

Embryonalentwicklung, Dormanz und Überwinterung von *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851), des Vektors des Weizenverzwergungsvirus (Hemiptera, Cicadellidae, Deltocephalinae)

Werner Witsack¹ und Binari Manurung²

Abstract: Embryonic development, dormancy and hibernation of *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851) (Hemiptera, Cicadomorpha), the vector of Wheat dwarf virus (WDV). – We made laboratory and field studies of the biology of the leafhopper *Psammotettix alienus*, with reference to its role as a vector of Wheat dwarf virus (WDV). Under laboratory conditions the average duration of embryonic development was 18.3 days. Seven stages of embryonic development could be distinguished. Before oviposition, egg dormancy is induced by short day conditions in late summer and autumn, and embryonic development stops before attaining catatrepsis. Dormancy is terminated by low temperature. The influence of photoperiod on the termination was not significant. Therefore, dormancy in *P. alienus* must be classified as eudiapause. Under field conditions, termination of eudiapause takes place in January or February, but embryonic development is then further impeded by low temperature (thermic quiescence). Catatrepsis takes place in spring, and earliest hatching of nymphs was observed at the end of April.

Keywords: Auchenorrhyncha, leafhopper, Wheat dwarf virus, WDV, embryonic development, dormancy, hibernation, diapause

1. Einleitung

Als einziger Vektor des Weizenverzwergungs-Virus (*Wheat dwarf virus*, WDV) gilt derzeit die Zwergzikade *Psammotettix alienus* Dhlb. (Vacke 1962; Lindsten *et al.* 1970; Bisztray & Gáborjányi 1989; Lindsten & Vacke 1991; Lapierre *et al.* 1991; Lindsten & Lindsten 1993; Mehner *et al.* 2003). Im Freiland können bis zu 79 % der Tiere das Virus enthalten und übertragen (Mehner *et al.* 2002; Manurung *et al.* 2004), wodurch in den letzten Jahren verschiedene Getreide wie Wintergerste und Winterweizen (aber auch Triticale und Hafer) lokal stark geschädigt wurden. Charakteristisch für die erkrankten Pflanzen sind ausgeprägter Zwergwuchs und Vergilbung, was in der Regel zum Absterben im Verlauf des Winters und Frühjahres und damit zu teilweise hohen Ertragsverlusten führen kann.

Das Weizenverzwergungs-Virus wurde in Deutschland erstmals im Jahre 1990 gefunden (Huth & Schnee 1993; Huth 1994, 2000), in Sachsen-Anhalt erst im Jahre 1995 (Mehner *et al.* 1999, 2000). Dort befällt es überwiegend Wintergerste, während Winterweizen nur bei Fröhsaat höhere Infektionsraten aufweisen kann (Mehner *et al.* 1999, 2000,

¹ Fachbereich Biologie, Institut für Zoologie, Martin-Luther-Universität, Hoher Weg 4, D-06120 Halle/Saale, witsack@zoologie.uni-halle.de

² State University of Medan (UNIMED), Dept. of Biology-FMIPA, Medan-Estate, North-Sumatra, Indonesia-20221

2003). Über die Biologie und Ökologie von *P. alienus* existierten bisher nur unzureichende Kenntnisse (Guglielmino & Virla 1997). Durch die eigenen Untersuchungen konnten Ergebnisse zur Populationsökologie und Entwicklungsbiologie zusammengetragen werden (Manurung & Witsack 2000; Manurung *et al.* 2000a, 2000b, 2001, 2002, 2005). Offen geblieben sind bisher aber Fragen zur Überwinterung und insbesondere zu der Überwinterungsdormanz dieser Art. Dabei bestimmt gerade diese saisonale Phase maßgeblich die Populationsdynamik und Phänologie von Zikaden (Witsack 1985, 1989, 2002). Die Schwerpunkte der Untersuchungen leiteten sich von den zahlreichen noch offenen Problemen der Überwinterung (Überwinterungsstadium, Form, Induktion und Termination der Dormanz, Dormanztyp, Dormanzbeendigung im Frühjahr) von *P. alienus* ab.

2. Material und Methoden

2.1. Stammzucht der Zikaden

Um für die Laboruntersuchungen ständig eine ausreichende Zahl von Versuchstieren zur Verfügung zu haben, wurden Stammzuchten von *P. alienus* etabliert. Auf diese Weise war für die Versuche stets Material gleicher Herkunft vorhanden. Die Haltung erfolgte als Röhren- bzw. Zylinderzucht (Müller 1973; Witsack 1985; Schöpke 1996), d.h. die Zikaden wurden an Gerstekeimlingen (*Hordeum vulgare* L., Sorte Marinka und Theresia) gezüchtet. Diese waren in Blumentöpfen herangezogen worden und von mit Gaze verschlossenen Glaszylindern umgeben. Als Ausgangsmaterial dienten Tiere von Wintergerstenfeldern im Gebiet von Micheln (Kreis Köthen) (für die Versuche zur Entwicklungsbiologie) und von Zscherben (westlich von Halle/Saale) (insbesondere für die Dormanzversuche).

Die Zikadenzucht erfolgte bei Raumtemperatur unter Langtagbedingungen (18L/6D, ca. 20°C, 35 bis 60% rF, Lichtintensität ca. 1200 lux). Unter diesen Verhältnissen konnten die Zikaden ganzjährig gehalten und bis zu 6 Generationen pro Jahr erreicht werden (Manurung & Witsack 2000). Für die Versuche notwendige Freilandbedingungen wurden im Institutsgelände in Halle-Kröllwitz realisiert.

2.2. Laboruntersuchungen zur Embryonalentwicklung

Aus den Stammzuchten wurden ♀♀ mit reifen Eiern auf Wintergerstenpflanzen angesetzt, die im Zeitraum von 4 Stunden abgelegten Eier unter dem Stereomikroskop aus dem Pflanzengewebe mit einer Pinzette herauspräpariert und danach in Blockschälchen mit abgekochtem und danach abgekühltem Leitungswasser übergeführt. Die Versuche wurden im Klimaschrank (Rubart Apparate GmbH, Typ 3001) bei +20°C und unter Langtagbedingungen (18L/6D) durchgeführt. Die Kontrolle der embryonalen Entwicklung erfolgte (je nach Notwendigkeit täglich bis wöchentlich oder bei Dormanzeiern in noch längeren Abständen) mit dem Stereomikroskop bei einer 20- bis 80-fachen Vergrößerung. Zur besseren Sichtbarmachung der Eier kam schräges Durchlicht zur Anwendung. Die Festlegung der verschiedenen Entwicklungsstadien erfolgte in Anlehnung an Sander *et al.* (1985) und Schöpke (1994, 1996) wobei morphologische und topologische Merkmale des sich entwickelnden Eies Berücksichtigung fanden. Als Kriterien dienten Lage und Form des Embryos und seiner Organe, der Endosymbionten bzw. der Myzotome im Ei sowie der Zustand des Dotters und die Merkmale der Eihülle. Die Dauer eines jeden Entwicklungsstadiums wurde an 40 Einzeleiern festgestellt und dafür der Mittelwert, die Standardabweichung und die Variationsbreite berechnet.

2.3. Untersuchungen zur Eidormanz

Die Untersuchungen zum Beginn und zur Beendigung der Eidormanz von *P. alienus* erfolgten in den Wintern 2000/2001 und 2001/2002 in Anlehnung an die von Witsack (1971, 1973, 1985, 1991) beschriebene Methode. Adulte Tiere wurden auf Getreidefeldern bei Zscherben von August bis Oktober/November in Abständen von etwa zwei Wochen gefangen, dann auf Wintergerste im 3- bis 4-Blattstadium in Gazekäfigen angesetzt und für zwei Wochen zur Eiablage im Freiland gehalten. Danach wurden die abgelegten Eier unter dem Stereomikroskop aus dem Pflanzengewebe herauspräpariert und in Blockschälchen mit abgekochtem Leitungswasser überführt. Während ein Teil der Eier (je nach Eiablageintensität ca. 25 bis 205 Eier je Probe) Freilandbedingungen ausgesetzt blieb, wurde der zweite Teil im Klimaschrank bei 20°C und Langtag (18L/ 6D) gehalten. Die Embryonalentwicklung der im Freiland bzw. im Labor gehaltenen Eier wurde zunächst bis 30 Tage nach Versuchsbeginn beobachtet. Als Kriterium für eine Eidormanz diente der Stand der Embryogenese nach diesem Zeitraum. Stagnierte die Entwicklung des Embryos vor der Ausrollung, d.h. zwischen Anatrepsis (Invagination) und Katatrepsis (Ausrollung), so wurde dies als Hinweis auf Dormanz gewertet (vgl. Witsack 1985).

Die Entwicklung der im Freiland aufbewahrten Eier wurde bis Mai 2001 verfolgt, um das Ende der Dormanz zu bestimmen. Als Kriterium hierfür diente der Anteil der jeweils bis zum Kontrolltermin festgestellten mindestens ausgerollten Embryonen (vgl. Witsack 1985). Für die Einschätzung des Dormanzbeginns und des Anteils produzierter Dormanzeier eignet sich die Berechnung der Dormanz-Eirate DR (vgl. Witsack 1985, 1991):

$$DR (\%) = \frac{DEX100}{DE + SE}$$

Dabei bedeuten: DE = Anzahl der Dormanzeier, SE = Anzahl der Subitaneier (nach Ausrollung der Embryonen). Zur Beurteilung des Termins der Beendigung der embryonalen Dormanz DB diente die Ausrollungsrate der Eier (in %) zur Zeit t (vgl. Witsack 1985):

$$DB (\%) t = \frac{aEt \times 100}{aE + DEe}$$

Es bedeuten: aEt = Summe der zur Zeit t ausgerollten Embryonen, $aE + DEe$ = Summe aller bis zum Versuchende ausgerollten und noch intakten Dormanzeier. Bei der Berechnung der Dormanzzeiraten sowie der Dormanzbeendigungsraten fanden die während der Versuchszeit abgestorbenen Eier keine Berücksichtigung. Die speziellen Versuchsbedingungen zu den Dormanz-Versuchen sind im Kap. 3.5 und 3.6 dargestellt.

3. Ergebnisse

3.1. Zum Verlauf der subitanen Embryonalentwicklung

Darstellungen der Embryonalentwicklung liegen für verschiedene Zikadenarten vor (z.B. Müller 1951; Sander 1959; Witsack 1971, 1973, 1985; Sander *et al.* 1985; Schöpke 1994, 1996), nicht aber für *Psammotettix alienus*. Auf der methodischen Basis dieser Arbeiten führen die eigenen Untersuchungen zur Embryonalentwicklung von *P. alienus*.

