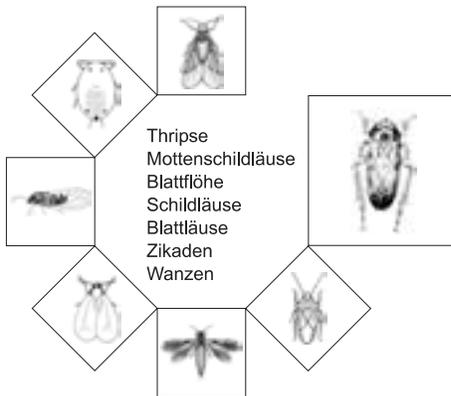


Die Zikaden

Auchenorrhyncha

1. Auflage



Hans Strümpel

Pflanzensaftsaugende Insekten – Band 6

Herausgeber: Gerald Moritz



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 668

Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2010

mit 91 Abbildungen, 6 Tabellen und 8 Farbtafeln

Titelbild: Aggregation der südamerikanischen Buckelzirpe *Umbonia pyramidalis* (Membracidae) auf einem *Inga*-Zweig (Foto: H. Strümpel).

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2010 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Lektorat: Dr. Günther Wannemacher
Satz und Layout: Alf Zander
Druck und Bindung: Westarp, Hohenwarsleben

Vorwort des Herausgebers zur Buchreihe Pflanzensaftsaugende Insekten

Vor mehr als 200 Millionen Jahren beginnen sich recht vielseitige Beziehungen zwischen Pflanzen und Insekten zu entwickeln. Ein Burgfrieden wird geschlossen, der einerseits den Insekten Nahrung und zahlreiche neue Nischen bietet und sie andererseits als unverzichtbare Boten mit Bestäubungsfunktion engagiert.

Die Qualität der Nahrung und die Quantität des hervorgerufenen Schadens üben entscheidenden selektiven Druck auf die Evolution der höheren Pflanzen aus. Dabei werden die äußerst vielseitigen Wehrstrategien gegenüber phytophagen Insekten immer ausgeklügelter und die Erschließung neuer Ressourcen erfordert neue raffinierte Varianten, wie die Abwandlung ursprünglich kauend-beißender Mundwerkzeuge zu einem hochspezialisierten Stech- und Saugapparat. Dieser dient ähnlich wie die Injektionsnadel bei der Blutspende dem Aussaugen der Wirtspflanze, wobei nach dem Saugakt der Wirt sowie einige angestochene Zellen am Leben bleiben. Eine dritte Liaison wird möglich und erfolgreich geschlossen, da Viren, Bakterien und auch niedere Pilze die stechend-saugenden Mundwerkzeuge für ihre Verbreitung sehr effektiv nutzen können und sich mit Hilfe der Insekten zu beachtlichen Krankheitserregern etabliert haben.

Aus diesen Gründen schien mir die genauere Betrachtung aller Insektengruppen, die für ihre Ernährung Pflanzenteile mit einem speziell dafür konstruierten Stechapparat aussaugen, besonders interessant.

Die Nutzung einer derartigen Konstruktion zur pflanzlichen Nahrungsaufnahme eint alle in dieser Buchreihe behandelten Taxa, wenngleich qualitativ mit den Stechborsten äußerst unterschiedliche Nahrungsquellen erreicht werden. So sind Phloem- und Xylemsaftsauger hervorragend an die Aufnahme größerer Flüssigkeitsmengen aus den Leitbündeln der Pflanzen durch die Ausbildung von Filterkammern angepasst. Oberflächliche Zellsaftsauger hingegen benötigen wie Xylemsaftsauger kräftige Kopfmuskeln.

Die meisten Vertreter der zu behandelnden Taxa sind sehr klein, ein mögliches Resultat der eng an ihre Wirtspflanzen gebundenen Lebensweise sowie ihrer energetischen Bilanz. So erreichen mit Ausnahme der pflanzensaftsaugenden Wanzen und Zikaden fast alle Vertreter der Fransenflügler, Mottenschildläuse und Blattläuse nur wenige Millimeter Körperlänge. Ein wahrscheinlich wesentlicher Grund, dass die Erforschung ihrer Biologie noch fast unglaubliche Neuigkeiten bringt und manches Dogma biologischer Anschauung in einem anderen Licht erscheinen lässt.

Diese faszinierende Welt dem Leser näher zu bringen, soll die Hauptaufgabe der 7 Bände über die Biologie pflanzensaftsaugender Insekten sein. Natürlich bemühten sich alle Autoren den Text verständlich zu schreiben

und mit Abbildungen zu erläutern. Jedoch liegt es in der Materie des Vorhabens, dass der interessierte Leser manchmal gezwungen sein wird, vertiefende und ergänzende Literatur zu verwenden und interessante Vernetzungen von Zusammenhängen erst durch das Studium aller Bände dieser Buchreihe erkannt werden.

Die Zikaden fallen dem Betrachter vor allem durch dachförmig gestellte Flügel, Fühler mit einem geißelartigen Flagellum, einem typischen, an der Kopfunterseite entspringenden Stech- und Saugapparat sowie enormes Sprungvermögen auf. Sie bilden auf der Basis molekularer sowie klassischer Untersuchungen keine einheitliche Verwandtschaftsgruppe und verblüffen uns mit einer enormen Diversität auf allen biologischen Ebenen. So stellt der Autor Vertreter vor, die als Giganten Körpergrößen von fast 10 cm und Flügelspannweiten von nahezu 20 cm erreichen, neben Winzlingen mit Körperlängen von wenigen Millimetern. Viele Arten bezaubern durch bizarre Farbenspiele und anmutige Sexualdimorphismen und andere beeindruckend und verschaffen sich massiv Gehör durch lautes und langandauerndes Zirpen. Diese enorme biologische Vielfalt macht die ca. 45 000 beschriebenen Zikadenarten nicht nur zum artenreichsten Taxon unter den Pflanzensaftsaugern, sondern auch zu einer der spannendsten Insektengruppen dieser Buchreihe. Mit Faszination gibt Hans Strümpel detaillierte Einblicke in das Leben und die Biologie zahlreicher Vertreter, in eine Welt der Meister der Kultivierung und Integration von mannigfaltigen Endosymbionten im eigenen Körper, der Bildung exotischer Bauwerke, wie z.B. von Erdschornsteinen oder der Adaptation arktischer Vertreter an eiskaltes Meerwasser während der Flut. Manche Zikaden sind sogar in der Lage, Primzyklen ihrer Ontogenese als strategische Antwort auf Fressfeinde zu entwickeln und andere praktizieren kollektive Feindabwehr, wie man es von schwarmbildenden Fischen kennt. In der ökologischen Forschung haben einige Zikaden längst den Status eines Modellorganismus erreicht und stellen darüber hinaus begehrte Objekte für die Untersuchung von Parasiten und Parasitoiden dar. Dies auch aus ökonomischer Sicht, da sie durch die effektive Übertragung zahlreicher phytopathogener Viren enorme Schäden in Höhe von Milliarden US-Dollar pro Jahr hervorrufen.

