

This material may be protected by
copyright law (Title 17 U.S. Code).

Zur Phylogenie der Gattung *Javesella* FENNAH 1963 = *Weidnerianella* WAGNER 1963 (Homoptera, Delphacidae)¹⁾

WILHELM WAGNER, Hamburg²⁾

(Mit 7 Abbildungen im Text)

Der Penis der mitteleuropäischen *Javesella*-Arten zeigt in seiner Gestalt eine auffallende Verschiedenheit (Abb. 1). Es soll untersucht werden, ob sich diese Vielgestaltigkeit aus der Phylogenese der Arten erklären läßt.

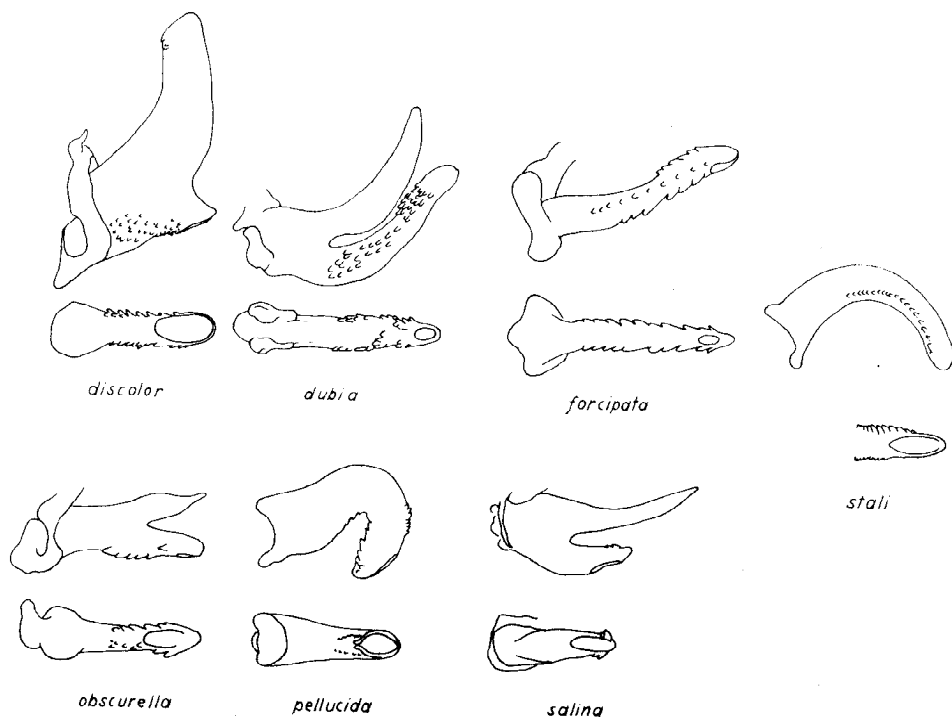


Abb. 1 Penisformen der mitteleuropäischen *Javesella*-Arten. Obere Figur: Penis lateral gesehen. Untere Figur: Penis ventral gesehen.

¹⁾ Herrn Prof. K. v. HAFNER zu seinem 70. Geburtstag gewidmet.

²⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. h. c. WILHELM WAGNER, Hamburg 63, Farnstraße 36.

Die dynamisch-taxionomische Bearbeitung der Delphacidae (WAGNER 1963 a) führte zu dem Schluß, daß die Megamelinae abzuleiten sind von den Stenocraninae, diese wiederum von den Kelisiinae. Der entscheidende Trend für die Kladogenese der Megamelinae war die Verkürzung des Körpers, die offenbar zusammenhängt mit dem Leben im Rasen, und eine Fortbewegung zwischen den Halmen erleichtert. Bei den Kelisiinae und den Stenocraninae ist der Körper noch sehr lang. Bei den Megamelinae setzt ein Trend zur Verkürzung des Körpers ein. Mit diesem Trend laufen mehrere andere parallel, die eine Verkürzung des Genitalsegments bewirken:

