPT Megamelinen und Delphacinen lediglich am Verlauf zweier Pronotumkiele unterschieden werden, einem Merkmal, das wegen möglicher Übergangsbildungen zu sehr verschiedener Zuordnung einzelner Gattungen und Arten, etwa bei *Liburnia* und *Megamelus* geführt hat. W. WAGNER bestätigte mir (in litt.), daß dieses Merkmal tatsächlich keinen entscheidenden systematischen Wert haben könne und er die Gattungen *Megamelus* und *Chlorionidea* lieber von den übrigen Megamelinengattungen z. B. *Stenocranus* und *Kelisia*, die auch eine völlig andere Symbiontenkombination aufweisen (siehe Tab. 2), abtrennen und zu den Delphacinen stellen möchte. Inzwischen habe ich bei der Lebendpräparation von *Megamelus notula* tatsächlich nur Hefen im Symbiontenballen der Ovarialeier gefunden, so daß sich also diese Nominatgattung der Megamelinen wie die übrigen einheimischen Delphacinen verhält.

Tabelle 2: Die Symbiontenbestände der *Homoptera Cicadina*[1])

Familie / Unterfamilie	Symbionten: Haupt- X	Haupt- H	Neben- f	Neben- a	Neben- t	Begleit- und akzessorische B_1	B_2	B_3	B_4	Spezies	Anzahl
13 *Cicadidae*											
6 *Gaeaninae*		H		a						*Mogannia hebes, Huechys sanguiena, Scieroptera splendidula,*	3
		H		a						*Tettigia orni, Tibicen haematodes*	
										Cicadetta montana	3

[1]) F = fädchenförmige-, St = stäbchenförmige-, K = kugelförmige Symbionten BUCHNERS,
H_E = „Hefen" im Mycetomepithel eines anderen Symbionten,
H_D = „Hefen" im Darmepithel,
E = „Epithelsymbionten".

Familie / Unterfamilie	Symbionten: Haupt- X	Haupt- H	Neben- f	Neben- a	Neben- t	Begleit- und akzessorische B_1	B_2	B_3	B_4	Spezies	Anzahl
7 *Cicadinae*		H		a						*Dundubia mannifera, Rihana ochrea*	2
				a		w				*Cicada plebeja, C. septemdecim, Rihana spec., Poicilopsaltria octopunctata,*	4
				a		w	St			*Platypleura kämpferi.*	1
15 *Cercopidae*											
7 *Cercopinae*				a		b				*Cercopis sanguinolenta, Plinia ampla, Philagra fusiformis, Tomaspis rubra, Clovia bipunctata, Eoscarta spec.*	6
				a			St			*Tomaspis tristis*	1
8 *Aphrophorinae*				a		b				*Lepyronia coleoptrata, Neophilaenus albipennis, N. lineatus, N. exclamationis, N. infumatus*	5
				a		b	St			*Aphrophora alni*	1
				a			St			*Aphrophora salicis*	1
				a			K			*Philaenus spumarius*	1
96 *Membracidae*											
1 *Terentiinae*		H								*Pyrgauchenia breddini*	1
3 *Centrotinae*				a	t					*Gargara biplaga*	1
				a	t	x_1				*Gargara genistae*	1
				a	t	ι_1				*Centrotus cornutus*	2
3 *Stegaspinae*											
2 *Stegaspini*		H_E		a						*Lycoderes galeritus, L. mitratus*	1
1 *Stylocentrini*				a	t					*Bocydium globulare*	1
4 *Tolaniinae*				a	t					*Tolania spec.*	2
				a	t	τ				*Ta, Tb*	1
				a	t	σ_2				*Tc*	1
20 *Membracinae*											
15 *Membracini*				a	t					*An*	2
				a	t	η				*Enchophyllum albidorsum, Mf*	2
				a	t	ι_1				*Enchenopa binotata, Md*	1
				a	t	ι_2				*Di$_a$*	3
				a	t	λ_1				*Enchophyllum spec., Me, Mh*	1
				a	t	σ_2				*Ah*	1
				a	t	υ_1				*Enchenopa hastata*	1
				a	t	λ_1	η			*Campylenchia spec.*	1
				a	t	σ_3	ι_2	λ_1		*Di$_b$*	1
				a	t	σ_2	λ_2	π	η	*Ae*	1
		H		a	t	ω	λ_2	λ_3		*Enchophyllum 5-maculatum*	1
5 *Hypsoprorini*		H_E		a						*Spongophorus spec.*	1
		H		a						*Notocera brachycera*	1
		H		a	t	η				*Bolbonota corrugata*	1
				a	t	σ_1				*Bolbonota spec.*	1
				a	t	μ				*Hypsoprora coronata*	1
8 *Heteronotinae*		H		a						*Heteronotus bicornis, Cx, Kb, K*	1
		H_E		a						*Omolon laporti*	1
		H		a		η				*Aconophora spec.*	1
				a		u	ζ_1			*Aconophora grisescens*	1
				a		v	ζ_2			*Aconophora pugionata*	1
8 *Darniinae*											
4 *Darniini*				a	t	ξ				*Hebetica spec. 1*	2
				a	t	o				*Hebetica spec. 2, Larve Lb*	1
				a	t	ξ	η			*Db*	2
4 *Tragopini*				a	t	π				*Tr$_b$, Darnis spec.*	1
				a	t	η				*Tr$_c$*	1
				a	t	x_2	ι_2	λ_1		*Tr$_a$*	2