Der Autor legt mit dieser monographischen Bearbeitung der Zikaden ein weiteres, für den deutschsprachigen Raum herausragendes Nachschlagewerk in der Reihe »Pflanzensaftsaugende Insekten« vor.

Es sei mir gestattet an dieser Stelle dem Autor, Herrn Prof. Dr. Strümpel, für diesen faszinierenden Band »Zikaden« und dem Verlag im Namen aller Autoren für die Unterstützung unseres Vorhabens zu danken. Ein Dank der besonderen Art gilt unseren Sponsoren, die entscheidend die Herausgabe und das Erscheinungsbild des Bandes und der gesamten Buchreihe mit beeinflussen.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	10
2	Historischer Abriss	13
2.1	Zikaden in Mythologie, Kultur und Kunst	13
2.2	Zikaden im Alltag, in der Ernährung und Medizin	14
2.3	Erforschungsgeschichte	15
3	Stammesgeschichte und Systematik	18
3.1	Auchenorrhyncha als Taxon der Hemiptera, phylogenetische Beziehungen	18
3.2	Paläontologische Befunde	20
3.3	Tiergeographische Aspekte	23
3.4	Systematische Gliederung	26
3.4.1	Unterordnung Fulgoromorpha (Fulgoriformes, Spitzkopfzikaden)	28
3.4.2	Unterordnung Cicadomorpha (Cicadiformes, Rundkopfzikaden)	39
3.5	Bestimmungsliteratur einheimischer Zikadenarten	47
3.6	Zikaden im Internet	50
4	Morphologie, Anatomie und Physiologie	53
4.1	Kopf	53
4.2	Thorax	59
4.3	Abdomen	72
4.3.1	Äußere und innere weibliche Genitalorgane	73
4.3.2	Äußere und innere männliche Genitalorgane	78
4.4	Lauterzeugende Organe und Gehör	82

4.5	Hautdrüsen	96
4.6	Atmungs- und Kreislauforgane	99
4.7	Nervensystem und endokrines System	104
4.8	Sinnesorgane	106
4.9	Verdauungs- und Exkretionsorgane	112
4.10	Speicheldrüsen	125
4.11	Fettkörper	128
5	Fortpflanzung und Entwicklung	129
5.1	Eibildung (Oogenese), Eier	129
5.2	Samenbildung (Spermatogenese)	132
5.3	Chromosomen und Geschlechtsbestimmung	133
5.4	Polymorphismus, Sexualdimorphismus	135
5.5	Parthenogenese, Pseudogamie	140
5.6	Partnersuche und Partnerfindung	141
5.7	Kopulation	146
5.8	Eiablage, Brutfürsorge	150
5.9	Embryonalentwicklung, Schlupf	153
5.10	Postembryonalentwicklung	156
6	Ökologie	158
6.1	Beziehungen zwischen Zikaden und ihrer unbelebten Umwelt	158
6.1.1	Generationenzahl (Voltinismus)	161
6.1.2	Ökomorphosen	162
6.1.3	Dormanz	164
6.2	Trophische Faktoren	167
6.2.1	Ernährungstypen	167
6.2.2	Wirtswahl, Nahrungsaufnahme	169
6.3	Biotische Faktoren	174
6.3.1	Vorkommen, Verhalten	174

6.3.2	Artbildung (Speziation)	179
6.3.3	Migration	184
6.3.4	Brutpflege, Brutparasitismus	186
6.3.5	Mutualistische Beziehungen mit Ameisen und anderen Partnern	190
6.3.6	Endosymbiose	196
6.3.7	Prädatismus (Episitismus, Räubertum)	202
6.3.8	Parasitismus (i.w.S.), Pathogenie	203
6.3.9	Selbstbehauptung	208
7	Ökonomie	216
7.1	Zikaden als Schaderreger	216
7.2	Zikaden als Vektoren pflanzenpathogener Organismen	218
7.2.1	Vektorübertragbare Viren	218
7.2.2	Übertragung pflanzenpathogener Bakterien (Phytoplasmen, Spiroplasmen u.a.)	221
7.3	Bekämpfungsmöglichkeiten schädlicher Zikadenarten	224
7.3.1	Biotechnische Verfahren, physikalische Schädlingsbekämpfung und Kulturverfahren	224
7.3.2	Chemische Schädlingsbekämpfung und Resistenz	226
7.3.3	Biologische Schädlingsbekämpfung	228
7.3.4	Naturschutz	230
8	Fang, Präparation, Haltung und Zucht	233
9	Literaturverzeichnis	236
10	Register	259
11	Verzeichnis der im Text, in Abbildungen und Tabellen genannten Tiere, Pflanzen, Pilze, Bakterien und Viren	264

1 Einleitung

Zikaden (von lat. cicada = Zikade) oder Zirpen (benannt nach dem Geräusch) ernähren sich ausschließlich von Säften lebender Pflanzen und bevorzugen als wärmeliebende Insekten den tropischen und subtropischen Lebensraum. Sie sind aber mit vielen Arten auch bis zur Verbreitungsgrenze der Gefäßpflanzen in montane, arktische und antarktische Gebiete vordringen.

Von anderen Pflanzensaftsaugern unterscheiden sie sich unter anderem durch ihren hochspezialisierten Saugapparat, der an der Kopfunterseite entspringt. Ihr wissenschaftlicher Name lautet daher »Auchenorrhyncha«, das bedeutet »Kehl- oder Halsschnäbler«. Der für »Auchenorrhyncha« nomenklatorisch gültige Alternativname ist »Cicadina«, die Schreibweise von »Auchenorrhyncha« mit einem oder zwei »r« wird übrigens kontrovers diskutiert. Zikaden werden den Sternorrhyncha (d.h. Brustschnäbler) gegenübergestellt, deren Saugrüssel zwischen den Vorderbeinen zu entspringen scheint und zu denen die Blattläuse, Schildläuse, Blattflöhe und Mottenschildläuse zählen.

Mit ca. 45.000 beschriebenen Arten, die 1-95mm groß werden und eine Flügelspannweite von max. 180mm erreichen, ist die Ordnung der Zikaden die weitaus artenreichste innerhalb der hemimetabolen Insekten. Die meisten der mitteleuropäischen Arten, es sind ca. 800, werden selten größer als 10mm, oft erreichen sie nur 5mm und einige bleiben mit 1-2mm ausgesprochen winzig. Zikaden sind als Larven und Imagines frei bewegliche Landinsekten mit meist gutem Sprung- und Flugvermögen. Viele sind unscheinbar grünlich oder braungelblich, andere zeichnen sich durch auffällige Färbung und Zeichnung aus, die mit denen der farbenprächtigsten Schmetterlingsarten vergleichbar sind. Besonders bizarre bis groteske Gestalten finden wir bei vielen tropischen Laternenträgern (Fulgoroidea), deren Kopf blasenartig aufgetrieben ist, und den Buckelzirpen (Membracidae) mit ihrem vergrößerten, hochgewölbten Halsschild (Pronotum), das noch eigenartig gestaltete Anhänge mit rätselhafter Funktion tragen kann.

