

Peter Krügel

**Biologie und Ökologie der  
Bromelienfauna von *Guzmania weberbaueri*  
im amazonischen Peru**

ergänzt durch eine umfassende

**Bibliographie der Bromelien-Phytotelmata**

OÖLM LINZ



+XOM557705

herausgegeben von  
Wilfried Morawetz



**Österreichische Akademie der Wissenschaften**  
Wien 1993

Photographie am Titelblatt von Peter KRÜGEL. - Bodenbromelie im Küstengebirge von SO-Brasilien bei Ubatuba auf ca. 900m Höhe. Dieses *Nidularium* sp. ist ebenso wie die untersuchte *Guzmania weberbaueri* ein "multitank type". In den Blattachseln stehen Infloreszenzen; die Pflanze ist mit Fallaub und Detritus bedeckt.

---

Peter KRÜGEL: Biology and Ecology of the bromeliad fauna in *Guzmania weberbaueri* from amazonian Peru including a bibliography of the bromeliad phytotelmata

ISBN N 3-7001-2114-8, Biosystematics and Ecology Series No. 2, Austrian Academy of Sciences Press; edited by Wilfried Morawetz, Research Centre for Biosystematics and Ecology, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria

---

---

Peter KRÜGEL: Biologie und Ökologie der Bromelienfauna von *Guzmania weberbaueri* im amazonischen Peru ergänzt durch eine umfassende Bibliographie der Bromelien-Phytotelmata

ISBN N 3-7001-2114-8, Biosystematics and Ecology Series No. 2, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; herausgegeben von Wilfried Morawetz, Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria.

---

I 93125/2

© 1993 Austrian Academy of Sciences

Printed in Austria by A. Riegelnik

C. 21  
L. 11

Duo/M. 720/1994

Die vorliegende Untersuchung wurde durch den FWF (Projekte P6399-BIO, P8297-BIO, P09664- BIO) und das Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung gefördert.

## *Vorwort*

In den Jahren 1987 bis 1989 wurde im peruanischen Amazonastiefland und einem Gebirgsstock südlich von Pucallpa eine naturwissenschaftliche Expedition organisiert, die sowohl zoologische und botanische als auch interdisziplinäre Studien durchführte. Die Wissenschaftler und Studenten kamen gleichermaßen von der Universität Wien und der Universidad San Marcos in Lima. Geographischer und ideeller Ausgangspunkt war die legendäre Station "Panguana" am Rio Llullapichis, gegründet vom Zoologen-Ehepaar KOEPCKE in den späten sechziger Jahren.

Die vorliegende Studie gründet sich auf eine Dissertationsarbeit, die von Friedrich SCHALLER/Wien betreut wurde. Ihm verdanken auch alle Mitarbeiter der Expedition, diese einmalige Forschungsmöglichkeit wahrnehmen zu dürfen.

Weiterer Dank gebührt den peruanischen und den österreichischen Behörden, sowie allen, die im Sira-Lager ihren Teil geleistet haben, unter ihnen M. & A. AICHINGER, B. WALLNÖFER und M. HENZL wie auch die unverzichtbare Familie MODENA, allen voran "Moro", der Chef des Clans.

Der "Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich" und das "Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung" zeigten sich bei der Finanzierung und Lösung anfallender Probleme großzügig und unbürokratisch. Damit ermöglichten sie die größte österreichische wissenschaftliche Amazonasexpedition seit MARTIUS, die hier durch ein Teilergebnis vorgestellt wird.

Bei der Herausgabe und Gestaltung des Bandes hat Christian LISTABARTH wesentlich mitgewirkt; dem Verlag der ÖAW sei für die gedeihliche Zusammenarbeit gedankt.

Wien, im Sept. 1993

Wilfried Morawetz



## **Inhalt**

<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>Material und Methode</b>	<b>4</b>
Das Untersuchungsgebiet	4
Bromelien	10
Zisternenbromelien als Lebensraum	16
Datenerhebung und Auswertung	18
<b>Ergebnisse</b>	<b>22</b>
Bromeliengröße, Blatt- und Zisternenanzahl	22
Wassermengen und Detritusanteil	23
pH - Werte	26
Aquatische Bromelienbewohner	26
Besiedelung	41
<b>Diskussion</b>	<b>44</b>
Zusammensetzung der Organismengemeinschaften	45
Besiedelung	52
Sukzession der Organismengemeinschaften	59
<b>Zusammenfassung</b>	<b>64</b>
<b>Summary</b>	<b>66</b>
<b>Bibliographie</b>	<b>69</b>



## Einleitung

Tropische Ökosysteme stellen die kompliziertesten natürlichen Funktionseinheiten dar, die wir kennen. Sie nehmen weltweit nur etwa 6-10 % der Landfläche der Erde ein, beherbergen jedoch mindestens 50 % aller Pflanzen- und Tierarten (FITTKAU et al. 1968/69, FITTKAU 1982). Neben der Erhaltung ausreichend großer, langfristig funktionsfähiger Ökosysteme ist deren weitere Erforschung notwendig, damit eine Nutzung der tropischen Lebensräume entwickelt werden kann, ohne diese zu zerstören. Unser heutiges Wissen über die Strukturen und Funktionen dieser Lebensgemeinschaften weist jedoch noch viele Lücken auf, die nur durch wesentliche Verstärkung der Forschung behoben werden können. In diesem Zusammenhang sind Phytotelmata und deren Erforschung von großer Bedeutung.

Phytotelmata sind kleine Wasseransammlungen, die sich in Pflanzen oder Pflanzenteilen bilden und halten. Das können modifizierte Blätter, Blattachsen, Kannenpflanzen, Vertiefungen oder Höhlen in Stämmen, offene Früchte, abgefallene Blätter oder Blattscheiden sein. Die Anzahl der Pflanzen, die regelmäßig Phytotelmata ausbilden wird auf mehr als 1500 Arten aus 29 Familien geschätzt (FISH 1983). Der Begriff Phytotelma stammt von VARGA (1928), geriet in Vergessenheit und wurde von MAGUIRE (1971) wiedereingeführt.

An diesen Kleinst-Ökosystemen können einige fundamentale ökologische Prozesse wie Verbreitung, Erstbesiedelung, Wechselwirkungen in Organismengemeinschaften besonders gut untersucht werden: Sie sind klein und überschaubar, bieten Möglichkeiten für Experimente, existieren in verschiedenen Graden der Isolation, und die ökologischen Prozesse in ihnen laufen relativ rasch ab. Obwohl sie relativ einfach erscheinen, werden sie wegen ihrer Bedeutung für die analytische Ökologie als "ecological tools" bezeichnet (MAGUIRE, 1971).

Besonders auffallende Phytotelmata sind die der neotropischen *Bromeliaceae*. Wassergefüllte Trichterrosetten-Bromelien sind charakteristische Elemente vieler Ökosysteme der Neotropis und stellen eigene Kleinst-Lebensräume dar, die von zahlreichen Tier- und einigen Pflanzenarten bewohnt werden (PICADO 1913, FISH 1983, FRANK 1983, REITZ 1983).

Fast alle wasserbewohnenden invertebraten Organismengruppen der betreffenden Gebiete haben auch Vertreter in den Bromelienzisternen.

Die Bromelienfauna wird schon seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts untersucht. MÜLLER (1879a) beschrieb eine neue Ostracodenart (*Elpidium bromeliarum*), die ausschließlich in Bromelienzisternen vorkommt, FRIEDENREICH (1883) eine pentamere *Halticidae* (*Pentameria bromeliarum*). PICADO (1913) kam bei seiner Bestandsaufnahme bereits auf 250 Tierarten, die er in Bromelienzisternen gefunden hatte. LUTZ (1903, 1950), DAVIES (1926), PITTENDRIGH (1948), VELOSO (1958), KLEIN (1967), REITZ (1983) und FRANK (1985) u.a. befaßten sich mit der Bedeutung von wassergefüllten Trichterbromelien als Brutstätte von Fiebertücken (*Anopheles*, *Aedes*) im Zusammenhang mit der Malaria- und Gelbfieberbekämpfung.

Eine Vielzahl von Autoren trugen zu unserem Wissen über spezielle Tiergruppen und Teilaspekte dieser Lebensgemeinschaft bei:

**Crustacea:** ABELE (1972), ABELE und MEANS (1977), DANIELOPOL (1975), DIESEL (1989), HADEL und CARVALHO (1988), McWILLIAMS (1969), MENZEL (1922, 1926), MÜLLER (1879a, b, 1880), REID (1986), SATTLER und SATTLER (1965), TRESSLER (1956);

**Diptera:** ALEXANDER (1912, 1915), ARAGAO (1968), ARNETT (1950), FRANK (1986), FRANK et al. (1976, 1981, 1985), FRANK und O'MEARA (1984, 1985), FRANK und CURTIS (1977a, b, c, d, e, 1981a, b), JOHANNSEN (1927), LOUNIBOS (1985), LOUNIBOS et al. (1987b), MACHADO-ALLISON et al. (1985), MAGUIRE et al. (1968), McDANIEL et al. (1976), MILLER (1971), PESSOA und GALVAO (1936), RACHOU und FERREIRA (1947), TORALES et al. (1972), VELOSO (1952), VITALE et al. (1981), WILLIAMS (1964), WINDER (1977), WIRTH (1982);

**Coleoptera:** CHAMPION (1913), FRIEDENREICH (1883), HUIJBREGTS (1984), KNAB (1913a);

**Odonata:** CALVERT (1911), CORBET (1983), LOUNIBOS et al. (1987a), MARMELS (1985), SANTOS (1966, 1978, 1979);

Sonstige **Arthropoda:** BEUTELSPACHER (1972), BRINDLE (1974), BURMEISTER (1985), FISH (1977), KNAB (1913b), LUEDERWALDT (1915), MURILLO et al. (1983), PALACIOS-VARGAS (1981, 1982), PRIVAT (1979), SMART (1938), VAN OYE (1923).



***Amphibia und Reptilia:*** DUNN (1926, 1937), FEDER (1982), HENDERSON und NICKERSON (1976), LYNCH (1985), McDIARMID und FOSTER (1975), NEILL (1951), PEIXOTO (1977), RIVERO (1984, 1989), SMITH (1951), TAYLOR (1939, 1940, 1941, 1949, 1954), ZIMMERMANN und ZIMMERMANN (1988).

In vergleichsweise sehr wenigen Arbeiten findet man eine ganzheitliche Betrachtungsweise: FISH (1976, 1983), FRANK (1983), FRANK & LOUNIBOS (1987), HADEL (1989), KURIHARA (1959), LAESSLE (1961), LUCAS (1975), MAGUIRE (1970, 1971), PICADO (1913), ROBINS et al. (1974), SCOTT (1914).

Dabei ergeben sich zwei wichtige Fragen:

- 1) Welche Organismen leben mehr oder weniger gesetzmäßig in den Bromelienzisternen und welche Beziehungen haben sie untereinander?
- 2) Wie und in welchen Stadien (Sukzessionen) erfolgt die Besiedelung und Entwicklung dieser Organismengemeinschaften?

Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zur Beantwortung dieser Fragen für ein bestimmtes Untersuchungsgebiet sein.

## Material und Methode

### *Das Untersuchungsgebiet*

**Lage:** Das Untersuchungsgebiet liegt in Peru (Abb. 1), in den Departamentos Huánuco und Ucayali, im Sira-Gebirge, das dem Ostabhang der Anden vorgelagert ist. Dieser isolierte Gebirgsstock, der eine maximale Höhe von etwa 2500 m erreicht, liegt zwischen den nordwärts fließenden Flüssen Rio Ucayali und Rio Pachitea (Abb. 2) und ist vom Amazonastiefland umgeben. Die Hauptkette des Sira-Gebirges verläuft annähernd von NW nach SO. Mehrere Nebenrücken erstrecken sich in verschiedene Richtungen und werden durch zahlreiche steilwandige Schluchten unregelmäßig gegliedert.

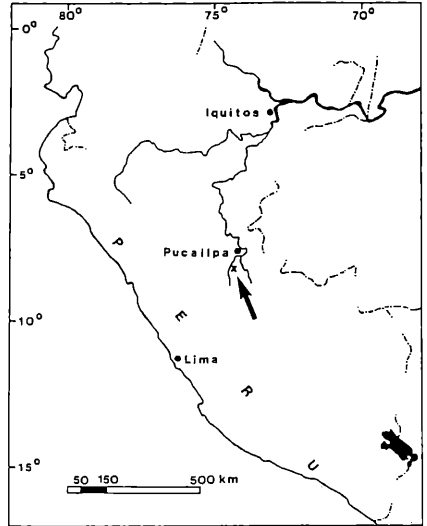


Abb. 1: Karte von Peru.

Fig. 1: Map of Peru.

Als Ausgangspunkt diente die Forschungsstation Panguana ( $9^{\circ} 37' \text{ S}$ ,  $74^{\circ} 56' \text{ W}$ , 260 m Seehöhe, gegründet 1968 von Maria und Hans-Wilhelm KOEPCKE), die sich 2 km oberhalb der Mündung des Rio Lullapichis in den Rio Pachitea befindet. Von Panguana aus wurde ein Weg ins Sira-Gebirge angelegt und ein Basislager (Sira-Camp) eingerichtet ( $9^{\circ} 28' \text{ S}$ ,  $74^{\circ} 47' \text{ W}$ , 800 m Seehöhe).

