

Über die Diapause von *Stenocranus minutus* Fabr.

(Homoptera: Auchenorrhyncha)

(Zugleich 6. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden)

Von H. J. MÜLLER¹⁾

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften
(Mit 4 Textfiguren)

1. Einleitung

Über Diapause-Erscheinungen bei Homopteren lagen bisher keine experimentellen Untersuchungen vor; es sei denn, man will die Arbeiten über die Determination des Sexualzyklus bei einigen Aphiden (MARCOVITCH, SHULL, DE FLUITER, BONNEMAISON, KENTEN u. a.) hierher rechnen, weil dieser schließlich zur Ablage der zweifellos diapausierenden, befruchteten Eier führt. Das erste exakter belegte Beispiel haben jedoch erst kürzlich BONNEMAISON & MISSONNIER mit einer ausgezeichneten Studie über Induktion und Aufhebung der Imaginaldiapause von *Psylla pyri* gegeben.

Bei den Auchenorrhynchen fehlen aber gesicherte Angaben über diese Form der Entwicklungsruhe auch jetzt noch völlig. Es schien deshalb wünschenswert, die zahlreichen bionomischen Angaben z. B. über die Überwinterung der Zikaden im Hinblick auf Diapausemechanismen zu sichten und wenigstens an einem Beispiel näher zu untersuchen.

2. Die Überwinterung bei den Zikaden

Wie bei vielen anderen Insekten kann die Überdauerung ungünstiger Jahreszeiten, insbesondere die Überwinterung, auch bei den Zikaden in den verschiedensten Stadien stattfinden; im allgemeinen jedoch bei jeder Art nur in einem bestimmten Entwicklungszustand. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über unsere bisherigen Kenntnisse von der Überwinterungsform bei Zikaden, ohne allerdings Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu wollen. In erster Linie sind mitteleuropäische Formen berücksichtigt, bei denen durch Freilandbeobachtungen, insbesondere durch systematische Fänge und Zuchtexperimente, die Bionomie einigermaßen geklärt ist. Die meisten Angaben entstammen dabei eigenen Erfahrungen, ein Teil wurde mir freundlicherweise von Fräulein Dr. H. STRÜBING, Berlin, zur Verfügung gestellt (mit * bezeichnete Arten), der ich auch an dieser Stelle dafür bestens danken

¹⁾ Seinem väterlichen Freunde, Herrn OTTO MICHALK, Leipzig, zum 70. Geburtstage in Dankbarkeit gewidmet.

Tabelle 1. Übersicht über die Überwinterungsform bei Zikaden¹⁾
Überwinterung als:

Ei	Larve	Imago
<i>Tettigometridae</i>		
<i>Cixiidae</i> <i>Nisia atrovirens</i> Leth. (<i>Meenoplinae</i>)	<i>Oliarius pallens</i> Germ. <i>atkinsoni</i> Myers <i>Hyalesthes obsoletus</i> Sign. <i>Cixius nervosus</i> L. <i>pilosus</i> Oliv.	<i>Tettigometra atra</i> Hagenb. <i>obliqua</i> Panz. <i>hecaspinga</i> Kthi.
<i>Delphacidae</i> <i>Kelisia scotti</i> Scott <i>vittipennis</i> Sahlbg. <i>ribauti</i> Wagn.* <i>sabulicola</i> Wagn.* <i>Megamelus notula</i> Germ. <i>Conometus anceps</i> Germ.	<i>Nilaparvata oryzae</i> Mats. <i>Delphacinus mesomelas</i> Boh. <i>Chloriona glaucescens</i> Fieb. <i>smaragdula</i> Stål* <i>Eurysa lurida</i> Fieb.* <i>lineata</i> Perr.* <i>Criomorphus pteridis</i> Spin. <i>albomarginata</i> Curt. <i>affinis</i> Fieb. <i>moestus</i> Boh. <i>Dicranotropis hamata</i> Boh. <i>Calligypona aubei</i> Perr. <i>sordidula</i> Stål <i>exigua</i> Boh.	(<i>Kelisia scotti</i> Scott, einzelne ♀♀) <i>praecox</i> Hpt. <i>Delphacodes pilosus</i> Hpt. (<i>Megamelus notula</i> Germ., einzelne ♀♀) (<i>Nilaparvata oryzae</i> Mats.) <i>Asiraca clavicornis</i> Fabr. <i>Stenocranus major</i> Kbm. <i>minutus</i> Fabr. <i>fuscovittatus</i> Stål <i>Jassidaeus lugubris</i> Sign.

pellucida Fabr.
marginata Fabr.
lugubrina Boh.
albifrons Fieb.*
Calligypona pungens Rib.*
albostrata Fieb.*
collina Boh.*
distincta Flor.*
dubia Kbm.*
elegantula Boh.*
straminea Stål*

Issus coleoptratus Geoffr.

Tibicen septemdecim L.
haematodes Scop.
Cicadetta montana Scop.
Cicadatra ochreata Mel.
Tettigia orni L.
Cicada plebeja Scop.

Cercopis sanguinea Geoffr.
sanguinolenta Scop.

Dictyopharidae
Dictyophara europaea L.
Ommatissus binotatus Fieb.
Issidae
Ommatidiotus dissimilis Fall.
Acanaloniidae
Amphiscepa bivittata Say
Cicadidae
Tibicen davisi S. & G.
Graptopsaltria colorata Stål
Melampsaltria cruentata Fabr.

Cercopidae
Aphrophora alni Fall.
salicis De Geer
corticea Germ.
parallela Say
saratogensis Fitch
Philaenus spumarius L.
Neophilaenus lineatus L.
exclamationis Thunbg.

14*

¹⁾ Die eingeklammerten Arten überwintern normalerweise oder vorwiegend in einem anderen Stadium

niveosparsus Leth.
decimusquartus Schrk.

Dicraneura variata Hardy
Erythroneura comes Say
 maculata Gill.
 lawsoniana Bak.
 hartii Gill.
 parvula Boh.
 obliqua Say
 ziczac Walsh
 tricineta Fitch
 variabilis Beamer
dolosa Beamer & Griffith
plena Beamer
 aclys McAtee
 apicalis Nawa
 flammigera Geoffr.
 ordinaria Rib.

Empoasca fabae Harr.
 lybica De Bergevin
 filamenta Delong
 flavescens Fabr.
 deceptiens Paoli
Austroasca viridigrisea Paoli
Circulifer tenellus Bak., nur ♀♀
Nephotetix bipunctatus Fabr.
(*Euscelis plebejus* f. *incisus* ?)

tulgidus Fabr.
vitreus Fabr.
 distinguendus Kbm.
 fuehi Van Duz.
 provancheri Van Duz.
 confusus Flor

Alebra albostrigella Fall.
Dicraneura dorsalis Es.
Erythroneura coryli Toll.
 alneti Dahlg.
Typhlocyba quercus Fabr.
 tenerrima H. S.
 rosae L.
 froggatti Bak.
 pomaria McAtee

Cicadella atropunctata Goetze
Eupteroidea stellutata Burn.

Empoasca maligna Walsh
 erigeron Delong
 smaragdula Fall.
 trifasciata Gill.
 obtusata Walsh

Gyponana octolineata Say
Jassus lanio Fabr.
Fieberiella flori Stål
Euscelis ohausi Wg.

Nephotetix bipunctatus Fabr.

Euscelis plebejus f. *incisus* Fall.
 obsoletus Kb.