Die frisch abgelegten Eier ähneln stark denen anderer Zwergzikadenarten, z.B. *Empoasca pteridis* (Dhlab.) (Wais 1989). Sie sind schlank ellipsenförmig und etwa 1 mm lang. Der vordere Eipol besitzt eine abgestumpfte Spitze, der hintere erscheint abgerundet. Frisch abgelegte Eier besitzen zunächst eine cremeweiße Farbe, im Verlauf der Embryogenese verfärben sie sich gelblich. Lichtmikroskopisch lassen sich 7 Stadien der Entwicklung unterscheiden (vgl. Abb. 1), die bei Manurung *et al.* (2001) genauer beschrieben worden sind.

Demnach können in der ersten Phase bis zur Vollendung der Einrollung (Anatrepsis) drei Stadien (1 bis 3) unterschieden werden. Die Anatrepsis ist bei Subitaneiern etwa am 4. Tag nach der Eiablage mit der S-förmigen Einrollung des Keimstreifens in das Ei-Innere abgeschlossen. In der zweiten Phase (Stadium 4 bis 5) der subitanen Entwicklung erfolgt die Schwellung des Eies und die weitere Differenzierung des Embryos. Diese Phase endet kurz vor der Ausrollung (Katatrepsis) etwa 8 - 9 Tage nach der Eiablage. Das Ei wird durch die Wasseraufnahme sehr prall, und Schlüpfspalt und Augenflecken werden sichtbar. Es folgt als dritte Phase der Prozess der Ausrollung (Katatrepsis), der mit einer komplizierten Bewegung des Embryos verbunden ist. Er sorgt dafür, dass der Kopf vom hinteren zum vorderen Eipol verlagert wird (zwischen Stadium 5 und 6). Die weitere Differenzierung führt in der 4. Phase (Stadium 6 und 7) u.a. zur Entwicklung der segmentierten Extremitätenanlagen und des Mundkegels. Die einzelnen Ommatidien werden sichtbar. Nach ca. 18 Tagen verlässt die Junglarve die Eihülle durch den Schlüpfspalt.

Das Alter der 7 Entwicklungsstadien von Subitaneiern unter Laborbedingungen (20 °C und Langtag 18L/6D) ist Tab. 1 zu entnehmen. Die Abgrenzung der einzelnen Stadien gestaltete sich nicht immer als unproblematisch, da es sich um sehr dynamische Entwicklungsprozesse handelt und fließende Übergänge vorhanden sind.

Die Gesamtdauer der subitanen Embryonalentwicklung von der Ablage des Eies bis zum Schlüpfen des ersten Larvenstadiums ($n = 201$ Eier) betrug unter Laborbedingungen (20°C, Langtag 18L/6D) insgesamt 18.3 Tage ($V = 16$ bis 24 Tage, $s = 1.5$).

3.2. Nachweis der embryonalen Überwinterung in Wintergerste

Nach Angaben in der Literatur (z.B. Schiemenz *et al.* 1996; Nickel 2003) sowie eigenen phänologischen Untersuchungen war von einer Überwinterung von *P. alienus* im Eistadium auszugehen, obwohl Überwinterungseier bisher im Freiland wohl noch nicht gefunden worden sind.

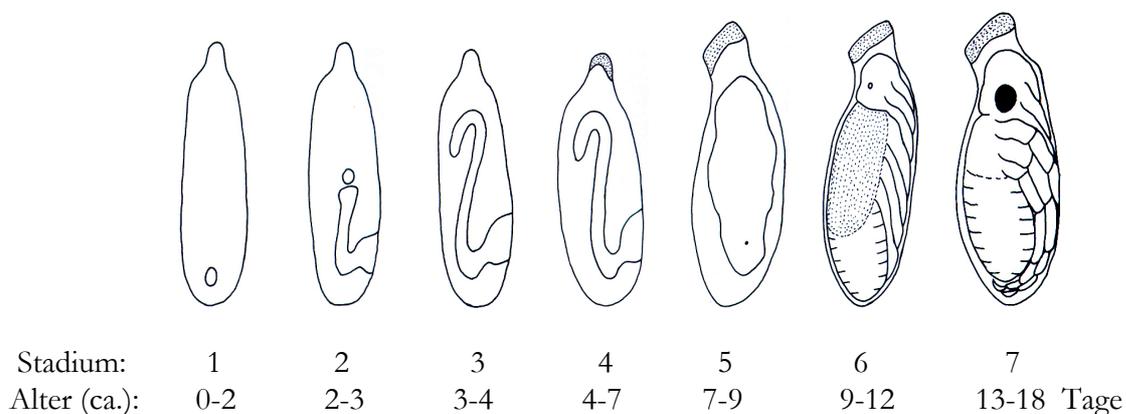


Abb. 1: Schematische Darstellung der Embryonalstadien von *Psammotettix alienus* und ihr Alter (in Tagen, nach der Eiablage) bei subitaner Entwicklung (s.a. Manurung *et al.* 2002, 2005)

Tab. 1: Alter der Embryonen von *Psammotettix alienus* (n = 40) nach der Eiablage zum Zeitpunkt des Erreichens der einzelnen Entwicklungsphasen bei Subitanentwicklung (20°C und Langtag 18L/6D) (\bar{x} = Mittelwert, V = Min.-Max., s = Standardabweichung), * = Erreichen des Blastodermstadiums

Entwicklungsphase	Alter in Tagen		
	\bar{x}	V	s
I	1.1*	0-2	0.3
II	2.1	2-3	0.4
III	3.1	3-4	0.3
IV	4.3	4-7	0.7
V	8.2	7-9	0.5
VI	10.3	9-12	0.7
VII	14.2	13-18	1.2

Eigene intensive Suchen im Winter erbrachten keine Funde von Larven oder Imagines. Adulte *P. alienus* kamen auf den untersuchten Getreidefeldern im Jahre 1999 bis November, in den Jahren 2000 und 2001 sogar bis in den Dezember hinein vor. Larven waren auf den Neuansaatn im Herbst dagegen überhaupt nicht mehr zu beobachten (vgl. Manurung *et al.* 2005). Im November und Dezember handelte es sich ausschließlich um ♀♀, da die ♂♂ generell früher absterben. Der Anteil eiertragender ♀♀ stieg im Herbst in Neuansaatn von Wintergerste an, erreichte im Oktober fast 90% und erhöhte sich im November auf 95% bis 100% (vgl. Manurung *et al.* 2005). Dies spricht für eine Eiablage im Herbst, die experimentell nun zu bestätigen ist. Da im Frühjahr anfangs nur Junglarven und erst später Altlarven und Imagines auf den untersuchten Getreidefeldern gefunden wurden, war eine Überwinterung im Eistadium also zu vermuten.

Um den Beweis für eine Eiüberwinterung im Freiland zu erbringen, wurden zunächst Wintergetreidepflanzen aus dem Freiland auf Eier untersucht, eine visuelle Suche unter dem Mikroskop blieb aber erfolglos. Daher wurden Wintergerstepflanzen von den Untersuchungsflächen westlich von Halle/Saale bei Freist und Zscherben im Dezember 2000 sowie im März und April 2001 unter Laborbedingungen (Langtag: 18L/6D, 20°C) gebracht (in Anlehnung an Witsack 1985). Zu Beginn der Untersuchung wurden zunächst in mehreren Kontrollen alle Arthropoden abgelesen und entfernt, um Verluste der später schlüpfenden Zikadenlarven durch Raubarthropoden zu verhindern und eventuell Larval- oder Imaginalüberwinterer zu finden. Derartige Entwicklungsstadien von *P. alienus* traten jedoch nicht auf. Alle später ausschüpfenden Zikadenlarven wurden herausgefangen, im Labor bis zur Imago aufgezogen und determiniert. Die Ergebnisse (siehe Tab. 2) zeigen eindeutig, dass *P. alienus* im Freiland auf Wintergetreide im Eistadium überwintert. Da auch bei zahlreichen anderen Winter-Kontrollen im Freiland trotz intensiver Nachsuche weder Larven noch Imagines nachgewiesen wurden, ist von einer ausschließlichen Eiüberwinterung auszugehen.

3.3. Beginn der Eidormanz im Freiland

Um eine Eiüberwinterung auch experimentell zu bestätigen und den Verlauf einer möglichen Eidormanz aufzuhellen, wurden im August der Jahre 2000 und 2001 auf der Kontrollfläche bei Zscherben adulte Tiere gefangen, an Gerstenpflanzen gesetzt, im Garten des Institutes gehalten (vgl. Kap. 2.3) und der Verlauf der Eiablage kontrolliert. Ein Teil

der gewonnen Eier kam in das Labor unter Langtagsbedingungen (18L/6D, 20°C), der andere Teil verblieb im Freiland.

Aus ähnlichen Untersuchungen an anderen Zikadenarten (vgl. Witsack 1971, 1973, 1985) ist bekannt, dass bei embryonalen Überwinterungsdormanzen die Entwicklung auch vor der Ausrollung stagniert. Es kann daher bei *P. alienus* ein ähnliches Stadium embryonaler Dormanz angenommen werden. Entwickeln sich Eier also bei optimalen Haltungsbedingungen nach der Eiablage (LT 18L/6D, 20°C) nicht über Stadium 5 hinaus und wird die Ausrollung (Katatrepsis) in einem Zeitraum von ca. 30 Tagen nicht vollzogen, so können sie als Dormanzeier betrachtet werden.

Die Ergebnisse der Untersuchungen vom Jahre 2000 zeigten, dass von den Mitte bis Ende August abgelegten Eier im Freiland etwa 80% mindestens das Stadium der Ausrollung erreichten (vgl. Abb. 2) und größtenteils danach auch schlüpften. Etwa 20% der Eier entwickelten sich maximal bis zum Stadium 4 bis 5 (vgl. Abb. 1), verblieben also offenbar in Dormanz.

Bei den Ende August bis Anfang September abgelegten Eiern stieg der Dormanzanteil bis auf 93% an. Die ab der zweiten Septemberwoche bis November abgelegten Eier blieben im Freiland zu 100% in Dormanz. Die unter Laborbedingungen gehaltenen Eier entwickelten sich in Abhängigkeit vom Ablagezeitraum sehr unterschiedlich (Abb. 2). Alle bis zum 09.10.2000 abgelegten Eier verhielten sich ähnlich wie die im Freiland etablierten und verblieben größtenteils in Dormanz, während die von Mitte Oktober bis Mitte November abgelegten hingegen einen deutlich geringeren Dormanzeffekt zeigten. Als Grund dafür wäre eine terminierende Wirkung der Kühle auf die Eier und/oder möglicherweise auch bereits auf die Oozyten im Freiland anzunehmen.