Familie / Unterfamilie	Symbionten: Haupt- X	Haupt- H	Neben- f	Neben- a	Neben- t	Begleit- und akzessorische B_1	B_2	B_3	B_4	Spezies	Anzahl
15 *Polyglyptinae*		H		a	t					*Ox, Og*	1
		H		a	t	φ_1				*Oa*	
				a	t					*Ao*	1
				a	t	η				*Entylia gemmata, Cyphotes spec.*	2
				a	t	ρ				*Adippe alliacea*	1
				a	t	ι_1	η			*Nd*	1
				a	t	χ	η			*Mb*	1
				a	t	υ_2	η			*Nx*	1
				a	t	υ_3	η			*Hypheus erythropterus, Nb*	2
				a	t	ψ	ι_2	η		*Ab, (Lb)*	(2)
				a	t	η_2	ρ	η		*(Lt)*	(1)
11 *Hyphinoinae*											
5 *Hyphinoini*		H		a	t					*Da*	1
				a	t	ν				*Sundarion apicalis, S. flava, Eualthe laevigata, Hemikyphta spec.*	4
5 *Hoplophorini*		H		a						*Hoplophora obtusa, H. pertusa, H. spec. Hb, Hc*	5
1 *Cymbomorphini*		H_D		a						*Cymbomorpha spec.*	1
23 *Smiliinae*											
6 *Micrutalini*		H		a						*Micrutalis spec., Df, Dv, Dw, Dx Dy*	6
17 *Smiliini*		H		a	t					*Sm*	1
				a	t					*Cyphonia hirta, C. trifasciata, C. braccata, C. clavata, Cy_a, Cy_b, Ceresa ustulata, C. spec 1, C. spec 2, Centrogonia unguicularis, Bb, Bd, Be, Cw*	14
				a	t	ϑ				*Cv*	1
				a	t	λ_1				*Bc*	1
1 *Aethalionidae*											
1 *Ulopinae*		H		a						*Ulopa reticulata*	1
1 *Ledridae*		H								*Ledra aurita*	1
22 *Jassidae*											
1 *Eupelicinae*				a	t					*Eupelix cuspidata (= producta = depressa)*	1
1 *Paropiinae*				a	t		St			*Paropia (Megophthalmus) scanica*	1
1 *Euacanthinae*				a	t					*Euacanthus interruptus*	1
6 *Aphrodinae*		H		a						*Sabimamorpha*	1
				a	t					*Strongylocephalus agrestis*	1
				a	t?					*Thomsoniella perrecta, Tartessus spec.*	2
				a	t		St			*Aphrodes bicinctus, A. trifasciatus*	2
3 *Cicadellinae*		H		a						*Cicadella ferruginea, C. spec.*	2
				a			F			*Cicadella viridis*	1
3 *Gyponinae*		H		a						*Penthimia nigra, Oncopsis lanio Oncopsis scutellaris*	3
6 *Bythoscopinae*		H		a						*Macropsis scutellata*	1
				a	t					*Idiocerus populi, J. basalis*	2
				a	t	F				*Idiocerus stigmaticalis, I. cognatus, Agallia venosa*	3
1 *Cicadulinae*				a	t		B?			*Macrosteles (Cicadula) punctifrons*	1
25 *Euscelidae*											
1 *Selenocephalinae*		H		a						*Selenocephalus griseus*	1

Familie / Unterfamilie	Symbionten: Haupt- X	Haupt- H	Neben- f	Neben- a	Neben- t	Begleit- und akzessorische B_1	B_2	B_3	B_4	Species	Anzahl
12 *Deltocephalinae*				a	t					*Nephotettix spec., Doratura homophyla, D. exilis, Deltocephalus multinotatus, D. maculiceps, D. punctum, D. abdominalis, D. striatus, D. socialis, Paralimnus phragmitis, Rhytistylus proceps*	11
				a	t		St			*Paramesus nervosus*	1
10 *Euscelinae*		H		a						*Cicadula (Thamnotettix) 4-notatus*	1
				a	t					*Euscelis obsoletus, E. impictifrons E. plebejus, E. lineolatus, E. striola, E. argentatus, E. sordidus, Thamnotettix preyssleri*	8
				a	t	F				*Thamnotettix sulphurellus*	1
2 *Grypotinae*		H		a						*Grypotes puncticollis, Opsius heydeni*	2
10 *Typhlocybidae*						B?				*Typhlocyba rosae, T. ulmi, Eupteryx stellulata, E. atropunctata Dicraneura fieberi*	5
										Chlorita flavescens, Ch. viridula Empoasca smaragdula, Dicraneura mollicula, Erythria aureola	5
183 *Cicadoidea*		51		171	104						183
32 *Cixiidae*											
22 *Cixiinae*	X			a						*Myndus musivus, Cx_b, Cx_d, Cx_f*	4
	X			a		c_d				*Oliarius horishanus, O. panzeri, O. tantalus, O. villosus, O. cuspidatus; Cxq*	6
	X			a		c_d	a			*C_z*	1
	X			a		b				*Cixius nervosus, C. pilosus, C. cunicularis, C. stigmaticus, C. bisfasciatus; Cx_c, Cx_e, Cx_h*	8
	X			a		b	e			*C_x, CB*	2
	X			a			e			*Cx_p*	1
10 *Achilinae*	X			a						*A_a, A_b, A_f, A_g, A_l, A_m, A_n*	7
	X		f							*A_e, A_k, A_i,*	3
24 *Derbidae*											
18 *Derbinae*	X									*Mysidia spec., Dn_b, Dn_c, Dn_a, Dn_f, Dn_g, Dn_h, Dn_p, Dn_r, Dn_x*	10
	X		f							*Dn_a, Dn_i, Dn_m, Dn_n*	4
	X			a						*Dn_l*	1
	X			a		g	h	β		*Mp_b*	1
		H								*Dn_c*	1
						B				*Dn_o*	1
6 *Meenoplinae*	X									*Paranisia spec.*	1
	X		f							*Cx_a, Mp_a, A_d*	3
	X		f					γ		*Fl_a*	1
		H								*Nisia atrovenosa*	1
3 *Phalaenomorphidae*		H	f							*Phalaenomorpha corticina, Ph_a, Ph_b*	3
9 *Flatidae*											
7 *Flatinae*		H	f							*Ormenis testacea, O. spec. Or_l, Fl_e Fl_f, O. spec. (primaria), Ityraea speciosa*	7
2 *Acanaloniinae*		H	f							*Acanalonia chloris, A. virescens*	2
16 *Laternariidae*											
1 *Aphaninae*								e		*Lycorma spec.*	1