1. Verkürzung des Analsegments
2. Verkürzung der Griffel
3. Anlegen der ursprünglich waagrecht nach hinten gerichteten Griffel an das Genitalsegment
4. Verkürzung des Analsegments
5. Verkürzung des Penis
6. Verkürzung der Legescheide

Bei den Cixiidae, von denen die Familie der Delphacidae abzuleiten ist, liegt der Penis in einer Theka untergebracht und trägt am Ende einen beweglichen Endteil, der am distalen Ende der Theka aufsitzt. Im Laufe der Phylogenese degeneriert der Endteil. So entstehen in den unteren anagenetischen Stufen Formen mit einem Penis, der noch relativ lang ist, aber keinen oder nur einen stark degenerierten Endteil (Abb. 2: *Kelisia monoceros* RIBAUT) hat und auch nur eine degenerierte Theka. Auch die Reste dieser Theka können unter Umständen noch die Steuerung des Penis übernehmen (Abb. 2, *Kelisia monoceros* RIBAUT und *Stenocranus major* KIRSCHBAUM).

Es treten aber bei den Stenocraninae und Megamelinae am Unterrand der Afterröhre zwei Zähne auf, die zunächst mittelbar, im Laufe der Phylogenese dann auch unmittelbar die Steuerung des Penis übernehmen. Eine mittelbare Steuerung des Penis ist bei *Megamelus notula* GERMAR zu erkennen (Abb. 2). In dieser Gattung liegt oberhalb des langen Penis ein glatter Chitinstab, der am vorderen Ende mit dem Penis fest verwachsen ist und offenbar die sichere Führung des Penis durch die Zähne des Analsegments gewährleistet. Vielleicht ist diese Führungsschiene aus der degenerierten Theka entstanden. Der Penis selbst ist mit vielen kleinen Dörnchen besetzt und erscheint deshalb feilenartig rauh. Solche Dörnchen treten bei den Megamelinae sehr oft auf und nehmen mit der anagenetischen Höhe an Zahl ab und an Größe zu. Ferner ist festzustellen, daß bei den Megamelinae ganz allgemein der Penis sich mit zunehmender anagenetischer Höhe verkürzt und sich oft aufwärts oder abwärts krümmt. Der stark abwärts gebogene Penis scheint während der Kopula die sicherste Verbindung mit den weiblichen Genitalien zu bilden. In diesen Fällen ist meistens eine deutliche Reduktion der zahnförmigen Anhänge des Analsegments zu erkennen.

Vergleicht man die in Abb. 1 dargestellten Penisformen der *Javesella*-Arten mit der Abbildung des Penis von *Megamelus* (Abb. 2), so wird sofort deutlich, daß bei einigen *Javesella*-Arten derselbe Bauplan vorliegt wie bei *Megamelus*. Der Penis besteht aus einem unteren Teil, der mit Zähnchen oder Dörnchen besetzt ist und einem oberen glatten Teil, der am Ende zugespitzt ist. Der obere Teil ist die Führungsschiene, der untere Teil der eigentliche Penis, an dessen Ende auf der Unterseite der Gonoporus liegt.