Ähnliche Ergebnisse liegen vom Jahre 2001 vor. Bei den in der ersten bis dritten Augustwoche abgelegten Eier betrug die Ausrollungsrate im Freiland ca. 98 bzw. 96%, d.h. der Dormanzanteil nur ca. 2 bis 4% (Abb. 3). Von der vierten Augustwoche stieg der Dormanzanteil auf ca. 33% an und erreichte ab der ersten Septemberwoche 100%. Auch von den unter Laborbedingungen gehaltenen Eiern wurden ähnliche Resultate wie im Vorjahr erhalten. Bei den von August bis Anfang Oktober abgelegten sank zunächst der Anteil der ausgerollten (subitanen) Eier, um dann Mitte Oktober wieder anzusteigen. Auch hier wäre als mögliche Ursache die terminierende Wirkung der einsetzenden Kühle auf die im Freiland ablegenden ♀♀ bzw. abgelegten Eier im Oktober zu nennen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die ab Mitte August abgelegten Eier unter Freilandbedingungen bereits teilweise, die ab Anfang September abgelegten dann vollständig in Dormanz verblieben. Da sich auch die Ende August im Freiland abgelegten, jedoch unter Laborbedingungen (20°C, Langtag 18L/6D) gehaltenen Eier nicht weiterentwickelten, kann eine thermische Quieszenz als Dormanz ausgeschlossen werden. Naheliegend wäre also die Annahme einer durch die Photoperiode (Kurztag) induzierten Dormanz, was allerdings durch entsprechende Experimente noch belegt werden müsste.

Tab. 2: Nachweis einer embryonalen Überwinterung von *Psammotettix alienus* auf Wintergerste

Datum der Probeentnahme	Entnahmeort	Geschlüpfte Imagines (♂,♀)
06.12.2000	Freist (Saalkreis)	2 (0,2)
15.03.2001	Zscherben (Saalkreis)	3 (1,2)
17.04.2001	Zscherben (Saalkreis)	3 (2,1)

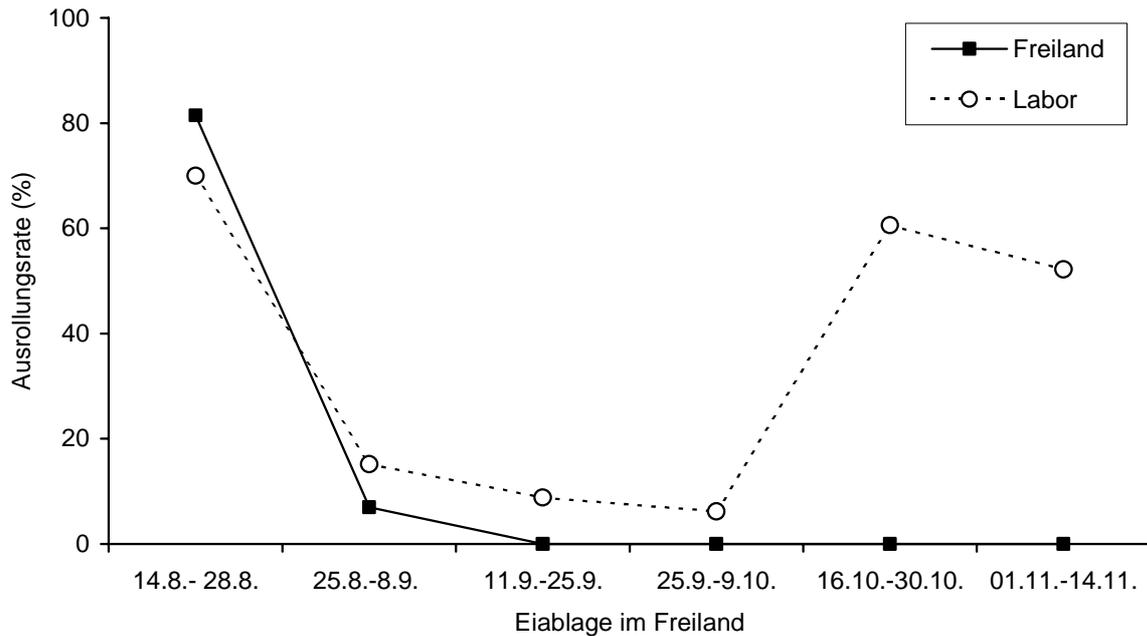


Abb. 2: Ausrollungsrate von Eiern von *Psammotettix alienus* aus Freilandablagen nach einem Monat Lagerung unter Freiland- oder Laborbedingungen (20°C, 18L/6D) im Jahre 2000

3.4. Beendigung der Dormanz im Freiland

Um den Verlauf der Beendigung der Eidormanz im Frühjahr zu verfolgen, wurden im Herbst 2000 abgelegte Dormanzeier unter Freilandbedingungen überwintert und regelmäßig untersucht. Der Verlauf der Ausrollung (als Kriterium der Dormanzbeendigung) und des Schlupfes ist in Abb. 4 zusammengefasst. Eine detaillierte Darstellung der Ergebnisse für die Ausrollung und den Schlupf der Individuen der einzelnen Ablagen enthält Tab. 3. Im Winter abgestorbene Eier wurden dabei nicht berücksichtigt.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Ausrollung der Eier, die relativ früh (zwischen 25.08. und 08.09.2000) abgelegt wurden, bereits Anfang April (mit einer Ausrollungsrate von 17,9%, $n = 39$) begann (Tab. 3). Bei den späteren Eiablagen verzögerte sich die Ausrollung. Ihr Anteil stieg bei den nachfolgenden Eiablagen bis Ende April/Anfang Mai auf 100% an. Die ersten Larven schlüpfen bei der ersten Ablage bereits Ende April (12,8%). Auch der Schlupf der Larven aus dem Ei verzögerte sich bei einem Teil der späteren Ablagen. Bis zum 18.5.2001 hatten jedoch alle Larven die Eihülle verlassen. Der durchschnittliche Verlauf der Ausrollung und des Schlupfes aller Ablagen ist in Abb. 4 dargestellt. Es wird eine größere individuelle Schwankungsbreite sowohl der Ausrollung als auch des Schlupfes aus dem Ei von bis zu drei Wochen deutlich.

3.5. Experimentelle Untersuchungen zur Induktion der Eidormanz

Da eine photoperiodische Induktion der Dormanz nahe lag, wurden drei Versuchsserien zum Einfluss von Kurztagsbedingungen auf die Induktion der Eidormanz durchgeführt. Eine komplette Anzucht der Imagines unter Kurztagsbedingungen scheiterte mehrfach wegen Mortalität aus bisher unbekanntem Gründen. Deshalb wurden die folgenden drei Varianten mit unter Langtag aufgezogenen ♀♀ geprüft (vgl. auch Tab. 4): Versuch 1: Haltung konstant unter Langtagsbedingungen (18L/6D) und 20°C; Versuch 2: Haltung

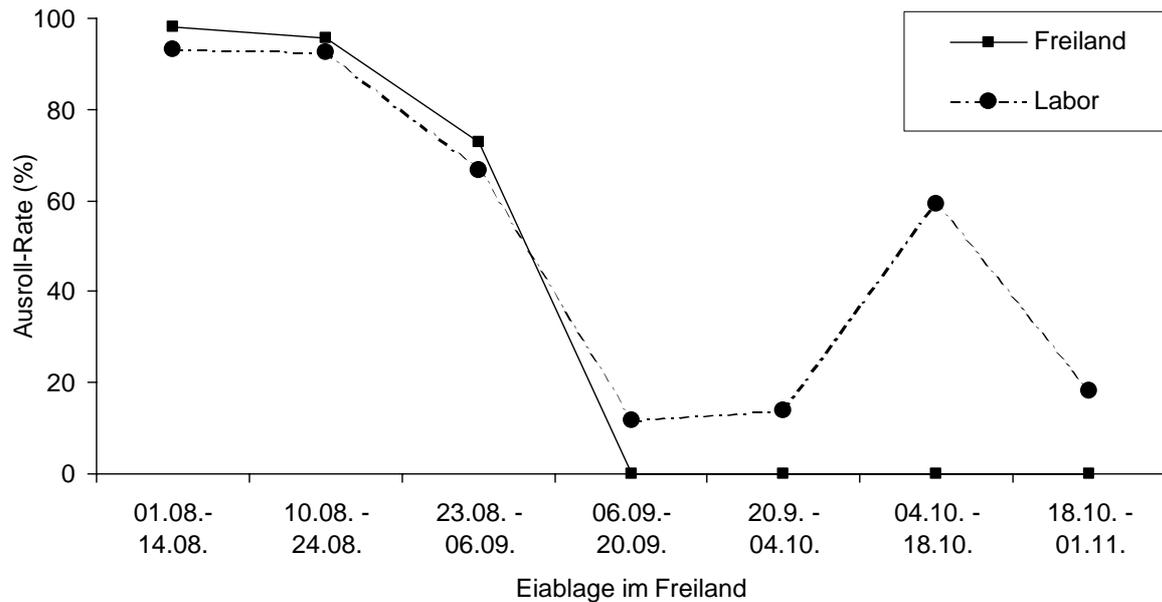


Abb. 3: Ausrollung von Eiern von *Psammotettix alienus* aus Freilandablagen nach einem Monat Lagerung unter Freiland- oder Laborbedingungen (20°C, 18L/6D) im Jahre 2001

für 34 Tage unter Kurztagsbedingungen (8L/16D) bei 20°C und Versuch 3: Haltung für 14 Tage unter Kurztag, danach bis zum 34. Tage Langtag bei 20°C.