möchte. Außerdem wurden einschlägige Stellen der Literatur benutzt — speziell anhand der Angaben, die kürzlich bei der Bearbeitung des Zikaden-Teils in SORAUERS Handbuch der Pflanzenkrankheiten zusammengetragen wurden (H. J. MÜLLER, 1956). Dabei wurden auch außereuropäische Arten aufgenommen, deren Lebensabläufe infolge ihrer Rolle als Pflanzenschädlinge oft genauer bekannt sind als die einheimischer, phytopathologisch indifferenter Arten. Von den rund 200 aufgeführten Arten überwintert fast die Hälfte im Eistadium und nur je ein Viertel als Larve oder Imago. Etwa die gleiche Verteilung ergibt sich, wenn man nur die Gattungen berücksichtigt. Dabei sind durchgehende Bindungen größerer systematischer Einheiten (etwa der Familien) an bestimmte Überwinterungsformen selten festzustellen. Es fällt allerdings auf, daß Überwinterung im Imaginalstadium fast nur bei Gruppen vorkommt, deren Verbreitungsschwergewicht mehr oder weniger in gemäßigten Breiten liegt (Tettigometriden, Typhlocybinen, Idiocerinen, Macropsinen, Deltocephalinen). Genaue Abgrenzungen lassen sich jedoch nicht vornehmen, weil nicht nur innerhalb der Unterfamilien die Winterruhe in verschiedenen Stadien durchlaufen wird (z. B. bei den Delphacinen, Typhlocybinen, Idiocerinen, Euscelinen), sondern oft auch innerhalb verschiedener Gattungen (z. B. bei *Idiocerus*, *Empoasca*, *Euscelis*). Die einzelnen systematischen Gruppen sind also oft nicht durch einheitliches Verhalten ihrer Angehörigen bei der Überwinterung ausgezeichnet. Das wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die sich entwickelnden Arten bei ihrer Einmischung oder Isolation unter ganz verschiedene Umweltbedingungen gerieten, wobei neben geographisch-klimatischen Verschiedenheiten auch historische Momente eine wichtige Rolle gespielt haben dürften. Das zeigt sich noch jetzt bei Arten, deren Areal klimatisch unterschiedliche Gebiete umfaßt, wie z. B. bei *Stictocephala festina* Say, *Draeculacephala mollipes* Say, *Macrosteles fascifrons* Stål u. a. In den südlichen Staaten der USA verhalten sie sich mehr oder weniger wie die tropischen Dauerbrüter (z. B. *Dalbulus maidis*, *Pyrilla perpusilla* und manche *Empoasca*-Arten), bei denen in kühleren oder zu trockenen Jahreszeiten die Generationenfolge etwas verlangsamt wird, meist aber alle Stadien nebeneinander die ungünstige Periode überdauern können. Weiter im Norden dagegen pflegt nur eine ganz bestimmte Entwicklungsform zu überwintern, während die anderen zugrunde gehen. Es ist gut vorstellbar, daß bei der Aufspaltung solcher Populationen durch genetische Isolationsmechanismen irgendwelcher Art zunächst Rassen und schließlich auch Arten entstehen können, die sich hinsichtlich ihrer Ruheformen (Überwinterungsformen) völlig verschieden verhalten, obwohl sie nahe miteinander verwandt sind.

Solche Fälle stellen zugleich Beispiele der primitiven Form der Entwicklungsruhe dar, bei der das Entwicklungstempo auch unter ungünstigen Umständen direkt von den Außenfaktoren, insbesondere von Temperatur und Luftfeuchtigkeit gesteuert wird, so daß im Extremfall völliger Entwicklungsstillstand (quiescence) eintritt, wenn die Außenbedingungen ge-

wisse Schwellenwerte unterschreiten, bei der aber die Weiterentwicklung sofort wieder einsetzt, sobald die Umweltfaktoren wieder in entwicklungsphysiologisch günstigere Bereiche eintreten. Hierher gehören nicht nur die Dauerbrüter niederer Breiten, wie *Pyrilla perpusilla*, *Draeculacephala*, *Orosius argentatus*, *Cicadulina mbila*, *Idiocerus atkinsoni*, *Baldulus* sp. und viele Typhlocybinen, die alle durch nichtfixierten Reaktionstyp ausgezeichnet sind, sondern zumindest auch die mehrbrütigen Arten gemäßigter Klimate, die je nach dem Witterungsverlauf des betreffenden Jahres mehr oder weniger viele Generationen erzeugen, wie z. B. manche *Calligypona*-Arten, viele Typhlocybinen, *Tettigella viridis* usw. Zwar pflegt bei ihnen schon ein bestimmtes Entwicklungsstadium zu überwintern, aber es kommen doch häufig Ausnahmen vor, so bei *Idiocerus decimusquartus*, *Kelisia scotti*, *Megamelus notula*, die normalerweise im Eistadium den Winter überdauern, bei denen aber auch einzelne Imagines, vorwiegend Weibchen, überwintern und erst oder noch einmal im Frühjahr zur Eiablage schreiten. Bringt man solche mehr oder weniger polyvoltine Arten, z. B. *Empoasca decipiens* Paoli, im Experiment unter günstige Entwicklungsbedingungen, so produzieren sie pausenlos eine Generation nach der anderen, unabhängig vom örtlichen Kalender, ohne daß Ruhestadien auftreten.

Das ist überraschenderweise auch noch bei vielen im Freien bivoltinen Arten der Fall, bei denen man zunächst einen festgelegten Reaktionstyp anzunehmen geneigt ist. So überwintert *Euscelis plebejus* in Mittel- und Nordeuropa auf mittleren bzw. älteren Larvenstadien der ersten, d. h. nächstjährigen Imaginal- (d. h. Frühjahrs-) Generation, obwohl nach warmen Sommern und im Süden vereinzelte Imagines, besonders Männchen, schon im Herbst auftreten können, wohl aber nicht zur Fortpflanzung kommen. Dieser Ansatz einer dritten Generation zeigt schon, daß die winterliche Larvenruhe wohl nur direkt durch das Absinken der Temperatur und nicht irgendwie genetisch bedingt ist. In der Tat pflanzen sich *E. plebejus* und *E. lineolatus* im Labor bei $\sim 20^{\circ}\text{C}$ ohne Ruheperiode fort, so daß im Jahr ca. 6 Generationen aufeinander folgen. Man darf vermuten, daß die Verhältnisse bei vielen Arten ähnlich liegen, die als Larven überwintern, zumindest wenn sie mehr als eine Generation aufweisen.

Auch bei Arten mit Eiüberwinterung kann man im Labor bei sommerlichen Temperaturen in vielen Fällen eine sofortige Weiterentwicklung auslösen (so z. B. bei *Kelisia scotti*, *Conomelus anceps*, *Tettigella viridis*, *Idiocerus*-Arten, *Cicadula frontalis* und vielen anderen) und damit zeigen, daß hier direkt von der Umwelt bedingte „Ruhezustände“ vorliegen und nicht etwa Embryonal-Diapausen. Es gibt aber zweifellos auch Arten, wo echte Eidiapausen vorliegen, die durch erhöhte Temperatur gar nicht oder nur nach einer mehr oder weniger langen Anlaufzeit gebrochen werden können, so z. B. bei *Euscelis ohausi*, *Philaenus spumarius*. Doch sind hier eingehendere Untersuchungen erforderlich, weil in den meisten Fällen einem Ei nicht anzusehen ist, ob sich in seinem Inneren der Embryo — wenn auch langsam

— entwickelt oder nicht, so daß Fälle mit Diapause und anschließender rascher Embryonalentwicklung schwer von solchen mit einer langsam fortschreitenden Embryonalentwicklung zu unterscheiden sind.

Experimentell am einfachsten scheinen die Verhältnisse bei Arten zu liegen, die im Imaginalstadium überwintern, weil man das Fortschreiten der Entwicklung an den Eiablagen relativ leicht feststellen kann. Polyvoltine Arten, wie die bereits erwähnte *Empoasca decipiens*, schreiten unter günstigen Bedingungen sofort zur Brut, ruhen also nur in direkter Abhängigkeit von den Umwelteinflüssen. Eine echte imaginale Diapause zeigte sich dagegen bei der univoltinen einheimischen Delphacide *Stenocranus minutus*, die im folgenden als Grundlage für spätere eingehendere Untersuchungen geschildert werden soll, soweit die bisherigen Experimente bereits Aufschluß gegeben haben.

3. Die Apparenzen von *Stenocranus minutus* Fabr.

Stenocranus minutus Fabr. ist ein typischer Bewohner der Krautschicht lichter Laubwälder feuchter bis trockener Standorte. Er scheint dabei in erster Linie an das Vorkommen des Knaulgrases, *Dactylis glomerata*, gebunden zu sein, das vielleicht weniger als Nährpflanze denn als Substrat für die Eiablage benötigt wird. Mit dem Knaulgras geht die Art sowohl in lichte Kiefernbestände, in Obstgärten, Gebüsch und Hecken als auch in angrenzende Wiesen, Gräben und Ufervegetation, nicht aber in das Innere freier Wiesenbestände. *Stenocranus minutus* begleitet also das Knaulgras nur bei seinem Vorkommen in mehrschichtigen und mehr oder weniger gedeckten Pflanzenbeständen.

Die überwinterten Imagines verlassen ihre Überwinterungsplätze im Gnist und Fallaub zwischen den Knaulgrasbüten des Waldbodens schon in den allerersten wärmeren Vorfrühlingstagen, die Weibchen mit noch völlig unentwickelten Ovariolen, die Männchen dagegen schon mit reifen Spermien. 12 Tage nach Einsetzen der ersten warmen Vorfrühlingsperiode in der zweiten Märzhälfte 1946 fanden sich in den Ovarien 12 aufpräparierter Weibchen noch keine ablagereifen Eier, obwohl die ersten Tiere bereits am zweiten Tage nach dem Beginn der Wärmeperiode außerhalb ihrer Verstecke angetroffen wurden und die Männchen zu gleicher Zeit schon bewegliche Spermien aufwiesen. Die ersten, noch kleinen Gelege und kopulierende Paare wurden erst vier Wochen nach dem Verlassen der Winterquartiere beobachtet. Ähnliche Feststellungen in anderen Jahren bestätigten, daß zumindest die Weibchen mit noch unentwickelten Gonaden überwintern und unter Freilandbedingungen wenigstens 3—4 Wochen zur Reife ihrer Geschlechtsprodukte benötigen.