Familie / Unterfamilie	Symbionten: Haupt- X	Haupt- H	Neben- f	Neben- a	Neben- t	Begleit- und akzessorische B_1	B_2	B_3	B_4	Species	Anzahl
3 Pyropsinae	X			a		i				*Pyrops candelaria, P. servillei, P. tenebrosa*	3
12 Poiocerinae	X			a		k				*Poiocera monacha, P. perspicillata, P_o, P_z, P_y, L_d, L_e, L_c*	8
	X			a		k	E			*Crepusia nuptialis, P_s, L_b, L_a*	4
25 Fulgoridae											
21 Fulgorinae	X			a						*F_q*	1
	X			a		m				*Fulgora europaea, F. confusa, FB, F_i, F_n, F_o*	6
		H	f							*Fulgora apicalis, F. herbida, Lappida spec., F. nodivena, Nersia sertata, F_k, F_p, F_r, F_t, F_y, F_b, Pteroplegma jacobinna, Cx_o*	13
		H	f			m'				*F_x*	1
4 Tropiduchinae	X		f							*T_a, T_b, Fq_t*	3
		H	f							*Tambina spec.*	1
1 Eurybrachiidae		H	f							*Eurybrachis spec.*	1
3 Ricaniidae											
1 Ricaniinae		H	f							*Euricania ocellus*	1
2 Nogodininae	X			a		n				*Bladina fraterna, F_m*	2
16 Issidae											
14 Issinae	X			a		o				*Hysteropterum grylloides, H. spec., H. maculipes*	3
	X			a		l				*Acrisius fasciatus*	1
	X	H		a						*Issus dilatatus*	1
	X	H	f							*Issus coleoptratus*	1
		H	f							*Hysteropterum spec. ?, Amnisa spec. Thiona variata, I_k, I_n, I_r, I_s, I_t*	8
2 Caliscelinae	X			a						*Bruchomorpha spec. ♂*	1
	X			a		o				*Caliscelis bonellii*	1
51 Delphacidae											
2 Asiracinae	X			a		δ				*A_s*	1
	X			a		p				*Asiraca clavicornis*	1
1 Tropidocephalinae		H	f							*T_p*	1
21 Megamelinae	X			a		q				*Stenocranus minutus, S. major, S. fuscovittatus; Kelisia praecox, K. vittipennis, K. guttula*	6
	X		f			r				*Mg_d, Mg_h, Me_g*	3
		H	f							*Mg_a, Mg_b, Mg_c, Mg_g, Mg_i, Mg_k, Mg_l, Mg_m, Mg_n, Mg_o, Mg_p, Mg_q*	12
27 Delphacinae	X		f			r				*Dln_a, Dn_d, BDel*	3
		H	f							*Chloriona glaucescens, Conomelus limbatus, Eurysa lurida, Delphax crassicornis, D. pulchellus, Dicranotropis hamata, Delphacinus mesomelas, Liburnia pellucida, L. leptosoma, L. sordidula, L. fairmairei, Dln_b, Dln_c, Dln_d, L aubéi, Dln_e, Dln_f, Dln_g, Dln_h, Dln_i, Dln_k, Dn_q, DL, DelP*	24
6 Tettigometridae	X			a		s	+			*Tettogimetra atra, T. obliqua, T. fusca, T. macrocephala, T. brachycephala, T. impressifrons*	6
186 Fulgoroidea	108	78	95	76							186
369 *Cicadina*	108	129	95	247	104					–	

Überblickt man jedoch die folgende Tabelle 3, in der unter Fortlassung etwa vorhandener Begleitsymbionten die bei den einzelnen Familien nebeneinander auftretenden Symbiontenkombinationen (der Haupt- und Nebensymbionten) zusammengestellt sind, so wird deutlich, daß diese parallelen Kombinationsreihen nicht nur bei den niederen, sondern auch bei den höheren systematischen Einheiten und sowohl bei den Haupt- und Nebensymbionten wie auch bei den Begleitsymbionten auftreten und einen allgemeinen Grundzug der Zikadensymbiose darstellen.

Tabelle 3. Tabelle der bei den einzelnen Familien nebeneinander auftretenden Symbiontenkombinationen ohne Berücksichtigung der Begleitsymbionten.

Phalaenomorphidae	$H+f$			
Flatidae	$H+f$			
Eurybrachiidae	$H+f$			
Issidae	$H+f$,	$H+f+X$,	$X+a$,	$H+X+a$
Fulgoridae	$H+f$,	$f+X$,	$X+a$	
Delphacidae	$H+f$,	$f+X$,	$X+a$	
Ricaniidae	$H+f$,		$X+a$	
Derbidae	H	$f+X$,	X	
Cixiidae		$f+X$,	$X+a$	
Tettigometridae			$X+a$	
Laternariidae			$X+a$	
Ledridae	H			
Aethalionidae	$H+a$			
Cicadidae	$H+a$,	$a+B_1$		
Cercopidae		$a+B_1$		
Membracidae	$H+a$,	$a+B_1$,	$a+t$	$(+H)$
Jassidae	$H+a$,	$a+B_1$,	$a+t$	
Euscelidae	$H+a$,		$a+t$	
Typhlocybidae		$?B$		

Eine phylogenetische Deutung dieser eigenartigen Verhältnisse scheint mir nur mit Hilfe mehrerer Annahmen möglich: daß nämlich erstens einzelne Symbionten im Verlaufe der Entwicklung wie erworben so auch wieder abgeschafft werden können, daß zweitens sich dieser Vorgang zu allen Zeiten der Entwicklung und an allen Enden des Stammbaums abspielen konnte. Das setzt drittens voraus, daß die als Symbionten geeigneten Mikroorganismen stets und überall in der Umgebung der Zikaden in gleicher Weise zur Verfügung standen, sofern auch die ähnlichen und hier als einheitlich angesehenen Formen tatsächlich Angehörige jeweils einer Mikroorganismen-Art sind und nicht durch die Lebensbedingungen in den Zikaden in konvergenter Entwicklung einen einheitlichen Habitus angenommen haben, der spezifische Gleichheit nur vortäuscht. Beweise für die Richtigkeit dieser Annahmen lassen sich für die wohl „älteren" Haupt- und Nebensymbionten nur schwer erbringen, da bei ihnen diese Entwicklungen offenbar weit zurückliegen und nun abgeschlossen sind. Dagegen scheint

mir das sporadische Auftreten verschiedener akzessorischer Symbionten, beispielsweise der η-Symbionten, in den verschiedensten, aber eben nicht bei allen Arten fast aller Membraciden-Gruppen, sehr gut so erklärt werden zu können. Vielleicht müßte auch versucht werden, die Entstehungs- und Verbreitungszentren der Zikaden im Hinblick auf die Entwicklung verschiedener, paralleler Symbiontensätze bei den verschiedenen Familien in getrennten Regionen unter Berücksichtigung späterer Wanderungen, zu überprüfen, ein Gedanke, den mir W. WAGNER im Anschluß an meine Fulgoroiden-Bearbeitung (in litt.) nahelegte, der jedoch ein weitaus umfangreicheres Material erfordert.