Versuch 1 (unter Langtag) bot ideale Bedingungen für Subitanentwicklung. Die Versuche 2 und 3 unterschieden sich in der unterschiedlich langen Darbietung von Kurztagsbedingungen. Alle ♀♀ aus dem Versuch 3 wurden zunächst 14 Tage unter Kurztags, anschließend wieder unter Langtagsbedingungen gehalten. Dadurch sollte geprüft werden, ob eine Restitution der Subitaneiproduktion nach Kurztag im wieder wirkenden Langtag möglich ist. Es standen also für die weiteren Untersuchungen Eiablagen vom 1. bis 14.,

Tab. 3: Verlauf der Dormanzbeendigung der Eier von *Psammotettix alienus* unter Freilandbedingungen in 2001 (Ablage: Herbst 2000)

Eiablage (2000)	n*	Ausrollungsrate (%)						Schlupfrate (%)				
		28.3. 2001	04.4. 2001	10.4. 2001	18.4. 2001	25.4. 2001	30.4. 2001	30.4. 2001	03.5. 2001	07.5. 2001	11.5. 2001	18.5. 2001
25.08.- 08.09	39	0	17.9	89.7	97.4	100	100	12.8	51.3	74.4	97.4	100
11.09.- 25.09.	25	0	4.0	24.0	36.0	60.0	100	0	12.0	28.0	76.0	100
25.09.- 15.10.	17	0	0	41.1	58.8	76.5	88.2	0	60.0	73.3	100	100
16.10.- 30.10.	46	0	0	30.4	60.9	100	100	0	30.4	60.9	100	100
01.11.- 14.11.	24	0	0	16.7	50.0	76.2	90.5	0	19.1	61.9	100	100
Gesamt	151	0	5.3	38.4	64.9	87.2	97.2	3.4	34.2	60.3	95.2	100

* Anzahl Ende März 2001 noch unversehrter Eier

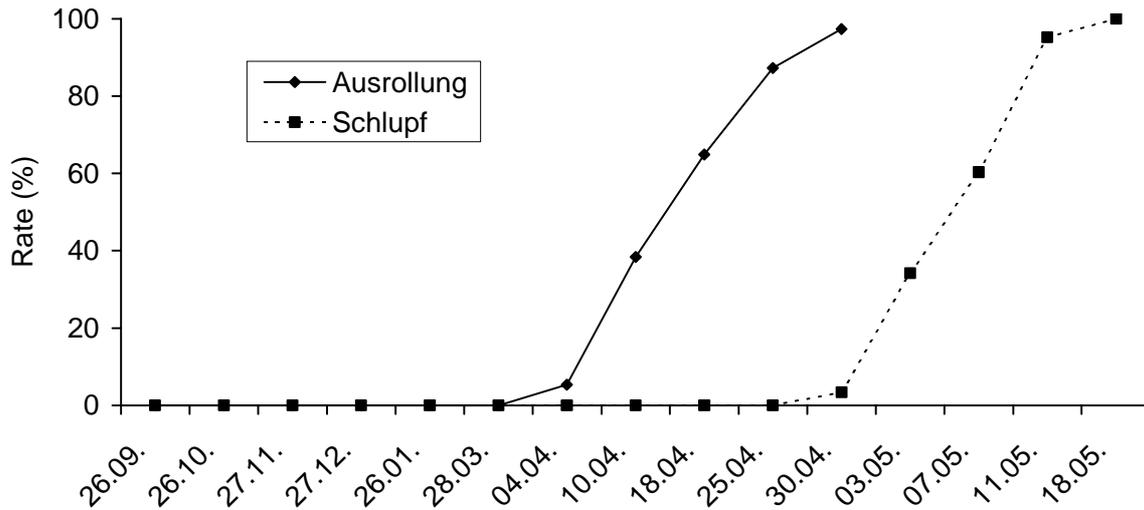


Abb. 4: Ausrollung und Schlupf (Dormanzbeendigung, in Summenprozent) der Eier von *Psammotettix alienus* unter Freilandbedingungen im Winterhalbjahr 2000/2001 (n = 151)

vom 15. bis 24. Tag und vom 25. bis 34. Tag zur Verfügung. Die Ergebnisse der Versuche zur Induktion der Eidormanz über die Photoperiode – gemessen an der Ausrollung des Embryos – sind für die jeweiligen Ablagen in Abb. 5 dargestellt.

Der Anteil der unter kontinuierlichen Langtagsbedingungen abgelegten und nicht zur Entwicklung gekommenen Dormanzeier war mit Werten zwischen 4.0 und 8.9% gering (Versuch 1). Ein solch niedriger Anteil an Dormanzeiern wurde auch teilweise bei anderen Zikadenarten unter Langtagsbedingungen (offenbar als polymorphistische Erscheinung des Dormanzphänomens) beobachtet (vgl. Witsack 1985).

Die unter Kurztag abgelegten Eier zeigten, in Abhängigkeit von der Wirkungsdauer dieser Bedingungen, einen deutlich höheren Anteil an Dormanz. Bei einer vierzehntägigen Kurztagshaltung (Versuche 2 und 3, erste Ablage) wurde eine leichte Erhöhung auf 13.8 bzw. 16.1% nachgewiesen. Nach einer längeren Haltung unter Kurztag (Versuch 2) nahm die Dormanz deutlich zu. Bei 15 bis 24 Tagen erreichte sie 73.7% und nach 25 bis 34 Tagen fast 92.6%. Damit ist Kurztag als Induktionsfaktor für die Eidormanz eindeutig nachgewiesen. Der Anteil der Dormanzeier scheint direkt von der Dauer der Kurztagsbehandlung abhängig zu sein. Der Versuch 3 (zur Prüfung einer möglichen Restitution der Subitan-Eiproduktion) zeigte, dass die nur 14 Tage unter Kurztagsbedingungen und da-

Tab. 4: Bedingungen und Anzahl der Eier (n) der Versuche 1 bis 3 zum Einfluss der Photoperiode (Kurztag 8L/16D) auf die Induktion der Eidormanz von *Psammotettix alienus*

Haltungsbedingungen	Photoperiodebedingungen (Tag nach Versuchsbeginn)		
	1. bis 14. Tag	15. bis 24. Tag	25. bis 34. Tag
Versuch 1: LT 18L/6D	LT 18L/6D (n= 75)	LT 18L/6D (n= 123)	LT 18L/6D (n= 73)
Versuch 2: KT 8L/16D	KT 8L/16D (n= 124)	KT 8L/16D (n= 38)	KT 8L/16D (n= 27)
Versuch 3: 1. bis 14. Tag KT, 15. bis 34. Tag LT	KT 8L/16D (n= 116)	LT 18L/6D (n= 40)	LT 18L/6D (n= 67)

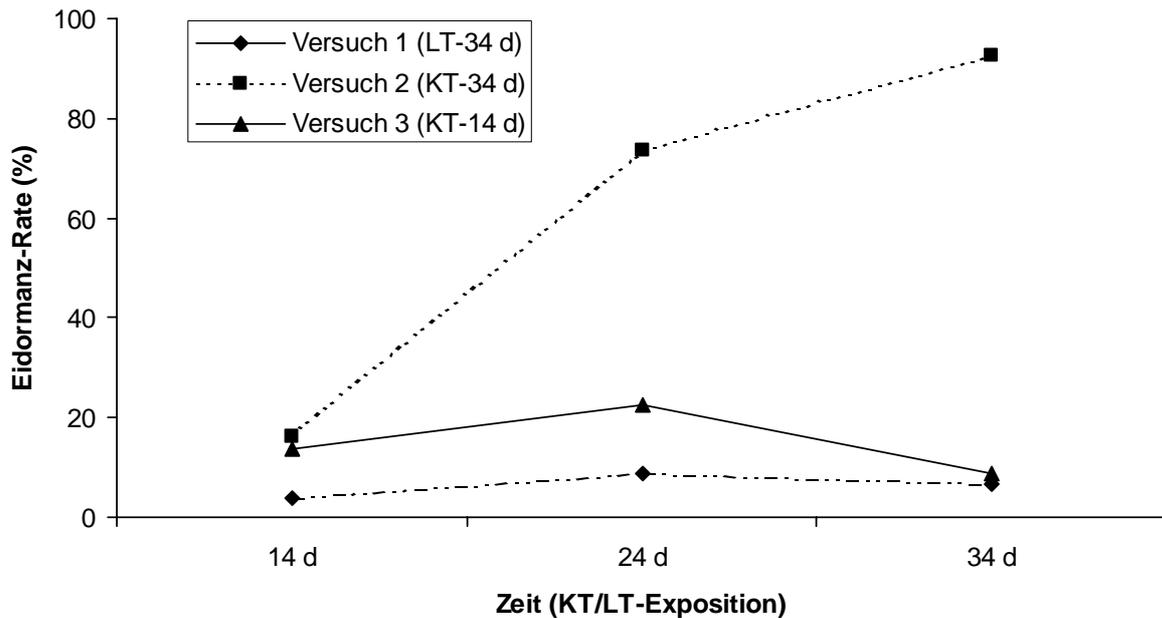


Abb. 5: Einfluss der Photoperiode (Kurztag/Langtag) auf die Induktion der Eidormanz von *Psammotettix alienus* unter Laborbedingungen (Versuchsdesign und Individuenzahl s. Tab. 4)

nach wieder unter Langtag gehaltenen Tiere in den ersten zwei Wochen, ähnlich wie die Tiere im Versuch 2, mit einem Dormanzanteil von 13.8% einen deutlich höheren Wert als die unter Dauerlangtag gehaltenen Tiere (Versuch 1) aufwiesen. Nach der Rückkehr der Tiere unter Langtagsbedingungen stieg bei den Ablagen vom 15. bis 24. Tag der Dormanzanteil noch deutlich auf 22.5% an. Dieser Verzögerungseffekt wurde bereits bei anderen Zikadenarten nachgewiesen (vgl. Witsack 1985). Der vermutete Restitutions-effekt wird jedoch 10 - 20 Tage nach der Umstellung auf Langtag durch den Abfall der Dormanz-Eirate auf 8.9% deutlich sichtbar.

Die Versuche zeigen, dass durch Kurztagsbedingungen, denen die ♀♀ ausgesetzt waren, eine embryonale Dormanz induziert wird. Dabei verursacht der Kurztag nicht sofort die Umstellung von Nondormanz auf Dormanz, sondern zeitlich deutlich verzögert. Auch eine Restitution der Nondormanzentwicklung durch die Umstellung von Kurztag auf Langtag (vgl. Versuch 3) ist möglich. Dieses Phänomen einer verzögerten Induktion durch Kurztag und einer Restitution bei erneuter Langtagsbehandlung ist für andere Zikaden bereits nachgewiesen worden (vgl. Witsack 1985) und für einen Teil der photoperiodisch induzierten Eudiapausen von Zikaden offenbar typisch.

3.6. Experimentelle Untersuchungen zur Termination der Eidormanz

Bei vergleichbaren Embryondormanzen anderer Zikadenarten, z.B. bei *Macrosteles sexnotatus* (Fall.), *Elymana sulphurella* (Zett.), *Jassargus obtusivalvis* (Kbm.), *Arthaldens pascuellus* (Fall.), erfolgt die Termination durch Kühle im Bereich von 0 bis 10°C (vgl. Witsack 1985, 2002). Ein solcher Effekt war auch bei *P. alienus* zu erwarten und zu prüfen.