Hinsichtlich ihres Bekanntheitsgrades können sich die Zikaden nicht mit den Schmetterlingen, Käfern oder Hautflüglern messen. Nach BIEDERMANN

& NIEDRINGHAUS (2001) kennen z.B. über 60% der deutschen Bevölkerung Zikaden gar nicht. In Südeuropa und anderen warmen bis tropischen Gebieten sind Zikaden bzw. Zirpen, wesentlich vertrauter. Das basiert in erster Linie auf den Lautäußerungen der Singzikaden, deren allgemein bekannter sommerlicher Gesang aber meistens nicht gerade als wohltuend empfunden wird. Der berühmte französische Entomologe JEAN-HENRI FABRE äußerte sich dazu wie folgt: »Die Singzirpe ist keine angenehme Nachbarin, das muss ich zugeben. Jeden Sommer lässt sie sich zu Hunderten vor meiner Tür nieder und von dort aus peinigt sie vom Aufgehen der Sonne bis zu ihrem Untergang mein Gehirn mit ihrer rauhen Symphonie, die jede Gedankenarbeit unmöglich macht« (zit. in SCHREMMER 1957). Dass nur die Männchen der Singzikaden stimmbegabt sind, wusste bereits der Grieche XENARCHOS aus Rhodos, der wenig höflich bemerkte: »Glücklich sind die Zikaden, denn sie haben stumme Weiber«. Der schwedische Zoologe F. OSIANNILSSON konnte als erster im Jahre 1947 beweisen, dass auch unsere kleineren Zikadenarten singen können, allerdings ohne technische Hilfsmittel für das menschliche Ohr nicht vernehmbar. Später hat H. STRÜBING nachgewiesen, dass beide Geschlechter der sogenannten Kleinzikaden artspezifische Spontan-, Werbe-, Wechselgesänge usw. mit ihren denen der Singzikaden ähnlichen Trommelorganen erzeugen können.

Schon seit langem weiß man, dass die Ernährung mit Pflanzensaft und das Vorkommen einer Endobiose bei Insekten in einem kausalen Zusammenhang stehen. Keine andere Insektengruppe beherbergt aber eine solche Vielzahl endosymbiontischer Bakterien- und Pilzarten wie die Zikaden. Sie überlassen oft ganz bestimmte Bereiche ihres Fettgewebes ausschließlich ihren Symbionten. Zikadenarten mit zwei bis sechs verschiedenen Symbionten sind durchaus nicht ungewöhnlich.

In diesem Zusammenhang ist noch erwähnenswert, dass nicht wenige Honigtau produzierende Zikaden, insbesondere die Buckelzirpen, häufig in sehr engen mutualistischen Beziehungen zu Ameisen leben.

Von nicht zu unterschätzender wissenschaftlicher und praktischer Bedeutung sind Zikaden als Modellorganismen für ökologische Studien (z.B. Testen ökologischer Theorien, wie Modellen zur Populationsdynamik), Evolutionsforschung, Neuroethologie und das Schädlingsmanagement. Nicht wenige Arten gehören zu den verheerendsten Schädlingen, die in Reis-, Getreide-, Baumwoll- und Zuckerrohrplantagen auftreten. Vor allem im tropischen Südostasien wurden sie z.B. für den Misserfolg der sogenannten »Grünen Revolution« mitverantwortlich gemacht. Mit der Grünen Revolution war ursprünglich die Hoffnung verbunden, das Hungerproblem grundsätzlich lösen zu können. Aber der Anbau von modernen hochleistungsfähigen Sorten (Reis, Mais, Getreide usw.) hatte bald eine Massenent-

faltung schädlicher Insekten, unter anderen auch Zikaden, zur Folge, weil offenkundig das Resistenzpotential der modernen Sorten gegenüber den Insekten deutlich geringer war als das der alten Sorten. Der ungewöhnlich hohe Einsatz von Insektiziden, der die Gegenspieler schädlicher Zikaden erheblich dezimierte, trug zusätzlich zu Massenvermehrungen bei. Dieses Dilemma stimulierte dann weltweit die Forschung zur Entwicklung eines primär ökologisch geprägten alternativen Managements in der Landwirtschaft.

Schließlich werden Zikaden auch zur Bewertung von Flächen und Pflegemaßnahmen im Rahmen naturschutzrelevanter Raumplanungen genutzt.

Unser Wissen über Taxonomie, Phylogenie, Physiologie, Biologie sowie Ökonomie der Zikaden hat sich in den letzten Jahrzehnten zu einem Zweig der Biologie entwickelt, der uns trotz zahlreicher noch offener Fragen faszinierende Einblicke in die Welt dieser interessanten Insekten erlaubt. Nur wenig ist davon jedoch in weitere Kreise gedrungen und es soll mit dem vorliegenden Band versucht werden, diese Lücke wenigstens teilweise zu schließen. Dabei wird weniger ein umfassender Überblick angestrebt, den die Fülle des Stoffes sowieso verbietet, sondern vielmehr soll ein beispielhafter Einblick vermittelt werden, der als Information zugleich auch Zugang zu dieser Insektengruppe ermöglicht.

Phloemsaftsauger an Blütenpflanzen mit ca. 12.000 Arten in 20 (21) Familien. Von den bisher beschriebenen drei Überfamilien (Coleoscytoidea, Surijokocixioidea, Fulgoroidea) sind die Coleoscytoidea und Surijokocixioidea nur fossil überliefert. Vier Familien der Fulgoroidea (Fulgoridiidae, Lalacidae, Perforissidae und Neazonidae) sind ebenfalls nur fossil bekannt (SZWEDO 2008, BOURGOIN & SZWEDO 2008). Die Monophylie der Fulgoromorpha ist sowohl durch morphologische als auch molekularphylogenetische (18S rDNA) Untersuchungsergebnisse begründet (CAMPBELL et al. 1995, SORENSEN et al. 1995, DOHLEN & MORAN 1995, BOURGOIN et al. 1997, BOURGOIN et al. 2002) Über die phylogenetischen Beziehungen der Familien innerhalb dieses Taxons gibt es jedoch sehr unterschiedliche Vorstellungen mit vielen offenen Fragen (ASCHE 1988, EMELJANOV 1990, BOURGOIN et al. 1997). Auch molekularphylogenetische Untersuchungen (mitochondriale 16S rDNA-Sequenzen) an 53 Arten aus 15 Familien haben bisher keine ausreichenden Begründungen für eine hinreichend akzeptierte Vorstellung einer Phylogenie der Fulgoromorpha ergeben (YEH et al. 2005).