Vom Sira-Camp führte der Weg bis auf einen der Gipfel ( $9^{\circ} 25' \text{ S}$ ,  $74^{\circ} 43' \text{ W}$ , 2250 m Seehöhe) über kleine Zwischenlager und zwar Pato Rojo (1080 m), Laguna (1380 m), Peligroso (1560 m) und Last Camp (1790 m). Bei diesen Bezeichnungen (ausgenommen Sira-Camp und Last Camp) handelt es sich um lokale Namen, die auch von anderen Autoren (DUELLMANN und TOFT 1979, TERBORGH und WESKE 1975) verwendet werden, die dort gearbeitet haben (J. TERBORGH und J. S. WESKE im August 1969 und C. A. TOFT im Juli 1973).

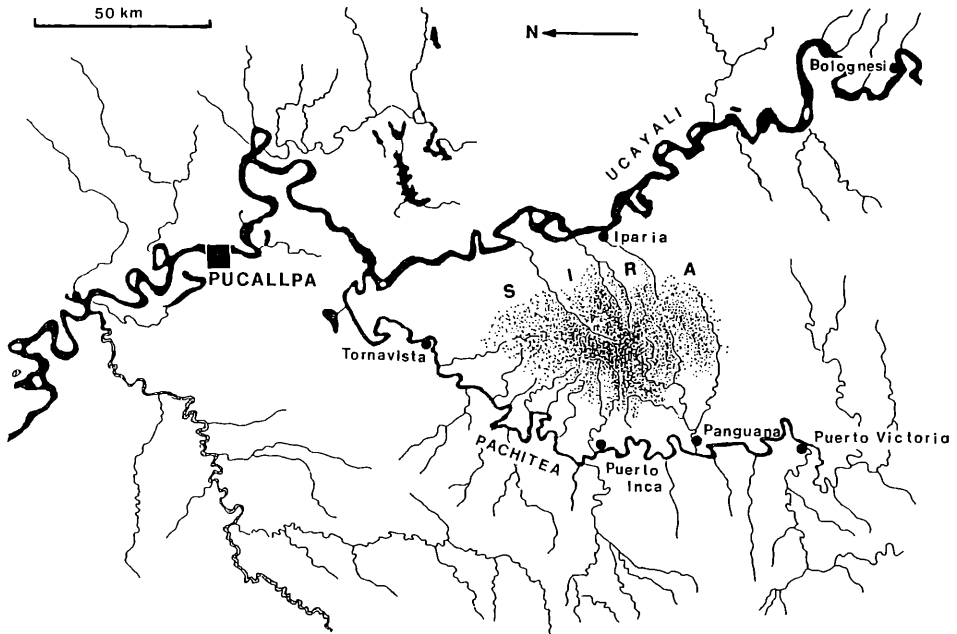


Abb. 2: Lage des Sira-Gebirges zw. Rio Ucayali und Rio Pachitea

Fig. 2: Position of the Sira-Montains between Rio Ucayali and Rio Pachitea

**Klima:** Die Beschreibung des Regionalklimas des Untersuchungsgebietes stützt sich auf Beobachtungen von Anfang September 1987 bis Ende August 1988. Die nächstgelegenen Stationen mit mehrjährigen Klimamessungen sind Panguana (Lage siehe Abb. 2) und Agua Caliente ( $8^{\circ} 49' S$ ,  $74^{\circ} 41' W$ , am unteren Pachitea gelegen, HANAGARTH 1981). Einen Vergleich der Klimadiagramme nach WALTER (1973) zeigt Abbildung 3.

**Niederschlag:** Der Jahresniederschlag in 800 m Seehöhe (Sira Camp) betrug 3320 mm (Regenzeit von November bis Februar, Trockenzeit von Juni bis September), in 1080 m Seehöhe (Pato Rojo) 3830 mm und in 1380 m Seehöhe (Laguna) 4645 mm. Die beiden letzten Werte beruhen auf 295 Beobachtungstagen für Pato Rojo und 255 Beobachtungstagen für Laguna und wurden auf 365 Tage hochgerechnet.

**Temperatur:** In 800 m Seehöhe (Sira Camp) lag das monatliche Temperaturmittel zwischen  $19,9^{\circ}C$  und  $23,3^{\circ}C$ . Die mittlere Jahrestemperatur betrug  $22,1^{\circ}C$ , die mittlere tägliche Temperaturschwankung  $4,6^{\circ}C$ . In den ersten beiden Juni-Wochen 1988 führten stürmische, regenreiche Zyklo-  
ne (Friados oder Juanes), die vom Süden her äquatorwärts zogen, zu ei-

nem Temperatursturz und zum absoluten Temperaturminimum von 14,5°C. Das absolute Temperaturmaximum von 30°C wurde dreimal erreicht (14.11.87, 16.12.87, 5.1.88). Für die anderen Lager liegen nur vereinzelt Messungen vor (Tab. 1).

Tab. 1: Temperaturmessungen in den Lagern Pato rojo und Laguna (Meßwerte in °C).  
Tab. 1: Temperature measurements at the camps Pato rojo and Laguna (values in °C).

Lager	Seehöhe in m	Anzahl Messungen	Absolutes Minimum	Absolutes Maximum	Durchschnitt
Pato rojo	1080	41	13,5	27,0	20,5
Laguna	1380	38	13,0	27,0	18,9

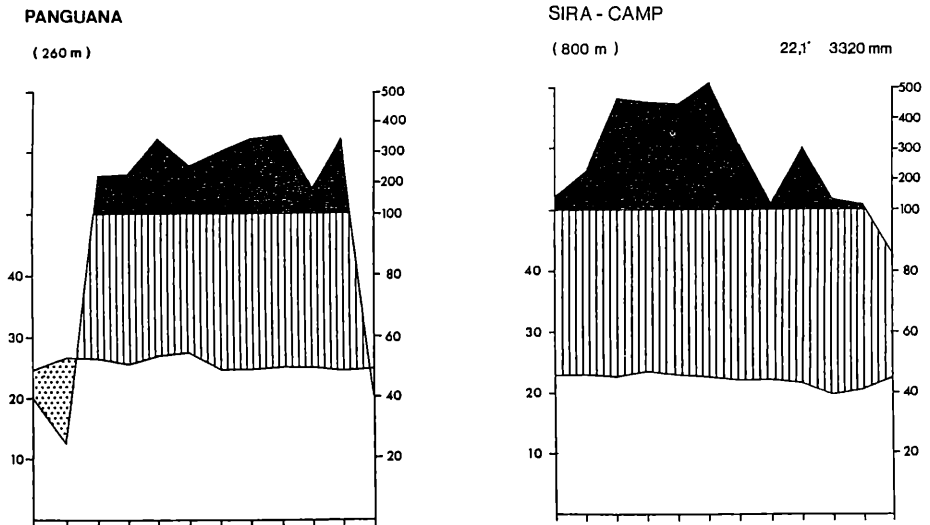


Abb. 3: Gaussen Klimadiagramme (WALTER 1973); Beobachtungszeitraum jeweils ein Jahr; mittlere Temperatur approximiert.

Fig. 3: Gaussen Climadiagrams (WALTER 1973); observation period one year; mean temperature approximated.

**Vegetation:** Durch die isolierte Lage des Sira-Gebirges zeigt sich ein Massenerhebungseffekt (GRUBB 1971). Dadurch ist die sonst üblicherweise vorgefundene Vegetations-Höhenstufung (wie z.B. die der Anden) stark nach unten versetzt. Eine gute Darstellung der Vegetationsstufen des Sira-Gebirges geben auch TERBORGH und WESKE (1975).

Innerhalb des Untersuchungsgebietes kommen zwei Vegetationshauptstufen vor: Der Tiefland- und der Bergregenwald, mit einem abrupten und tiefgreifenden Vegetationswechsel in etwa 1050 m Seehöhe. Diese Gliederung in zwei Hauptstufen kann aufgrund der unterschiedlichen Waldstrukturen weiter verfeinert werden (nach RAINER 1993; siehe unten).

An exponierten Bergrücken konnten xeromorphe, niedrig gestrüppartige Vegetationseinheiten ("Colorados") beobachtet werden, die sich bezüglich Struktur und Artengarnitur von denen der Umgebung abheben und erst wieder in höheren Lagen vorkommen.

#### Tieflandregenwald (lowland rain forest) (260 - 700 m)

Die Kronenregion ist in mehrere Etagen gegliedert und strukturell vielgestaltig, wobei zahlreiche Übersteher auffallen. Eine große Amplitude der Stammdurchmesser ist die Regel, ein Wald mit gleichmäßig dicken Stämmen ("Stangenwald") findet sich seltener an speziellen Standorten. Die Epiphytenflora beschränkt sich hauptsächlich auf große Bäume, die zugleich von einer Vielzahl an Lianen überwachsen sind. Der verholzte Unterwuchs besteht aus Jungpflanzen, Sträuchern und Zwergbäumchen, krautiger Unterwuchs hingegen ist nur spärlich vorhanden. Der hohen Artendichte der Holzgewächse steht eine geringe Populationsdichte pro Art gegenüber.

#### Submontaner Regenwald (submountain rain forest) (ca. 700 - 1050 m)

Die Bäume erreichen in dieser Region nur mehr geringere Höhen und die Struktur ihrer Kronenregion erscheint vereinfacht und einheitlicher. Die Übersteher werden mit zunehmender Seehöhe seltener und beschränken sich auf flache Geländepartien. Auch die Durchmesser der dickeren Bäume sind einheitlicher und übersteigen kaum mehr als 80 cm. Auffallend ist die deutlich zunehmende Zahl der Epiphyten, die aber weiterhin vorwiegend die großen Bäume besiedeln. Lianen hingegen werden

seltener. Die Artendichte der Holzgewächse nimmt gegenüber dem Tieflandregenwald ab, dementsprechend ist die Populationsdichte größer.

#### Montaner Regenwald (mountain rain forest) (1050 - 1650 m)

Der Wald ist niederwüchsig und erreicht zumeist nicht mehr als 10 - 15 m. Lediglich im flacheren Gelände oder in feuchten Tälchen kommen Individuen bis ca. 20 m vor. Ebenso sind dicke Stämme selten, ihr Durchmesser übersteigt kaum 40 cm. Echte Lianen sind meist nur mehr dünn oder krautig, hingegen etabliert sich ein Mischtypus zwischen Kletterstrauch und Lianen, der sich vom Boden bis in die Kronen ausbreiten kann. Bei den nunmehr allgegenwärtigen Epiphyten fallen besonders Moose, Farne, Orchideen und Bromelien auf.

#### Elfen- oder Nebelwald (elfin forest) (1650 - 2250 m)

Die Bäume werden mit zunehmender Seehöhe immer kleiner und erreichen in der Buschformation des Gipfelbereichs nur mehr eine Höhe von 1-4 m. Es dominieren der Epiphyten- und Bodenbewuchs, die fließend ineinander übergehen.

**Hauptsammelgebiet:** Das Hauptsammelgebiet (Abb. 4: Schraffiertes Gebiet) lag zwischen Sira-Camp und Laguna, wo die untersuchte Bromeliensart *G. weberbaueri* bestandsbildend auftrat. Als besonders günstig erwies sich, daß diese *G. weberbaueri* in großer Zahl sowohl am Boden als auch bodennah bis 3 m Höhe vorkam. Dadurch konnte in der zur Verfügung stehenden Zeit eine ausreichende Anzahl von Proben entnommen werden.

**Geologie:** Grundlage folgender kurzen Beschreibung ist eine geologische Karte des Sira-Gebirges vom Instituto Geográfico Nacional (Lima, Peru) und der Interpretation von Ing. FIGUORA (aus dem Spanischen übersetzt von R. ABART):

Das Untersuchungsgebiet gehört zur morphologischen Einheit der subandinen Kette (Faja Subandina), die zwischen der Cordillera Oriental und dem Amazonasbecken liegt. Diese Einheit ist eng mit dem tektonischen Muster verbunden, das sich aus den Störungen ergibt, die in andiner Richtung verlaufen. Es zeigt eigene, charakteristische topographische Formen mit Erhebungen, die 2000 Meter übersteigen können.

Eine wichtige Kompressionsphase, die asymmetrische Falten mit Abscherungen und Störungen erzeugte, die ihrerseits in Zusammenhang mit Brüchen im Untergrund während der mio-pliozänen Orogenese in Ost-Peru (Fase Quechua 3 des andinen Zyklus) zu sehen sind, ist zwischen 15 und 13 Millionen Jahren vor unserer Zeitrechnung anzusetzen. Die älteren Deformationen sind von weit geringerer Bedeutung.

Aus der subandinen Kette ragen die Ketten der Cerros de Sira, Contamana und Contaya horstartig heraus und lassen paläozoische Gesteine an die Oberfläche treten. Im Sira-Gebirge treten in einer kontinuierlichen Abfolge graue und schwarz-bläuliche Karbonate (Kalksteine) auf, die meist dickbankig sind und Einlagerungen von Lutiten und Mergeln zeigen.