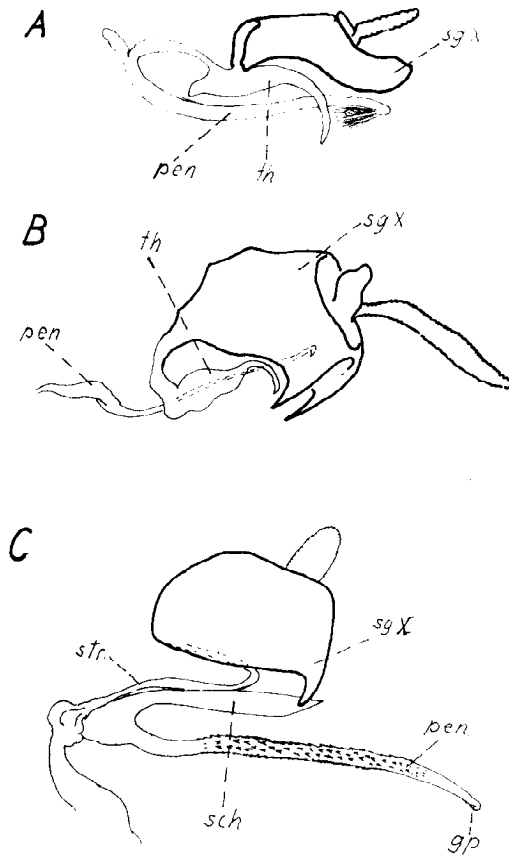


Abb. 2 Führungsvorrichtungen für den Penis bei drei Delphaciden-Arten. A: *Kelisia monoceros* RIB. B: *Stenocranus major* KIRSCHB. C: *Megamelus notula* GERM.

Am deutlichsten sind diese beiden Teile bei *Javesella dubia* KB. zu erkennen. Abb. 3 zeigt Penis und Analsegment in ihrer gegenseitigen Lage, und es ist deutlich zu erkennen, daß die Zähne des Analsegments die Führungsschiene von rechts und links einfassen.

Bei *J. salina* HAUPT ist der Trend zur Verkürzung des Penis wirksam geworden. Der eigentliche Penis ist sehr stark verkürzt. Die Führungsleiste dagegen nur wenig.

Bei *J. obscurella* BOHEMAN sind beide Teile erheblich verkürzt. Der Trend zur Verkürzung des Penis hat auch die Führungsschiene erfaßt. Außerdem hat sich die Zahl der Zähne stark verringert.

Bei *J. discolor* BOHEMAN zeigt die Hinterkante des Penis im unteren Teil eine deutliche Einbuchtung. Der kurze, nach hinten zugespitzte Teil ist mit Dörnchen besetzt und trägt auf der Unterseite den Gonoporus. Es kann kein Zweifel dar-

über bestehen, daß dieser Teil, etwa so weit wie das Dornenfeld reicht, der eigentliche Penis ist, der obere, viel größere und breitere Teil aber die Führungsschiene. Ihr Ende ist stumpfer als bei den anderen Arten. Das ist aber wahrscheinlich damit zu erklären, daß ein Trend zur Verbreiterung auch die Spitze verbreitert und damit abstumpft. — Bei dieser hochstehenden Art treten auch einzelne Dornen an der Spitze der Führungsschiene auf. Vielleicht handelt es sich dabei um ein Substitutions-Phänomen, ähnlich denen, die in der Gattung *Kosswigianella* (WAGNER 1964bb: 311) aufgefunden wurden. Die Dornengruppe am eigentlichen Penis ist für den ganzen Penis relativ klein. So bilden sich an der Führungsschiene gleichartige Dörnchen aus. Die Zahl dieser Dörnchen variiert individuell. Bei manchen ♂♂ treten sie auch an der Hinterkante des oberen Teiles, also ebenfalls im Bereiche der Führungsschiene, auf. Dieses Phänomen läßt vermuten, daß die Art in einem Trend steht, der sich in der Bildung von Dörnchen am Penis manifestiert und dessen Bereich sich vom eigentlichen Penis auf die Führungsschiene erweitert hat.

Bei *J. forcipata* BOHEMAN ist im Gegensatz zu den bisher behandelten vier Arten keine Führungsschiene zu erkennen. Da sie aber den anderen *Javesella*-Arten morphologisch außerordentlich ähnlich ist, muß eine nahe Verwandtschaft zu den bisher behandelten Arten angenommen werden. Dafür spricht auch gerade der Bau des eigentlichen Penis. In Abbildung 1 ist unter der lateralen Ansicht des Penis bei jeder Art auch das Bild gegeben, das sich bei ventraler Sicht ergibt. Wenn in solcher Sicht auch ein Stück der Führungsschiene erkennbar war, ist es nicht gezeichnet worden. Bei einem Vergleich der Ventral-Ansichten ergibt sich dann eine auffällige Ähnlichkeit der Form des eigentlichen Penis bei allen bisher behandelten Arten einschließlich der von *J. forcipata* BOHEMAN.