Überfamilie Fulgoroidea

Mit den Kennzeichen der Unterordnung. Die deutschen Bezeichnungen der Familien beziehen sich meist nur auf einheimische Arten.

Bestimmungsschlüssel zu den Familien

(Nach O'BRIEN & WILSON 1985 und WILSON 2005, modifiziert).

1. Hintertibien mit einem langen beweglichen Sporn am Apex (Abb. 6a)
 Familie Delphacidae
 - Hintertibien ohne beweglichen Sporn (Abb. 6b-d)2
2. Zweites Glied der Hintertarsen mit einer Dornenreihe am Hinterrand (Abb. 6b)3
 - Zweites Glied der Hintertarsen ohne Dornenreihe, aber mit einem apikalen Dorn auf jeder Seite oder ohne (Abb. 6c)9
3. Analfeld und apikaler Bereich der Hinterflügel mit dichtem unregelmäßigem Adernetz (Abb. 7e)
 Familie Fulgoridae
 - Analfeld und apikaler Bereich der Hinterflügel ohne netzartige Adernung4
4. Vorderflügel überlappen sich distal (Abb. 6e); Körper dorsoventral abgeflacht

Familie Achilidae

- Vorderflügel überlappen sich distal nicht; Körper variabel5
- 5. Eine oder beide Adern des Clavus der Vorderflügel mit borstentragenden Tuberkeln (Höckern, Pusteln) besetzt; das Endglied des Labiums länger als breit (Abb. 6f)

Familie Meenoplidae

- Adern des Clavus ohne Tuberkel, falls doch, Endglied des Labiums so lang wie breit6
- 6. Adern des Clavus der Vorderflügel mit Tuberkeln, Endglied des Labium so lang wie breit

Familie Derbidae (z.T.)

- Adern des Clavus ohne Tuberkeln, Endglied des Labium länger als breit7
- 7. Kopf mit ± vorgezogener Kopfspitze (Stirnfortsatz) und/oder Frons mit zwei oder drei submedianen Längscarinae (Abb. 6g), falls nicht, ohne Tegulae; Medianocellus fehlt

Familie Dictyopharidae

- Kopf meist ohne Stirnfortsatz; Frons nur mit einer Mediancarina; Medianocellus und Tegulae vorhanden (Abb. 6h)8
- 8. Vorderflügeladern meist mit Tuberkeln, die Setae tragen; Weibchen mit nach hinten gerichteten Wachsplatten am 9. Tergit und spitzigem Ovipositor oder ohne Wachsplatten und mit schwertförmigem Ovipositor

Familie Cixiidae

- Vorderflügeladern ohne Tuberkel; Weibchen mit Wachsplatten auf den Tergiten 7-9; äußere weibliche Genitalien stark reduziert

Familie Kinnaridae

- 9. Zweites Glied der Hintertarsen mit einem Dorn an jeder Seite (Abb. 6c)10
- Zweites Glied der Hintertarsen ohne Dornen (Abb. 6d)16
- 10. Frons mit Lateralcarinae11
- Frons ohne Lateralcarinae, Ocellen in Frontalansicht meist sichtbar (Abb. 6i)

Familie Tettigometridae

- 11. Der hintere, mittlere Teil des Mesonotums (»Scutellum«) vom kopfwärts davor liegenden Teil durch eine Grube, Querfurche oder Linie getrennt (Abb. 6j); Aderung der Vorderflügel apikal dichter

Familie Tropiduchidae

- Mesonotum in der Regel nicht durch Querfurche o.ä. getrennt; Vorderflügeladerung apikal nicht abrupt dichter12
- 12. Endglied des Rüssels (Labium) so lang wie breit
 Familie Derbidae (z.T.)
 - Endglied des Rüssels (Labium) länger als breit.....13
- 13. Vorderflügel mit Borstengruben, insbesondere zwischen den Analadern des Clavus
 Familie Flatidae
 - Vorderflügel ohne Borstengruben zwischen den Analadern14
- 14. Ovipositor lateral kompress, Valven (Gonapophysen) des achten Abdominalsegmentes mit apikalen Zähnen; Vorderrand des Pronotums bis zum Bereich der mittleren Augenhöhe ausgedehnt (Abb. 6k), oder Vorderflügel mit netzartiger Aderung und Hintertibien ohne laterale Dornen15
 - Ovipositor nicht lateral kompress, Valven (Gonapophysen) ohne apikale Zähne; Vorderrand des Pronotums nicht bis zum Bereich der mittleren Augenhöhe ausgedehnt, Vorderflügel mit normaler Aderung und Hintertibien mit lateralen Dornen
 Familie Issidae (inkl. »Caliscelidae«)
- 15. Vorderrand des Pronotums bis zum Bereich der mittleren Augenhöhe ausgedehnt (Abb. 6k); Clypeus mit lateralen Carinae; makropter oder mikropter; Hintertibien mit lateralen Dornen
 Familie Nogodinidae
 - Vorderrand des Pronotums erreicht kaum den hinteren Bereich der Augen; Clypeus ohne laterale Carinae; makropter, oft mit netzartiger Aderung; Hintertibien meist ohne laterale Dornen
 Familie Acanalonidae
- 16. Brachypter oder Vorderflügel bedecken das Abdomen in der Länge nicht ganz oder gerade; in Südafrika17
 - Makropter, Flügel meist so lang oder länger als das Abdomen18
- 17. Komplexaugen reduziert; Körper unpigmentiert; brachypter; Adulte leben unterirdisch
 Familie Hypochthonellidae
 - Komplexaugen normal; Körper pigmentiert; nicht brachypter; Hauptadern der Vorderflügel gekielt (deutlich erhaben)
 Familie Gengidae

18. Vorderflügel meist breit dreieckig, so lang wie breit, Clavus-Naht erreicht \pm den Apex des Vorderflügels

Familie Ricaniidae

- Vorderflügel zweimal so lang wie breit, Clavus-Naht erreicht nicht den Apex des Vorderflügels19

19. Clypeus ohne Lateralcarinae; Vertex gut dreimal so breit wie lang (Medianlinie) (Abb. 6l); Vorderflügel nicht breitreieckig; Frons breiter als lang

Familie Eurybrachidae

- Clypeus mit Lateralcarinae; Vertex mehr als $1/3$ länger als breit (Abb. 6m); Frons länger als breit, mit 1-3 Lateralcarinae