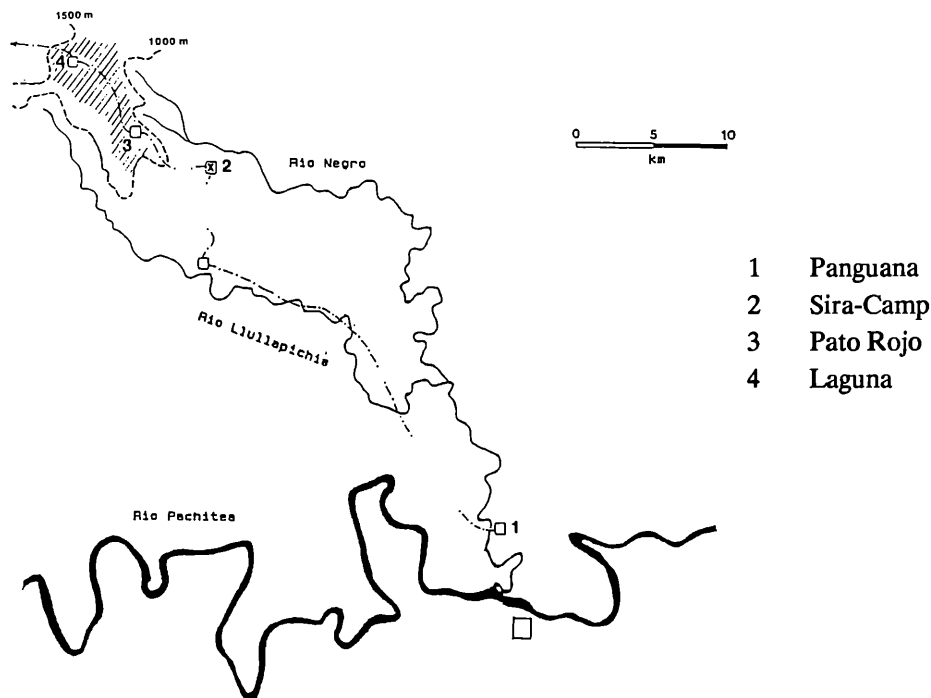


Abb. 4: Hauptsammelgebiet zw. 1000 m und 1500 m (schraffiert); Hauptweg mit Position und Namen der Lager.

Fig. 4: Main collection area between 1000 m und 1500 m (hatched); main trail with position and names of the camps.

## *Bromelien*

**Geschichte:** In Europa sind Bromelien seit der zweiten Reise von COLUMBUS (1493-1496) bekannt. Sie wurden nach dem schwedischen Botaniker Olaf BROMEL benannt. LINNÉ unterschied in *Species Plantarum* (1753) bereits die Gattungen *Bromelia* und *Tillandsia* mit insgesamt 14 Arten.

**Taxonomie:** Die Familie *Bromeliaceae* (*Angiospermae*, *Monocotyledonae*) gliedert sich in drei Unterfamilien: *Pitcairnioideae* mit 13 Gattungen (z.B. *Brocchinia*, *Pitcairnia* und *Puya*), *Tillandsioideae* mit 6 Gattungen (z.B. *Catopsis*, *Guzmania*, *Tillandsia* und *Vriesea*) und *Bromelioideae* mit 27 Gattungen (z.B. *Aechmea*, *Ananas*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Gravisia* und *Hohenbergia*). Ihre taxonomische Bearbeitung ist unvollständig; immer noch werden neue Arten beschrieben, und es herrscht Uneinigkeit über Gattungsgrenzen (FRANK 1983). Zur Zeit sind ca. 46 Gattungen und 2497 Arten anerkannt (TILL 1986a, b).

Die Vertreter dieser Familie sind mehrjährige bis ausdauernde Stauden mit sympodialer Sproßverkeftung; d.h. aus einem Samen entwickelt sich ein Primärsproß, der das Wachstum mit der Ausbildung eines Blütenstandes abschließt und dann allmählich abstirbt, während sich basal Erneuerungssprosse bilden (RAUH 1981).

**Verbreitung:** Bromelien sind mit Ausnahme einer einzigen Art (*Pitcairnia feliciana* in W-Afrika), und abgesehen von den Kulturformen, ausschließlich in den Tropen und Subtropen Amerikas verbreitet (von etwa 35° N bis etwa 45° S). Ihre Habitate reichen vom Meeresniveau bis in 4000 m Höhe, und erstrecken sich von der peruanischen Küstenwüste über die Anden bis hin zum Küstenregenwald Ostbrasilens. Die größte Dichte an *Bromeliaceae* soll sich in Bergregenwäldern zwischen 1500 m-2500 m finden (BENZING 1980).

Im untersuchten Teil des Sira-Gebirges wurden vorläufig 28 Arten aus 8 Gattungen gefunden zumeist sogenannte "grüne" trichterbildenden Bromelien (W. TILL und B. WALLNÖFER, verb.). Die Bromelienflora wurde jedoch im Zuge der Sira-Expedition nicht umfassend gesammelt, es ist in dem Gebiet zumindest mit der doppelten Artenzahl zu rechnen (W. TILL, verb.).



## Liste der Bromelien im Sira (nach W. TILL):

### *Pitcairnioideae*

*Pitcairnia bifaria* L.B. SMITH

*Pitcairnia aff. corallina* LINDEN & ANDRÉ

*Pitcairnia wolfei* L.B. SMITH

### *Tillandsioideae*

*Guzmania devansayana* E. MORREN

*Guzmania dudleyi* L.B. SMITH

*Guzmania garciaensis* RAUH

*Guzmania globosa* L.B. SMITH

*Guzmania melinonis* REGEL var. *melinonis*

*Guzmania squarrosa* (MEZ & SODIRO) L.B. SMITH & PITTENDRIGH

*Guzmania strobilantha* (RUIZ LOPEZ & PAVÓN y JIMÉNEZ) MEZ in C.DC.

*Guzmania strobilantha* (RUIZ LOPEZ & PAVÓN y JIMÉNEZ) MEZ in C.DC. var.

*Guzmania weberbaueri* MEZ

*Guzmania spec.* WT3042

*Racinaea parviflora* (RUIZ LOPEZ & PAVÓN y JIMÉNEZ) SPENCER & SMITH

*Racinaea pendulispica* (MEZ in C.DC.) SPENCER & SMITH

*Tillandsia brevilingua* MEZ ex HARMS in ENGLER & PRANTL

*Tillandsia confinis* L.B. SMITH

*Tillandsia fendleri* GRISEBACH

*Tillandsia hirtzii* RAUH

*Tillandsia marantoidea* RUSBY

*Vriesea amazonica* (BAKER) MEZ in MARTIUS

*Vriesea chrysostachys* E. MORREN var.

*Vriesea incurva* (GRISEBACH) R.W. READ

*Vriesea aff. piepenbringii* RAUH

### *Bromelioideae*

*Aechmea veitchii* BAKER

*Aechmea spec. cf. nov.*

*Billbergia oxysepala* MEZ

*Ronnbergia explodens* L.B. SMITH

**Nährstoffaufnahme:** Bromelien unterscheiden sich von anderen grünen Pflanzen in den Methoden der Wasser- und Nährstoffaufnahme. Sie besitzen spezielle Saugschuppen (Trichome) auf den Blättern, vor allem auf den Blattbasen, die der Absorption von Wasser dienen (BENZING 1980). Diese im Pflanzenreich einmaligen Strukturen können auch Tau optimal aufnehmen und ermöglichen den Bromelien die oft extreme, epiphytische

Lebensweise (z.B. auf Telegraphenleitungen). Eine besonders wichtige Rolle spielen die Absorptionshaare bei den Zisternenbromelien (siehe unten).

**Zisternenbromelien:** Der am weitesten verbreitete Wuchstyp wird von den Zisternen- oder Trichterbromelien repräsentiert. Diese leben epiphytisch auf Bäumen (Abb. 5), in Felswänden oder terrestrisch (RAUH 1981). Die zumeist verbreiteten Blattbasen der aufeinanderfolgenden Rosettenblätter überdecken sich größtenteils und liegen derart dicht aufeinander, daß sie in ihrer Gesamtheit einen abflußlosen Trichter bilden. Dort können sich bis zu 45 Liter Regenwasser sammeln (Z AHL 1975), wobei die freistehenden, vielfach rinnenförmigen Blattenden häufig der Wasserzuleitung dienen. Das Fassungsvermögen der Zisterne ist abhängig von der Größe der Pflanze, der Fläche der Blattbasen und der Weite des Trichteröffnungswinkels.

Je nach Art wird die Blattrosette unterschiedlich ausgebildet. Beim "multi-tank-type" bestehen neben dem zentralen Trichter noch zahlreiche konzentrisch angeordnete Wasseransammlungen in den Basen der äußeren Blätter. Normalerweise sind die einzelnen Tanks voneinander isoliert, können jedoch bei stärkerem Regen kurzfristig ineinander übergehen. Hingegen ist beim "single-tank-type" lediglich eine große zentrale Zisterne vorhanden, während die Wasseransammlungen zwischen den äußeren Rosettenblättern zu vernachlässigen sind.



Abb. 5: *Vriesea platyhema* und *V. philippcoburgii* auf einem Baum in der Serra do Mar (Brasilien). Bromeliennester mit beachtlichem Fassungsvermögen.

Fig. 5: *Vriesea platyhema* and *V. philippcoburgii* on a tree in the Serra do mar (Brazil). Bromeliadclumps with remarkable water holding capacity.



Abb. 6: *G. weberbaueri*: 2 Individuen neben 4 künstlichen Bromelien im Sira. Photo: W. Morawetz.

Fig. 6: *G. weberbaueri*: 2 Individuals besides 4 artificial ersatz bromeliads in the Sira. Photo: W. Morawetz.



Abb. 7: Eine Bodenbromelie, *G. squarrosa*, im Sira, bedeckt mit abgefallenen Blättern und Zweigen. Photo: W. Morawetz

Fig. 7: *G. squarrosa*, a ground dwelling bromeliad in the Sira, covered with fallen leaves and twigs. Photo: W. Morawetz.

Im, von den Bromelienzisternen aufgefangenen Regenwasser sind Mineralstoffe gelöst, die vom Staub aus der Luft bzw. von Blatt- und Stammoberflächen stammen. Zusätzlich führt der Abbau des im Wasser akkumulierten toten organischen Materials pflanzlichen und tierischen Ursprungs zu einer Nährstoffanreicherung, besonders von Stickstoffverbindungen. Den größten Nährstoffeintrag liefern jedoch die von den lebenden Bromelienbewohnern stammenden Stoffwechselprodukte. Aus dieser "Nährlösung" kann der gesamte Nahrungsbedarf einer Bromelie abgedeckt werden. Die im Zisternenwasser gelösten Nährstoffe werden über interfoliare Zisternen-Wurzeln (tank-root absorption) oder Zisternen-Trichome (tank-trichome absorption) aufgenommen. Dies ergänzt oder ersetzt die übliche Nährstoffaufnahme über Bodenwurzeln, die hauptsächlich oder ausschließlich nur mehr der Befestigung der Pflanze dienen (PITTENDRIGH 1948, BENZING 1980).

**Untersuchungsobjekt:** Die in dieser Studie hauptsächlich untersuchte *Guzmania* [W. TILL WT 3057, B. WALLNÖFER 11- 14988, in Blüte, Dubletten in USM und WU] ist nach dem Bestimmungsschlüssel aus der Flora Neotropica- Monographie von SMITH und DOWNS (1977) vorläufig als *G. weberbaueri* zu benennen. Für eine endgültige Eingrenzung dieses Taxons wären jedoch noch umfangreiche Herbarvergleiche notwendig.

*G. weberbaueri* kommt im Untersuchungsgebiet in der Höhenstufe von etwa 1000 m - 1500 m vor, wo sie vor allem auf Lichtungen eine hohe Dichte erreicht (Abb. 6). Auf 1000 m<sup>2</sup> (20 m x 50 m, bis 3 m über dem Boden) konnten bis zu 418 Individuen dieser hauptsächlich terrestrischen Art gezählt werden. Ihre Rosettenform ist trichterig mit einem Öffnungswinkel von kleiner als 60 Grad. Daraus ergibt sich ein Verhältnis von Oberfläche zu Volumen kleiner als 1.

Die schmalen, glattrandigen, 70 - 120 cm langen und ca. 5,5 cm breiten Blätter enden in einer etwas härteren Spitze. Durch die angedrückt braune Beschuppung ist die Farbe der Blätter an der Basis dunkelgrün bis braun, sonst hellgrün. Der Blattquerschnitt ist an der Basis flach mondformig, an der Spreite flacher, etwa wie ein niedriges, breites "U". Im Gegensatz zu vielen anderen Trichterbromelien ist hier die Blattscheide (Blattbasis) nur undeutlich abgesetzt und gering, auf etwa 8 cm verbreitert. Dadurch entstehen kleine Einzelzisternen mit einem Fassungsver-

mögen von 25 - 35 ml, von denen jede Pflanze etwa 6- 10 ausbildet (multi-tank-type). Das durchschnittliche Fassungsvermögen je Pflanze liegt bei 250 ml.

Aus der vorher erwähnten Individuendichte läßt sich eine beachtliche Gesamtwassermenge der untersuchten Populationen hochrechnen. Allein in *G. weberbaueri* sammeln sich demnach bis zu etwa 1000 l Wasser/ha. Diese Wassermenge kann je nach Dichte anderer, epiphytischer Bromelien (Abb. 5) zehn- bis fünfzigmal größer sein. SUGDEN und ROBINS (1979) berichten von 50000 l/ha in einem kolumbianischen Nebelwald.

PICADO (1913) erkannte als erster die Bedeutung dieses aquatischen Habitats, das die Bromelien in ihrer Gesamtheit darstellen und verglich es mit einem großen aufgeteilten Sumpf, der sich über das humide tropische Amerika ausdehnt.

Im Untersuchungsgebiet ist die Wasserfüllung der Bromelien durch die Häufigkeit und Menge der Niederschläge meist maximal. Eine Austrocknung ist auch aufgrund des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses auszuschließen.

Der zusammengesetzte Blütenstand sitzt auf einem Schaft und ragt 30 - 50 cm über die Blattrosette hinaus und besteht aus ca. 12 kurzgestielten, eiförmigen Ähren mit 7-9 Einzelblüten. Der gesamte Blütenstand ist gelb, einzelne Primärbrakteen (=Deckblätter) können auch rot sein.

Bezüglich der Ernährung dürfte es sich um einen Mischtyp (Bodenwurzel- und Zisternen-Absorption) handeln. Dafür sprechen die gut ausgebildeten Bodenwurzeln und Trichome.