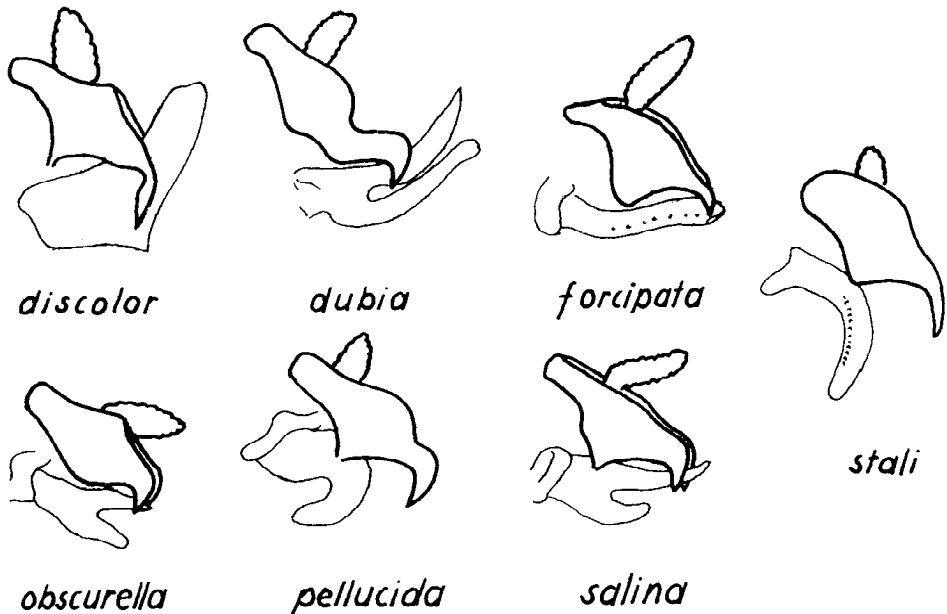


Abb. 3 Analsegment und Penis der mitteleuropäischen *Javesella*-Arten, lateral gesehen.

Da der Penis auf den höheren Stufen einer sehr schnellen Änderung fähig ist, spricht die Übereinstimmung im Bau des Penis bei *J. dubia* KB., *obscurcella* BOH., *salina* HAUPT und *forcipata* BOH. für eine nahe Verwandtschaft dieser Arten. Allerdings muß der Kladogenesepunkt von *J. forcipata* BOH. innerhalb der Gattung *Javesella* sehr tief liegen. Der entscheidende Trend für die Kladogenese der Art *forcipata* BOH. ist ein Trend zur Degeneration der Führungsschiene.

Bei *J. pellucida* FABR. fehlt ebenfalls die Führungsschiene. Man darf wohl annehmen, daß diese Art in demselben größeren Zweig des Stammbaums steht, wie *J. forcipata* BOH. Aber bei *J. pellucida* FABR. ist der Penis scharf geknickt, so daß die Spitze nach unten zeigt. Das ist eine Erscheinung, die in ähnlicher Weise in der Gattung *Toya* vorkommt. Bei *Toya propinqua* FIEB. ist der Penis gerade und schräg aufwärts gerichtet. Bei der sehr nahe verwandten Art *T. minuscula* HORV. ist er gekrümmt. *J. pellucida* FABR. wäre also von der Stammesreihe abzuleiten, in der *J. forcipata* BOH. steht. Der für die Kladogenese entscheidende Trend ist die Knickung des Penis.