Die ersten Eiablagen werden infolgedessen unter mitteldeutschen Verhältnissen im allgemeinen nicht vor Anfang bis Mitte April beobachtet. Die Eier werden — wie bereits früher ausführlich beschrieben (H. J. MÜL-

LER, 1942) — gelegeweise in die Blattscheiden des Knaulgrases (vorwiegend auf den nach außen gewandten Seiten der Bülte) versenkt. Ein dicker weißer Wachspuderbelag macht die Gelege von außen leicht kenntlich. Die Mehrzahl der Gelege ist im Mai zu finden. Schon Ende Mai werden die Imagines seltener und in der ersten Junihälfte sind meist nur noch vereinzelter Weibchen und entsprechend nur wenige frische Gelege zu finden. Im Juli und Anfang August fehlen erwachsene Tiere völlig.

Stattdessen entwickeln sich ab Ende Mai/Anfang Juni die jungen, den Gelegen entschlüpften weißlich-grauen Larven. Im Juli wimmelt es dann an den Brutplätzen von den elfenbeinfarbenen mittleren und älteren Larven, doch erscheinen die jungen Imagines frühestens in den letzten August-Tagen. Im September überwiegen sie dann bald und bis zum Einsetzen der ersten Fröste und selbst an milden Frühwintertagen werden dann nur noch Imagines angetroffen. Kopulationen oder Eiablagen wurden aber im Herbst noch nie beobachtet. Zwölf am 13. 12. 56 dem Winterlager (im Steinholz bei Quedlinburg) entnommene Weibchen wiesen noch völlig unentwickelte Ovarien (Germanien 2- bis 3mal größer als die älteste Oocyte), zwölf Männchen dagegen reife bewegliche Spermien auf.

Stenocranus minutus ist demnach im Freien eine univoltine Art, deren Larvenentwicklung in die Hochsommermonate fällt, während die Imagines im Herbst und nach der Überwinterung (die ♀♀ in unreifem Zustand) wieder im Frühjahr auftreten und erst dann zur Fortpflanzung schreiten. Ob diese imaginale Entwicklungsruhe auf einer direkten Hemmung etwa durch niedere Temperaturen beruht oder eine Praeovipositionsdiapause darstellt (— wie sie bei *Psylla pyri* auftritt —) konnte nur durch entsprechende Experimente entschieden werden.

4. Diapause-Experimente

Wenn die Winterruhe der jungen *Stenocranus*-Imagines unmittelbar von Umweltfaktoren gesteuert würde, müßte die Reifung der Gonaden und damit die Eiablage im Experiment spätestens 3—4 Wochen nach dem Zeitpunkt einsetzen, an dem diese auf eine für die Entwicklung ausreichende Höhe gebracht worden sind. Da als einer der wirksamsten Faktoren für die Entwicklung die Temperatur angesehen werden muß, wurden 1952 Herbstwildfänge vom Steinholz bei Quedlinburg den Winter über bei Zimmertemperatur von ungefähr 18—20° C an einer wüchsigen *Dactylis glomerata*-Bülte in einer nach Süden gelegenen Veranda gehalten, die nur das natürliche Tageslicht der Jahreszeit erhielt. Die ersten Eigelege wurden trotz der günstigen Temperatur erst Anfang März (3. III. 53) beobachtet. Die Verfrühung um ca. 4 Wochen ist dabei zweifellos ein Effekt der Temperatur, die mit (Tag und Nacht) konstant ~ 20° C viel höher lag als die normalen mittleren Frühjahrstemperaturen des Freilandes. Daß unter diesen Umständen die Eiablagen aber nicht wenigstens schon vor der Jahreswende

einsetzten, muß als Beweis für das Vorliegen einer Praeovipositionsdiapause angesehen werden. Man könnte dagegen höchstens einwenden, daß vorher die Tageslänge nicht ausgereicht hätte, die vielleicht zur Eiablage eine bestimmte Dauer nicht unterschreiten darf. Doch zeigen weiter unten zu schildernde Versuche, daß dauernd bei Langtag (18/6) und Wärme ($\sim 20^{\circ}\text{C}$) aufgezogene und gehaltene junge Imagines keine Eier abzulegen vermögen.

Damit schien die Frage nach der Ursache der winterlichen Entwicklungsruhe bei *Stenocranus* mit dem Nachweis eines Diapausephänomens beantwortet zu sein. Überraschenderweise ergab die Wiederholung der Versuche mit zwei am 10. Oktober 1955 bei Dorndorf an der Unstrut gefangenen Pärchen ein völlig anderes Bild. Bei $\sim 20^{\circ}$ und Langtag (20/4) an *Dactylis*-Bülten unter Glaszylindern gehalten, lieferten die beiden Weibchen bereits Ende November, d. h. also nach ca. 6—7 Wochen, zahlreiche Gelege. Eine Erklärung dieser unterschiedlichen Ergebnisse konnte nur darin gesucht werden, daß die Praeovipositionsdiapause bei den Dorndorfer Tieren bereits gebrochen war, als sie in die Wärme gebracht wurden, bei den Quedlinburgern aber nicht. — Bei der weiteren Analyse dieser Frage galt es deshalb scharf zu unterscheiden zwischen den Faktoren, welche den Entwicklungsstillstand, die Diapause, induzieren, und solchen, welche diese Entwicklungshemmung wieder auflösen oder abkürzen.

a) Die Induktion der Diapause

Aus Untersuchungen an Schmetterlingsdiapausen ist bekannt, daß bei ihrer Induktion das endokrine System der Wachstums-, Häutungs- und Metamorphosehormone eine entscheidende Rolle spielt (s. WILLIAMS, LEES usw.). Im Zusammenspiel dieser Aktivatoren treten besonders beim Übergang von der larvalen Wachstumsphase zur imaginalen Phase der Fortpflanzung insofern entscheidende Wandlungen ein, als das Juvenilhormon der Corpora allata gegenüber dem Metamorphosehormon der Prothoraxdrüse zurücktritt. Erst später greift es meist bei der Eibildung wieder stärker in den Baustoffwechsel ein. Es liegt nahe anzunehmen, daß Diapausen, die zu Beginn der Imaginalphase eintreten, in der vorausgehenden Larvalzeit induziert werden. Es ist ferner bekannt, daß Diapausen bei vielen Insekten durch verschiedene Tageslängen induziert werden (s. DANILEVSKIJ, WILLIAMS, WAY & HOPKINS, ANDREWARTHA, LEES, H. J. MÜLLER u. a.).

Eine Larvenpopulation, die im Mai 1956 aus Laborgelegen von Wildfängen (aus Balgstädt bei Freyburg/Unstrut) schlüpfte, wurde deshalb während ihrer gesamten Larvalentwicklung zur Hälfte bei Langtag (18/6) und zur Hälfte bei Kurztag (8/16), im übrigen aber unter identischen Bedingungen, vor allem gleicher Temperatur von ca. 20°C , aufgezogen. In beiden Gruppen erschienen die ersten Imagines in der zweiten Juli-Dekade (— infolge der auch nachts hohen Temperatur von konstant 20°C also stark verfrüht —). Sie wurden in beiden Zuchten ab 6. August bei Langtag

(18/6) weitergehalten. In der Population, die auch — wie es im Freien normalerweise der Fall ist — während der Larvalentwicklung Langtag erhalten hatte, sind bisher (18. XII. 1956) noch keine Eiablagen erschienen, obwohl die Tiere monatelang einen völlig normalen und gesunden Eindruck machten. Erst in den letzten Wochen begann eine unter diesen Umständen offensichtlich natürliche Alterssterblichkeit. In einem früher angesetzten Parallelversuch starben die als Larven bei Langtag aufgezogenen und weiter im Langtag gehaltenen Imagines ebenfalls nach einer Lebensdauer von sechs Monaten ohne Eiablagen ab, die Weibchen mit unentwickelten Gonaden. Dagegen wurden in der Population, die während der Larvalzeit Kurztag erhalten hatte, bereits Anfang September (5. IX.), also 7 Wochen nach der Häutung zur Imago, die ersten Gelege festgestellt. Diese sind inzwischen geschlüpft und haben Mitte November (8. XI.) eine neue Imaginalpopulation geliefert. Das gleiche Ergebnis hatten zwei parallele Aufzuchten unter den gleichen Bedingungen.