## *Zisternenbromelien als Lebensraum*

Wassergefüllte Zisternenbromelien stellen einen eigenen Biotop dar. Viele Organismenarten nutzen sie für die verschiedensten Zwecke. Drei Gruppen können unterschieden werden (FRANK 1983):

a) Tiere, die die Bromelie als Nahrung nutzen (Blätter, Blüten, Nektar, Früchte, Samen oder Pollen).

b) Tiere, die Schutz (vor Feinden oder vor Austrocknung) oder Beute finden. Diese Gruppe vergrößert sich während der Trockenzeit an Indivi-



duen- und Artenzahl (LUCAS 1975) und umfaßt sowohl Besucher als auch solche Tiere, die sich hier fortpflanzen.

Eine spezielle Form der Vergesellschaftung, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, stellt das Zusammenleben von Bromelien und Ameisen dar. Hier haben sich mannigfache Mutualismen herausgebildet. Bromelien werden z.B. in sogenannten "Ameisengärten" gezogen, Ameisen besiedeln auch regelmäßig Scheinzwiebeln von *Tillandsia*-Arten (WHEELER 1942) oder flüchten sich bei Hochwasser in die Trichterbromelien der Überschwemmungswälder.

c) Tiere, die den aquatischen Lebensraum nützen (aquatische Organismen, beziehungsweise Organismen mit wenigstens einem aquatischen Entwicklungsstadium). Diese Gruppe kann unterteilt werden in:

- Dauerbewohner z.B. der Kleinkrebs *Metacypris bromeliarum* (Crustacea, Ostracoda) oder die Larve der Libelle *Leptagrion siqueirai* (Insecta, Odonata);
- Zufallsbewohner z.B. die Larve von *Aedes aegypti* (Insecta, Diptera) oder Strudelwürmer (*Turbellaria*, *Tricladida*);
- "Katastrophenbewohner" z.B. hineingefallene Milben.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich im wesentlichen auf aquatische Organismen.

**Stabilität von Bromelien-Phytotelmata:** FRANK & CURTIS (1981a) schätzen, daß *Tillandsia utriculata* 14 Jahre benötigt, um von 2 cm (Länge des längsten Blattes) auf 1 m zu wachsen, um eine Wassermenge von maximal 1,3 l halten zu können. Wenn man die Wachstumsdauer eines Bromelienkeimlings von 2 mm (bei der Keimung) bis 2 cm dazu addiert, erhält man eine Lebensdauer von etwa 20 Jahren (BENZING 1980). Jedenfalls ist die Lebensdauer der Bromelien größer als die ihrer Bewohner, und damit ist die Stabilität dieses Habitats vergleichbar hoch oder höher als die von temporären Tümpeln oder Baumhöhlen (MACHADO- ALLISON et al. 1983).

**Aquatische Bromelienbewohner:** Es sind etwa 470 Arten aquatischer Organismen als Bewohner von Bromelien- Phytotelmata bekannt (FRANK 1983). Davon gehören etwa 70 Arten zu den Algen und Bakterien, 30 Arten zu den Protozoa und etwa 370 Arten zu den Metazoa. Diese Arten-

zahlen sind als untere Grenze anzusehen. Einige Autoren geben wesentlich höhere Werte an: FISH (1983) berichtet von geschätzten 400 Dipteren-Arten aus 15 Gattungen, die in Phytotelmata vorkommen sollen.

Die aquatischen, bromelienbewohnenden *Metazoa* rekrutieren sich aus 6 Stämmen: *Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Mollusca*, *Annelida*, *Arthropoda* und *Chordata*.

Ein wichtiger Faktor, der die Besiedelung und die Entwicklung der Organismengemeinschaften in Bromelienphytotelmata von Grund auf beeinflusst, ist die Lichtexposition der Bromelie. In sonnigen Lagen entwickeln sich besonders viele Algen und im weiteren Nahrungsnetz *Ostracoda* und *Chironomidae*, aber nur wenige Bakterien. In schattigen Lagen kommen besonders viele Bakterien auf, hingegen nur wenige Algen (LAESSLE 1961). Dabei spielt auch das Verhältnis Wasseroberfläche zu Volumen eine wichtige Rolle für Verdunstung und Gasaustausch ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ). Dieses Verhältnis ist abhängig von der Bromelienwuchsform und vom Blattalter (BENZING 1980).

## *Datenerhebung und Auswertung*

**Aufsammlungen:** Die Probenentnahme erfolgte monatlich von August 1987 bis Oktober 1988. Von jeder Bromelie, deren Zisterne für Probezwecke geleert werden sollte, wurden zunächst Daten zur Lage (Seehöhe, relative Höhe, Bodenneigung, Sonnen-/Schattenlage), zur aktuellen Wetersituation (Temperatur, Wind, Wolkenbedeckung), von der Pflanze selbst (Größe, Blatt- und Zisternenanzahl) und vom Zisterneninhalt (Temperatur, pH-Wert) erhoben. Temperatur und pH-Wert-Messungen erfolgten mit einem elektronischen Gerät (Seibold GPT); die Mittelwerte ergaben sich aus dreifachen Messungen.

Eventuelle Besucher und Einmieter wurden gesucht und eingefangen. Zur besseren Handhabung beim Ausleeren erwies sich das Kürzen der Blätter als dienlich. Bei der folgenden Ermittlung der Blattzahl wurden nur solche Blätter, die wenigstens für ein Drittel der Blattlänge grün waren, berücksichtigt; nicht berücksichtigt hingegen wurden die abgestorbenen, trockenen, oft mehr oder weniger lose an der Pflanze hängenden Blattreste. Nach dem Abtrennen der Sproßachse konnte der Inhalt der Zisternen in eine Wanne geleert und das Volumen ermittelt werden. Die quantitative Ausbeute verbesserte sich durch das Abspritzen der einzel-



nen Blätter der zerlegten Bromelie mit Wasser über der Wanne. Das überschüssige Wasser wurde durch ein Sieb (Maschenweite 100 Mikrometer) abgossen und das so gewonnene Material in Kunststoff-Weithalsfläschchen gefüllt und mit 5 % Formol oder 70 % Alkohol fixiert (vgl. LOUNIBOS et al. 1987a).

Zu Vergleichszwecken wurde auch Material des Untergrundes (obere Bodenschicht oder Rinde) und Abfallmaterial (Eintrag in die Bromelienzisternen von oben: Laub, Moos, Ästchen, usw.) gesammelt und fixiert.

**Künstliche Bromelien:** Im Untersuchungsgebiet wurden zur Klärung der Wege und Stadien der Besiedelung künstliche Bromelien installiert. Als besonders geeignet erwiesen sich dunkelgrüne Kunststoff-Steckvasen (Gesamthöhe 32 cm, Durchmesser am oberen Rand 12 cm) nach entsprechender Modifizierung. Jede Vase wurde so angesägt, daß durch zwei seitliche Überläufe (30 x 1,5 mm) ein maximales Fassungsvermögen von 250 ml gewährleistet war. Dieser Wert entsprach etwa dem Durchschnittsvolumen der untersuchten Bromelienart.

Von den insgesamt 96 Kunststoff-Vasen wurden 48 mit einem Kunststoffnetz, wie es in Gärtnereien verwendet wird (Maschenweite ca. 5 mm), abgedeckt, um Insekten fernzuhalten. Bei den 48 nicht abgedeckten Vasen wurde der Rand je acht mal so eingeschnitten, daß sich die Ähnlichkeit mit natürlichen Bromelien erhöhte und herabfallende Blätter und Ästchen sich leicht verklemmen konnten. Jede zweite Vase wurde mit einem Gewebeklebeband von den Überläufen bis zum Fuß der Vase versehen, um so die Einwanderung von Tieren vom Boden her zu begünstigen. Dadurch entstanden vier verschiedene Vasentypen (Abb. 8), die verschiedene Besiedelungswege begünstigen bzw. benachteiligen sollten. Es wurden 4er-Gruppen aus je einem Exemplar der vier Vasentypen gebildet. An zwei Plätzen (Platz I und II) wurden je 12 dieser 4er-Gruppen, also insgesamt 96 Stück, am Boden aufgestellt. Jedes Monat wurde eine 4er-Gruppe pro Platz für die Untersuchung entleert und an ihren Platz zurückgestellt. Diese monatliche Ausleerung und Wiederaufstellung der künstlichen Bromelien ergab in einem Jahr (Oktober 1987 - September 1988) 192 Proben und Datensätze.

Platz I und II befanden sich in 1080 m Seehöhe in der Nähe des Lagers Pato Rojo. An beiden Plätzen war der mit Rohhumus bedeckte Boden locker aber ausschließlich mit *G. weberbaueri* bewachsen. Die beiden Plät-

ze unterschieden sich wesentlich in ihrer Exposition. Während der Platz I im Halbschatten auf einem leicht geneigten (ca. 15°) NO-Hang mit lockerem Baumbestand lag, erwies sich Platz II als sonniger nur leicht geneigter (ca. 10°) NW-Hang mit dem geringen Baumbestand eines ehemaligen Windbruchs.

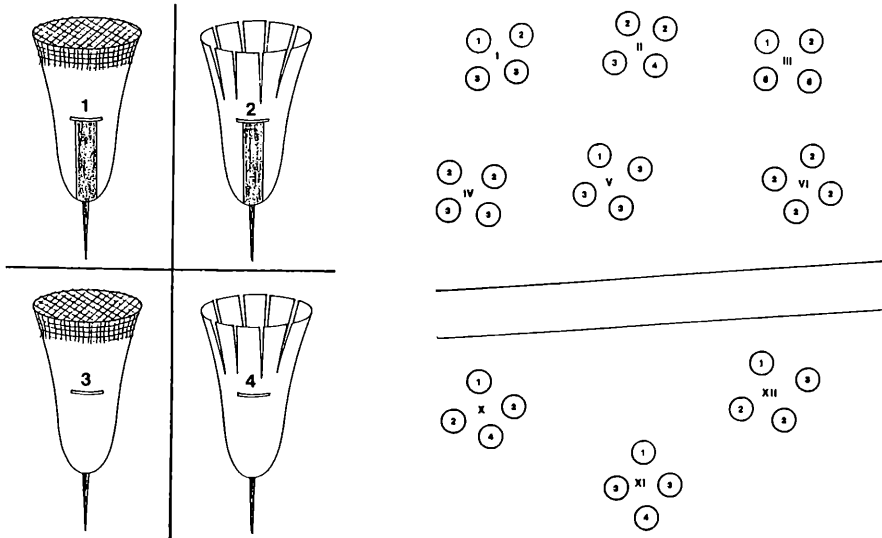


Abb. 8: Künstliche Bromelien: Links: 4 unterschiedlich präparierte Kunststoff-Steckvasen (Typ 1 bis 4); rechts: Aufstellungsanordnung.

Fig. 8: Artificial bromeliads: left: four differently modified grave vases (type 1-4); right: arrangement.

**Auswertung der Proben:** Zur Auswertung gelangten Proben aus 74 natürlichen Bromelien (*G. weberbaueri*) und 192 künstlichen Bromelien. Zum besseren Vergleich wurden die absoluten Individuenzahlen je Probe in relative Individuenzahlen, bezogen auf ein Normvolumen von 250 ml, umgerechnet.

Die Organismen der Meso- und Makrofauna wurden unter dem Stereomikroskop (Reichert 300701 mit Okularmaßstab) bei 7 - 45 facher Vergrößerung in Großgruppen aufgeteilt, gezählt und teilweise vermessen. Nach der Bestimmung mit Bestimmungsschlüsseln der entsprechenden Fachliteratur und mit Hilfe von Fachkollegen konnte die Zuordnung der Organismen weiter verfeinert werden.

Vermessung der Kaulquappen: Bis auf eine Ausnahme (SVL) wurde nach den Richtlinien zur Vermessung von Anurenlarven von DELY (1964) vorgegangen. Gesamtlänge: Die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Schwanzende. Kopf-Rumpf-Länge (SVL): Die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und der Wurzel der Hinterextremitäten, bzw. deren Anlagen.

Berechnung der Detritusanteile: Je Probe wurde das Detritusvolumen in ml, gerundet auf Vielfache von 5, festgestellt und der Detritus-Volumenprozentanteil berechnet.

**Konservierung und Erhaltung:** Das untersuchte Material ist am Naturhistorischen Museum in Wien (NHMW) und am Museo de Historia Natural "Javier Prado" in Lima (MHNJP) deponiert (Museumsabkürzungen nach FROST 1985).

Kaulquappen werden in einem Gemisch von gleichen Teilen 70 % Alkohol und 10 % Formol aufbewahrt, wodurch Schrumpfungen möglichst gering gehalten werden (GRILLITSCH 1984).

## Ergebnisse

Innerhalb der untersuchten Höhenstufe von 1000 m bis 1500 m Seehöhe ergaben sich bei den gemessenen abiotischen Parametern und der Zusammensetzung der Organismengemeinschaften der Phytotelmata keine signifikanten Abhängigkeiten von der Seehöhe.

### *Bromeliengröße, Blatt- und Zisternenanzahl*

Die Höhe der Bromelien (von der Basis der Blattrosette bis zur höchsten Blattspitze) beträgt durchschnittlich 76,4 cm; Minimum 50 cm, Maximum 100 cm. Mit zunehmender Höhe der Pflanzen nimmt die Wasserhaltekapazität zu (Abb. 9 und 10). Die Anzahl der Blätter und die der Zisternen sind von der Wuchshöhe der Bromelie nicht signifikant abhängig (Abb. 11). Die Anzahl der Blätter je Bromelie beträgt durchschnittlich 24; Minimum 18, Maximum 28; die Anzahl der Zisternen durchschnittlich 9,4; Minimum 5, Maximum 12.