Es bleibt jetzt noch *J. stali* METC. 1943 (= *bohemani* STÄL 1858) zu untersuchen. Der Penis dieser Art ist abwärts gebogen, aber nicht in gleicher Weise wie bei *J. pellucida* FABR. geknickt, sondern in der ganzen Länge gleichmäßig gebogen. Es manifestiert sich hier sicherlich ein anderer Trend als bei *J. pellucida* FABR. Auffallend ist ferner die regelmäßige Anordnung der Dörnchen am Penis, die auf jeder Seite des Penis eine wohlausgerichtete Reihe bilden. Die Reihung von Dornen auf einer Fläche ist bei den Zikaden meistens (vielleicht sogar immer) das anagenetisch höher stehende Merkmal gegenüber der ungerihten Anordnung. Außerdem fällt die große Zahl der Dörnchen in jeder Reihe auf. — Einen weiteren Unterschied zeigt die Form der Griffel. Abb. 6 zeigt in der unteren Reihe die Griffel der *Javesella*-Arten in caudaler Sicht, wie sie im Genetalsegment stehen. Die Zeichnungen in der oberen Reihe zeigen die herauspräparierten Griffel in lateraler Sicht. Es ist zu erkennen, daß die Griffel an der Spitze zwei Ecken tragen, die bei den einzelnen Arten mehr oder weniger abgerundet sind. Darunter ist der Griffel halsartig eingeschnürt. Bei *J. stali* BOH.

	Anagenet. Stufen 2. Ordn.				
	C Verkürzung d. Penis		V Verkürzung d. Schiene		
	W Zahl der Zähne a. Penis		A anagenet. Stufen 3. Ordn.		
<i>discolor</i>	26	1	1	0	28
<i>dubia</i>	24	0	1	0	25
<i>forcipata</i>	24	0	2	0	26
<i>obscurcella</i>	24	1	1	1	27
<i>pellucida</i>	26	1	2	0	29
<i>salina</i>	23	2	1	2	28
<i>stali</i>	26	0	2	0	28

Abb. 4 Errechnung der anagenetischen Werte 3. Ordnung für die Arten der Gattung *Javesella*.

fehlt diese Einschnürung. Auch in der Form der Griffel zeigt also *J. stali* BOH. eine abweichende Entwicklung, die für eine wahrscheinlich frühe Trennung ihrer Stammesreihe von der der anderen *Javesella*-Arten spricht.

Um diese besondere Stellung der Art *J. stali* im Stammbaum hervorzuheben, ist es notwendig, diese Art in eine besondere Untergattung zu stellen. Ich benenne diese Untergattung zu Ehren von Herrn Prof. Dr. K. VON HAFNER vom Zoologischen Institut Hamburg anlässlich seines 70. Geburtstages am 25. Mai 1965 und zum Dank für mannigfache Anregungen, die ich von ihm erhielt, als

Haffnerianella subgen. nov.

(Typ. subgen.: *Javesella stali* METC. 1943 = *Delphax bohemani* STÅL 1958).

Das Subgenus *Javesella Haffnerianella* unterscheidet sich durch folgende Merkmale von dem Subgenus *Javesella Javesella*: Penis gleichmäßig abwärts gekrümmt, an beiden Seiten mit einer regelmäßigen Reihe kleiner Dornen besetzt. Griffel unter der Spitze nicht halsartig abgeschnürt. Zähne des Anal-segments wenig gebogen, lang (Abb. 3).

Am klarsten ist die phylogenetische Verwandtschaft einer Artengruppe in einem Stammbaum auszudrücken. Das soll im folgenden versucht werden. Dabei soll die früher entwickelte Methode zur Aufstellung eines Stammbaumes (WAGNER 1963 a) benutzt werden. In dieser Arbeit wurden die anagenetischen Werte 2. Ordnung von 5 *Javesella*-(*Weidnerianella*)-Arten ermittelt: *discolor* 26,