Die Praeovipositionsdiapause von *Stenocranus minutus* wird diesen Befunden zufolge während der Larvalentwicklung durch tägliche Photoperioden von 18 Stunden Licht und 6 Stunden Dunkelheit induziert. Da im Freien die Larvalentwicklung — wie oben erläutert wurde — von Ende Mai bis Ende August, also in der Zeit der längsten Tage, abläuft, sind notwendigerweise stets alle jungen Weibchen zur Diapause determiniert, d. h. die Reifung ihrer Geschlechtsprodukte wird weitgehend unabhängig vom Witterungsverlauf für Monate hinausgeschoben bzw. mehr oder minder gehemmt. Werden die Larven aber künstlich bei kurzen Tageslängen gehalten, so reifen die Imagines sofort, d. h. ohne eine Diapause, heran und beginnen nach 6—8 Wochen mit der Eiablage. Weitere Untersuchungen müßten klären, ob die sensible Phase der Diapause-Induktion sich über die gesamte Larvalentwicklung erstreckt oder auf bestimmte Phasen, etwa bestimmte Larvenstadien, beschränkt ist¹⁾; und ferner, welche Photoperioden optimal für die Auslösung und welche optimal für die Unterdrückung der Diapause sind. Auch die Rolle der Temperatur und anderer Umweltfaktoren sowie der Einfluß der voraufgehenden Generationen wäre zu prüfen.

b) Die Aufhebung der Diapause

Aus Untersuchungen an anderen Insekten ist bekannt (Zusammenstellung bei LEES), daß die Entwicklungshemmung, welche durch die Diapause bedingt wird, durch den Einfluß bestimmter Umweltfaktoren entweder völlig aufgehoben oder doch mehr oder weniger weitgehend abgekürzt werden kann, z. B. durch vorübergehenden Aufenthalt unter bestimmten (meist

¹⁾ Anm. bei der Korrektur (20. 6. 57): Entsprechende Versuche haben inzwischen gezeigt, daß eine Kurztag(8/16)-Behandlung schon während des L_5 oder bereits im $L_1 + L_2$ -Stadium genügt, um die Diapause zu unterdrücken!

niederen) Temperaturen, Kälteschocks, seltener durch bestimmte Photoperioden usw. Um dies bei *Stenocranus* zu prüfen, wurden junge Imagines, die als Larven bei Langtag (20/4) und $\sim 20^{\circ}\text{C}$ aufgezogen und also zur Praeovipositionsdiapause determiniert worden waren, unter verschiedene Bedingungen (I, II, III) gebracht.

- I. Ein Teil blieb weiterhin bei 20°C unter Langtag von 20/4 bzw. 18/6. Keines der insgesamt 11 Weibchen schritt zur Eiablage und die Population starb nach einer Imaginallebensdauer von ca. einem halben Jahr ohne Nachkommen aus. Dasselbe ergaben Aufzuchten bei 10°C und Langtag (18/6).
- II. Ein anderer Teil der Imagines wurde für 8 Wochen bei $+10^{\circ}\text{C}$ und Kurztag (8/16) gehalten. In dieser Zeit erfolgten keine Eiablagen. Anschließend erhielt diese Zucht bei einer Temperatur von $\sim 20^{\circ}\text{C}$ wieder Langtag (18/6). Auf eine künstliche Winterperiode folgte also nun eine künstliche Sommerperiode. In dieser setzten nach ca. 7 Wochen Eiablagen ein, die dann bis zum natürlichen Tode der Population anhielten. — Nach diesem Ergebnis mußte offenbleiben, ob die niedere Temperatur oder die kurze Tageslänge während der „Winterperiode“ die Diapausehemmung überwunden hatten.
- III. Ein dritter Teil der Imagines wurde deshalb zwar weiterhin (d. h. also dauernd) bei $\sim 20^{\circ}\text{C}$, jedoch für 4 Wochen bei Kurztag (8/16) gehalten und erst dann wieder der Langtagwirkung (18/6) ausgesetzt. Auch die Weibchen dieser Zucht begannen etwa 7 Wochen nach der Beendigung der Kurztagperiode mit Eiablagen, die sie dann normal bis zum natürlichen Absterben fortsetzten.

Die während der Larvalentwicklung induzierte Praeovipositionsdiapause von *Stenocranus minutus* kann also allein durch einen einmonatigen Aufenthalt unter Kurztagbedingungen (von 8/16) zu Beginn der Imaginalzeit gebrochen bzw. beendet werden. Niedere Temperatur ist dabei nicht erforderlich und vermag allein die Diapause auch nicht zu brechen. Es bleibt allerdings zu prüfen, ob die Temperatur den Kurztageinfluß zu fördern oder zu hemmen vermag. Wie überhaupt diese ersten Untersuchungen durch Versuchsserien mit gestaffelten Temperatur- und Photoperiode-Intervallen ausgebaut werden müssen. — Nach den Ergebnissen von BONNEMAISON & MISSONNIER an *Psylla pyri* z. B. könnte vermutet werden, daß die zur Auflösung der Praeovipositionsdiapause notwendige Kurztagperiode statt zu Beginn der Imaginalzeit auch schon am Ende der Larvalentwicklung, etwa während des fünften Larvenstadiums, gegeben werden könnte; zumal wenn etwa wie dort die Sensibilitätsphase der Diapause-Induktion das L_5 nicht mehr einschließt. Dafür spricht u. a. der Befund eines quasi „reziproken“ Versuchs, in dem die Tiere bereits 14 Tage nach der Imaginalhäutung mit

Eiablagen begannen, nachdem sie während der ersten vier (L_1 bis L_4) Stadien Kurztag (8/16), im L_5 aber schon Langtag (18/6) erhalten hatten.¹⁾

Unsere ersten Befunde vermögen nun schon weitgehend die oben (S. 212) aufgeführten Unterschiede in der Eiablage-Bereitschaft von Herbstwildfängen zu erklären. Wie erwähnt müssen im Freien alle *Stenocranus minutus*-Weibchen notwendigerweise zur Praeovipositionsdiapause determiniert sein, da die Larven unter den mitteleuropäischen Klimaverhältnissen ausschließlich bei Langtag aufwachsen. Es ist aber sehr gut vorstellbar, daß bei langanhaltender milder Herbstwitterung die dann herrschenden Kurztagbedingungen (21. September: 12/12) ausreichen, um die Entwicklungshemmung der Praeovipositionsdiapause zu beseitigen, die Ovarien reifen und die Weibchen legereif werden zu lassen, besonders bei dem zuerst geschlüpften Teil der Populationen. Wenn normalerweise im Freien trotzdem keine Eiablagen erfolgen, so kann das auf zwei Ursachen beruhen. Einmal dürften vielfach die Temperaturen im Spätherbst nach der Beendigung der Diapause dann doch nicht mehr die zur Copula und Eiablage notwendige Höhe erreichen, so daß sie nur bei künstlich erhöhter Temperatur im Labor eintreten. Andererseits kann es aber auch sein, daß zwar die Ei-Reifung nur bei oder nach Kurztageinwirkung, die Ei-Ablage jedoch nur im Langtag, d. h. wenigstens bei Tageslängen von mehr als 12/12 erfolgen kann, wie sie im Frühjahr während der natürlichen Legeperiode im April und Mai herrschen. Entsprechende Versuche zeigen, daß die zweite Annahme offenbar zutrifft. Durch Langtag während ihrer Larvalentwicklung zur Praeovipositionsdiapause determinierte Weibchen vermögen keine Eier abzulegen, wenn sie dauernd bei Kurztag (8/16) gehalten werden. Entsprechend muß unsere diapausefreie Kurztagstammzucht, die die Larvalentwicklung stets bei Kurztag (8/16) durchläuft, nach Eintritt der Imaginalphase zur Eiablage Langtag erhalten. (Während der diapausierende Langtagstamm quasi umgekehrt zu Beginn der Imaginalzeit vorübergehend Kurztag erhalten muß, um ablegen zu können.) Die voneinander abweichenden Ergebnisse bei den oben (S. 212) beschriebenen ersten Zuchten von Herbstwildfängen lassen sich dann leicht daraus erklären, daß die Quedlinburger Tiere deshalb erst im Frühjahr zur Eiablage kommen konnten, weil sie in der erwähnten Veranda zwar Wärme, aber nur natürliches Licht erhielten, das erst im Frühjahr (Ende Februar/Anfang März) täglich wieder in ausreichender Dauer zur Verfügung stand. Die Dorndorfer Tiere erhielten dagegen im Labor außer Wärme ($19,5 \pm 1,5^\circ \text{C}$) sofort künstlichen Langtag und vermochten deshalb schon nach 7 Wochen mit der Eiablage zu beginnen, nachdem ihre Diapause durch den schon im Freien genossenen Kurztag (bis 10. X.) aufgelöst war, ähnlich den in b/III geschilderten Versuchstieren.