Die Produktion von Dormanzeiern im Labor (unter Kurztag) bereitete wegen der hohen Mortalität der Tiere relativ große Schwierigkeiten, und es musste deshalb auf herbstliche Freilandablagen zurückgegriffen werden. Adulte Zikaden wurden Ende September 2001 im Freiland (Untersuchungsfläche bei Zscherben) gefangen und unter Freilandbe-

dingungen für jeweils drei Tage auf neue Wintergerste im dritten bis vierten Blattstadium zur Eiablage gebracht. Unter diesen Freilandbedingungen werden Dormanzeier produziert (vgl. Kap. 3.3). Die in jeweils einem Dreitageszeitraum abgelegten Eier wurden unter dem Stereomikroskop aus dem Pflanzengewebe herauspräpariert und danach in Blockschälchen mit abgekochtem Leitungswasser übergeführt. Es kamen Eier gleicher Herkunft, Ablagezeit und Ablagebedingungen für die experimentelle Prüfung des Einflusses der Kühle und Photoperiode zur Verwendung.

3.6.1. Einfluss der Temperatur

Eudiapausen werden im Freiland durch den spätsommerlichen und herbstlichen Kurztag induziert und durch die winterliche Kühle terminiert (vgl. Witsack 1985, 2002). Es lag deshalb nahe, bei dieser durch Kurztag induzierbaren Dormanz eine Eudiapause anzunehmen, was durch den terminierbaren Einfluss durch Kühle zu bestätigen wäre.

Die unter Freilandbedingungen im Herbst erhaltenen Dormanzeier (s.o.) kamen unter Kühlebedingungen (+7°C im Kühlschrank), die unterschiedlich lange (14, 28, 56 oder 84 Tage, Kontrolle: ohne Kühlebehandlung) andauerten. Die verschiedenen Versuchsvarianten starteten jeweils zweimal (a- und b-Probe) mit 30 Eiern (entspricht 60 Eier für jede Behandlungsvariante). Nach der Kühlebehandlung wurde die Embryogenese im Klimaschrank bei 20°C und unter Langtag zur Ermittlung der Postdormanzentwicklung verfolgt. Die regelmäßige Kontrolle der Embryonalentwicklung gestattete es, aus diesen Daten die Zeit bis zur Erreichung einer Ausrollungsrate von 50% und 90% zu berechnen (Tab. 5), wobei wiederum die Ausrollung als Kriterium zur Beurteilung der Termination der Eidormanz galt. Der H-Test nach Kruskal-Wallis diente der Bewertung des Einflusses der Dauer der Kühlebehandlung auf die Termination der Eidormanz (Zar 1999).

Die Ergebnisse zeigen, dass sich die Entwicklungszeit danach (unter Wärme und Langtagsbedingungen) bis zur Ausrollung von 50 bzw. 90% der insgesamt ausgerollten Embryonen deutlich verkürzte (vgl. Tab. 5 und Abb. 6). Damit ist Kühle als terminierender Faktor dieser Dormanz anzunehmen. Durch den H-Test nach Kruskal-Wallis wurde der signifikante Einfluss der Dauer der Kühlebehandlung auf die Termination der Eidormanz von *P. alienus* bestätigt ($H\text{-}Vers = 8.7$; $P < 0.01$).

Andererseits wurde festgestellt, dass sich bei längerer Wärmehaltung ohne Kühlewirkung ein Teil der Embryonen weiterentwickeln kann. Auch dieser sogenannte quieszente Effekt ist bei anderen Zikadenarten bereits nachgewiesen (vgl. Witsack 1985).

Tab. 5: Einfluss der Dauer einer Kühlebehandlung bei +7°C unter Langtag (18L/6D) auf die Termination der Eidormanz von *Psammotettix alienus* beider Versuchsp parallelen (a- und b-Probe, jeweils $n = 30$, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung) (Parameter: Anzahl der Tage bis zur Ausrollung von 50% bzw. 90% der Embryonen)

Kühlebehandlung (Tage)	Tage bis zur Ausrollung von							
	50 %				90 %			
	a	b	\bar{x}	s	a	b	\bar{x}	s
0	56	60	58.0	2.8	94	101	97.5	4.9
14	46	45	45.5	0.7	77	76	76.5	0.7
28	11	13	12.0	1.4	36	31	33.5	3.5
56	8	9	8.5	0.7	27	30	28.5	2.1
84	5	6	5.5	0.7	7	7	7.0	0

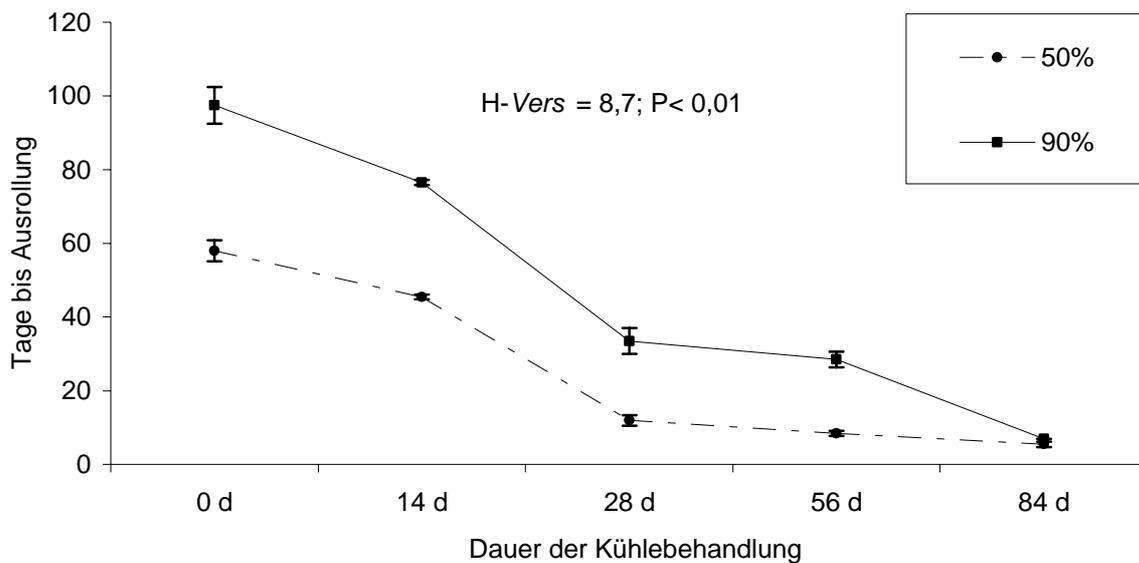


Abb. 6: Einfluss einer Kühlebehandlung (+7°C) auf die Dauer der Termination bzw. Postdormanz der Eier von *Psammotettix alienus* (Parameter: Anzahl der Tage bis zur Ausrollung von 50% bzw. 90% der Embryonen, jeweils $n = 2 \times 30$)

3.6.2. Einfluss der Photoperiode

Um die Photoperiode (Kurztag) als möglichen Einflussfaktor für diese Embryonal-dormanz zu bestätigen oder auszuschließen, wurden in einem weiteren Versuch jeweils 30 Eier von Eiablagen aus dem Freiland vom Oktober 2001 unter Kurztags- (8L/16D) bzw. Langtagsbedingungen (18L/6D) bei einer Temperatur von 20°C im Klimaschrank aufbewahrt und die Eientwicklung bis zum 30. Tag kontrolliert. Anhand der Ausrollungsrate konnte die Wirkung der Photoperiode auf die Termination der Eidormanz (vgl. auch Witsack 1985) beurteilt werden (vgl. Tab. 6). Zur Überprüfung der Ergebnisse diente der t-Test (Zar 1999).

Die Daten zeigten, dass die Unterschiede der Ausrollungsraten unter Kurztags- bzw. Langtagsbedingungen sehr gering und nach dem t-Test nicht signifikant waren ($t\text{-Vers} = 0.59$; $P > 0.05$). Damit konnte der Einfluss des Kurztages als Terminationsfaktor nicht bestätigt werden.

4. Diskussion

4.1 Embryonalentwicklung

Über die Embryonalentwicklung mitteleuropäischer Zikaden berichtete Müller (1951) in vorzüglicher Form. Von einer Anzahl Arten liegen weitere Ergebnisse vor, so z.B. von *Empoasca pteridis* (Dhlb.) (Wais 1989), *Euscelis incisus* (Kbm.) (Sander 1959; Körner 1969; Witsack 1991), *Dicranotropis hamata* (Boh.) (Raatikainen & Vasarainen 1964), *Javesella pellucida* (Fabr.) (Raatikainen 1967; Schöpke 1996) und *Macrosteles sexnotatus* (Fall.) (Schöpke 1996). Über die Embryogenese von *P. alienus* fehlten aber bisher genauere Angaben. Lediglich Guglielmino & Virla (1997) haben sich mit der Entwicklungsdauer dieser Art ausführlicher beschäftigt.

Tab. 6: Die Ausrollungsraten der unter Langtag bzw. Kurztag (LT 18L/6D oder KT 8L/16D) gehaltenen Dormanzeier aus Freilandablagen von *Psammotettix alienus* nach einem Monat unter Laborbedingungen bei Temperaturen von 20°C (jeweils n = 30)

Zeit der Eiablage im Freiland	Versuchs-Nr.	Ausrollungsrate bei LT 18L/6D (%)	Ausrollungsrate bei KT 8L/16D (%)
04.10.-18.10.2001	1	56.6	53.3
16.10.-30.10.2001	2	56.6	60.0
Dsgl.	3	60.0	46.6
Dsgl.	4	53.3	46.6
Dsgl.	5	53.3	40.0
18.10.-01.11.2001	6	16.7	13.3
Dsgl.	7	16.7	10.0

Bei Zikaden können grundsätzlich zwei Typen der Embryogenese auftreten, die sich besonders durch die Vorgänge während der Katatrepsis unterscheiden (vgl. Müller 1951). Bei *Javesella pellucida* (vgl. Schöpke 1996), die dem Fulgoromorphen-Typ angehört, erfolgt in diesem Stadium nur eine einfache Ausrollung. Der Kopf verlagert sich vom hinteren zum vorderen Eipol und zieht das Ende des Embryos vom vorderen zum hinteren. Bei *Macrosteles sexnotatus* (vgl. Schöpke 1996) sowie bei *Cicadella viridis* (L.) und *Rhytidodus decimusquartus* (Schrk.) (Müller 1951) handelt es sich um den Cicadelliden-Typ. Zusätzlich zur oben beschriebenen Bewegung erfolgt hier noch eine halbe Drehung des Embryos um die Längsachse, wodurch die Vorderseite und der Rücken gegenüber dem Fulgoromorphen-Typ um 180° gedreht werden (Torsion). Für *P. alienus* wurde dieser Cicadelliden-Typ der Ausrollung festgestellt.