Familie Lophopidae

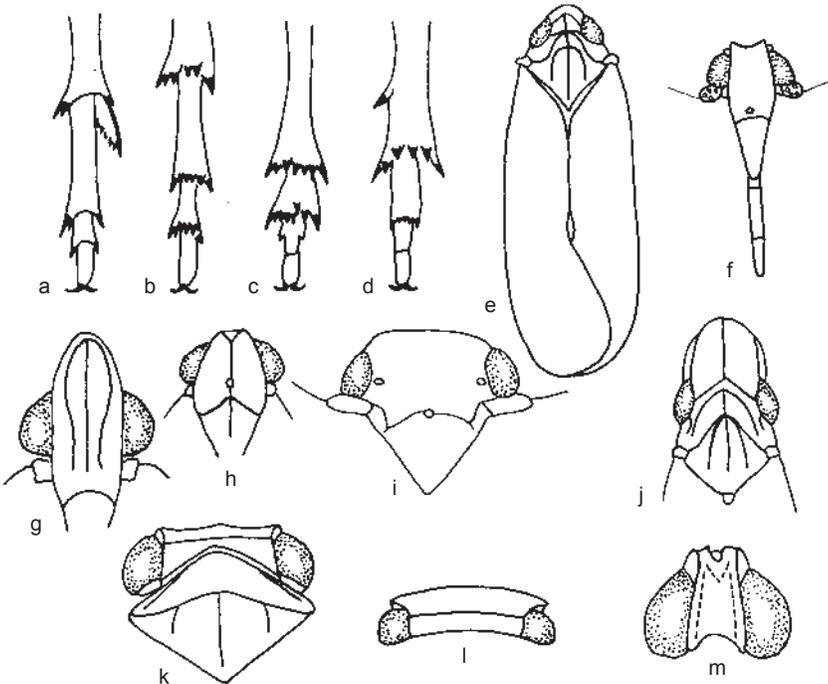


Abb. 6: Bestimmungsmerkmale von Familien der Fulgoroidea: Tarsenglieder und Apex der Tibia von a – Delphacidae, dorsal; b – Cixiidae, ventral; c – Flatidae, ventral; d – Lophopidae, ventral; e – Achilidae, Habitus; f – Meenoplidae, Kopf frontal; g – Dictyopharidae, Kopf frontal; h – Cixiidae, Kopf frontal; i – Tettigometridae, Kopf frontal; j – Tropiduchidae, Kopf und Thorax; k – Nogodinidae, Kopf und Thorax; l – Eurybrachidae, Kopf dorsal; m – Lophopidae, Kopf dorsal. Nach O'BRIEN & WILSON 1985 und WILSON 2005, verändert.

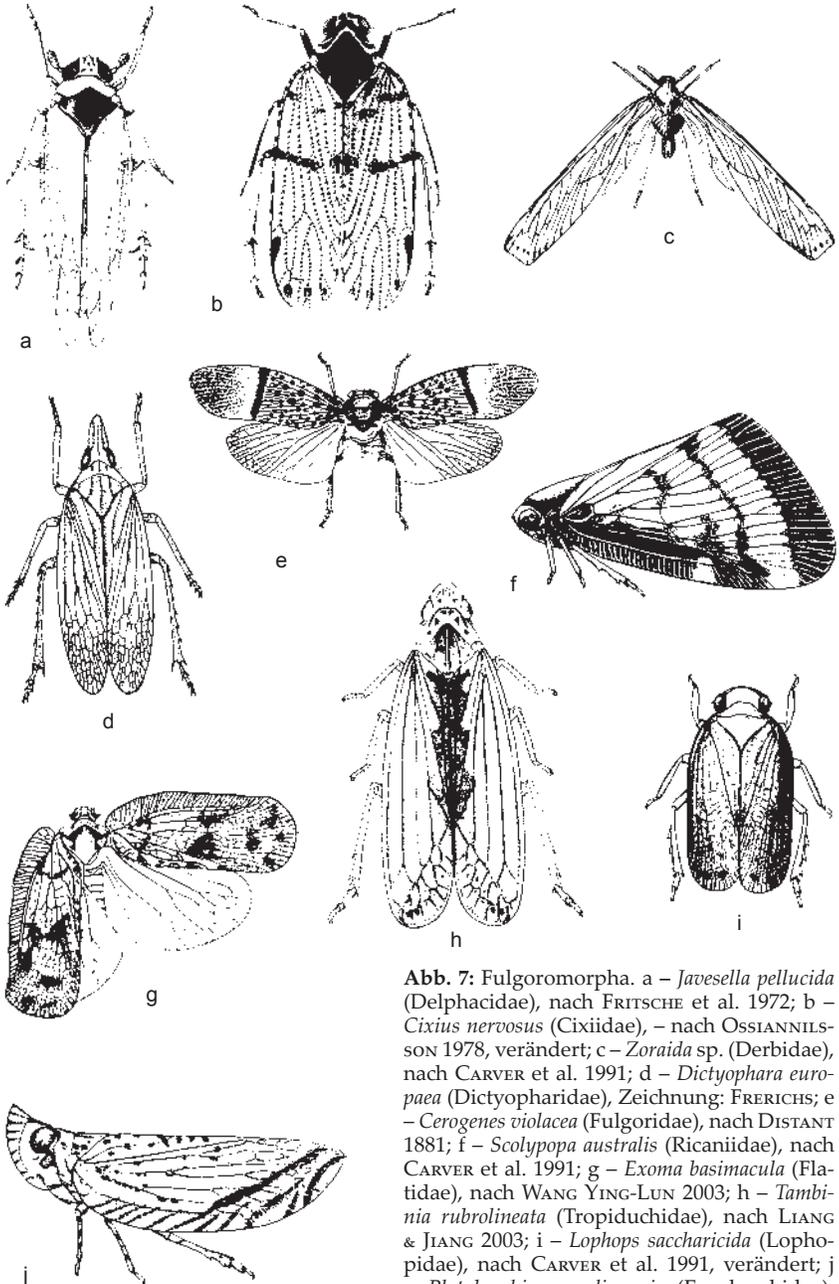


Abb. 7: Fulgoromorpha. a – *Javesella pellucida* (Delphacidae), nach FRITSCHÉ et al. 1972; b – *Cixius nervosus* (Cixiidae), – nach OSSIANNILSSON 1978, verändert; c – *Zoraida* sp. (Derbidae), nach CARVER et al. 1991; d – *Dictyophara europaea* (Dictyopharidae), Zeichnung: FRERICHS; e – *Cerogenes violacea* (Fulgoridae), nach DISTANT 1881; f – *Scolypopa australis* (Ricaniidae), nach CARVER et al. 1991; g – *Exoma basimacula* (Flattidae), nach WANG YING-LUN 2003; h – *Tambinia rubrolineata* (Tropiduchidae), nach LIANG & JIANG 2003; i – *Lophops saccharicida* (Lophopidae), nach CARVER et al. 1991, verändert; j – *Platybrachis maculipennis* (Eurybrachidae), nach CARVER et al. 1991, verändert.