Zur Entwicklung der Ovarialeier von *Stenocranus minutus* ist also zunächst eine Kurztagphase notwendig, zu ihrer vollen Ablagereife jedoch

¹⁾ Anm. bei der Korrektur (20. 6. 57): Inzwischen hat sich gezeigt, daß Kurztag (8/16) im L_5 zu Weibchen führt, die keine Ovarialdiapause aufweisen!

anschließend wieder Langtag. Es ist dabei gleichgültig, wann die Kurztagphase im Verlauf der Postembryogenese einwirkt, in frühen Larval- oder sehr späten Imaginalstadien.

5. Durch künstliche Inversion der Photoperiode bedingte Änderung der Körpergröße

Viele bi- und polyvoltine Insekten weisen infolge der unterschiedlichen Umweltbedingungen, unter denen sich ihre einzelnen Generationen im Laufe des Jahres entwickeln, Unterschiede auf, die in mehr oder minder starkem Maße physiologisch, im Verhalten oder auch morphologisch zum Ausdruck kommen. Solche im Rahmen der gesamten Reaktionsnorm zyklisch ablaufende Ökomorphosen werden gewöhnlich als Saisondimorphismen bezeichnet und — wie wir zeigen konnten (H. J. MÜLLER, 1957, im Druck) — in den weitaus meisten Fällen von der Tageslänge als dem einzigen in konstantem Rhythmus oszillierenden Umweltfaktor ausgelöst. Sie können bei univoltinen Arten naturgemäß nicht auftreten. Um so überraschender ist es, daß der gleiche Faktor bei entsprechender künstlicher Änderung auch bei einer univoltinen Art wie *Stenocranus minutus* eine — wenn auch einfache — morphologische Wandlung erzeugt.

Die künstlich diapausefreien Individuen weisen alle eine signifikant geringere Größe auf als die normalen, diapausierenden Kontrolltiere. Wie aus der Tabelle 2 und der Figur 1 ersichtlich, ist die Körperlänge in den diapausefreien Populationen bei den Männchen im Mittel um 13,5, bei den Weibchen um 18,2% geringer als bei den normalen Tieren, ein Unterschied, der trotz der geringen absoluten Größe (4—5 mm) dieser Delphacide schon mit bloßem Auge auffällt (Fig. 2). Er war bereits Fr. Dr. STRÜBING bei einer im Winter 1955/56 zu anderen Zwecken unter natürlicher Tageslänge aufgezogenen Population aufgefallen (briefliche Mitteilung). Die Größenabnahme steht dabei in enger positiver Korrelation zur Dauer der Kurztaghaltung während der Larvalentwicklung, wie noch nicht abgeschlossene Versuchsserien erkennen lassen.

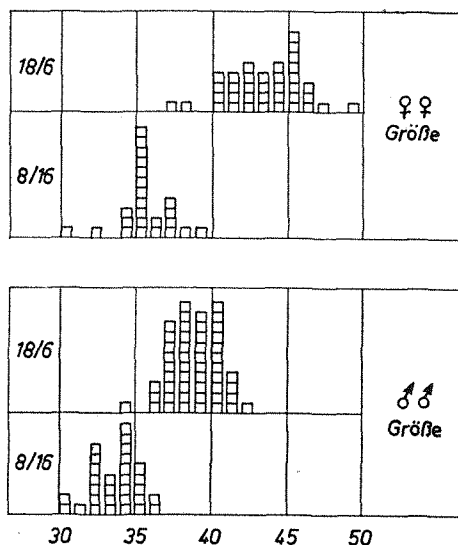


Fig. 1. *Stenocranus minutus* Fabr. Häufigkeitsverteilung der Gesamtgröße der Imagines nach Aufzucht bei Kurztag (8/16) und bei Langtag (18/6), oben Weibchen, unten Männchen (1 = 0,1053 mm)

Die Werte wurden an den abgestorbenen, trockenen Tieren in Okular-Mikrometer-Einheiten unter einem LEITZ-Binokular (Ok 12,5, Obj 1 = lineare Vergrößerung 12,5fach) gemessen. (Eine Maßeinheit ist mit 0,1053 mm demnach etwas mehr als $\frac{1}{10}$ mm.) Dabei machen diese kleinen, im folgenden als *minutior*-Formen bezeichneten Varianten einen völlig

Tabelle 2. Körpermaße (1 = 0,1053 mm) von *Stenocranus minutus*-Populationen, die während ihrer Larvalentwicklung Langtag (oben) bzw. Kurztag (unten) erhielten. Alle Differenzen sind statistisch signifikant ($p\% < 0,10$)

Photo- periode \ Länge	Männchen		Weibchen	
	Gesamt-	Flügel-	Gesamt-	Flügel-
18/6	38,5 ± 1,6 n = 50	30,2 ± 1,5 n = 51	42,9 ± 2,5 n = 37	34,3 ± 2,4 n = 36
8/16	33,3 ± 1,6 n = 30	25,7 ± 1,6 n = 33	35,1 ± 1,8 n = 24	27,5 ± 1,6 n = 27
prozentuale Verkleinerung bei 8/16	13,5	14,9	18,2	19,8

gesunden Eindruck und weisen bisher (über 3 Generationen hinweg) normale Vitalität und Fruchtbarkeit auf. Die Verkleinerung scheint alle Proportionen annähernd gleichmäßig zu betreffen. Allerdings ist bei genauerem

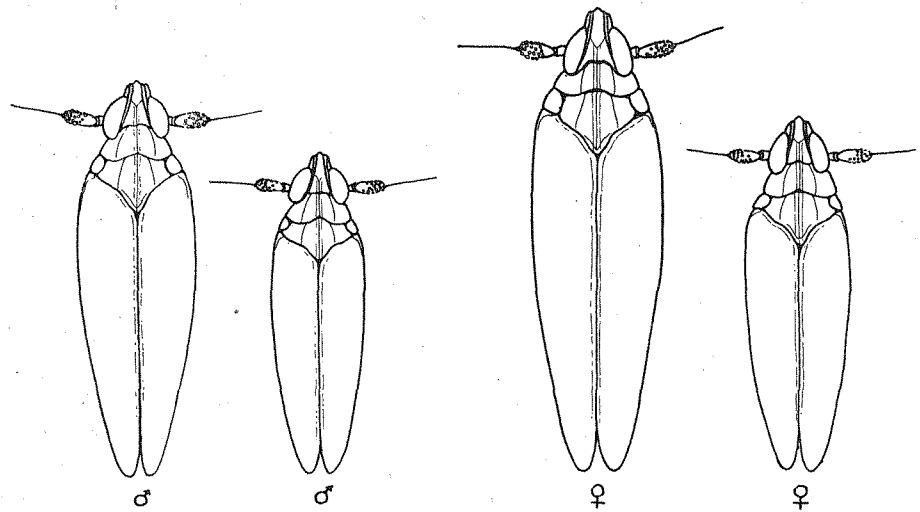


Fig. 2. *Stenocranus minutus* Fabr. Vergleich beider Geschlechter der diapausierenden Normalform (jeweils links) mit denen der diapausefreien *minutior*-Form (jeweils rechts) (Umrißskizzen nach narkotisierten Tieren)

Zusehen (Tab. 2) zu erkennen, daß die Flügellänge mit fast 15 (Männchen) bzw. fast 20% (Weibchen) stärker reduziert ist als die Gesamtlänge, in der freilich die Flügellänge mit enthalten ist, da sie als Entfernung Scheitel-Flügel Spitze gemessen wurde (Fig. 3). Auffällige Gestaltveränderungen ließen sich an dem bisher vorliegenden Material aber nicht feststellen; auch nicht im Bau des männlichen Genitalapparates, der sich ja bei der Jassiden-Gattung *Euscelis* (*E. plebejus* Fall. und *E. lineolatus* Brullé) in morphologischer Beziehung als so außerordentlich sensibel für photoperiodische Einflüsse erwiesen hat (H. J. MÜLLER, 1954, 1955). Dagegen bewirkt Kurztag während der Larvalentwicklung in beiden Fällen, bei *Stenocranus* wie auch bei *Euscelis* (s. H. J. MÜLLER, 1954), eine allgemeine Verkleinerung der Körpermaße, die auch die Ausmaße der Genitalstrukturen betrifft (Fig. 4). Bei *Euscelis* hat das infolge allometrischen Wachstums der Penisspitze gewissermaßen erst sekundär und zusätzlich zu Formveränderungen derselben geführt.