Die Untersuchungen zur Embryonalentwicklung zeigten die bereits durch andere Autoren beschriebene Eischwellung, d.h. die Vergrößerung des Eies gemessen an der Eilänge und -breite. Bei *P. alienus* vergrößert sich die Breite in stärkerem Umfang als die Länge (vgl. Manurung *et al.* 2001). Das entspricht etwa den Verhältnissen bei *Javesella pellucida* und *Macrosteles sexnotatus* (Schöpke 1996). Bei anderen Arten – z.B. bei *Euscelis incisus* (Witsack 1991) und *Empoasca pteridis* (Dhlb.) (Wais 1989) – nahm die Eilänge stärker zu.

Die Embryogenese der Zikaden kann auf der Grundlage morphologischer und topologischer Merkmale des Eies in verschiedene Phasen bzw. Stadien unterteilt werden. Bei *P. alienus* werden insgesamt 7 Stadien unterschieden (siehe Kap. 3.1), die sich relativ leicht morphologisch erkennen lassen. Schöpke (1996) beschrieb bei der Delphacide *Javesella pellucida* 9 Entwicklungsstadien, für die Cicadellide *Macrosteles sexnotatus* hingegen nur 6.

Die Entwicklungsdauer ist von der Temperatursumme, die sich aus dem Temperaturangebot oberhalb des Entwicklungsnullpunktes berechnen lässt, abhängig. Temperatursummen sind für die verschiedenen Arten und Entwicklungsstadien häufig unterschiedlich (Honêk & Kocourek 1990). Ist die Dauer der Entwicklungsphase einer Art bei zwei unterschiedlichen Temperaturen bekannt, so lässt sich der Entwicklungsnullpunkt berechnen (Müller 1991). Außerdem kann die Entwicklungszeit auch für andere Temperaturen rechnerisch ermittelt werden.

Nach Schöpke (1996) betrug die Dauer der Embryonalentwicklung bei 20°C bei *Javesella pellucida* 14.6, bei *Macrosteles sexnotatus* 14.1, bei *Stenocranus minutus* (F.) 21.4, bei *D. hamata* (Boh.) 16.0, bei *Euscelis lineolatus* Br. 17.2, bei *E. marocicus* Rem. 24.3 und bei *E. ormaederensis* Rem. 17.3 Tage. Eine sehr kurze embryonale Entwicklungszeit mit 12.4 Tagen

weist *Empoasca pteridis* (Dhlab.) auf (Wais 1989). Die durch die eigenen Untersuchungen festgestellte Entwicklungszeit der Eier von *P. alienus* betrug bei der gleichen Temperatur von 20°C durchschnittlich 18.3 Tage. Diese Zeit entspricht etwa der embryonalen Entwicklungsdauer der Cicadelliden *Euscelis ormaderensis* und *E. lineolatus* (vgl. Schöpke 1996).

Bei höheren Temperaturen verkürzte sich bei verschiedenen Insektenarten die Entwicklungszeit (einschließlich die der Embryonalphase) (vgl. Müller 1991). Dies wurde auch bei Zikaden nachgewiesen (vgl. Raatikainen 1967; Habib *et al.* 1972; Simonet & Pienkowski 1980; Hogg 1985). Für *P. alienus* kann die oben genannte Aussage bestätigt werden, denn die Ergebnisse der Untersuchungen von Guglielmino & Virla (1997) zeigten, dass die Embryonalentwicklungsdauer bei 27°C nur 10.7 (8 bis 15) Tage betrug.

Unter Nutzung der in den eigenen Versuchen ermittelten Entwicklungsdauer von 18.3 Tagen bei 20°C und der von Guglielmino & Virla (1997) mitgeteilten von 10.7 Tage bei 27°C errechnet sich für *P. alienus* ein Entwicklungsnullpunkt von +9.8°C für konstant gehaltene Temperaturen.

Im Freiland kann die Embryonalentwicklung von *P. alienus* u.U. mehrere Monate in Anspruch nehmen. Das gilt für die in Dormanz überwinternden Eier, die ab Ende August/Anfang September abgelegt werden. Die Embryonalentwicklung ist erst nach annähernd 8 Monaten (nach ca. 243 Tagen) Ende April/Mitte Mai beendet (vgl. Kap. 3.4).

4.2 Überwinterung und Dormanz

Zikaden können in Mitteleuropa in verschiedenen Ontogenesestadien (Ei, Larve oder Imago) überwintern (Witsack 2002). Allerdings scheint für jede Art das Überwinterungsstadium festzuliegen. Nur selten werden verschiedene Überwinterungsstadien simultan beobachtet (vgl. Witsack 1985, 2002).

Nach Literaturangaben soll *P. alienus* im Eistadium überwintern (Raatikainen 1971; Schiemenz *et al.* 1996). Bisher existieren jedoch keine exakten Befunde dafür. In der vorliegenden Arbeit gelang die Beweisführung. Aus drei im Winter entnommenen Wintergerstentpflanzen-Proben schlüpfen im Labor kleine Larven von *P. alienus*. Weiterhin gelang es, experimentell eine Eiüberwinterung von *P. alienus* in Wintergerste zu bestätigen. An dieser Wirtspflanze erfolgte also nicht nur eine Nahrungsaufnahme, sondern auch die Eiablage und Überwinterung. Da trotz intensiver Nachsuche weder überwinternde Larven noch Imagines gefunden werden konnten, scheidet bei *P. alienus* offensichtlich eine alternative Überwinterung in diesen Stadien aus.

Über das Vorkommen und die verschiedenen Formen der Eidormanz bei Zikaden berichteten z.B. Müller (1961) und Witsack (1971). Witsack (1985, 2002) ordnete die bisher bekannten Eidormanzen mitteleuropäischer Arten – *Agallia brachyptera* (Boh.), *Anacera-tagallia venosa* (Geoffr.), *Anakelisia fasciata* (Kbm.), *Arthaldens pascuellus* (Fall.), *Cicadella viridis* (L.), *Conomelus anceps* (Germ.), *Elymana sulphurella* (Zett.), *Euscelis incisus* (Kbm.), *Jassargus obtusivalvis* (Kbm.), *Macrosteles sexnotatus* (Fall.), *Mocuellus metrius* (Fl.), *Muellerianella brevipennis* (Boh.), *M. fairmairei* (Perr.), *Philaenus spumarius* (L.), *Turrutus socialis* (Fl.) – in ein System der Dormanzformen (i.S. von Müller 1970; Witsack 1981) ein.

In den eigenen Untersuchungen konnten Dormanzeier von *P. alienus* im Freiland ab Ende August/Anfang September festgestellt werden. Da zu dieser Zeit die Witterung noch relativ günstig war, die Eier sich trotzdem nicht mehr weiterentwickelten, muss es sich also um eine prospektive („vorausschauende“) Dormanz handeln (vgl. Witsack 1981, 1985, 2002; Müller 1992), denn bereits lange vor Eintritt der eigentlichen pessimalen (winterlichen) Umweltbedingung verfielen sie in Ruhe.

In der Literatur sind verschiedene Ursachen für die Induktion von Eidormanz bei Insekten beschrieben, wobei es sich hauptsächlich um abiotische Faktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit und Photoperiode handelt (Yamashita & Hasegawa 1985; Zaslavski 1988; Müller 1992; Leather *et al.* 1993). Dies trifft in gleicher Weise auch für Zikaden zu (vgl. Witsack 1971, 1973, 1985, 1991; Müller 1992; Schöpke 1996).

Als entscheidender Induktionsfaktor für eine Dormanz der Eier von *P. alienus* hat sich im Freiland die ab Ende August/Anfang September wirkende Photoperiode (Kurztag) herausgestellt. Dieser Zusammenhang konnte in den Laboruntersuchungen bestätigt werden, da ♀♀, die längere Zeit unter Kurztagsbedingungen (8L/16D) gehalten wurden, Dormanzeier produzierten (vgl. Kap. 3.5). Einen geringen modifizierenden Effekt üben offenbar auch kühle Bedingungen im Herbst aus. Ob es sich hierbei um eine Beeinflussung der Induktion oder um eine Wirkung auf die bereits beginnenden Terminationsvorgänge handelt, bleibt ungewiss. Eine rein thermisch oder hygriech induzierte Eidormanz erscheint unwahrscheinlich, da u.a. im August sowohl die Temperatur als auch Feuchtigkeit noch in einem für die Eientwicklung günstigen Bereich liegen.

Über den Einfluss der Photoperiode (in Mitteleuropa handelt es sich zumeist um den Kurztag) für die Induktion der Eidormanz bei anderen Zikadenarten (u.a. *Arthaldeus pascuellus*, *Jassargus obtusivalvis*, *Macrosteles sexnotatus*, *Muellerianella brevipennis* und *Turrutus socialis*) liegen Beobachtungen von Witsack (1971, 1985, 2002) vor.

Die kritische Photoperiode, bei der 50 % der Eier in Dormanz gehen (vgl. Witsack 1985, 2002), konnte in den eigenen Experimenten für *P. alienus* wegen der Haltungsschwierigkeiten nicht bestimmt werden. Geht man jedoch von den im August herrschenden Photoperiodebedingungen aus, dann dürfte sie in dem von Witsack (1985, 2002) für andere Zikadenarten beschriebenen Bereich liegen. So wurde dort z.B. für *M. sexnotatus* eine kritische Photoperiode von ca. 16L/8D, für *J. obtusivalvis* und *A. pascuellus* eine solche von 17L/7D nachgewiesen.

Die Induktion der Eidormanz von *P. alienus* dürfte – wie bei anderen Zikadenarten bekannt (vgl. Witsack 1985) – bereits im mütterlichen Körper in einem frühen Stadium der Oogenese stattfinden. Dafür spricht, dass das Eistadium selber nicht mehr photoperiodisch sensibel ist und ♀♀, die vom dormanzinduzierenden Kurztag in Langtag gebracht werden, noch etwa zwei Wochen Dormanzeier produzieren können.