Farbtafel 5

(oben): *Cyphonia clavata* (UF. Smiliinae) in Kopula.

(unten): *Heteronotus* sp. (UF. Heteronotinae).

FOTOS: H. STRÜMPEL.

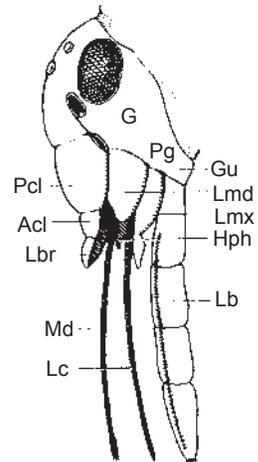
4 Morphologie, Anatomie und Physiologie

4.1 Kopf

Der Kopf (Caput) der Zikaden zeigt in Form und Lagebeziehungen seiner Teile eine außerordentliche Vielfalt. Er besteht aus der Kopfkapsel und den daran befestigten Anhängen wie Fühler, Labrum und Mundwerkzeugen. Durch eine membranöse Halshaut ist er mit dem Thorax verbunden. Als Schema eines Hemipterenkopfes kann die Abb. 9. dienen.

Abb. 9: Schema eines Hemipterenkopfes, Mundwerkzeuge auseinandergeklappt. Acl – Anteclypeus; G – Gena; Gu – Gula; Hph – Hypopharynx; Lb – Labium; Lbr – Labrum; Lc – Lacinia; Lmd – Lamina mandibularis; Lmx – Lamina maxillaris; Md – Mandibel; Pcl – Postclypeus; Pg – Postgena. Nach WEBER 1930 aus SEIFERT 1995.

Die Kopfkapsel (Cranium) lässt zunächst zwei Regionen erkennen: Einen Vorderkopf (Clypeolabrum) und das Epicranium, den hinteren Teil des Craniums. Der Clypeus setzt sich aus einem großen Post- und einem kleinen Anteclypeus zusammen. Das darauf folgende Labrum (Oberlippe) ist zipfelförmig und mit dem Clypeus zu einem Clypeolabrum verbunden, dessen Innenfläche den Epipharynx bildet. Die Mandibularplatten (Laminae mandibularis) und Maxillarplatten (Laminae maxillariae) liegen beiderseits des Kopfes hinter Post- und Anteclypeus. Es sind abgeflachte Loben bzw. Sklerite, deren Ableitung und Homologisierung kontrovers diskutiert werden (WEBER 1933, EVANS 1946, KRAMER 1950, PESSON 1951, EVANS 1957, MATSUDA 1965, SING 1971). Wahrscheinlich handelt es sich bei den Mandibularplatten morphologisch um abgetrennte und vorgewölbte Teile der Genae (Wangen), sie haben nichts mit den Mandibeln zu tun. Laminae und Clypeolabrum bilden den **Schnabel** oder Saugrüssel, der ein Bündel von **Stechborsten**



umschließt und nach hinten gerichtet ist (Hypognathie). Er wird allgemein auch **Proboscis** genannt. Das unpaare und meist drei- oder viergliedrige Labium (Unterlippe) fungiert als Stechborstenscheide, indem es die Stechborsten in eine frontale Rinne aufnimmt. Als Stechborsten (Stilette) dienen die stabförmig verlängerten Mandibeln und die dazwischen liegenden Lacinien der Maxillen. Alle vier Stechborsten sind hohl und enden spitz. Die Außenseiten der mandibularen Borsten sind meist mit Sägezähnen besetzt, die der maxillaren jedoch nicht. Die Stechborsten können von Retraktormuskeln, die an der Kopfkapsel bzw. Maxillarplatten entspringen, eingezogen und von Protraktoren wieder ausgefahren werden. Querschnitte der Stechborstenbündel zeigen, dass bei Zikaden, im Gegensatz zu Pflanzläusen, die Borstenbündel dorsoventral abgeflacht sind und sich rechte und linke Mandibel spiegelbildlich entsprechen. Die maxillaren, mit Nut und Falz verbundenen Stechborsten (Lacinien) sind median auf der Innenseite

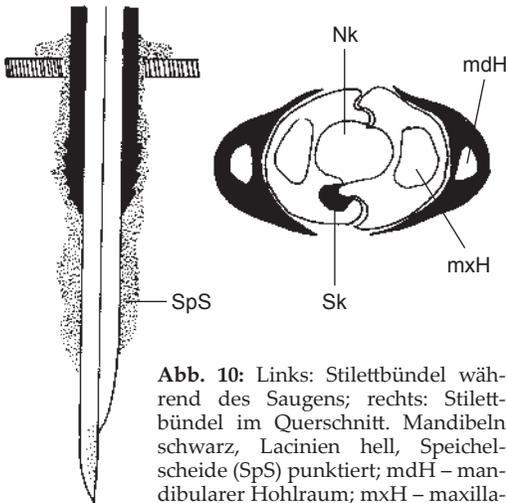


Abb. 10: Links: Stiletbündel während des Saugens; rechts: Stiletbündel im Querschnitt. Mandibeln schwarz, Lacinien hell, Speichelscheide (SpS) punktiert; mdH – mandibularer Hohlraum; mxH – maxillarer Hohlraum; Nk – Nahrungskanal; Sk – Speichelkanal. Nach COBBEN 1978, verändert.

halbkreisförmig ausgehöhlt und umschließen durch ihre enge Verfalzung zwei voneinander getrennte Kanäle: Ein großes, dorsal gelegenes Nahrungsrohr und ein kleineres ventrales Speichelrohr (der rechten Borste zugehörig). Die Verfalzung verhindert ein Abspreizen, erlaubt aber das Entlanggleiten der beiden Stilette. In beiden Hohlräumen der Stilettpaare verlaufen Nervenkanäle, die Dendriten der mechanosensorischen Sensillen enthalten (Abb. 10.)