6. Diskussion

Die bisherigen Befunde an *Stenocranus* beweisen genau genommen nur eine Diapause im weiblichen Geschlecht. Die Tatsache, daß Männchen, die eben aus dem (natürlichen) Winterlager

kommen, bereits reife Spermien aufweisen, läßt fragen, ob bei ihnen eine ähnliche Hemmung der Gonadenreifung wie bei den Weibchen überhaupt nicht besteht, oder ob sie nur leichter bzw. schneller überwunden wird, etwa schon im Winterlager; da Mitte Dezember (1956) dem Winterlager entnommene Männchen schon reife bewegliche Spermien besitzen. Eingehendere anatomische Untersuchungen über den Reifezustand der Gonaden an der Normalform sowie an *minutior*-Tieren müssen das systematisch prüfen. Unter Umständen vermag schon das Resultat von Paarungen normaler, bei Langtag aufgezogener Männchen mit Postdiapause-Weibchen bzw. mit Weibchen der *minutior*-Form die Frage weitgehend zu lösen,

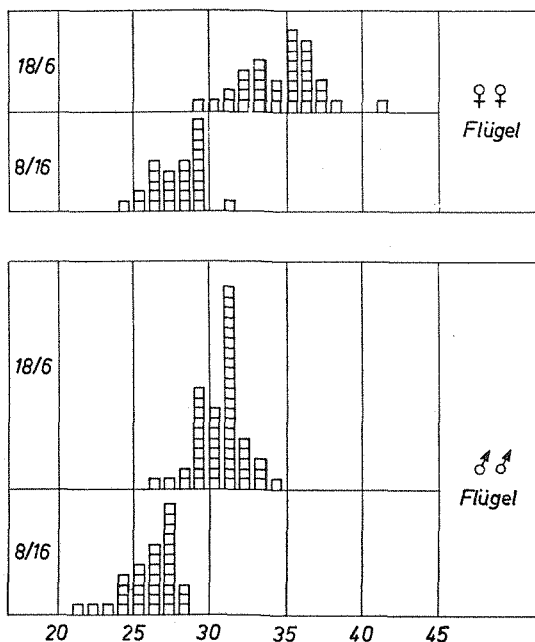


Fig. 3. *Stenocranus minutus* Fabr. Häufigkeitsverteilung der Vorderflügellängen nach Aufzucht bei Kurztag (8/16) und bei Langtag (18/6), sonst wie Fig. 1

vorausgesetzt, daß die *Stenocranus*-Weibchen nicht auch ohne Begattung zur Eiablage befähigt sind.

Im allgemeinen werden die photoperiodisch induzierten Diapause-Mechanismen durch Kurztag-Perioden ausgelöst, d. h. durch Tageslängen, die mehr oder weniger kürzer als Mittsommertage sind. Man hat das damit

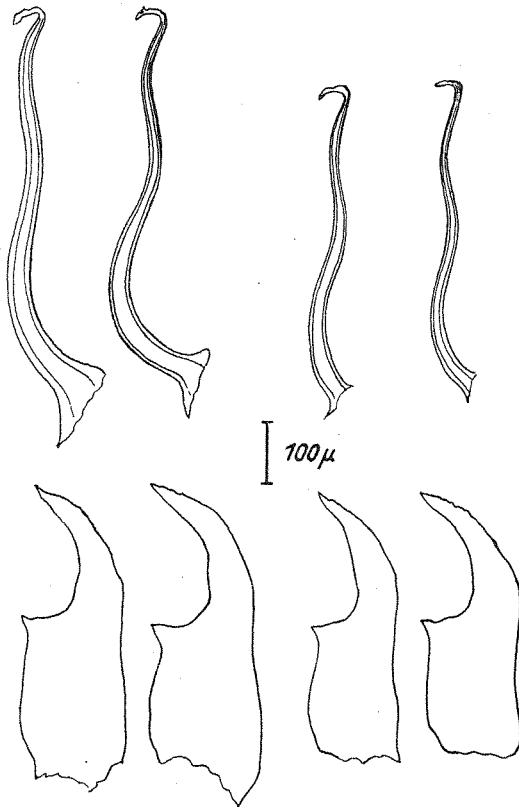


Fig. 4. *Stenocranus minutus* Fabr. Umrisse des Penis und des rechten Griffels von je zwei bei Langtag (18/6, links) bzw. bei Kurztag (8/16, rechts) aufgezogenen Männchen

erklärt, daß die unter ein gewisses Maß absinkende Tageslänge als allein zuverlässiger, weil rechtzeitig eintretender Signalfaktor für die sich verschlechternden Lebens- und Entwicklungsbedingungen benutzt wird. Die einzige sicher belegte Ausnahme stellt bisher der Seidenspinner dar, dessen Eier diapausieren, wenn die

Embryonalentwicklung der Mutter unter Langtag abläuft. Man hat das wohl richtig mit dem großen zeitlichen Abstand zwischen Induktion und Manifestation der Diapause erklärt. Bei *Stenocranus minutus*, der nun einen weiteren Fall von Diapause-Induktion durch Langtag darstellt, versagt diese Interpretation. Vielmehrschint hier die Ovarialdiapause der Weibchen bereits von den Langtagperioden selbst determiniert zu werden, quasi noch weiter vorausschauend, weil die nachfolgende Verschlechterung der Entwicklungsbedingungen ja unausweichlich folgt.

In den weitaus meisten Fällen wird die Aufhebung oder Verkürzung der Entwicklungshemmung durch bestimmte, meist niedere Temperaturen oder andere Faktoren (Luftfeuchtigkeit, Nahrung) bewirkt, sehr selten wieder durch bestimmte Licht-Dunkel-Relationen (z. B. bei *Dendrolimus pini*, *Euproctis chrysorrhoea*). Neben *Psylla pyri* dürfte nun auch *Stenocranus* zu diesen relativ seltenen Fällen zu rechnen sein, wo die Tageslänge nicht nur die Diapause hervorruft, sondern auch bei ihrer Auflösung eine ausschlaggebende Rolle spielt, oder wo — anders ausgedrückt — einmal während des Postembryonallebens eine Kurztagperiode herrschen muß, wenn der

gesamte Generationszyklus normal ablaufen soll. Für normalerweise einbrütige Arten sind die Verhältnisse jedoch bisher kaum untersucht.

Die Verhinderung der Diapause-Induktion wie die rasche Ausschaltung einer bereits induzierten Diapause haben einen erheblichen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Generationenfolge. Im Rahmen der Reaktionsnorm einer Art ist die Dauer eines Generationszyklus bei den meisten Insekten in erster Linie von der Temperatur abhängig. Sie läßt sich innerhalb der förderlichen Temperaturgrenzen durch erhöhte Temperatur mehr oder weniger stark verkürzen, insbesondere wenn die Art zum nichtfixierten Reaktionstyp gehört (homodyname Arten). Für Zikaden hat sich das besonders eindrucksvoll bei *Euscelis plebejus* zeigen lassen, der im Freien zwei, höchstens drei, im Labor bei konstant 20° C sechs Generationen im Jahr produziert (H. J. MÜLLER, 1954, 1955). Bei heterodynamen Arten ist einer solchen Beschleunigung durch Temperaturerhöhung meist dadurch eine Grenze gesetzt, daß sich die Diapause weder durch erhöhte Temperatur verhindern noch ausschalten läßt. Auch die einjährige Dauer der normalen, also diapausierenden *Stenocranus minutus*-Generation läßt sich durch Temperatursteigerung allein nicht verkürzen, weil die Diapause stets erst durch die Kurztagperioden des folgenden Winters aufgehoben werden kann. Selbst wenn also Ei- und Larvalentwicklung durch erhöhte Temperatur beschleunigt würden, könnten auch sehr verfrüht, z. B. schon im Juni auftretende Imagines doch erst nach einer Kurztagperiode im Herbst Eier ablegen, doch würde dazu dann die zur Ablage selbst erforderliche Tageslänge von mehr als 12—14 Stunden (siehe S. 216) fehlen. Auf diese Weise wird der Entwicklungsrhythmus einer potentiell homodynamen Art durch die allein photoperiodisch induzierte wie auflösbare Diapause mit dem Jahresrhythmus synchronisiert und damit zur Einbrütigkeit gezwungen, auch dann, wenn ein klimatisch günstiges Jahr mehrere Bruten gestatten würde.

Erst wenn künstlich durch geeignete Photoperioden (hier Kurztag) die Diapause primär unterdrückt oder sekundär aufgehoben wird, läßt sich die Generationsfolge einer heterodynamen Art wirksam beschleunigen. Verhinderung der Praeovipositionsdiapause durch Kurztag während der Larvalentwicklung verkürzt so die Gesamtgenerationsdauer von *Stenocranus minutus* bei 20° C von einem Jahr auf ca. drei Monate, so daß im Jahr 3 bis 4 Generationen ablaufen können. Wird die bereits induzierte Praeovipositionsdiapause durch eine nachfolgende Kurztagperiode zu Beginn der Imaginalentwicklung aufgehoben, so ist die Verkürzung geringer, d. h. eine Generation beansprucht dann ca. 5—6 Monate.