Die Entwicklung der Dormanzeier stagniert im Stadium der Invagination. Für den regulären Ablauf der Dormanz von *P. alienus* – die Termination – ist dann offensichtlich Kühle notwendig. Je länger die Kühlebehandlung der Dormanzeier andauert, desto rascher vollzieht sich danach in Wärme (20°C) die Weiterentwicklung. Dabei kann die Intensität der Dormanz bei den einzelnen Eiern unterschiedlich sein, d.h. die Länge der notwendigen Kühleperiode zur Termination variiert individuell. Diese Vorgänge stimmen mit den an anderen Zikadenarten beobachteten Phänomenen von Eidormanz überein (vgl. Witsack 1985, 2002).

Ist die Dormanz terminiert, so kann sich die Entwicklung erst wieder bei optimalen Temperaturen (z.B. Wärme von 20°C) fortsetzen. Im Stadium der Ausrollung befindliche Eier entwickeln sich weiter, wenn nicht durch zusätzliche Kühle eine nachgeschobene thermische Quieszenz als Folgedormanz verursacht wird.

Die eigenen experimentellen Untersuchungen belegen, dass die unter Freilandbedingungen überwinterten Eier ihre Entwicklung erst im März und April fortsetzen. Ab Ende April treten dann die ersten Larven auf. Parallel dazu durchgeführte Untersuchungen verdeutlichen, dass Eier aus dem Freiland, wenn sie im Januar oder Februar in Wärme

gebracht werden (20°C, Langtag L18/D6), sich weiterentwickelten. Offensichtlich ist die photoperiodisch induzierte Dormanz bereits im Winter beendet. Danach folgt eine durch die winterliche Kühle im Freiland verursachte zweite Dormanz, eine thermisch bedingte Quieszenz. Solche sukzedane Quieszenz ist wohl für alle embryonalen Überwinterungsdormanzen in Mitteleuropa typisch (vgl. Witsack 2002).

In der Literatur wurden als Faktoren für die Aufhebung bzw. die Termination der Eidormanz von Insekten verschiedene exogene Faktoren (z.B. Temperatur, Feuchtigkeit und Chemikalien) genannt (Yamashita & Hasegawa 1985; Müller 1992; Leather *et al.* 1993). Für Zikaden scheint die Temperatur die größte Rolle zu spielen. So berichtete Witsack (1985, 2002) über deren Bedeutung (insbesondere Dauer der Kühlebehandlung sowie Tiefe der Temperatur) für die Termination der Eidormanz der Zikaden *Arthaldens pascuellus*, *Jassargus obtusivalvis*, *Macrostes sexnotatus* und *Turrutus socialis*. Über den Einfluss der Photoperiode zur Aufhebung der Eidormanz bei Zikaden in Mitteleuropa gibt es bisher kaum Hinweise. Die Photoperiode spielt als Terminationsfaktor bei Eidormanz wahrscheinlich kaum eine Rolle. Andererseits kann die Feuchtigkeit für eine hygrisch bedingte Eidormanz eine beachtliche Bedeutung haben (vgl. Witsack 1993; Schöpke 1996).

Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen zeigen, dass bereits Temperaturen von +7°C für die Termination wirksam sind und damit zur Aufhebung der Eidormanz von *P. alienus* führen können. Dies bestätigt, dass nicht unbedingt sehr tiefe Temperaturen (Frost) für die Termination notwendig sind, sondern bereits 0 bis +10°C ausreichen (vgl. Witsack 1985, 2002), ja sogar optimaler terminationswirksam sein können. Die Dauer der Kühlebehandlung beeinflusst signifikant die Aufhebung bzw. Termination der Eidormanz. Je länger die Dormanz Eier der Kühle ausgesetzt waren, desto rascher vollzog sich danach bei Raumtemperatur (20°C) die Weiterentwicklung bis zur Ausrollung und zum Schlupf der Larven.

Bezüglich der Wirkung der Induktions- und Terminationsfaktoren entsprechen die Verhältnisse von *P. alienus* etwa denen der Zikaden *Arthaldens pascuellus*, *Jassargus obtusivalvis*, *Macrostes sexnotatus* und *Turrutus socialis* (vgl. Witsack 1985).

Ausgehend von den oben genannten Angaben sind die Photoperiode (Kurztag) als Induktionsfaktor und die Temperatur (Kühle) als Terminationsfaktor bei *P. alienus* wirksam. Eine derartige Kombination von Induktions- und Terminationsfaktor hat sich für Eudiapausen als typisch herausgestellt (Witsack 1981, 1985, 2002; Müller 1992). Im System der Dormanzformen kann sie als embryonale Eudiapause angesprochen werden.

Prospektive („vorausschauende“) Dormanzen wie die Eudiapause und Parapause haben – gegenüber den konsekutiven Dormanzen wie Quieszenz und Oligopause (die durch pessimale Faktoren wie z.B. Kühle direkt verursacht werden) – den Vorteil einer besseren ökologisch-physiologischen Adaptation an die winterlichen Bedingungen und sorgen damit für eine hohe Überlebenschance. Die besondere ökologische Bedeutung der Eudiapause besteht darin, dass sie diese hohe Überlebenschance mit der Möglichkeit einer variablen Generationenzahl kombiniert (vgl. Witsack 2002). Die ebenfalls prospektive Dormanzform der Parapause ermöglicht dagegen durch ihren obligatorischen Eintritt nur Monovoltinismus.

Die Variabilität der Generationenzahl trifft für *P. alienus* unter bestimmten Bedingungen zu. In den Feldkulturen von Sachsen-Anhalt entwickeln sich gewöhnlich nur zwei Generation pro Jahr. In witterungsmäßig günstigen Jahren und an wärmebegünstigten Standorten kann sich aber offenbar eine dritte Generation dann bilden, wenn die ♀♀ der zweiten noch deutlich vor Ende August mit der Eiablage beginnen, also noch Subitaneier

produzieren, aus denen bald darauf noch Larven schlüpfen können. Die Möglichkeit von drei Generationen pro Jahr unter Freilandbedingungen konnte in Sachsen-Anhalt durch ein Freilandexperiment bestätigt (Manurung & Witsack, unveröff.) und für das Jahr 2000 für einen Acker-Standort wahrscheinlich gemacht werden (vgl. Manurung *et al.* 2005). In dem Freilandexperiment erschienen aus den überwinterten Eiern die Imagines der ersten Generation in der vierten Maiwoche, die Imagines der zweiten Ende Juli (konnten also noch Subitaneier erzeugen) und die der dritten in der zweiten Oktoberwoche. Für das klimatisch begünstigte Norditalien konnten ebenfalls drei Generationen von *P. alienus* nachgewiesen werden (Conti & Vidano 1988; vgl. auch Guglielmino & Virla 1997).

Das *Wheat dwarf virus* wird von allen Larvenstadien und den Imagines übertragen (Mehner *et al.* 2003), nachdem sie das WDV vorher über die Nahrung aufgenommen haben. Obwohl die Eier das Virus offenbar nicht enthalten, sind die embryonalen Dormanzmechanismen für die WDV-Verbreitung doch von Bedeutung. Einerseits wird dadurch eine effektive Absicherung der Überwinterung im Eistadium und damit ein hoher Anteil im Frühjahr schlüpfender Larven gewährleistet, die bald nach dem ersten Saugen das WDV übertragen können. Andererseits ermöglichen die Dormanzmechanismen durch zwei bis drei Generationen pro Jahr eine große Dynamik und Populationsdichte des Vektors im Laufe des Jahres und somit vielfache Übertragungsmöglichkeiten.

Danksagung:

Für Diskussionen und andere Unterstützungen möchten wir Prof. Dr. E. Fuchs, Dr. M. Grüntzing, Dr. S. Mehner und Frau Strecker (alle Halle/Saale) herzlich danken.

5. Zusammenfassung

Es wurden Freiland- und Laboruntersuchungen zur Biologie der Zwergzikade *Psammotettix alienus* durchgeführt, auch im Hinblick auf ihre Bedeutung als Vektor des Weizenverzweigungs-Virus (WDV). Die Embryonalentwicklung verlief bei 20°C und Langtagsbedingungen (18L/6D) subitan und dauerte durchschnittlich 18.3 Tage. Sieben Embryonalstadien konnten morphologisch unterschieden werden. Die Eidormanz wird durch die Photoperiode (Kurztag) im Spätsommer und Herbst induziert; ab Ende August/Anfang September werden von den ♀♀ Dormanzeier abgelegt. Die embryonale Entwicklung stagniert im Stadium der Invagination. Die Termination der Dormanz erfolgt durch Kühle. Unterschiedliche Photoperioden (Kurz-/Langtag) beeinflussten die Aufhebung der Dormanz hingegen nicht. Wegen der photoperiodischen Induktion und thermischen Termination ist diese embryonale Überwinterungsdormanz als Eudiapause einzuordnen. Im Freiland findet eine Termination bereits im Januar/Februar statt, durch eine nachgeschaltete kühlebedingte Quieszenz wird die Entwicklung im Freiland aber bis zum Ansteigen der Temperaturen im Frühjahr verzögert. Ausrollung der Embryonen konnte ab Anfang April und Schlupf der ersten Larven ab Ende April festgestellt werden.

6. Literatur

- Bisztray G., Gáborjányi R. 1989. Isolation and characterisation of Wheat dwarf virus found for the first time in Hungary. – J. Plant. Dis. Protect. 96: 449-454.
- Conti M., Vidano C. 1988. Auchenorrhynchi e trasmissione di agenti fitopatogeni in Italia. – Atti Giornata Fitopatol. 3: 27-50.