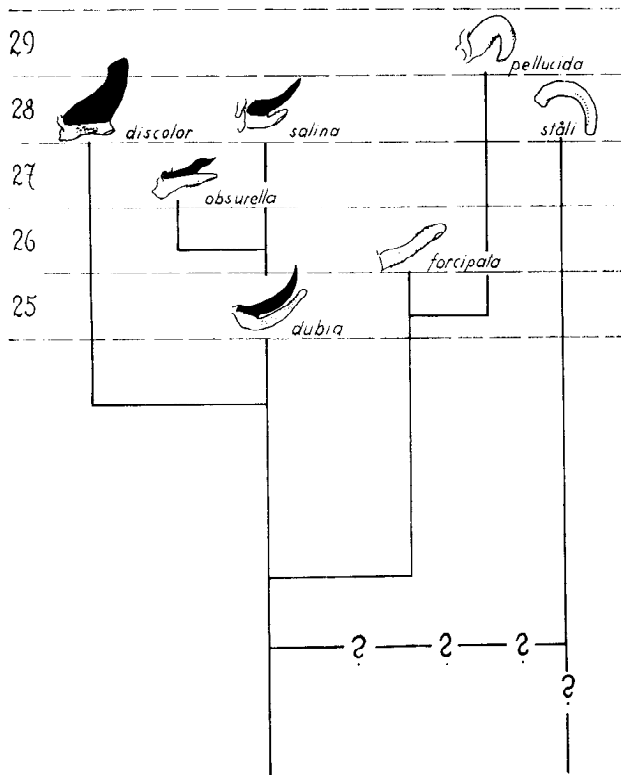


Abb. 5 Stammbaum für die Gattung *Javesella*.

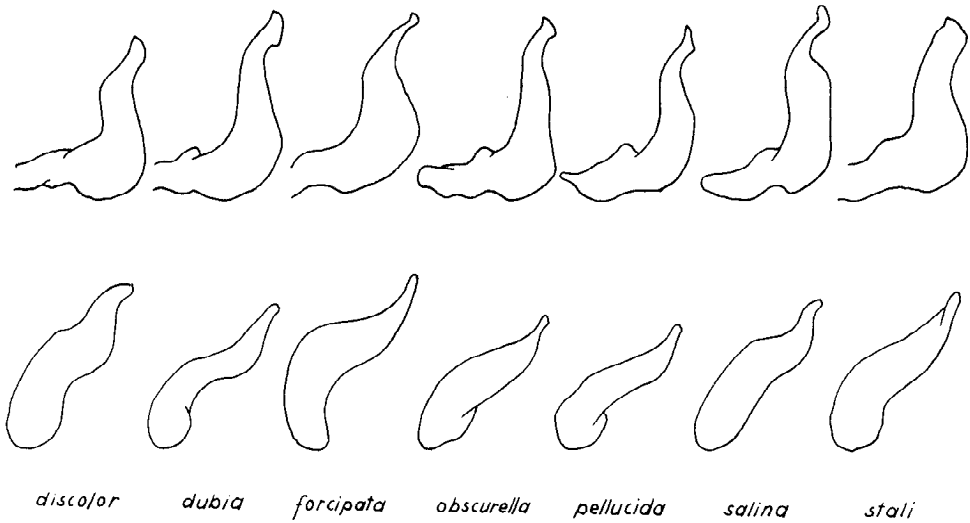


Abb. 6 Griffel der mitteleuropäischen *Javesella*-Arten. Obere Reihe: lateral gesehen, herauspräpariert; untere Reihe: caudal gesehen, in situ.

forcipata 24, *pellucida* 26, *salina* 23, *stali* 26. Bei gleicher Bewertung der dort verwendeten Trends 1. und 2. Ordnung können für die beiden anderen Arten folgende Werte festgestellt werden: *obscurella* 24, *dubia* 24.

Nach den hier angestellten Überlegungen können noch folgende Trends III. Ordnung verwendet werden.