Ob bei anderen Zikaden ähnliche Diapausen vorkommen, muß angesichts der selbst bei nahe verwandten Formen (s. Tabelle 1) auftretenden Verschiedenheit der Überwinterungsform offengelassen werden. Zwar dürften auch bei *Stenocranus major*, der im Frühjahr an *Phalaris arundinacea* brütet, und bei *St. fuscovittatus*, dessen Eiablage und Aufzucht im Frühsommer an *Carex* sp. gelang, die Imagines überwintern und Ovarialdiapausen vor-

liegen. Aber schon bei dem atlantischen *St. longipennis* Curt. ist das zweifelhaft, nachdem WAGNER (in litt. 3. IV. 49) im Herbst (bei Hamburg) trüchtige Weibchen gefunden hat.

Das überraschendste Ergebnis bei der ersten Entdeckung und Analyse eines Diapausemechanismus bei Zikaden ist zweifellos der Befund, daß der dabei an sich nicht ungewöhnliche Faktor Tageslänge nicht nur über Eintritt oder Nichteintritt der Diapause sowie offensichtlich auch allein über ihre Aufhebung entscheidet, sondern auch einen morphologischen Effekt hat. Zwar wurden solche periodisch bedingten Ökomorphosen bei bi- und polyvoltinen Insekten vielfach nachgewiesen (z. B. bei *Araschnia*, *Psylla*, *Euscelis* u. a., Zusammenstellung bei H. J. MÜLLER, 1957 im Druck), nicht aber bei normalerweise univoltinen Formen. Mit *Euscelis* und *Stenocranus* bieten die Zikaden damit zwei extreme Fälle ökologisch gesteuerter Variabilität. Im Gegensatz zu den meisten und wohl ursprünglichen Fällen, wo Diapause-Erscheinungen und Saisondimorphismus gekoppelt auftreten, stellt *Euscelis* einen Fall von Saisondimorphismus ohne Diapause dar. Man könnte annehmen, daß hier die Entwicklungspause sekundär fortgefallen ist. In *Stenocranus minutus* Fabr. hätte man dagegen eine Art vermuten müssen, die als einbrütige Art zwar eine obligatorische Diapause aufweisen, jedoch keineswegs einer leichten Formveränderung zugänglich sein würde. Sie zeigt aber unter veränderten photoperiodischen Bedingungen die Fähigkeit zur diapausefreien Entwicklung unter gleichzeitig veränderter Gestalt, d. h. verminderter Größe. Wie schon von anderer Seite vermutet wurde (s. LEES, 1954), sind Fälle sogenannter obligatorischer Diapausen nur Grenzfälle, bei denen unter den normalen Umständen in jedem Falle Diapause eintritt, in extremen dagegen zumindest einzelne Subitanentwicklungen vorkommen. *Stenocranus minutus* bietet ein weiteres Beispiel für eine solche scheinbar obligatorische Diapause bei univoltinen Zyklen. Durch Umkehrung der diurnalen Licht-Dunkel-Relation während der Larvalentwicklung kann eine diapausefreie, zugleich kleinere Modifikation erzeugt werden.

In welcher Weise die veränderte Tageslänge sowohl auf die Verhinderung der Diapause wie auf die Verminderung der Körpergröße wirkt, ist noch völlig problematisch. Wie bei *Euscelis*, *Araschnia*, *Psylla* und anderen Fällen wird die Geschwindigkeit der Entwicklung durch die Photoperiode nicht merklich beeinflusst, wohl aber die Zuwachsrates. Auch die *Stenocranus*-Larven wachsen bei Kurztag (8/16) in der gleichen Zeit zur Imago heran wie bei Langtag (18/6), bleiben aber im ganzen um etwa 14 (Männchen) bzw. 18% (Weibchen) kleiner. Sie sind andererseits nach Erreichen des Imaginalstadiums binnen kurzer Zeit zur Produktion reifer Eier befähigt, obwohl sie körperlich kleiner sind als die bei Langtag aufgewachsenen Tiere, die ihrerseits während der Diapause erst eine mehrwöchige Kurztagphase durchlaufen müssen, bevor ihre Geschlechtsprodukte heranreifen können. Es hat den Anschein, als bewirke die Hemmung der Wachstumsintensität durch die kürzeren Lichtperioden zugleich eine entscheidende Verminderung jener

Prinzipien, die im Normalfall die Gonadenreifung blockieren. Die gleichen Stoffwechselprozesse, die bei Langtag zu einem stärkeren Größenwachstum führen, häufen darüber hinaus offensichtlich überschüssiges Material an, das während der Diapause nur durch Kurztag abgebaut oder umgewandelt werden kann. Wahrscheinlich werden im Langtag die vegetativen, im Kurztag die generativen Wachstumsprozesse begünstigt, vielleicht gesteuert von den Wachstums- und Häutungshormonen.

Bei sehr vielen Insekten hängt die Eireifung, speziell die Dotterbildung, von der ausreichenden Versorgung mit Corpus allatum-Inkreten ab (*Dytiscus*, *Calliphora*, *Rhodnius* usw., Zusammenstellung bei WIGGLESWORTH, 1955). Andererseits führt bekanntlich Exstirpation der imaginalen Corpora allata zu vermehrter Fettspeicherung (z. B. bei *Drosophila*). In Anbetracht der zweifellos bestehenden nervösen und humoralen Verbindung der Corpora allata zum Gehirn und damit zu den Licht perzipierenden Organen, liegt es nahe anzunehmen, daß die Tageslänge auf diesem Wege die Hormonproduktion der Corpora allata beeinflusst. Bei *Stenocranus* würde demnach Langtag während der Larvalentwicklung die Aktivität des Corpus allatum so stark hemmen, daß sie auch nach Eintritt des Imaginalstadiums noch stark gedrosselt bleibt, womit die Eireifung unterbunden und die enorme Fettspeicherung bei den jungen überwinternden Imagines die Folge ist. Erst durch nachträgliche Kurztagbehandlung kann dann die Ovarienreifung in Gang gesetzt werden. Wirkt dagegen Kurztag auf die Larvalentwicklung, so nehmen die Corpora allata ihre Produktion nach der Imaginalhäutung so rasch wieder auf, daß keine nennenswerte Fettspeicherung eintreten, stattdessen aber alsbald die Eireifung einsetzen kann.

Die Annahme eines photoperiodischen Einflusses auf die Aktivität des Corpus allatum und damit auf dessen regulierende Wirkung auf das Wachstum würde vielleicht auch eine Erklärungsmöglichkeit für die Größenunterschiede zwischen der diapausierenden Normalform und der diapausefreien *minutior*-Form von *Stenocranus minutus* bieten. Wirkt Kurztag bereits auf die larvalen Corpora allata, so wird das Körperwachstum zugunsten einer frühzeitigen Förderung der Gonaden gehemmt und es resultieren kleinere, aber sofort legereife Weibchen, während der im Normalfall wirkende Langtag die gonadotrope Wirkung der Corpora allata vielleicht über Hormone anderer Inkretedrüsen drosselt, so daß voll ausgewachsene, reichlich Fett speichernde Imagines entstehen. Auf jeden Fall ist aber auch hier Kurztag nötig, um die Eier zur Reifung zu bringen. Es scheint so, als könne das gonadotrope Hormon der Corpora allata nur bei Kurztag gebildet bzw. wirksam werden und als entstünden die Unterschiede in der physiologischen und morphologischen Reaktion deshalb nur durch das Eingreifen der Kurztageinwirkung zu verschiedenen Zeitpunkten der Ontogenese. Kurztag im Larvalzustand bewirkt verfrühte Ausschüttung des gonadotropen Corpus allatum-Hormons, damit Reduktion des Körperwachstums und „Frühreife“ der Weibchen; Kurztag zu Beginn der Imaginalphase löst dagegen die Por-

duktion der gleichen „Eireife“-Hormone erst nach Beendigung des Körperwachstums und liefert dafür normale Tiere.