- Guglielmino A., Virla E.G. 1997. Postembryonic development and biology of *Psammotettix alienus* (Dahlbom) (Homoptera, Cicadellidae) under laboratory conditions. – Boll. Zool. agr. Bachic. Ser. II, 29(1): 65-80.
- Habib A., Badawi A., Herakly F. 1972. Biological studies on certain species of leafhoppers (Hemiptera, Cicadellidae) in Egypt. – Z. ang. Ent. 71: 172-178.
- Hogg D.B. 1985. Potato leafhopper (Homoptera, Cicadellidae) immature development, life tables and population dynamics under fluctuating temperature regimes. – Environ. Entomol. 14: 349-355.
- Honěk A., Kocourek F. 1990. Temperature and development time in insects: A general relationship between thermal constants. – Zool. Jb. Syst. 117: 401-439.
- Huth W. 1994. Weizenverzwergung - bisher übersehen? – Pflanzenschutz-Praxis 4: 37-39.
- Huth W. 2000. Viruses of Gramineae in Germany - a short overview. – J. Plant. Dis. Protect. 107: 406-414.
- Huth W., Schnee H. 1993. Verzwergung im Getreide jetzt auch durch Zikaden. – Top. Agrar 10: 54-56.
- Körner H.K. 1969. Die embryonale Entwicklung der symbiontenführenden Organe von *Euscelis plebejus* Fall. (Homoptera-Cicadina). – Oecologia 2: 319-346.
- Lapierre H., Cousin M.T., Giustina W.D., Moreau J.P., Khogali J.P., Roux J., Gelie B., Ollier E. 1991. Agent pathogene et vecteur-description, biologie, interactions. – Phytoma - La Defense des Vegetaux 432: 26-28.
- Leather S.R., Walters K.F.A., Bale J.S. 1993. The ecology of insect overwintering. – Cambridge University Press, Cambridge. 255 pp.
- Lindsten K., Vacke J., Gerhardson B. 1970. A preliminary report on the cereal virus diseases new to Sweden spread by *Macrosteles* and *Psammotettix* leafhoppers. – Meddn. St. Vaxtssk. Anst. 14: 285-297.
- Lindsten K., Lindsten B. 1993. Occurrence and transmission of Wheat dwarf virus (WDV) in France. – A.N.P.P. Third Int. Conf. on Pests in Agriculture, 7-9 December 1993, Montpellier, France, pp. 41-48.
- Manurung B., Witsack B. 2000. Zur Entwicklungsbiologie und Populationsdynamik des Virusvektors *Psammotettix alienus* (Dahlb.). (Auchenorrhyncha) in Getreidefeldern. – DGaE Nachrichten 14: 79.
- Manurung B., Witsack W., Fuchs E. 2000a. Vorläufige Ergebnisse zur Biologie und Ökologie (Populationsdynamik) der Zikade *Psammotettix alienus* Dahlb. (Homoptera, Auchenorrhyncha). – Phytomedizin 2: 55-56.
- Manurung B., Witsack W., Mehner S., Grüntzig M., Fuchs E. 2000b. Vorläufige Ergebnisse zur Populationsdynamik der Zikade *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851) (Homoptera, Auchenorrhyncha), einem Vektor für Wheat dwarf virus. – Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtschaft. 376: 557.
- Manurung B., Witsack W., Fuchs E., Mehner S. 2001. Zur Embryonal- und Larvalentwicklung der Zikade *Psammotettix alienus* (Dahlbom, 1851) (Hemiptera, Auchenorrhyncha). – Beitr. Zikadenkde. 4: 49-58.
- Manurung B., Witsack W., Mehner S., Grüntzig M., Fuchs E. 2002. Untersuchungen zur Populationsdynamik und Generationsfolge des Virusvektors *Psammotettix alienus* Dahlb. (Hemiptera, Auchenorrhyncha) in Getreidefeldern. – Phytomedizin 2: 34-35.
- Manurung B., Witsack W., Mehner S., Grüntzig M., Fuchs E. 2004. The epidemiology of Wheat dwarf virus in relation to occurrence of the leafhopper *Psammotettix alienus* in Middle-Germany. – Virus Research 100: 109-113.
- Manurung B., Witsack W., Mehner S., Grüntzig M., Fuchs E. 2005. Studies on biology and population dynamics of the leafhopper *Psammotettix alienus* Dahlb. (Homoptera: Auchenorrhyncha) as vector of Wheat dwarf virus (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany. – J. Plant Dis. Prot. 112: 497-507.

- Mehner S., Grüntzig M., Manurung B., Fuchs E. 1999. Zum Vorkommen des Wheat dwarf virus (WDV) in Sachsen-Anhalt. – *Phytoprotektion* 3: 67-68.
- Mehner S., Manurung B., Grüntzig M., Witsack W., Fuchs E. 2000. Zur Ökologie des Wheat dwarf virus (WDV) in Sachsen-Anhalt. – *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtschaft.* 376: 319.
- Mehner S., Manurung B., Schmidt D., Grüntzig M., Witsack W., Fuchs E. 2002. Population dynamics of the leafhopper *Psammotettix alienus* Dahlb. and two-year investigations into the occurrence of Wheat dwarf virus (WDV) in crops of winter barley located in the Middle Germany Dry Region, Germany. – *Plant Protect. Sci.* 38: 370-374.
- Mehner S., Manurung B., Grüntzig M., Habekuss A., Witsack W., Fuchs E. 2003. Investigation into the ecology of the *Wheat dwarf virus* (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany. – *J. Plant Dis. Prot.* 110: 313-323.
- Müller H.J. 1951. Über das Schlüpfen der Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha) aus dem Ei. 2. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden. – *Zoologica* 103: 1-41.
- Müller H.J. 1961. Erster Nachweis einer Eidiapause bei den Jassiden *Euscelis plebejus* Fall. und *lineolatus* Brullé (Homoptera, Auchenorrhyncha). – *Z. ang. Ent.* 48: 233-241.
- Müller H.J. 1970. Formen der Dormanz bei Insekten. – *Nova acta Leopoldina N.F.* 35: 7-27.
- Müller H.J. 1973. Erfahrungen bei der Haltung und Aufzucht von Zikaden (Homoptera: Auchenorrhyncha) für ökologische Untersuchungen. – *Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Mat.-Nat. R.* 22(3/4): 643-665.
- Müller H.J. 1991. Ökologie. – Gustav Fischer, Jena. 415 pp.
- Müller H.J. 1992. Dormanz bei Arthropoden. – Gustav Fischer, Jena. 289 pp.
- Nickel H. 2003. The leafhoppers and planthoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha): Patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects. – Goecke & Evers, Pensoft, Sofia – Moscow. 460 pp.
- Raatikainen M. 1967. Bionomics, enemies and population dynamics of *Javesella pellucida* (F.) (Homoptera, Delphacidae). – *Ann. Agri. Fenniae* 6, Suppl. 2: 1-149.
- Raatikainen M., Vasarainen A. 1964. Biology of *Dicranotropis hamata* (Boh.) (Homoptera, Araeopidae). – *Ann. Agri. Fenniae* 3: 311-323.
- Raatikainen M., Vasarainen A. 1971. Comparison of leafhopper fauna in cereals. – *Ann. Agri. Fenniae* 10: 119-124.
- Sander K. 1959. Analyse des ooplasmatischen Reaktionsystems von *Euscelis plebejus* Fall. (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen. I. Mitteilung: Die Differenzierungsleistungen vorderer und hinterer Eiteile. – *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* 151: 430-497.
- Sander K., Gutzeit H.O., Jäckle H. 1985. Insect embryogenesis: Morphology, physiology, genetical and molecular aspects. – In: Kerkut, G.A und Gilbert (Ed.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, Vol. 1: Embryogenesis and reproduction. – Pergamon Press, Oxford: 319-385.
- Schöpke H. 1994. Untersuchungen zur Embryonalentwicklung der Zikaden *Javesella pellucida* (Fabricius, 1794) (Delphacidae) und *Macrosteles sexnotatus* (Fallen, 1806) (Cicadellidae). – *Mitteilungen der 1. Auchenorrhyncha-Tagung 23.09 bis 25.09.1994, Halle/Saale. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, pp. 61-74.
- Schöpke H. 1996. Untersuchungen zur Autökologie von Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha) unter besonderer Berücksichtigung des Wasserangebotes im Verlauf der Embryogenese. – *Dissertation, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*. 113 pp.
- Schiemanz H., Emmrich R., Witsack W. 1996. Beiträge zur Insektenfauna Ostdeutschlands: Homoptera-Auchenorrhyncha (Cicadina) (Insecta), Teil IV: Unterfamilie Deltocephalinae. – *Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkd.* 20: 153-258.
- Simonet D.E., Pienkowski R.L. 1980. Temperature effect on development and morphometrics of the potato leafhopper. – *Environ. Entomol.* 9: 798-800.

- Vacke J. 1962. Some new findings on Wheat dwarf virus. – Proc. 5th Conf. Czechoslovak Pl. Virologists, 24.05-27.05.1962, Prag (CSSR), pp. 331-334.
- Wais A. 1989. Biologie und Ernährung von Zwergzikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha) an Kartoffeln und deren Fähigkeit zur Übertragung des Kartoffel-Y-Virus (PVY). – Dissertation Universität Göttingen. 83 pp.
- Witsack W. 1971. Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanzformen von Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha). I. Zur Form und Induktion der Embryonaldormanz von *Muellerianella brevipennis* (Boheman) (Delphacidae). – Zool. Jb. Syst. 98: 316-340.
- Witsack W. 1973. Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanzformen von Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha). II. Zur Ovarial-Parapause und obligatorischen Embryonal-Diapause von *Philaenus spumarius* (L.) (Aphrophoridae). – Zool. Jb. Syst. 100: 517-562.
- Witsack W. 1981. Zum weiteren Ausbau des ökologischen Systems der Dormanzformen. – Zool. Jb. Syst. 108: 502-518.
- Witsack W. 1985. Dormanzformen bei Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha) und ihre ökologische Bedeutung. – Zool. Jb. Syst. 112: 71-139, 141-183.
- Witsack W. 1989. Bedeutung der Dormanz für die saisonale Einnischung von Zikaden. – Verh. IX. Symp. Entomofaun. Mitteleur. 1986 Gotha, Dresden 1989, pp. 386-389.
- Witsack W. 1991. Simultane Embryonaldormanzen bei *Euscelis incisus* (Kbm.) (Homoptera, Auchenorrhyncha) als populationsökologische Mehrfachabsicherung für das Überleben im Winter. – Zool. Jb. Syst. 118: 287-307.
- Witsack W. 1993. Hygric (osmotic) dormancy of the embryos in *Euscelis incisus* (Kbm.) (Homoptera, Auchenorrhyncha) - a possibility to survive adverse hygric conditions. – Proc. 8. Auchenorrhyncha Congr., Delphi, 9-13 Aug. 1993, pp. 58-59.
- Witsack W. 2002. Dormanzformen mitteleuropäischer Zikaden. – *Denisia* 04: 471-482.
- Yamashita O., Hasegawa K. 1985. Embryonic diapause. In: Kerkut G.A. (ed.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Vol. 1: Embryogenesis and reproduction. – Pergamon, Oxford. pp. 407-434.
- Zaslavski V.A. 1988. *Insect development, photoperiodic and temperature control*. – Springer, Berlin. 187 pp.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis* (4th ed.). – Prentice Hall Int., Upper Saddle River, New Jersey. 663 pp.