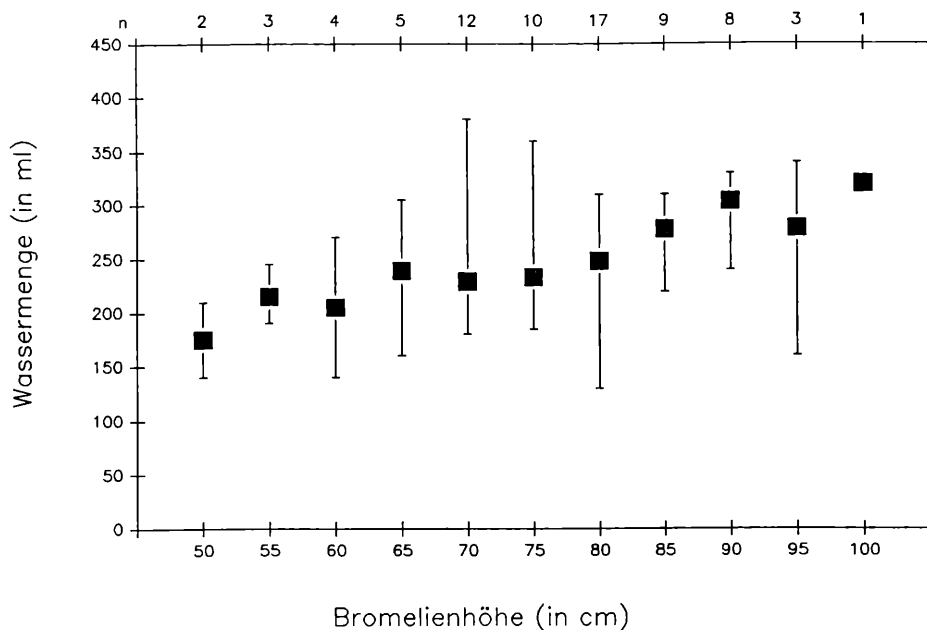


Abb. 9: Gesamtwasserhaltekapazität je Bromeliengröße.

Fig. 9: Total water holding capacity according to bromeliad size.

## Wassermengen und Detritusanteil

Die durchschnittliche Gesamtwassermenge einer Guzmanie betrug 248,6 ml; Minimum 140 ml, Maximum 380 ml (Abb. 12); 75 % liegen zwischen 190 ml und 330 ml. Die künstlichen Bromelien wurden dementsprechend auf 250 ml eingestellt.

Der Detritus-Volumanteil betrug in natürlichen Bromelien durchschnittlich 10 %; Minimum 5%, Maximum 16%. In den künstlichen Bromelien war die Detritusmenge abhängig von der Zeitdauer der Aufstellung (Abb. 13). Nach einem Jahr Aufstellungsdauer betrug der Detritus-Volumanteil durchschnittlich 6 %; Maximum 10 %.

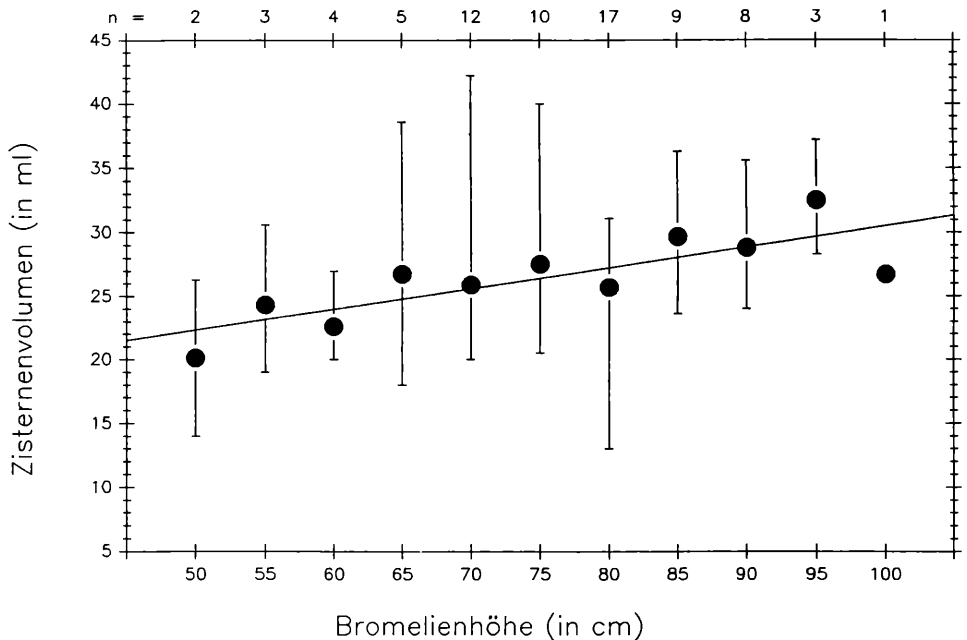


Abb. 10: Wasserhaltekapazität von Zisternen je Bromeliengröße.

Fig. 10: Water holding capacity of single tanks according to bromeliad size.

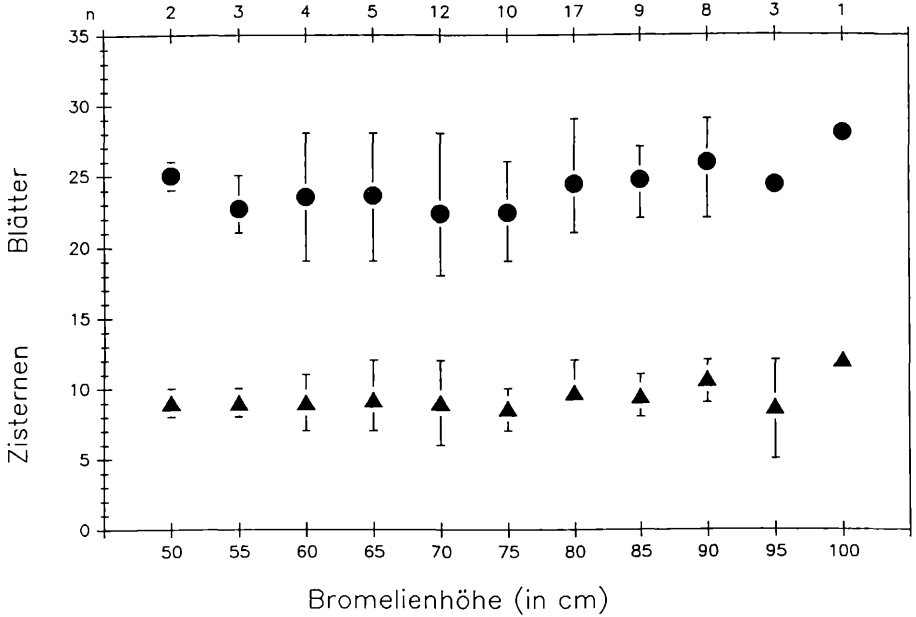


Abb. 11: Blätter- und Zisternenanzahl je Bromeliengröße.

Fig. 11: Number of leaves and tanks according to bromeliad size.

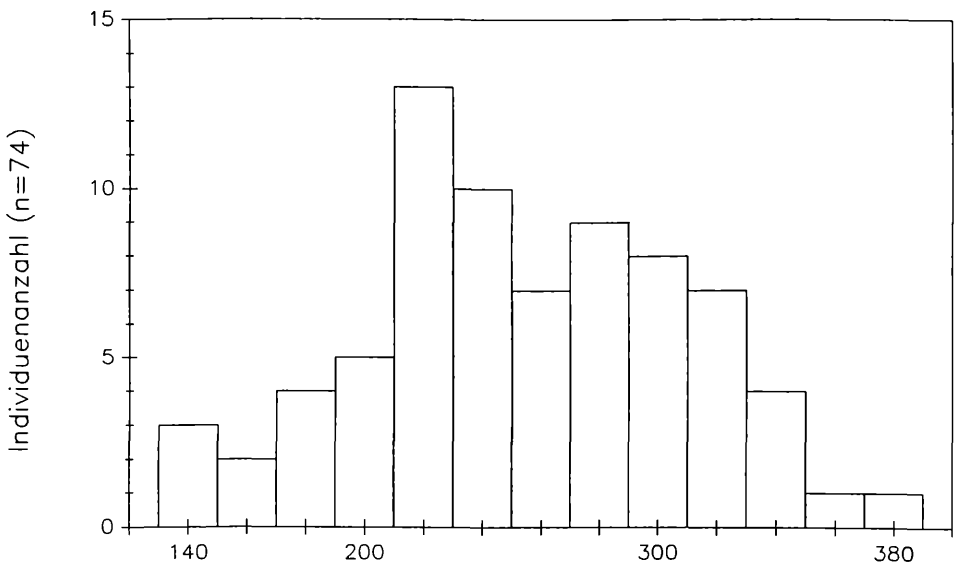


Abb. 12: Verteilung der Wassermengen (Intervallbreite = 20 ml).

Fig. 12: Distribution of amount of impounded water (intervalwidth = 20 ml)

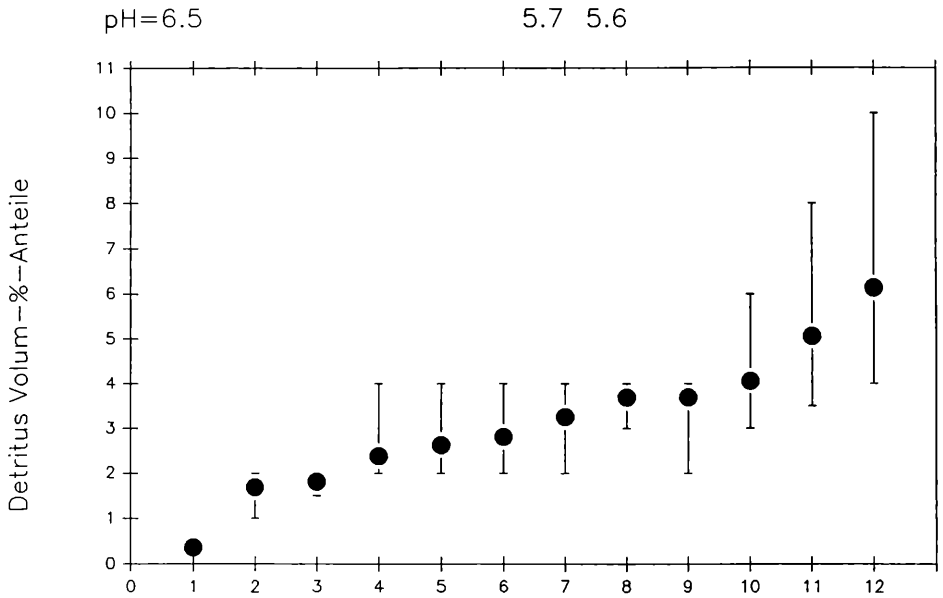


Abb. 13: Zunahme der Detritusmenge pro Monat in künstlichen Bromelien.

Fig. 13: Increase of amount of detritus per month in artificial bromeliads.

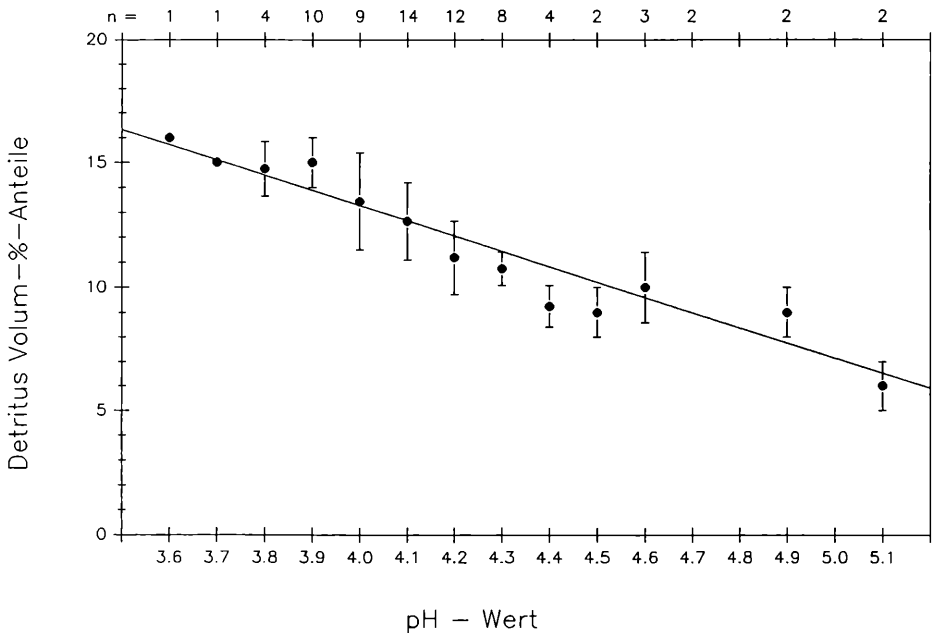


Abb. 14: Korrelation von pH-Wert und Detritusmenge in *G. weberbaueri*.

Fig. 14: Correlation between pH-value and amount of detritus in *G. weberbaueri*.

## *pH - Werte*

Das Wasser in den Bromelien war immer sauer. Der Säuregrad nimmt mit steigender Detritusmenge zu (Abb. 14). Der durchschnittliche pH-Wert betrug 4,2; Minimum 3,6, Maximum 5,1. 75 % aller untersuchten Bromelien lagen im pH-Bereich von 3,8 - 4,4. Bei den künstlichen Bromelien wurde der pH-Wert nur dreimal im Laufe eines Jahres gemessen. Werden diese Messergebnisse auf den Jahresverlauf hochgerechnet, ergibt sich der gleiche Zusammenhang zwischen Säuregrad und Detritusmenge wie bei den natürlichen Bromelien.