Im folgenden soll nun unter den oben gemachten Voraussetzungen versucht werden, die mutmaßliche Entwicklung der Zikadensymbiosen, und damit der Zikaden selbst, aufzuzeigen, wie sie sich unter Berücksichtigung der vorgefundenen Symbiontenbestände etwa abgespielt haben könnte (siehe Abb. 1).

Als Anfang der Entwicklung müssen selbstverständlich symbiontenfreie Formen gefordert werden. Da Hefen und a-Symbionten auch bei den anderen Homopteren-Unterordnungen in weiter Verbreitung vorkommen (Hefen bei Cocciden, a-Symbionten bei Aphiden, Psylliden, Aleurodiden und Cocciden), muß angenommen werden, daß der Erwerb dieser „Primär"symbionten bereits von den gemeinsamen Vorfahren dieser fünf Unterordnungen vollzogen wurde und die symbiontenfreie Urform in einer weiter zurückliegenden Wurzel zu suchen ist. Daraus ergibt sich, daß die heute symbiontenfreien Typhlocybiden offenbar sekundär ihre Symbionten verloren haben, was vielleicht mit ihrer abweichenden Ernährungsweise in Zusammenhang gebracht werden könnte. Sie sind gegenüber den übrigen Zikaden, die Gefäßsaft- (Phloem-) sauger sind, Zellsaftsauger. Es wäre leicht vorstellbar, daß diese zweifellos hochwertigere, plasmareiche Kost den Besitz von Symbionten überflüssig macht.

Als erste Symbionten sind also offenbar noch vor der Aufspaltung in die Superfamilien (*Cicadoidea* und *Fulgoroidea*) die Hefen und die a-Symbionten aufgenommen worden; denn nur sie allein kommen noch in fast allen Familien der beiden Reihen vor. Da die a-Symbionten niemals allein, sondern stets nur in Begleitung anderer Symbionten auftreten, ist zu vermuten, daß sie erst nach den Hefen erschienen sind. Ob freilich andererseits die heutigen monosymbionten Hefe-Symbiosen in allen Fällen als ursprünglich angesehen werden können, ist unsicher. Vielleicht lassen sich bei weiteren Untersuchungen die Ledriden als primär monosymbiont und damit urtümlich nachweisen, während bei allen anderen nur Hefen besitzenden Formen wohl eher mit einem sekundären Verlust der Neben- und Begleitsymbionten zu rechnen ist, da sie an ganz verschiedenen Stellen des Systems und stets nur vereinzelt (*Nisia atrovenosa*, *Pyrgauchenia*, Dn_o) neben mehrsymbiontigen Arten und Gattungen auftreten. Ziemlich frühzeitig in der Entwicklung muß also die disymbionte Grundkombination $H + a$ entstanden sein, die heute noch bei vielen Cicadoiden erhalten ist, so bei den, bisher allerdings nur in einer Art untersuchten Aethalioniden,

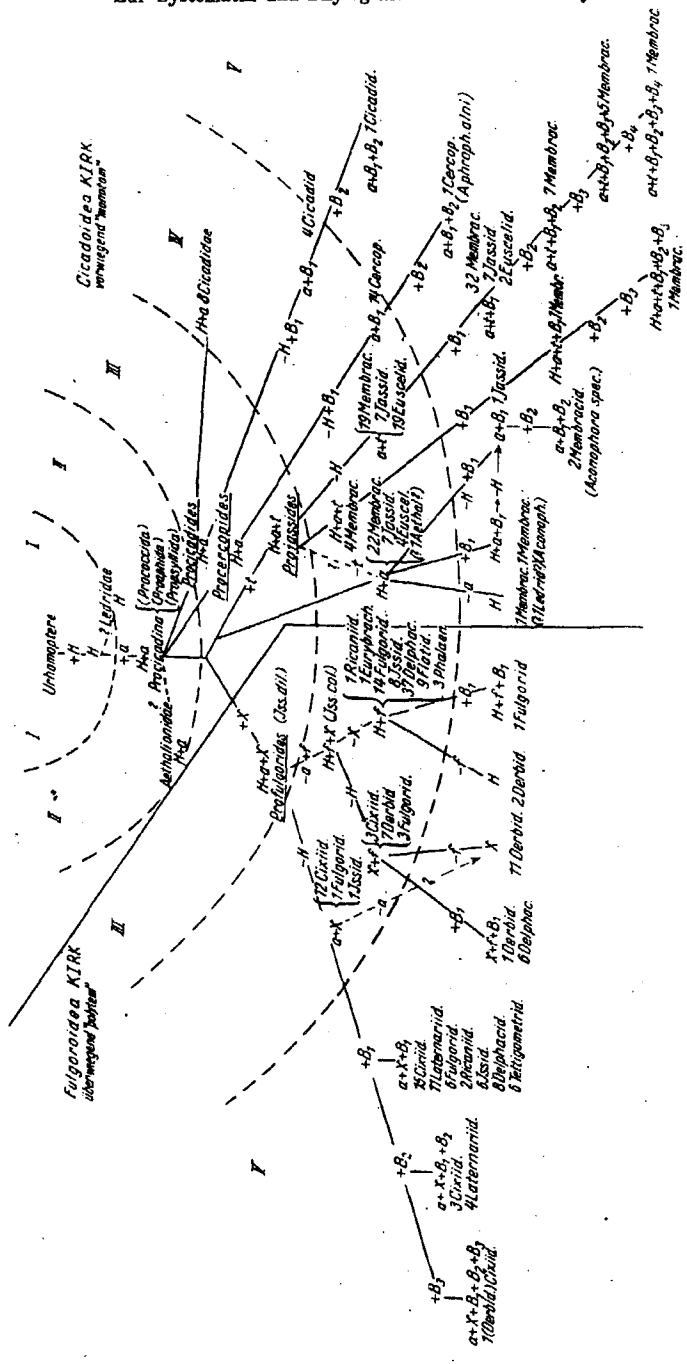

Abb. 1. Hypothetischer Stammbaum der *Homoptera Cicadina*. Die gestrichelten Bögen trennen die einzelnen Entwicklungsphasen der Symbiontenaufnahme (römische Ziffern) I = monosymbiont; II = primär disymbiont; III = primär trisymbiont; IV = sekundär disymbiont, durch Reduktion von III; V = moderne polysymbiontе Entfaltung. Die gewinkelte Linie scheidet *Fulgoroidea* und *Cicadoidea*.

vielen Cicadiden (allen Gaeaninen und einigen Cicadinen) und verschiedenen Membraciden, Jassiden und Eusceliden.