- U. Verkürzung des Penis (Gemessen an Zeichnungen in 390facher Vergrößerung)
 - a) Länge des Penis mehr als 110 mm Stufe 0
 - b) " " " 110—90 mm Stufe 1
 - c) " " " weniger als 90 mm Stufe 2
- V. Verkürzung der Führungsschiene
 - a) Länge der Führungsschiene mehr als 100 mm Stufe 0
 - b) " " " 100—30 mm Stufe 1
 - c) " " " unter 30 mm Stufe 2
- W. Zahl der Zähne am Penis
 - a) Mehr als 20 Zähne Stufe 0
 - b) 20 bis 10 Zähne Stufe 1
 - c) Weniger als 10 Zähne Stufe 2

Nach Abb. 5 ergeben sich die anagenetischen Werte 3. Ordnung, aus denen sich unter Berücksichtigung der oben entwickelten Gedanken zur Kladogenese der *Javesella*-Arten der Stammbaum konstruieren läßt (Abb. 5).

Sicherlich stammt ein großer Teil der Megamelinae von der Gattung *Megamelus* ab. Diese Gruppe wäre als Megamelini zu bezeichnen. Aus dem Stammbaum der Gattung *Javesella* ist zu erkennen, daß diese Tribus nicht durch ein Merkmal (das Vorhandensein einer Führungsschiene) gekennzeichnet werden kann, sondern nur durch eine Kombination konstruktiver und degenerativer Trends mit teilweise antagonistischer Wirkung in der Manifestierung. Die Einteilung der Subfamilie Megamelinae kann im Rahmen dieser Arbeit

nicht gelöst werden, aber es taucht die Frage auf, ob nicht in anderen Gattungen ebenfalls eine Führungsschiene oder Rudimente einer solchen zu erkennen sind.

Es gibt tatsächlich eine Art, bei der das der Fall ist. Das ist *Laodelphax striatella* FALLÉN (= *Callidelphax* st.). Der Penis wird in Abb. 7 dargestellt. Es fällt auf, daß er keine Dörnchen oder Zähnchen trägt. In seinem oberen Teil liegt eine lange, glatte, am Ende spitze, nach hinten gerichtete Schiene. Sie ist der einzige Teil des Penis, der der Führung und Verankerung bei der Kopula dienen kann. Dieser Teil kann nicht der eigentliche Penis sein; denn der Gonoporus liegt am Ende eines kürzeren Teils, der mit der glatten Schiene verwachsen ist. Die Naht, an der beide Teile verwachsen sind, ist bei manchen Exemplaren deutlich zu erkennen. Es ist auch nicht anzunehmen, daß der als Schiene bezeichnete Teil ein stark vergrößerter Dorn sein sollte; denn die Dornen des eigentlichen Penis sind nicht nach hinten, sondern nach vorn gerichtet. Die wahrscheinlichste Deutung ist die, daß der fragliche Teil der Führungsschiene von *Megamelus* entspricht und daß der stark verkürzte Penis mit dieser Schiene verwachsen ist.

Die phylogenetische Deutung der Penisform von *Javesella discolor* BOH. wäre sicherlich nicht möglich gewesen, wenn nicht die Penisformen von *J. dubia*, *obscura* und *discolor* bekannt gewesen wären. Erst durch den Vergleich aller Penisformen aus der Gattung *Javesella* sind die beteiligten Trends und die zwischen ihnen bestehenden Korrelationen zu erkennen. Es sei deshalb an dieser Stelle darauf hingewiesen, wie wertvoll bei der Erarbeitung eines phylogenetischen Systems eine kleine Gruppe nahe verwandter Arten sein kann, weil sie auch die Stufen schwer erkennbarer Trends offenbart. So haben auch bei der phylogenetischen Bearbeitung der Delphaciden die Gattungen *Ribautodelphax* (WAGNER 1963 aa) und *Kosswigianella* (WAGNER 1964 bb) wesentlich dazu bei-