## *Aquatische Bromelienbewohner*

In den untersuchten Phytotelmata wurden über 12800 Individuen, durchschnittlich 296,5 Ind./l aus fünf Stämmen der *Metazoa*, gefunden:

*Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Annelida*, *Arthropoda*, *Chordata*; insgesamt mindestens 26 Arten. 3 Arten davon waren noch nicht als Bromelienbewohner bekannt.

## **Zusammensetzung der Organismengemeinschaft (Tab. 2a, 2b, 2c)**

Wegen der geringen Abweichung des durchschnittlichen Wasservolumens der untersuchten *G. weberbaueri* vom gewählten Normwert von 250 ml ergeben sich bei der Umrechnung von den absoluten auf die relativen Individuenzahlen (siehe: Auswertung der Proben) nur geringe Unterschiede (Tab. 2a und 2b). Da diese im folgenden so gering sind, daß sich in den Prozentanteilen (Tabellen-Spalte: Ind./Brom.) keine Unterschiede über 0,1 ergeben, werden in den weiteren Tabellen (falls nicht anders angegeben) für die natürlichen Bromelien nur die absoluten Werte dargestellt.



Tab. 2a: Absolute Individuenzahlen von im Untersuchungsgebiet in *G. weberbaueri* (n = 74) gefundenen Taxa.

Tab. 2a: Absolute numbers of individuals of taxa found in the investigation area in *G. weberbaueri* (n = 74).

Stamm	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	min.	max.
<i>Plathelminthes</i>	1	0,0	1	1,0	0	1
<i>Nemathelminthes</i>	345	4,1	29	11,9	2	39
<i>Annelida</i>	22	0,3	7	3,1	1	6
<i>Arthropoda</i>	8034	95,5	74	108,6	23	185
<i>Chordata</i>	11	0,1	6	1,8	1	4
GESAMT	8413	100,0	74			

Tab. 2b: Relative Individuenzahlen (gerundet auf Ganze) von in *G. weberbaueri* (n = 74) gefundenen Taxa.

Tab. 2b: Relative numbers of individuals (rounded) of taxa found in *G. weberbaueri* (n = 74).

Stamm	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	min.	max.
<i>Plathelminthes</i>	1	0,0	1	1,0	0	1
<i>Nemathelminthes</i>	325	3,8	29	11,2	2	31
<i>Annelida</i>	21	0,2	7	3,0	1	5
<i>Arthropoda</i>	8175	95,8	74	110,5	32	194
<i>Chordata</i>	14	0,2	6	2,3	1	7
GESAMT	8536	100,0	74			

Tab. 2c: Individuenzahlen von in künstlichen Bromelien (n = 96) nach einem Jahr Aufstellungsdauer gefundenen Taxa.

Tab. 2c: Numbers of individuals of taxa found in artificial bromeliads (n = 96) one year after installation.

Stamm	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	min.	max.
<i>Plathelminthes</i>						
<i>Nemathelminthes</i>	235	5,3	25	9,4	1	13
<i>Annelida</i>						
<i>Arthropoda</i>	3998	90,1	96	41,6	3	122
<i>Chordata</i>	202	4,6	35	5,8	2	18
GESAMT	4435	100,0	96			

### ***Plathelminthes***

Aus diesem Tier-Stamm trat lediglich ein einziges Exemplar in einer *G. weberbaueri* auf (*Turbellaria: Tricladida*: Gattung unbestimmt). Die Länge des Tieres betrug 22 mm, die Breite 8 mm.

### ***Nemathelminthes***

Aus diesem Stamm wurden insgesamt 580 Vertreter der Klasse *Nemato-da*, Unterklasse *Aphasmida* gefunden. Davon waren in 29 (39,2 %) natürlichen Bromelien 345 Individuen (4,1 % der Gesamtindividuen in natürl. Brom. absolut, 3,8 % relativ) (Tab. 3a) und in 25 (26,0 %) künstlichen Bromelien 235 Individuen (5,3 % der Gesamtindividuen in künstl. Brom.) (Tab. 3b).

Insgesamt (natürl. und künstl. Bromelien) sind etwa zwei Drittel (68,3 %) dieser Nematoden Detritusfresser (Gattung *Dorylaimus*), der Rest ist carnivor, beziehungsweise die Ernährungsweise unbekannt (1 unbestimmte Gattung der Unterfamilie *Nygolaiminae*).

Die durchschnittliche Individuendichte der Nematoden betrug in künstlichen Bromelien (nach einem Jahr Aufstellungsdauer) 9,4 Ind./Pflanze und in natürlichen 11,9.

### ***Annelida***

Aus diesem Stamm wurden 22 Vertreter (*Oligochaeta: Limicola: Naididae*) ausschließlich in natürlichen Bromelien mit hohem Detritusanteil (12 %) gefunden. Die durchschnittliche Körperlänge betrug 7,3 mm; min. 5,4 mm, max. 8,6 mm.

### ***Arthropoda***

***Araneae*:** In den untersuchten Bromelien gefundene Vertreter dieser Ordnung (*Ctenidae*, 2 Arten mit je zwei Individuen) leben nicht aquatisch, sondern flüchten nur bei Gefahr ins Wasser. Sie wurden lauernd und jagend zwischen den Blättern von *G. weberbaueri* beobachtet.

***Acarina*:** Unter den in 170 Proben insgesamt gefundenen Milben (5778,  $x = 34$ ) konnten keine aquatischen Formen identifiziert werden. Es scheint sich daher ausschließlich um hineingefallene, beziehungsweise vom Regen hineingespülte Tiere zu handeln (Systematik nach KRANTZ 1970): *Mesostigmata: Uropodina; Cryptostigmata: Carabodidae, Crotoniidae,*

*Dampfiellidae*, *Galumnidae*, *Hermanniellidae*, *Liacaridae*, *Liodidae*, *Phthiracaridae*, *Epactozetidae*, *Haplozetidae*, *Oripodidae*, *Parakalummidae*, *Schezoribatidae*, *Metrioppiidae*, *Rhynchoribatidae* und 3 unbestimmte Familien.

Tab. 3a: Übersicht über die im Untersuchungsgebiet in *G. weberbaueri* (n = 74) vorgefundenen Nematoden.

Tab. 3a: Overview of nematods found in the investigation area in *G. weberbaueri* (n = 74).

Familie Unterfamilie	Gattung	Indiv. Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Ernährungs- weise
<i>Mononchidae</i>	<i>Mononchus</i>	61	17,7	14	4,4	carn.
	<i>Iotonchus</i>	19	5,5	18	1,1	carn.
<i>Dorylaimidae</i>						
<i>Dorylaiminae</i>	<i>Dorylaimus</i>	234	67,8	27	8,7	sapr.
<i>Nygolaiminae</i>	<i>Nygolaimus</i>	28	8,1	9	3,1	carn.
	Genus undet.	3	0,9	1	3,0	?
GESAMT		345	100,0	29	11,9	

Tab. 3b: Übersicht über die in künstlichen Bromelien (n = 96) nach einem Jahr Aufstellungsdauer vorgefundenen Nematoden.

Tab. 3b: Overview of nematods found in artificial bromeliads (n = 96) one year after installation.

Familie Unterfamilie	Gattung	Indiv. Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Ernährungs- weise
<i>Mononchidae</i>	<i>Mononchus</i>	68	28,9	16	4,3	carn.
	<i>Iotonchus</i>	14	6,0	4	3,5	carn.
<i>Dorylaimidae</i>						
<i>Dorylaiminae</i>	<i>Dorylaimus</i>	137	58,3	18	7,6	sapr.
<i>Nygolaiminae</i>	<i>Nygolaimus</i>	16	6,8	6	2,7	carn.
GESAMT		235	100,0	25	9,4	

## ***Insecta***

Diese Klasse war in den Proben an Individuen- und Artenzahl am stärksten vertreten. Insgesamt wurden absolut 12031 (relativ 12173, bezogen auf das Normvolumen von 250 ml; siehe Auswertung der Proben) Individuen (Larven und Imagines) aus mindestens sechs Ordnungen in natürlichen und künstlichen Bromelien gefunden (Tab. 4a, 4b). Der

Prozentanteil der Insekten an der gesamten Bromelienbewohnerzahl betrug in natürlichen Bromelien absolut 95,5 % (relativ 95,8 %) und in künstlichen 90,1 %.

Tab. 4a: Absolute Individuenzahlen von im Untersuchungsgebiet in *G. weberbaueri* (n = 74) gefundenen Insektenordnungen.

Tab. 4a: Absolute numbers of individuals of insects found in the investigation area in *G. weberbaueri* (n = 74).

Ordnung	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Minimum	Maximum
<i>Odonata</i>	8	0,1	5	1,6	1	2
<i>Hemiptera</i>	12	0,2	6	2,0	1	3
<i>Saltatoria</i>	2	0,0	1	2,0	0	2
<i>Coleoptera</i>	34	0,4	24	1,4	1	3
<i>Diptera</i>	7922	98,6	74	107,1	23	185
Sonstige	55	0,7	11	5,0	1	8
GESAMT	8033	100,0	74	108,6		

Tab. 4b: Individuenzahlen von in künstlichen Bromelien (n = 96) gefundenen Insektenordnungen.

Tab. 4b: Numbers of individuals of insects found in artificial bromeliads (n = 96).

Ordnung	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Minimum	Maximum
<i>Diptera</i>	3949	98,8	96	41,1	3	122
<i>Coleoptera</i>	25	0,6	18	1,4	1	3
<i>Hemiptera</i>	6	0,2	5	1,2	1	2
Sonstige	18	0,4	16	1,1	1	2
<i>Odonata</i>						
<i>Saltatoria</i>						
GESAMT	3998	100,0	96	41,6		

Die durchschnittliche Individuendichte der Insekten betrug in künstlichen Bromelien (nach einem Jahr Aufstellungsdauer) 41,6 und in natürlichen 108,6, das sind 2,6 mal mehr.

## Odonata

Vertreter dieser Ordnung wurden ausschließlich in natürlichen Bromelien gefunden. Acht Larven einer Art (*Coenagrionidae: Leptagrion*, wahrscheinlich *L. siqueirai*) wurden in fünf mittelgroßen Bromelien (durchschnittl. Wassermenge 225 ml) angetroffen. Diese Larven, maximal zwei je Bromelie, befanden sich in verschiedenen Zisternen. Die Körperlänge betrug durchschnittlich 13,3 mm, Minimum war 9 mm, Maximum 16 mm.

## Coleoptera

Aus dieser Ordnung fanden sich Larven aus vier Familien und Imagines aus einer Familie (*Curculionidae*) (Tab. 5a, 5b).

Tab. 5a: Absolute Individuenzahlen von im Untersuchungsgebiet in *G. weberbaueri* (n = 74) gefundenen Coleopterenfamilien.

Tab. 5a: Absolute numbers of individuals of *Coleoptera* found in the investigation area in *G. weberbaueri* (n = 74).

Familie	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Minimum	Maximum
<i>Helodidae</i>	15	44,1	7	2,1	1	3
<i>Lampyridae</i>	3	8,8	3	1,0	1	1
<i>Elateridae</i>	2	5,9	2	1,0	1	1
<i>Scirtidae</i>	3	8,8	3	1,0	1	1
<i>Curculionidae</i>	11	32,4	10	1,1	1	2
GESAMT	34	100,0	74	0,5		

Tab. 5b: Individuenzahlen von in künstlichen Bromelien (n = 96) gefundenen Coleopterenfamilien.

Tab. 5b: Numbers of individuals of *Coleoptera* found in artificial bromeliads (n = 96).

Familie	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	Minimum	Maximum
<i>Helodidae</i>	9	36,0	7	1,3	1	2
<i>Lampyridae</i>						
<i>Elateridae</i>						
<i>Scirtidae</i>	2	8,0	2	1,0	1	1
<i>Curculionidae</i>	14	56,0	12	1,2	1	2
GESAMT	25	100,0	96	0,3		

## *Saltatoria*

Es wurden zwei Larven höchstwahrscheinlich einer Art (*Ensifera: Tettigoniidae*, Gattung unbestimmt) in einer relativ großen Bromelie (Wassermenge 335 ml) gefunden. Diese Bromelie wies besonders wenige Dipterenlarven auf (relativ): 49,3 (Durchschnitt: 107,1). Die Körperlängen der Larven betrugen 3,5 cm und 4,3 cm. In Ruhestellung wurden sie mit dem Abdomen bis zur Höhe des Mesothorax eingetaucht, angetroffen. Bei Störungen tauchten sie für mehrere Minuten im Wasser unter.

## *Diptera*

Aus dieser Ordnung wurden Larven aus fünf Familien (Tabelle 6a, 6b) gefunden. Der Vergleich von natürlichen mit künstlichen Bromelien ergibt eine deutlich geringere Besiedelungsdichte der künstlichen Bromelien (nach einem Jahr Aufstellungsdauer) und unterschiedliche Prozentanteile einzelner Familien an der Gesamtanzahl der *Diptera*. In den natürlichen Bromelien sind *Culicidae* und *Tipulidae*, in den künstlichen *Ceratopogonidae*, *Chironomidae* und *Ptychopteridae* stärker vertreten.

Von den Culiciden konnten folgende Taxa identifiziert werden:

*Culex (Carrollia) anduzei* CERQUEIRA und LANE, *C. (Carrollia) bihaicolus* DYAR und NUNEZ TOVAR; *Limatus durhamii* THEOBALD, *L. sp.* (nicht *durhamii*).