Später macht sich dann aber überall die Tendenz bemerkbar, die Hefen durch einen anderen, später aufgenommenen Symbionten zu ersetzen. Vielleicht sind dabei ähnliche Verhältnisse eingetreten, wie sie heute bei verschiedenen Arten der Gattung *Aconophora* (Membracidae) vorliegen, wo bei einer nicht näher bestimmten Art Hefen (neben *a*-Symbionten) in einem auffallend wohlabgegrenzten und von Epithel umhüllten „Mycetom" leben und von η-Symbionten begleitet werden, während bei *A. grisescens* die Hefen durch u-Symbionten (schmale Schläuche) und bei *A. pugionata* durch die blassen v-Symbionten ersetzt sind, die nun das im übrigen völlig unveränderte „Hefe-Mycetom" bewohnen; wobei nun ζ-Symbionten statt der η-Symbionten das Epithel bevölkern. Jedenfalls ist aber die Verbindung $H + a + B_1$ sehr instabil, so daß sie heute außer bei *Aconophora* nicht mehr zu finden ist. Bei dem Rest der Cicadinen und bei allen Cercopiden sind die Hefen völlig verschwunden und haben einem neu aufgenommenen Symbionten (w-, bzw. b-) Platz gemacht. Sowohl bei einer Cicadine (*Platypleura kämpferi*) wie bei einer Cercopide (*Aphrophora alni*) ist dann später noch ein weiterer Begleitsymbiont erworben worden, der bei einigen Cercopiden offenbar sekundär auch die b-Symbionten wieder verdrängt hat (*Tomaspis tristis, Philaenus spumarius*). Unter den Cicadellinen sind die Hefen der $H + a$-Kombination nur bei *Cicadella viridis* durch einen neuen Symbionten ersetzt, während zwei weitere Arten diese unverändert enthalten. Daraus ist schon ersichtlich, daß diese „Abschaffung der Hefen" offenbar ein Prozeß ist, der auch noch in jüngster Zeit (bei der Artbildung) vor sich gehen kann, so daß man darauf keine weiter gehenden phylogenetischen Rückschlüsse aufbauen kann. Sicher scheint nur, daß die Cercopiden und die Cicadiden, und vielleicht auch die Aethalioniden, die nun eintretende Entwicklung nicht mehr mitgemacht haben und deshalb als verhältnismäßig früh abgezweigte Seitenäste zu werten sind.

Auf das disymbionte $H + a$-Stadium der „Procicadina" muß nun unter gleichzeitiger Aufspaltung des Stammes in Richtung auf die späteren Fulgoroiden (= *Fulgorides* STÅL) und *Jassides* (STÅL) ein dritter Symbiont erschienen sein, bei den ersteren in Form der X- oder Riesensymbionten, bei letzteren als t-Symbionten. Die oben erwähnte Ähnlichkeit dieser beiden Symbionten gibt zu vermuten Anlaß, daß zunächst vielleicht, vor der Auseinanderentwicklung eine gemeinsame Grundform $H + a + Xt$ bestanden hat, die sich dann bei den „Profulgorides" zu $H + a + X$, bei den „Projassides" zu $H + a + t$ aufgespalten hat, so daß die X- und t-Symbionten als Superfamilien-Rassen eines ursprünglich einheitlichen Symbionten anzusehen wären. In der Reihe der *Jassides* (*Membracidae, Jassidae, Euscelidae*) ist die ursprüngliche, trisymbionte Grundkombination ($H + a + t$) heute noch bei 6 Membraciden erhalten (bei *Enchophyllum 5-maculatum*, den drei Polyglyptinen Ox, Og und Oa, ferner bei

Da und der Smiliine Sm) z. T. unter Aufnahme weiterer akzessorischer Symbionten, wobei die Hefen aber stets in sehr zurückgedrängter und z. T. sehr labiler Form auftreten, so daß sie von RAU als akzessorische Symbionten gedeutet wurden. Im allgemeinen aber — und das läßt diese Erscheinung verständlich werden — hat die Aufnahme der t-Symbionten zu einer Elimination der Hefen geführt, die ja ganz allgemein einer Erweiterung des symbiontischen Konsortiums gegenüber sehr empfindlich zu sein scheinen, wie bereits bei den Cicadiden und Cercopiden festzustellen war und in ähnlicher Form auch bei den *Fulgorides* zu beobachten ist. So stehen den 6 $H + a + t$-Formen rund 100 Arten (= 70% aller *Jassides*) mit der auf $a + t$ reduzierten Projassiden-Kombination gegenüber. Diese neue Verbindung erwies sich aber nicht nur als äußerst stabil sondern auch für die Aufnahme weiterer, bis zu vier akzessorischer Symbionten besonders prädestiniert, vor allem bei den Membraciden, wo die a- und t-Symbionten auch räumlich engstens vereint sind (Membracidentyp des Doppelmycetoms), doch ist diese Entwicklung auch bei den beiden anderen Familien (Jassiden und Eusceliden) angebahnt. Dieser polysymbionte Ausbau der $a + t$-Kombination vollzieht sich in den verschiedenen Unterfamilien in ähnlicher Weise und förmlich vor unseren Augen, besonders auffällig etwa bei den Membracinen und den Polyglyptinen unter den Membraciden.