Die Stechborsten stellen eine Art Chitinstachel ohne zelluläre Achse dar und enthalten auch noch das Protein Resilin. Letzteres zeichnet sich durch eine nahezu perfekte Elastizität aus (POLLARD 1973). Die Borstenbildung findet bei Hemipteren in sog. »retortenförmigen Organen« statt, die den primären Mandibel- und Maxillenanlagen entsprechen (WEBER 1930, PARRIS 1967, SINGH 1971) und lediglich durch die abgeschiedene Kutikula repräsentiert werden. Ein funktionell wichtiger Teil des Mundapparates ist der Hypopharynx, der zusammen mit dem Epipharynx Teile der Mund-

Die Laute vieler Zikadenmännchen werden aber nicht nur durch innere, sondern zusätzlich durch äußere mitschwingende Lufträume variiert. Die Schallmembranen liegen entweder frei, wie z.B. bei *Tibicina haematodes*, oder sie werden von Hautduplikaturen überdeckt, welche äußere Lufträume bilden und die Laute durch Resonanzeffekte modifizieren. Solche lappenförmigen Hautduplikaturen (obere Schalldeckel, Tymbaldeckel) entspringen am Hinterrand des zweiten Abdominalsegments und sind so nach vorn gerichtet, dass sie die Schallmembranen ganz oder teilweise bedecken. Auch mit Hilfe von Tympanaldeckeln (Opercula), den nach hinten gerichteten Hautfalten des Metathorax, sind bei manchen Arten nicht nur Trommelfelle, sondern teilweise auch die Schallplatten verdeckt (Abb. 39).

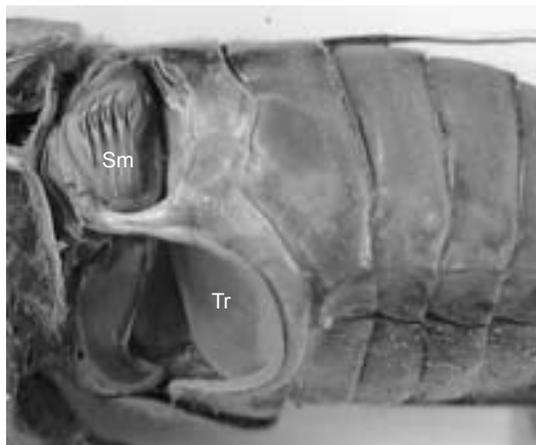
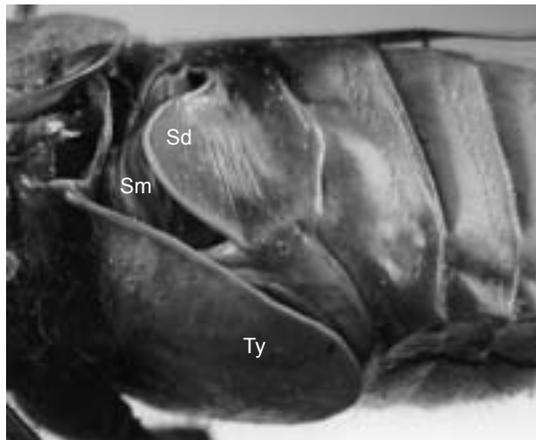


Abb. 39: *Cyclochila australasiae*, ♂. oben – Lateralansicht des Abdomens; unten – Ventrolaterale Ansicht nach Entfernung der Schalldeckel und Opercula. Sd – Schalldeckel; Sm – Schallmembran; Tr – Trommelfell; Ty – Tympanaldeckel. Fotos: H. STRÜMPFEL.

5.8 Eiablage, Brutfürsorge

Bei der Eiablage haben Zikaden, analog zur Variationsbreite im Bau ihrer Legeapparate, eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit entfaltet. Als ursprünglich wird nach MÜLLER (1941) die mit Hilfe des Ovipositors (Stichsägetypus) erfolgende Ablage der mehr oder weniger zarthäutigen Eier in lebendes Pflanzengewebe bezeichnet (Abb. 73), während nach COBBEN (1965) die freie Eiablage ein plesiomorphes Merkmal darstellt.

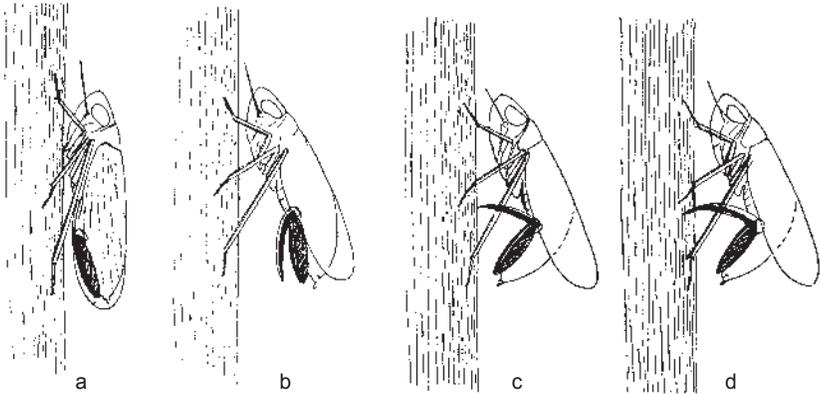


Abb. 73: *Mocystia crocea* (Cicadellidae), Phasen beim Einbohren des Ovipositors in das Pflanzengewebe. a, b – Anheben des Abdomens aus der zur Unterlage parallelen Stellung; b, c – Ausklappen des Ovipositors, Valvenpaare 1 und 2 betasten Blattfläche; d – Valvenpaare 1 und 2 beginnen mit Einstich, Valvenpaar 2 dringt alternierend stechend und sägend in das Gewebe vor, Valvenpaar 1 wird passiv nachgeschoben. Anschließend erfolgt die Ablage eines Eies (nicht gezeichnet). Nach MÜLLER 1941.

Im Pflanzengewebe herrschen hohe relative Luftfeuchtigkeiten und die Eier sind nicht nur vor ungünstigen Witterungseinflüssen, sondern auch vor tierischen Feinden weitgehend geschützt. (Abb. 74a, b).

Dies schließt nicht aus, dass es Einmietern (Inquilinen) wie Schildläusen und Käfern gelingt, sich in Eischlitzen der Zikaden aufzuhalten oder anzusiedeln (RUSSELL & STOETZEL 1991).

Verbreitet ist die Bodenablage, gewöhnlich in der Nähe einer Wirtspflanze. Modifikationen des als »Stichsägetypus« bezeichneten und dafür benutzten Ovipositors ergeben sich z.B. durch eine stärkere Sklerotisierung, die ein Einbohren in verholzte Gewebe ermöglicht oder durch die Umwandlung in ein »greifbaggerartiges« Organ, mit dem Erdpartikel aufgenommen und, mit Sekreten der akzessorischen Drüsen vermischt, auf die abgelegten Eier geklebt werden (Tab. 2 und Abb. 74).