Beide *Culex (Carrollia)* -Arten waren für Peru unbekannt und noch nicht in Bromelien gefunden worden (E.L. PEYTON, verb.).

Von den Ceratopogoniden konnten folgende Taxa identifiziert werden:

*Forcipomyia (Lepidohelea) sp.*, *Bezzia sp. 1*, *Bezzia sp. 2*.

Bei den Chironomiden der untersuchten Phytotelmata dürfte es sich um Vertreter der Gattung *Metriocnemus* handeln (eine genauere Bestimmung steht noch aus).

Tab. 6a: Absolute Individuenzahlen von im Untersuchungsgebiet in *G. weberbaueri* (n = 74) gefundenen Dipterenfamilien.

Tab. 6a: Absolute numbers of individuals of dipterans found in the investigation area in *G. weberbaueri* (n = 74).

Familie	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	min.	max.
<i>Culicidae</i>	6385	80,6	74	85,9	20	165
<i>Ceratopogonidae</i>	887	11,2	74	12,0	2	21
<i>Chironomidae</i>	422	5,3	73	5,8	1	14
<i>Tipulidae</i>	188	2,4	51	3,7	1	5
<i>Ptychopteridae</i>	40	0,5	26	1,5	1	2
GESAMT	7922	100,0	74	107,1		

Tab. 6b: Individuenzahlen von in künstlichen Bromelien (n = 96) gefundenen Dipterenfamilien.

Tab. 6b: Numbers of individuals of dipterans found in artificial bromeliads (n = 96).

Familie	Individuen Anzahl	Indiv.%	in n Brom.	Ind./ Brom.	min.	max.
<i>Culicidae</i>	3009	76,2	96	31,3	3	118
<i>Ceratopogonidae</i>	576	14,6	94	6,1	2	9
<i>Chironomidae</i>	292	7,4	88	3,3	1	4
<i>Tipulidae</i>	43	1,1	28	1,5	1	2
<i>Ptychopteridae</i>	29	0,7	23	1,3	1	2
GESAMT	3949	100,0	96	41,1		

## ***Chordata***

Aus diesem Stamm wurden Vertreter der Klasse *Amphibia* gefunden und zwar Anuren aus drei verschiedenen Familien:

*Hylidae* (Baumfrösche),

*Dendrobatidae* (Pfeilgiftfrösche),

*Microhylidae* (Engmaulfrösche).

## ***Hylidae***

Drei Männchen von *Osteocephalus leprieurii* wurden in Bromelien rufend beobachtet. Dabei suchten Weibchen die rufenden Männchen auf. Nach dem Amplexus verließen die Pärchen die Bromelie (M. AICHINGER, verb.).

## ***Dendrobatidae***

*Dendrobates quinquevittatus* wurde mehrmals in Bromelien sitzend und schlafend beobachtet.

## ***Microhylidae***

Von *Syncope antenori* wurden 11 Eier, 194 Larven und 8 Adulte (Total 213 Individuen) gefunden, davon in natürlichen (terrestrischen) Bromelien 11 Individuen (5,2 % von Total) und in künstlichen (am Boden aufgestellten) Bromelien 202 Individuen (94,8 % von Total) (Tab. 7a, 7b). In 6 von 74 (8,1 %) natürlichen Bromelien waren es durchschnittlich 1,8 Individuen je Bromelie, in 35 von 192 (18,2 %) künstlichen Bromelien durchschnittlich 5,9 Individuen je Bromelie.

Die meisten (187 von 205 = 91,2 %) Eier und Kaulquappen wurden am Beginn (Ende September, Anfang Oktober) und während der Regenzeit (November bis Februar) gefunden.

Die 6 natürlichen Bromelien mit Eiern, Kaulquappen oder Adulten hielten eine Wassermenge von 140 ml - 310 ml ( $\bar{x} = 251,7$  ml,  $\bar{x}_{\text{GESAMT}} = 248,7$  ml) und waren von (absolut) 50 - 154 Dipterenlarven ( $\bar{x} = 114,2$ ,  $\bar{x}_{\text{GESAMT}} = 107,1$ ) besiedelt.

Von den in künstlichen Bromelien angetroffenen Eiern, Kaulquappen und Adulten fanden sich auf dem schattigen Platz I 50 Individuen (24,8 %) und auf dem sonnigen Platz II 152 Individuen (75,2 %).



Tab. 7a: *Syncope antenori* in natürlichen Bromelien (n = 74); Individuenzahlen: Kqu. = Kaulquappen.

Tab. 7a: *Syncope antenori* in natural bromeliads (n = 74); numbers of individuals: Kqu. = tadpoles.

Datum	Eier	Kqu.	Adulte	in n Brom	Ind/ Brom	m Seeh.
26.09.87		1		1	1	1100
17.01.88			2	1	2	1380
23.01.88	2			1	2	850
16.02.88	4			1	4	1380
18.02.88			1	1	1	1300
31.05.88			1	1	1	1740
GESAMT	6	1	4	6		

Tab. 7b: *Syncope antenori* in künstlichen Bromelien (n = 192); Individuenzahlen: Kqu. = Kaulquappen, Pl I = Platz I, Pl II = Platz II; \* = Endausleerung aller künstlichen Bromelien.

Tab. 7b: *Syncope antenori* in artificial bromeliads (n = 192); numbers of individuals: Kqu. = tadpoles, Pl I = place I, Pl II = place II; \* = final emptying of all artificial bromeliads.

Datum	Eier	Kqu.	Adulte	Ind/Pl I	Ind/Pl II	in n Brom	Ind/ Brom	m Seeh.
15.09.87								1080
15.10.87								1080
15.11.87		4			4	1	4	1080
15.12.87		9			9	1	9	1080
15.01.88	5	29	2		36	7	5.1	1080
15.02.88		12			12	3	4	1080
15.03.88		14			14	2	7	1080
15.04.88			2	2		1	2	1080
15.05.88								1080
15.06.88		3			3	1	3	1080
15.07.88								1080
15.08.88								1080
30.09.88*		58		7	51	10	5.8	1080
05.10.88*		64		41	23	9	7.1	1080
GESAMT	5	193	4	50	152	35		

Dieser kleine Microhylide (SVL: Männchen 12 mm, Weibchen 14mm) ist schon 1973 von WALKER beschrieben worden. Das Vorhandensein von wenigen (5-6), relativ großen (Durchmesser 1,2 mm) und stark pigmentierten Eiern in den Ovarien der untersuchten Weibchen hat vermuten lassen, daß die Eiablage dieser Froschart terrestrisch erfolgen könnte und daß womöglich eine direkte Entwicklung abläuft (DUELLMAN 1978).

Dieser Fortpflanzungsmodus hätte dem Modus Nr. 17 nach DUELLMAN und TRUEB (1986) entsprochen: "Eggs hatch into frogs".

Aus in Bromelien gefundenen Gelegen wurden in einem Aquarium die freischwimmenden Larven großgezogen und die Adulten als *S. antenori* identifiziert. Während der 20 Tage dauernden Larvalentwicklung konnte keine Nahrungsaufnahme der Larven beobachtet werden.

Die Kaulquappen sind im Verhältnis zum adulten Frosch relativ groß und besitzen eine undifferenzierte Mundöffnung (Abb. 15a) ohne keratinisierte Kiefertile oder Zahnreihen (Abb. 15c, d).

Der Mundraum (Abb. 15b) ist gering strukturiert und besitzt nur wenige Papillen und keine Filtereinrichtungen. Schnittserien (Abb. 16a, b) zeigen eine reduzierte, im Verhältnis zur Gesamtentwicklung verzögerte Intestinausbildung. Im leeren Darm ist reichlich Dottermaterial eingelagert (Abb. 15e, f). Im Verlauf der Entwicklung der Larven (Abb. 17) bleibt die Kopf- Rumpf-Länge relativ gleich, was auf geringe Energie- "Investitionen" schließen läßt. Die Gesamtlänge ändert sich nur durch Ausbildung und Reduktion des Schwanzes.

Abb. 15: Kaulquappe von *Syncope antenori*; a: Stadium 26, b-f: Stadium 36 (nach GOSNER 1960); Maßstab: a-e: 100 $\mu$ , f: 10 $\mu$ . a: Vorderansicht, Mitte: Mundöffnung, oben: Nasenöffnungen, unten: Haftdrüsen. b: Mundboden. c: Munddach. d: Mundboden mit Zungenanlage. e: Darmanschnitt; zeigt freies Lumen und eingebettetes Dottermaterial. f: Darmwand mit Dottermaterial (Dotterschollen).

Fig. 15: Tadpole of *Syncope antenori*; a: stage 26, b-f: stage 36 (following GOSNER 1960); scale lines: a-e: 100 $\mu$ , f: 10 $\mu$ . a: front view, middle: mouth opening, above: external nares, below: succers. b: mouth floor. c: mouth roof. d: mouth floor with tongue anlage. e: cross section of intestine with empty lumen and embedded yolk. f: intestinal wall with yolk discs.

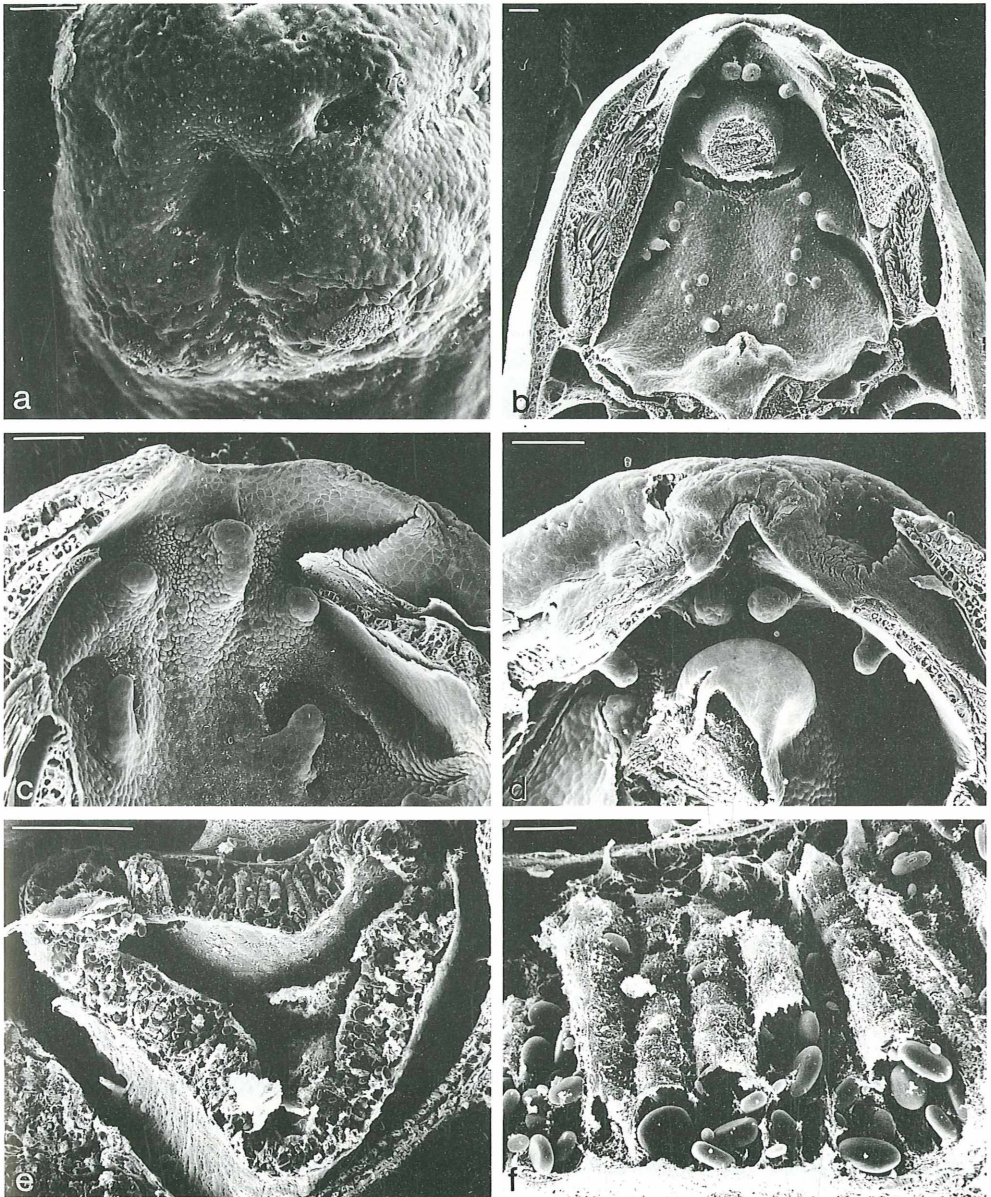


Abb. 15

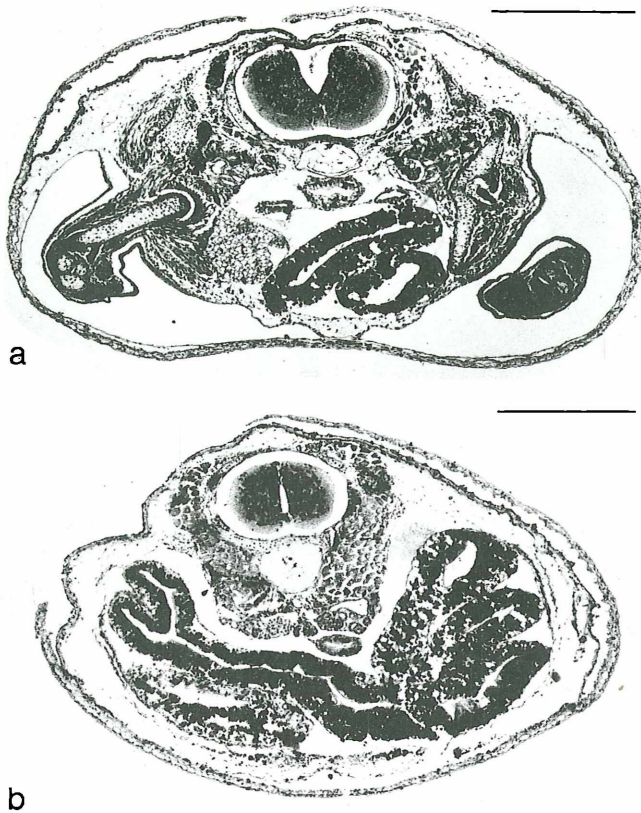


Abb. 16: Kaulquappe von *Syncope antenori*, Stadium 36 (nach GOSNER 1960), Maßstab: 0,5mm. Querschnitte im Bereich a: der Vorderextremitäten, b: der Vena cava.