Die experimentelle Erzeugung der diapausefreien *minutior*-Form von *Stenocranus minutus* durch quantitative Änderung eines einzigen Umweltfaktors, nämlich durch die Verschiebung des diurnalen Licht-Dunkel-Verhältnisses während der Larvalentwicklung, zeigt, wie labil das Reaktionsgefüge selbst bei einer Art sein kann, die nach ihrem Erscheinungsbild im Freien als univoltin und daher in Reaktionsnorm und morphologischer Variationsbreite als relativ festgelegt angesehen werden mußte. Ist es hier doch durch einen einfachen Kunstgriff gelungen, eine in der freien Natur nicht auftretende Modifikation hervorzurufen, die morphologisch und physiologisch relativ stark von der Normalform abweicht. Daraus ergibt sich für die Weiterarbeit neben der notwendigen Ausweitung und Vertiefung der vorläufigen Ergebnisse bei *Stenocranus* die Aufgabe, die Wirkung unterschiedlicher Photoperioden auch bei anderen einbrütigen Arten wie überhaupt bei Tieren zu untersuchen, die keine zyklischen Ökomorphosen zeigen und deshalb nicht a priori photoperiodische Einwirkungen vermuten lassen. Gegenüber dem allmächtigen Einfluß des Faktors Temperatur auf Lebensablauf, Entwicklung und Morphogenese wechselwarmer Tiere hat man die Rolle des Lichtes, insbesondere seines alternativen Intensitätswechsels in Form der saisonal unterschiedlichen Tageslänge in der Zoologie bisher vernachlässigt. Angeregt von Entdeckungen auf botanischem Gebiet, ist zwar ihr Einfluß auf die Aktivität homoiothermer Tiere mehrfach untersucht (zusammenfassende Übersicht siehe bei ASCHOFF 1955), ihr modifikatorischer Einfluß auf die ökologische Variabilität dagegen ist noch kaum erforscht. Der vorliegende Fall von *Stenocranus* mag einen geeigneten Ausgangspunkt dafür bilden.

Zusammenfassung

Die winterliche Entwicklungshemmung der weiblichen Gonaden von *Stenocranus minutus* Fabr. (Auchenorrhyncha, Delphacidae) erweist sich bei einer ersten experimentellen Analyse als eine während der Larvalentwicklung durch Langtag (18/6) induzierte Praeovipositionsdiapause, die nur durch eine (vierwöchige) Kurztagperiode (8/16) zu Beginn der Imaginalentwicklung aufgehoben werden konnte. Kurztag (8/16) während der Larvalentwicklung ergibt eine signifikant um 13 % (Männchen) bzw. 18 % (Weibchen) kleinere Modifikation (forma *minutior*), deren Ovarialentwicklung diapausefrei verläuft, so daß die jungen Weibchen bei Langtag schon nach wenigen Wochen mit der Eiablage beginnen. Die Bedeutung dieser photoperiodisch bedingten Umstimmung für Populationsdynamik und Morphogenese wird diskutiert.

Summary

In a first analysis the hibernal arrest in the development of the female reproductive system of *Stenocranus minutus* Fabr. (Homoptera Auchenorrhyncha, Delphacidae) is shown to be a praeviposition diapause induced by long days (of 18 hours light and 6 hours darkness per day) during the larval period and terminated only by short days (8 hours light per day) during four weeks at the beginning of the adult stage. Short day periods (8/16) during the larval development yield a special modification (forma *minu-*

tior) significantly smaller by 13% (male) respectively 18% (female) than normal specimens, the ovarian development of which takes place without any diapause. By that the young females are beginning to oviposit a few weeks after the last moult.

The possible role of the humoral influences of the corpora allata on both rate and speed of development is discussed also with a view to morphogenesis and to the dynamic of populations.

Резюме

Зимнее торможение развития женских гонад *Stenocranus minutus* Fabr. (*Auchenorrhyncha*, *Delphacidae*) оказывается при первом экспериментальном анализе преовипозиционной диапаузой индуцированной длинным днем (18/6) во время личиночного развития, которую возможно было отменить только (четырехнедельным) периодом короткого дня (8/16) к началу имагинального развития. Вследствие короткого дня во время личиночного развития получается сигнификантно меньшая модификация (*forma minutior*) на 13% (самцов) или 18% (самок), овариальное развитие которых протекает без диапаузы, так что молодые самки при долгом дне уже через несколько недель начинают яйцекладку. Обсуждается значение этой фотопериодически вызванной перестройки для популяционной динамики и для морфогенеза.

Literatur

- ASCHOFF, J., Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütlern. Studium generale, 8, 742—776, 1955.
- ANDREWARTHA, H. G., Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev., 27, 50—107, 1952.
- BONNEMAISON, L., Contribution a l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. Ann. Inst. nat. Rech. agronom., Sér. C, 2, 1—380, 1951.
- & MISSONNIER, J., Recherches sur le déterminisme des formes estivales ou hivernales et de la diapause chez le psylle du poirier (*Psylla pyri* L.) Ann. Epiphyt., 6, 1955.
- DANILEVSKIJ, A. S., Photoperiodische Reaktionen der Insekten unter Bedingungen künstlicher Beleuchtung (Russisch)-Ber. Akad. Wiss. UdSSR, 60, 1948.
- DE FLUITER, H. J., De invloed van daglengte en temperatuur op het optreden van de geslachtsdieren bij *Aphis fabae* Scop., de swarte bonenluis. Tijdschr. Plantenziekten, 56, 265—285, 1950.
- KENTEN, J., The effect of photoperiod and temperature on reproduction in *Acyrtosiphon pisi* (Harris) and on the forms produced. Bull. ent. Res., 46, 599—624, 1955.
- LEES, A. D., The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge, 1955.
- MARCOVITCH, S., The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as effect by the relative length of daily light exposure. J. agric. Res., 27, 513—522, 1924.
- MÜLLER, H. J., Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden. Z. Morphol., Ökol. Tiere, 38, 534—629, 1942.
- , Der Saisondimorphismus bei Zikaden der Gattung *Euscelis* BRULLÉ (Homoptera Auchenorrhyncha). Beitr. Ent., 4, 1—56, 1954.
- , Die Bedeutung der Tageslänge für die Saisonformenbildung der Insekten, insbesondere bei den Zikaden. Ber. 7. Wandervers. Dtsch. Entomol. Berlin 1954, 102—120, 1955.
- , Die Saisonformenbildung von *Araschnia levana*, ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. Naturwiss., 42, 134—135, 1955.
- , Zikaden, Aleurodiden, Psylliden, in: SORAUERS Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 5, 5. Aufl., 3. Lief., 150—359, 1956.
- , Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). Zool. Jb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere, 1957, im Druck.

- SHULL, A. F., The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature, upon wingproduction in Aphids. Arch. Entw. Mech., 115, 825—851, 1929.
- WAY, M. J. & HOPKINS, B. A., The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. (Lepidoptera). J. exper. Biol., 27, 365—376, 1950.
- WIGGLESWORTH, V. B., Physiologie der Insekten. Deutsche Übersetzg. von MARTIN LÜSCHER. Basel & Stuttgart, 1955.
- WILLIAMS, C. M., Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the cecropia silkworm. Biol. Bull., Woods Hole, 103, 120, 1952.

Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *Formica nigricans* Emery außerhalb einer Insekten-Massenvermehrung

(Hymenoptera: Formicidae)

VON WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

(Mit 4 Textfiguren)

Einleitung

In den Kreis der am Deutschen Entomologischen Institut seit einigen Jahren ökologisch und biocönologisch untersuchten entomophagen Insektenarten wurden in den Jahren 1953, 1955 und 1956 auch einige Ameisenarten der Gattung *Formica* Linné einbezogen mit dem Ziel, zur Beantwortung der Frage beizutragen, welche Stellung diese Ameisenarten hinsichtlich ihrer räuberischen Tätigkeit in ihren Biocönosen — außerhalb der Massenvermehrung von Schadinsekten — einnehmen.

Gerade die Ameisen bilden eines der schwierigsten Objekte des Entomophagen-Studiums auf Grund der Tatsache, daß sich bei ihnen soziale Lebensweise, Rassenbildung und Anpassung an die Umweltbedingungen zu einem besonders komplizierten Fragenkomplex vereinen, dem wohl nur durch mühevolle Kleinarbeit, unter strengster Betonung der örtlichen und zeitlichen Gültigkeit (d. h. der biocönотischen Bindung) der Ergebnisse, beizukommen ist. Eine Betrachtung der Geschichte der Ameisenforschung, speziell ihres durch den Widerstreit der Auffassungen gekennzeichneten ernährungsbiologischen und wirtschaftlichen Teiles, läßt die Notwendigkeit einer biocönologischen Fundierung künftiger Untersuchungen deutlich erkennen.

Zum Untersuchungsgegenstand wurden drei Ameisen-Kolonien gewählt, deren jede sich auf ein Einzelnest beschränkte und von den beiden anderen relativ weit entfernt lag (geringste Entfernung zwischen zwei Kolonien: 600 m, weiteste: 1700 m). Untersucht wurden einige wesentliche, mit der räuberischen Tätigkeit der Ameisen in Zusammenhang stehende, Fragen.