Wie oben bereits angedeutet, ist aber die disymbionte Grundkombination $H + a$ auch bei den *Jassides* noch mehrfach (unter Einschluß der Aethalioniden 34mal) erhalten geblieben, wodurch diese im Gegensatz zu den *Fulgorides* (*Fulgoroidea* KIRK.) enger mit den Cicadinen und Cercopiden verbunden sind und neben anderem ihre Vereinigung zu den *Cicadoidea* KIRK. auch von der Symbiontenkunde aus gerechtfertigt erscheint. Dagegen sind innerhalb dieser die Membraciden, Jassiden und Eusceliden, eventuell auch die Aethalioniden schärfer, als *Jassides* im Sinne STÅLS zusammenzufassen und erst als solche den *Cicadides* und *Cercopides* gleichzustellen. Schon RAU hat gezeigt, daß die $H + a$-Kombination bei den Membraciden auf bestimmte Unterfamilien beschränkt ist (*Hoplophorini, Cymbomorphini, Heteronotinae, Micrutalini*), während die übrigen nur $a + t$-Verbindungen aufweisen. Ähnliches gilt z. T. auch für die übrigen *Jassides* (*Grypotinae, Bythoscoparia, Cicadellinae*). Ob bei diesen in bezug auf ihre Symbiontenbestände primitiven Gruppen die t-Symbionten tatsächlich niemals erschienen sind oder ob hier die $H + a$-Gruppe sich auf die Dauer als überlegen erwies, sei dahingestellt, doch spricht die Verbreitung und die Verbindungsfreudigkeit der t-Symbionten, u. a. auch mit Hefen zu $H + a + t$ für das erstere.

Die trisymbionte Kombination der „*Profulgorides*" $H + a + X$ ist bisher nur einmal aufgefunden worden und zwar bei *Issus dilatatus*. Die weitere Entwicklung der *Fulgorides* wird jedoch nur dann verständlich, wenn nicht nur mit der Ausmerzung der Hefen sondern auch der a- und schließlich auch der X-Symbionten an verschiedenen Stellen gerechnet wird. Zunächst ist auch hier

mit dem Auftreten eines dritten Symbionten das Verschwinden der Hefen verbunden, die sich hier vor den Riesensymbionten zurückziehen wie bei den *Jassides* vor den t-Symbionten. Die übrigbleibende $a + X$-Verbindung erweist sich ganz analog der $a + t$-Kombination als ungemein lebens- und erweiterungsfähig. Sie ist bei 76 *Fulgorides* (= 41%) verwirklicht und dabei 54mal um einen, 7mal um zwei und einmal um drei Begleitsymbionten vermehrt. Die Entwicklung dieser Reihe hat sich in mehreren Familien bzw. Unterfamilien in paralleler Weise vollzogen, ganz ähnlich der polysymbionten Ausgestaltung der $a + t$-Verbindung bei den *Jassides*, wobei allerdings die Begleitsymbionten in den einzelnen Gruppen nicht identisch sind.

In einer anderen Weise haben sich daneben zwei weitere Reihen entwickelt, bei denen statt der a-Symbionten die kleinen zarten f-Symbionten auftreten, die für die meisten disymbionten *Fulgorides* so charakteristisch sind. Bilder vom Verlauf dieser Auseinandersetzung liegen leider nicht vor. Es muß bei einer gewissen Ähnlichkeit im Aufbau der Mycetome auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die f-Symbionten nicht einer völlig selbständigen Art angehören, sondern eine besondere Wuchsform der a-Symbionten darstellen, die bei manchen *Fulgorides* die a-Symbionten vertreten, worauf auch die gegenseitige Ausschließlichkeit ihres Auftretens hinweist. Die an Stelle von $H + a + X$ entstandene Kombination $H + f + X$ scheint freilich wegen der bereits oben festgestellten Unverträglichkeit der Hefen und Riesensymbionten ebenfalls nur selten verwirklicht zu sein; wir finden sie nur einmal bei *Issus coleoptratus*. (Die Gattung *Issus* scheint für die Erhaltung urtümlicher Symbiontenkombinationen besonders geeignet zu sein!) Stattdessen haben sich nun zwei getrennte, sekundär disymbiontische Reihen entwickelt, in denen einmal die Hefen, ein anderes Mal die X-Symbionten die Oberhand gewonnen haben.

Die $X + f$-Kombination ist etwas weniger häufig (bei 3 Cixiiden, 7 Derbiden, 3 Fulgoriden) verwirklicht, jedoch bei einer Derbide und einer Gruppe von 6 Delphaciden wenigstens um einen Begleitsymbionten vermehrt und somit wieder, sekundär, trisymbiont geworden, dadurch eine gewisse Parallelität zur $a + X$-Reihe bekundend. Bei einer Gruppe von 11 Derbiden sind nur noch X-Symbionten vorhanden, wobei nicht ohne weiteres zu entscheiden ist, ob diese Reduktion durch das Verschwinden der f- oder a-Symbionten, also aus der $a + X$ oder aus der $f + X$-Verbindung entstanden ist. Jedenfalls kommt die abseitige, auch morphologisch an den Riesensymbionten sich auswirkende Stellung der kleinen, zarten, mücken- oder fliegenähnlich gestalteten Derbiden hier deutlich zum Ausdruck.

Häufiger begegnet man der $H + f$-Verbindung, die bei den Phalaenomorphiden, Flatiden und Eurybrachiiden sogar ausschließlich, ferner häufig bei den Fulgoriden (14mal), Issiden (8mal) und Delphaciden (37mal) und bei einer Ricaniide auftritt. Nur einmal hat die Aufnahme eines Begleitsymbionten stattgefunden (bei der Fulgoride Fx), woraus sich eine große Ähnlichkeit mit der ursprünglichen $H + a$-Reihe der Cicadoiden ergibt, die die oben ausgesprochene Annahme eines genetischen Zusammenhanges zwischen a- und f-Symbionten unterstützt. Zwei Derbiden besitzen nur noch Hefen, verhalten sich damit also ähnlich wie die monosymbiont X-führenden Arten und lassen auch deren Entstehung durch die sekundäre Elimination der f-Symbionten und nicht der a-Symbionten vermuten, so daß man diese monosymbionten Formen nicht als ursprünglich sondern als abgeleitet anzusehen hätte.

Wie bei den *Jassides* so ist auch bei den Fulgoroiden die Entwicklung der geschilderten Symbiontenkombinationen offenbar zu einem guten Teile erst in jüngster Zeit erfolgt; denn nur wenige Familien sind auf bestimmte Reihen beschränkt, wie etwa die Laternariiden und die Tettigometriden auf die $X + a$-Serie und die Flatiden, Phalaenomorphiden und Eurybrachiiden auf die $H + f$-Reihe. Die meisten enthalten vielmehr Gruppen mit den verschiedenen möglichen Kombinationen.