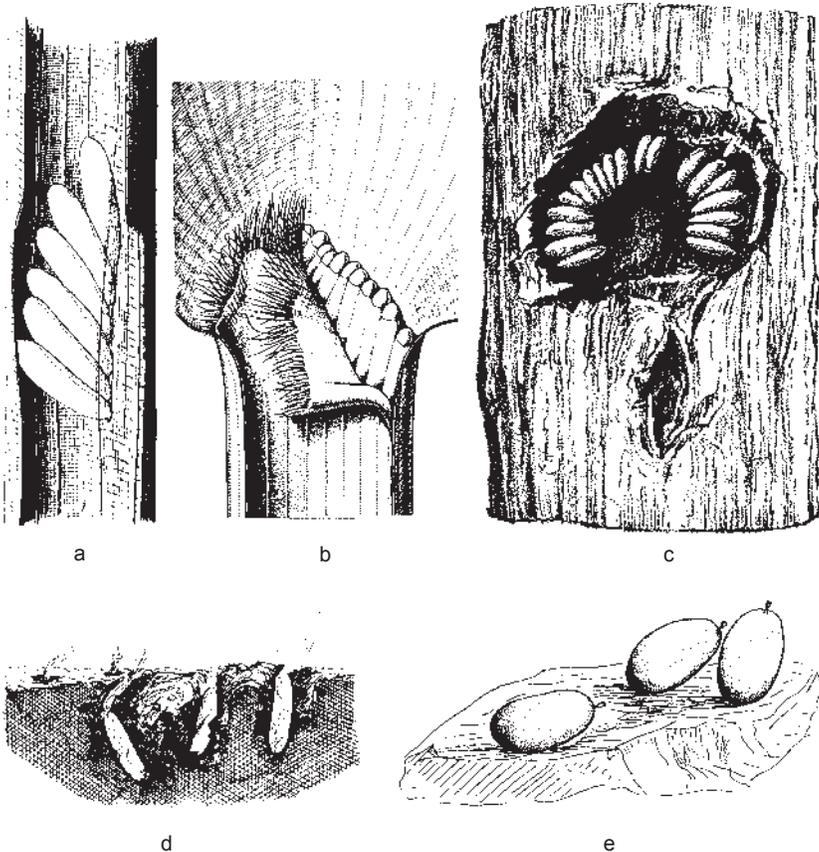


Abb. 74: Eigelege von a – *Cicadella viridis* (Cicadellidae) in einen Binsstengel. Nach MÜLLER 1941; b – *Chloriona smaragdula* (Delphacidae) in den Blattgrund von *Phragmites communis*, Haarkranz z.T. zur Seite geklappt. Nach STRÜBING 1960; c – *Stictoccephala bisonia* (Membracidae) unten ungestörter Einstichschlitz in Obstbaumrinde von außen, darüber freigelegte Eikammer mit den beiden in Halbkreisen geordneten Gelegen. Nach MÜLLER 1972; d – Eier von *Cixius nervosus* (Cixiidae) im Boden, Eier mit Wachsschöpfen. Nach MÜLLER 1941; e – Eier von *Tettigometra atra* (Tettigometridae) auf einem Muschelkalkstück. Nach MÜLLER 1941.

Wenn ein Ei, Eigelege bzw. eine Einstichstelle mit Eihüllensekreten versehen ist, so handelt es sich hierbei um verschiedene lackartig erstarrende Sekrete der akzessorischen Drüsen bzw. Oviduktdrüsen des weiblichen Genitalsystems (z.B. bei hochevolvierten Taxa der Delphacidae) oder um Wachse, die von den Wachsdrüsen der lateralen Valvula (= 3. V.) sezerniert und auf den Eiern bzw. Einstichen abgestreift werden (s. Farbtafel 2 unten und 4 unten). Die Zusammensetzung der Eihüllensekrete ist kaum be-

kannt. Bei *Enchenopa binotata* (Membracidae) bestehen sie z.B. aus Lipiden und Proteinen, sie dienen u.a. als Frostschutz bei überwinterten Eigelagen. Außerdem sind sie für ablagebereite Weibchen dieser Membracide so attraktiv, dass sie zur Ablage ihrer Eier an Ästen, auf denen sich bereits Eiablagesekrete anderer Weibchen befinden, stimuliert werden. Die Folgen sind Aggregationen zahlreicher Larven, die als Honigtaulieferanten für Ameisen sehr anziehend sind und als Trophobiosepartner bevorzugt werden (WOOD & PATTON 1971, WOOD 1982a, b, WOOD & GUTTMAN 1982). Auch Schaum, dessen Grundsubstanz von der unpaaren und langgestreckten, medianen akzessorischen Drüse und nicht von den Malpighischen Gefäßen produziert wird (z.B. bei Aphrophoridae, Cercopidae) dient als Eihüllensekret. Es verlässt ungeschäumt den Drüsenporus und erhält erst durch die Tätigkeit der Valven des achten Abdominalsegments seine schaumige Konsistenz. Dieses Schaumsubstrat erstarrt innerhalb von zwei Minuten (BRAASCH 1960). Sekretmassen, die Ootheken aufbauen (z.B. bei Aetalionidae) geben weitere Beispiele für die Vielfalt des Eiablageverhaltens. Einige Cicadellidae benutzen auch Brochosomen (s. S. 123ff.) als Eibedeckung bzw. Eischutzhüllen. Dabei handelt es sich um spezialisierte Brochosomen, die in besonderen Bereichen der Malpighischen Gefäße erzeugt werden. Diese langgestreckten Formen (brochosomes-for-eggs) werden von den Weibchen als Pellets über den Anus abgegeben, mit spezialisierten Setae der metathorakalen Tibien abgenommen, auf modifiziert behaarte Bereiche der Vorderflügel deponiert und nach der Eiablage über dem Gelege abgestreift. Dieser puderförmige, hydrophobe Überzug bedeckt die Eier, die sich entweder unter der Blattepidermis befinden oder frei oberhalb derselben abgelegt wurden. Da aussagekräftige experimentelle Befunde fehlen, spekuliert man, ob solche, immer noch rätselhaften Brochosomen die Eier vor Austrocknung schützen, Honigtau abweisen, sie gegen ultraviolette Strahlen abschirmen, einen Schutz gegen Prädatoren, Parasitoide und Pilzbefall bieten, oder ob sie auch antibakteriell wirken usw. (RAKITOV 2004, AZEVEDO-FILHO & CARVALHO 2005, RAKITOV 2005).

Neben solchen Brutfürsorgemaßnahmen, die dem Schutz der Nachkommen dienen und vorsorglich vor und während der Eiablage getroffen werden, sind auch Verhaltensweisen zu nennen, bei denen die Gelege und Larven vom weiblichen Elternteil bewacht oder von mutualistischen Hymenopteren (meist Ameisen) betreut und geschützt werden (s. Kap. 6.3.5). Als Brutfürsorge bezeichnet man in diesem Zusammenhang nur das Verhalten im Zeitraum bis zur Unterbringung der Eier, die darauf folgende Betreuungszeit wird Brutpflege genannt.



Farbtafel 8

(oben): Paarungsstellung der Blutzikade *Cercopis vulnerata* (Cercopidae). Foto: H. STRÜMPEL.

(unten): *Penthicides nigropunctata* (Fulgoridae), NO-Indien, Schreckstellung. Foto: M. LENZ.