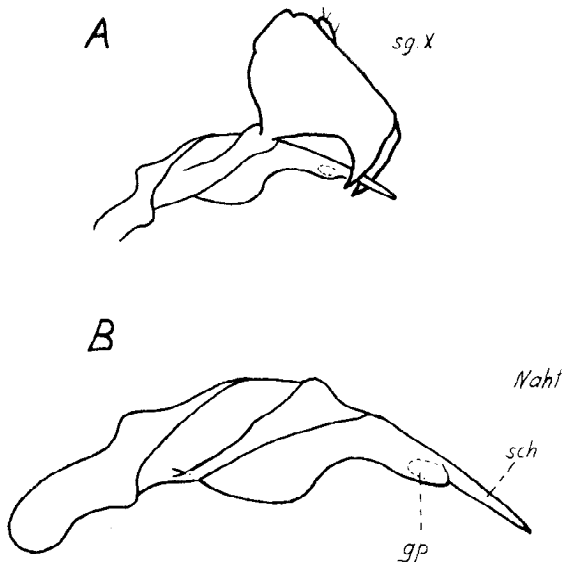


Abb. 7 *Laodelphax striatella* FALLÉN. A: Analsegment und Penis, lateral gesehen. B: Penis eines anderen Exemplares, stärker vergrößert.

getragen, das Zusammenspiel der Trends zu klären. Es ist also davor zu warnen, bei der Erarbeitung eines phylogenetischen Systems von jeder Gattung nur eine Art stellvertretend für alle anderen zu untersuchen und zu bewerten. Der Verfasser bedauert, daß er bei der dynamisch-taxionomischen Bearbeitung der Delphaciden (1963 a) noch nicht zu dieser Erkenntnis vorgedrungen war.

Die Möglichkeit, solche Gruppen nahe verwandter Arten in die Bearbeitung eines großen Taxons einzubeziehen, ist meistens gegeben, wenn man die Vertreter eines mittelgroßen Faunenbereichs zugrunde legt. Neue Stammesreihen aus anderen Faunenbereichen lassen sich später in ein richtig konstruiertes System einordnen. Daß die Aufstellung eines weltweiten (world-wide) Systems keine Gewähr für die Richtigkeit bietet, zeigen das von DISTANT aufgestellte System der Cicadidae und das von MUIR aufgestellte System der Delphacidae, bei denen Anagenese und Kladogenese verwechselt worden sind. Solche Systeme sind irreparabel.

Zusammenfassung

Die Gattung *Javesella* FENNAH 1963 (= *Weidnerianella* WAGNER 1963) aus der Familie Delphacidae wird nach den Grundsätzen der Dynamischen Taxionomie bearbeitet. Ein Stammbaum der mitteleuropäischen Arten wird aufgestellt. Es ergibt sich, daß die Art *J. stali* METC. eine abweichende Stellung in der Phylogenese einnimmt. Deshalb wird eine neue Untergattung *Haffnerianella* subg. nov. mit dem Typus *Delphax bohemani* STÅL 1859 = *Javesella stali* METC. 1943 aufgestellt. Zur Methodik der Dynamischen Taxionomie wird festgestellt, daß bei der Bearbeitung eines großen Taxons Gruppen von nahe verwandten Arten besonders zu beachten sind, weil sie die in den höheren anagenetischen Stufen vorkommenden Trends und die Korrelationen zwischen ihnen erkennen lassen.

Literatur

- DISTANT, W. L., 1906: A synonymic catalogue of the Homoptera Part 1. Cicadidae. — London, British Mus.: 1—207.
- FENNAH, R. G., 1963: New genera of Delphacidae (Homoptera: Fulgoroidea). — London, Proc. R. Ent. Soc. (B) 32 (1—2), 15—16.
- METCALF, Z. P., 1943: Araeopidae (Delphacidae). — Gen. Cat. of the Hemiptera. — Raleigh 4 (3), 1—552.
- MUIR, F., 1930: On the classification of the Fulgoroidea. — Ann. Mag. Nat. Hist. London. (10) 6, 461—478.
- WAGNER, W., 1963: Dynamische Taxionomie, angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas. — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 60, 111—180.
- , 1964: Individuelle Variation und Anagenese als Phänomene des Wachstums. — Ibid. Kosswig-Festschrift, 293—314.