Überblickt man den aus den geschilderten Erwägungen sich ergebenden hypothetischen Stammbaum der Zikadenentwicklung (Abb. 1), so lassen sich fünf verschiedene Phasen unterscheiden. Die Aufnahme der ersten Symbionten liegt allem Anschein nach weit zurück, wenn man nicht von vornherein annehmen will, daß auch die heute weit verbreiteten Symbionten in konvergenter Weise die bereits mehr oder weniger aufgegliederten Familien besiedelt haben. Ob und wielange eine monosymbionte Phase (I) bestanden hat, läßt sich nicht beurteilen, dagegen muß sich auch die disymbionte Phase (II) mit der Kombination $H + a$ noch vor der Aufspaltung in die rezent erhaltenen Familien entwickelt haben; denn primär disymbionte Formen finden sich noch bei fast allen Familien der *Cicadoidea*. Der dritte Entwicklungsabschnitt (III), der durch die Aufnahme eines dritten Symbionten gekennzeichnet ist, kann jedoch erst nach der Abspaltung der Cicadiden und Cercopiden (und vielleicht auch der Aethalioniden) eingetreten sein, da diese daran nicht mehr teilnehmen. Wahrscheinlich ist er kurz vor oder während der Trennung der *Jassides* und *Fulgorides* anzusetzen. Der vierte Abschnitt (IV), der im wesentlichen mit der Entfaltung der Superfamilien zu Familien zusammenzufallen scheint, ist im Gegensatz zu den bisherigen nur aufbauenden Phasen eine Periode der Auseinandersetzungen und des teilweisen Um- und Abbaues der bis dahin erreichten trisymbiontischen Grundkombination, die unter teilweiser Ausschaltung der älteren (H und a-) und Einfügung jüngerer (f-) Symbionten bei den jüngeren, entwicklungsfähigen Superfamilien der *Fulgorides* und *Jassides* zu verschiedenen, sekundär disymbionten Kombinationen ($a + X$, $X + f$, $H + f$ bez. $a + t$) führt, die sich in den meisten ihrer Familien nebeneinander entwickeln. Mit Ausnahme der Eliminierung der Hefen, die offenbar auch weiterhin noch eintreten kann und die in den meisten Fällen mit einem Austausch mit jüngeren Symbionten (B_1) verknüpft ist – so bei Cicadiden und Cercopiden – ist diese vierte Entwicklungsphase

jedoch abgeschlossen und von der fünften abgelöst (V). Diese ist nun durch die verstärkte Neuaufnahme von ein oder mehreren (akzessorischen) Symbionten bei allen modernen Gattungen charakterisiert und vollzieht sich z.T. noch unter unseren Augen, besonders bei den noch plastischen und in der Entfaltung begriffenen Formen (Membraciden, vielen Fulgorides). Diese letzte noch im Gang befindliche Phase der Zikadenentwicklung gestattet uns durch vergleichend morphologische Untersuchungen schon einen weitgehenden Einblick in das Werden der symbiontischen Einrichtungen. Wir sehen besonders bei den Membraciden eine Vielzahl von Mikroorganismen sich um die Aufnahme in das symbiontische Konsortium bemühen, nur relativ wenige aber endgültig eingegliedert, von denen vielleicht nur einzelne auf die Dauer der Weiterentwicklung sich behaupten können. Ähnliche Auseinandersetzungen müssen sich auch in früheren Entwicklungsabschnitten abgespielt haben und geben der vorgetragenen Konzeption eine gewisse Wahrscheinlichkeit.

Vergleicht man die hier auf Grund der Symbiontenverbreitung gewonnenen Linien in der Stammesentwicklung der Zikaden mit den bisherigen Anschauungen über das System der Zikaden, so lassen sich folgende Feststellungen machen.

Die bereits von STÅL 1866 vorgenommene Aufteilung in die vier Familien der *Stridulantia, Cercopida, Jassida* und *Fulgorida* entspricht insofern durchaus den Tatsachen, als sie etwa die dritte Phase der oben skizzierten Entwicklung widerspiegelt; und insofern ist auch die moderne Gliederung BEIERS (1938) in die vier Superfamilien der *Cicadides, Cercopides, Jassides* und *Fulgorides* berechtigt. Jedoch nur die letzten beiden Superfamilien haben dann später eine weitere Entfaltung in zahlreiche Familien durchgemacht, die den beiden ersten schärfer gegenüber zu stellen sind, die zweifellos konservativere Züge aufweisen. Allerdings lehnen sich die *Jassides* wesentlich enger an sie an (Beibehaltung der $II + a$ - Grundkombination, Bau der a - Organe usw.), während die *Fulgorides* eine stärker abweichende Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben, so daß die von KIRKALDY 1906 eingeführte Trennung von *Cicadoidea* und *Fulgoroidea* ebenfalls eine gewisse Berechtigung hat. Die symbiontologischen Eigentümlichkeiten beider Familienreihen sind schon von BUCHER, MÜLLER und RAU ausführlich dargestellt worden, wozu allerdings zu bemerken ist, daß die dabei für die Cicadoiden aufgeführten Charakterzüge (Unterbringung der akzessorischen Symbionten in den bereits vorhandenen Mycetomen der älteren Symbionten [Monotomie] usw.) teilweise nur auf die *Jassides* zu beziehen sind. Auf keinen Fall dürfen aber die Cicadiden und die Cercopiden den übrigen Cicadoidenfamilien gleichwertig an die Seite gestellt werden. Auf die völlig abseitige Stellung der Typhlocybiden ist oben schon eingegangen worden; sie müßte systematisch-taxonomisch weit schärfer gefaßt werden. Ob Aethalioniden, Ledriden und Paropiiden besondere Stellungen einzuräumen sind, kann vorläufig mangels Materials noch nicht entschieden werden. Sicher gehören aber *Euscelidae, Jassidae* und *Membracidae* enger zusammen (*Jassides*). Die scharfe Heraushebung der *Tettigometridae* durch BEIER ist vom Standpunkt der Symbioseforschung nicht gerechtfertigt, wenn sie auch mit den Laternariiden zusammen die einzigen sind, die $X + a$ als alleinige Kombination aufweisen, wie andrerseits Phalaenomorphiden, Flatiden und Eurybrachiiden ausschließlich die $H + f$ - Reihe zeigen. Für die Trennung der Phalaenomorphiden von den Flatiden (durch HAUPT 1929) besteht symbiontologisch keine Notwendigkeit. Im allgemeinen sind die Familien der *Fulgoroidea* untereinander wohl noch enger zusammenzustellen als die der Cicadoiden (s. o.).

So vermag die vergleichende Symbioseforschung bei einer so ausschließlich aus Symbiontenträgern bestehenden Insektenordnung wie den Zikaden schon mit einem zahlenmäßig geringen Material gewisse Fragen der Phylogenie und Systematik wenn nicht zu entscheiden, so doch von einem neuen Blickwinkel aus zu beleuchten, die Wahrscheinlichkeit mancher Aussagen zu mehren oder zu mindern und schließlich auch neuartige Fragestellungen aufzuwerfen. Die Durchforschung einer umfangreicheren Artenzahl, die Prüfung der symbiontischen Verhältnisse bei den bisher noch gar nicht oder nur in wenigen Formen untersuchten Familien und Unterfamilien mit dem Ziel, wenigstens in kleineren Familien eine möglichste Vollständigkeit zu erreichen, die Untersuchung einer weitverbreiteten, zu geographischer Rassenbildung neigenden Art (etwa *Philaenus spumarius*), ferner die Bearbeitung endemischer Arten sowie isolierter Populationen können daher als Aufgaben der Symbioseforschung angesehen werden, die neben den experimentellen Untersuchungen über Wesen und Wert der symbiontischen Konsortien von erheblichem Interesse sind.

Für die Unterstützung mit naß fixiertem Material (96% Alkohol ist nach Erfahrung mit brasilianischen Aufsammlungen durchaus ausreichend!) besonders tropischer und subtropischer Regionen ist der Verfasser jederzeit dankbar.

Zusammenfassung

Die bei den rund 370 bisher histologisch untersuchten Zikadenarten (aus 19 der insgesamt 20 unterschiedenen Familien) aufgefundene Fülle morphologisch unterscheidbarer endosymbiontischer Mikroorganismen (Bakterien und „Hefen") wird einer vergleichend-ordnenden Sichtung unterzogen. Dabei führt die besondere Verteilung und mannigfaltige Kombination der weiter verbreiteten Haupt- und Nebensymbionten bei den zu über 92% polysymbionten Zikadenformen zu Betrachtungen über die phylogenetische Herausbildung dieser symbiontischen Konsortien sowie ihren Wert bei der Beurteilung des mutmasslichen Stammbaumes der Zikaden und ihrer systematischen Gliederung.

Х. И. Мюллер: К систематике и филогении эндосимбиозов цикад.

Краткое содержание

Выявленное обилие морфологически различных эндосимбионтных микроорганизмов (бактерий и «дрожжей») у 369 к настоящему времени гистологически исследованных видов цикад, принадлежащих к 19 семействам (всего различают 20 семейств), подвергается сравнительному пересмотру. Своеобразное распределение и многообразные комбинации широко распространённых основных и побочных симбионтов у цикад (свыше 92% полисимбионтных форм) приводит к некоторым выводам о филогенетическом развитии этих

симбионтных сообществ, их значении при составлении родословного древа и о систематическом подразделении цикад.

H. J. MÜLLER, On the systematics and phylogeny of the endosymbiosis of the cicadas.

Sumary

In about 370 species of cicadas (of 19 of the 20 families distinguished nowadays) which have hitherto been examined histologically, an abundance of morphologically distinguishable endosymbiotic mikro-organisms (bacteria and „hyphomycetes") was found; they are arranged in orders which are compared. The special distribution and manifold combination of the more frequent symbionts of the different forms of cicadas, more than 92 per cent of which are polysymbiotic, give rise to considerations on the phylogenetic development of these symbiotic alliances and on their value for judging of the presumable pedigree of the cicadas and their systematic order.

H. J. MÜLLER, De la classification et de la phylogénie de l'endosymbiose des cigales.

Résumé

Les nombreux mikroorganismes endsymbiotiques morphologiquement discernables (bactéries et cryptocoques), que l'on a trouvés chez les environ 370 espèces de cigales histologiquement examinées jusqu'ici (parmi 19 des en tout 20 familles distinguées), sont soumis à une classification comparée. La distribution particulière et la combinaison variée des symbiontes principaux et secondaires largement répandus des cigales - lesquelles sont polysymbiontes en raison de plus de 92% - y donne sujet de faire des considérations sur la formation phylogénétique de ces associations symbiotiques et leur valeur dans le jugement de l'arbre généalogique présumable des cigales et de leur classification systématique.

Schriftenverzeichnis

BEIER, M., 1928, Homoptera, Cicadina in Kückenthal-Krumbach. Handb. Zool. 4, II 2, Insecta 3.

BUCHNER, P., 1925, Studien an intrazellularen Symbionten V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4.

— 1940, Symbiose und Anpassung. Nova Acta Leopoldina. NF 8, 52.

HAUPT, H., 1929, Neueinteilung der Homoptera Cicadina nach phylogenetisch zu wertenden Merkmalen. Zool. Jb. (Syst.) 58.

KIRKALDY, G. W., 1910, Phylogeny of Homoptera. Canad. Entw. 42: 83.

MÜLLER, H. J., 1940, Die Symbiose der Fulgoroiden (Homoptera Cicadina) Zoologica 98.

— 1942, Formende Einflüsse des tierischen Wirtsorganismus auf symbiontische Bakterien. Forsch. Fortschr. 18.

RICHTER, G., 1928, Untersuchungen an Homopterensymbionten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10.

RAU, A., 1943, Symbiose und Symbiontenerwerb bei den Membraciden (Homoptera Cicadina). Ibid. 39.

SCHWARZ, W., 1924, Untersuchungen über die Pilze der Schildläuse. Biol. Zbl. 44.

STÅL, C., 1869, Neue Einteilung der Homopteren. Stett. Ent. Z. 19, Hemiptera Fabriciana.

ŠULC, K., 1924, Intrazellulare Symbiose bei Fulgoroiden. Tschechisch mit deutscher Zusammenfassung. Publ. biol. écoles hautes vétérinaires, Brno 3.