Fig. 16: Tadpole of *Syncope antenori*, stage 36 (following GOSNER 1960), scale line: 0,5mm. Cross sections at the level of a: forelimbs, b: Vena cava.

Diese Befunde lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die Larven keine Nahrung aufnehmen. Daher muß der bisher vermutete Fortpflanzungsmodus von Nr. 17 auf Nr. 6 geändert werden: "Eggs and nonfeeding tadpoles in water in treeholes or aerial plants" (DUELLMANN und TRUEB 1986). Dieser Reproduktionsmodus war bis jetzt für die Neotropis unbekannt (vgl. HÖDL 1990).

**Eier:** Das Ovar eines Weibchens enthielt 6 reife Eier mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 1,9 mm (Maximum 2,0 mm). Die Färbung der Eier war tiefschwarz (animaler Pol) und weiß (vegetativer Pol). Es

wurden maximal 6 einzelne Eier pro Gelege auf die Oberfläche des Wassers in Bromelien abgelegt.

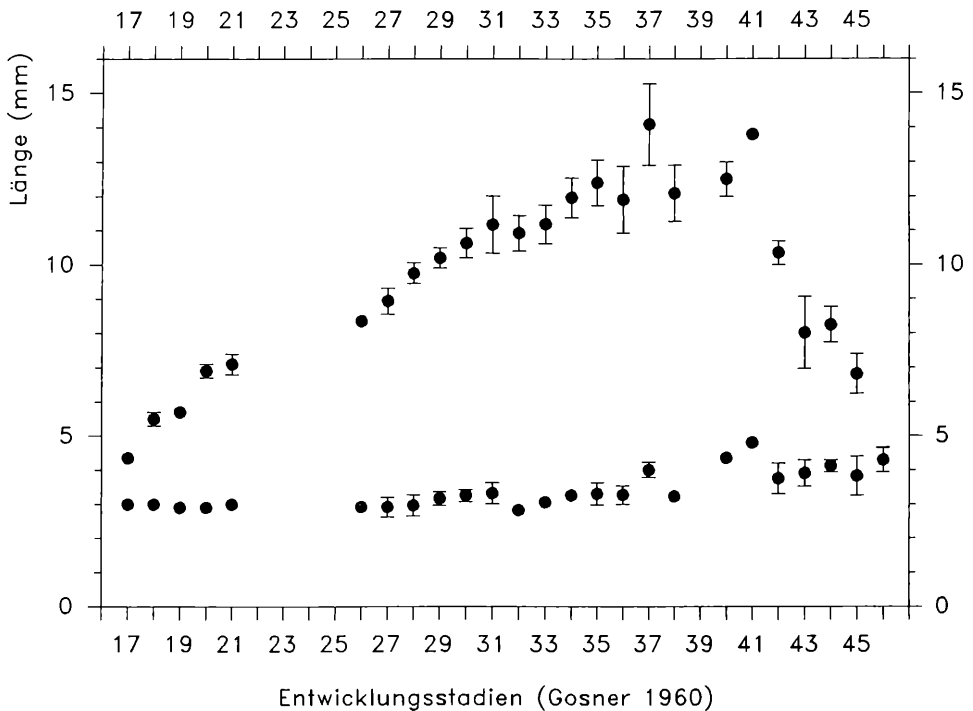


Abb. 17: Entwicklungsverlauf der Larven von *Syncope antenori* (oben: Gesamtlänge, unten: Kopf-Rumpf- Länge)

Fig. 17: Growth data of larvae of *Syncope antenori* (above: total length, below: SVL)

### Morphologische Beschreibung der Kaulquappe von *Syncope antenori*

Die folgende Beschreibung basiert auf einer Kaulquappe im Larvalstadium 37 (nach GOSNER 1960) (Abb. 18):

Die Körperform ist länglich und ventral abgeflacht; die Kopf- Rumpf- Länge (SVL) beträgt 4,2 mm, die Gesamtlänge 15,2 mm, die größte Kör- perbreite 3,6 mm, die größte Körperhöhe 2,6 mm. Die Augen befinden sich dorsolateral, haben einen Durchmesser von 0,6 mm und einen Ab- stand von 1,5 mm voneinander. Die gerundete Schnauze weist kreisförmige, anterolaterale Nasenöffnungen auf, die einen Durchmesser von 0,1 mm und einen Abstand von 0,5 mm voneinander haben. Das halbmond- förmige Spiraculum liegt median ventral, etwa 2/3 der SVL von der Schnauzenspitze entfernt. Die kleine Mundöffnung erscheint unstruktu-

riert und liegt anteroventral; es sind nur vier Labialpapillen ausgebildet, Kiefer und Zahnreihen fehlen. Der Analtubus ist 0,8 mm lang und mündet median in der Ventralflosse.

Der lange, dünne Schwanz (etwa 25 Myotome) weist eine Maximalhöhe von 2,6 mm auf, die bei etwa 60 % der Gesamtlänge von der Schnauzenspitze entfernt erreicht wird. An dieser Stelle betragen die Anteile der Schwanzmuskulatur 40 %, die der Dorsalflosse 30 % und die der Ventralflosse 30 %. Der obere Flossensaum reicht nicht auf den Rücken, die Schwanzspitze ist gerundet. Die Färbung von Kopf und Rumpf ist dunkelgrau, der Schwanz ist gleichmäßig und sehr hell pigmentiert.

#### Entwicklungsverlauf (Stadien nach GOSNER 1960)

Die Larven schlüpfen etwa im Stadium 20. Es werden in keinem Stadium äußere Kiemen ausgebildet. Die paarigen, kreisförmigen Haftorgane entwickeln sich ab Stadium 25 und werden bis zum Stadium 33 wieder rückgebildet. Die Kiemenspalten verlagern sich ab Stadium 21 ventrolateral. Vom Stadium 27 an ist das median ventrale Spiraculum sichtbar. Die Cornea wird ab Stadium 30 transparent. Die typische Kaulquappenfärbung (Kopf und Rumpf dunkelgrau, Schwanz hell) ändert sich vom Stadium 40 an zur dunkelbraunen Färbung der Adulttiere. Abbildung 17 zeigt die Veränderung der Längenmaße im Laufe der Entwicklung.

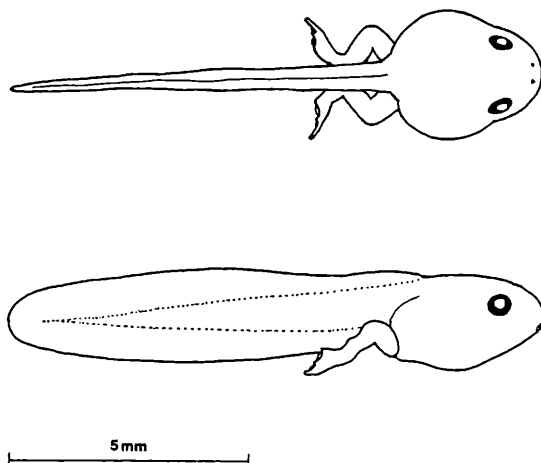


Abb. 18: *Syncope antenori*: Kaulquappe im Stadium 37

Fig. 18: *Syncope antenori*: tadpole at stage 37



## *Besiedelung*

Vertreter einiger sonst in natürlichen Bromelien vorkommender Großgruppen fehlten nach einem Jahr Aufstellungsdauer in den künstlichen Bromelien: *Plathelminthes* (*Turbellaria*) und *Annelida* (*Oligochaeta*). Es gab aber keine Tiergruppe, die ausschließlich die künstlichen Bromelien besiedelte. Entsprechend der verschiedenen "Präparation" der Kunststoff-Steckvasen erfolgte die Besiedelung signifikant unterschiedlich.

### *Nemathelminthes*

Bei der Besiedelung der vier verschiedenen Typen künstlicher Bromelien durch Nematoden ergaben sich signifikante Unterschiede (Tab. 8). Von insgesamt 235 (= 100 %) Nematoden aus 96 künstlichen Bromelien bevorzugten 227 (96,6 %) den schattigen Platz I und nur 8 (3,4 %) den sonnigen Platz II. In den Vasen mit Gewebeklebeband als Steighilfe (Typ 1 und 2) befanden sich 197 Individuen (83,8 %), in solchen ohne Steighilfe (Typ 3 und 4) 38 (16,2 %). Der unterschiedliche Besiedelungsverlauf von Vasen mit und ohne Steighilfe durch Nematoden ist in Abbildung 19 dargestellt.

### *Arthropoda*

#### *Diptera*

Von insgesamt 3949 Dipterenlarven aus 96 künstlichen Bromelien fanden sich 2138 (54,1 %) auf Platz I und 1811 (45,9 %) auf Platz II. In den Vasen mit Netz und ohne Einkerbungen (Typ 1 und 3) befanden sich 1086 (27,5 %) und in den Vasen ohne Netz und mit Einkerbungen (Typ 2 und 4) 2863 (72,5 %) (Tab. 9).

Der Besiedelungsverlauf ist durch einen steilen Anstieg (rasche Besiedelung) charakterisiert. Die höchste Abundanz der Dipterenlarven wurde im Jänner, also nach 5-6 Monaten erreicht, danach erfolgte eine rasche Abnahme mit Tiefstwerten von Februar bis Mai, gefolgt von einem leichten stetigen Anstieg bis zum Ende der Beobachtungszeit im Oktober (Abb. 20).

Tab. 8: Nematoden in künstlichen Bromelien, aufgeteilt nach Aufstellungsplatz (I und II) und Vasentypen (1- 4).

Tab. 8: Nematods in artificial bromeliads, divided into arrangement places (I and II) and vase types (1-4).

nach x Monaten	Anzahl der Individuen							
	Platz I				Platz II			
	Typ 1	Typ 2	Typ 3	Typ 4	Typ 1	Typ 2	Typ 3	Typ 4
1				2				
2			1					
3	2			1				
4	1	4	1	1				
5	2	4	1	2				
6	3	5		3				
7	5	7	2	2		1		
8	8	11	2		1	1		
9	10	18	1	2				
10	16	17		4		1		
11	11	25	1	3				1
12	14	27	2	6	1	2		
GESAMT	72	118	11	26	2	5		1

Tab. 9: Dipterenlarven in künstlichen Bromelien, aufgeteilt nach Aufstellungsplatz (I und II) und Vasentypen (1 - 4).

Tab. 9: Dipterous larvae in artificial bromeliads, divided into arrangement places (I and II) and vase types (1-4).

Standort	Typ 1	Anzahl der Individuen			Summe	Prozent
		Typ 2	Typ 3	Typ 4		
Platz I	331	674	307	826	2138	54,1
Platz II	247	711	201	652	1811	45,9
GESAMT	578	1385	508	1478	3949	100,0



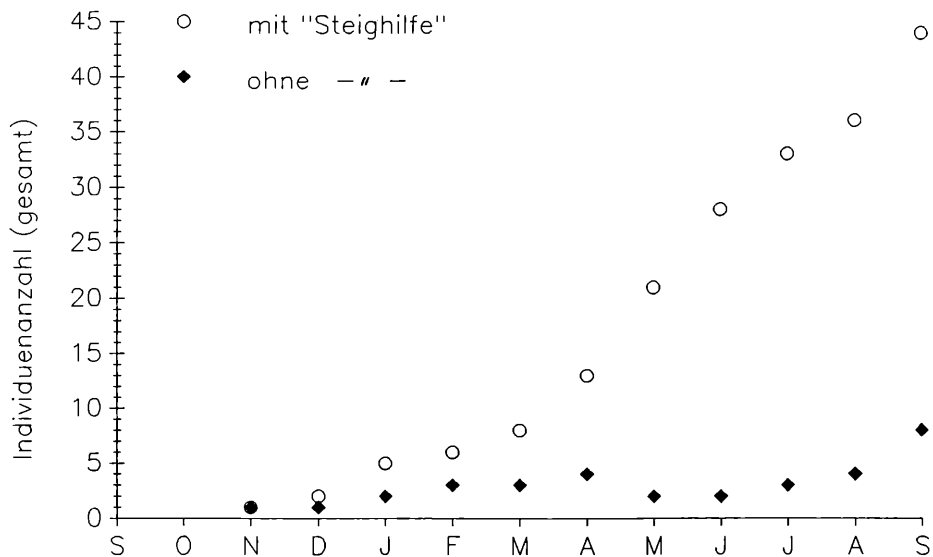


Abb. 19: Besiedelung von künstlichen Bromelien mit (Typ 1 und 2) und ohne Steighilfe (Typ 3 und 4) durch Nematoden von Sept. 1987 bis Sept. 1988.

Fig. 19: Colonization of artificial bromeliads with (type 1 and 2) and without climbing aid (type 3 and 4) by nematods from Sept. 1987 to Sept. 1988.

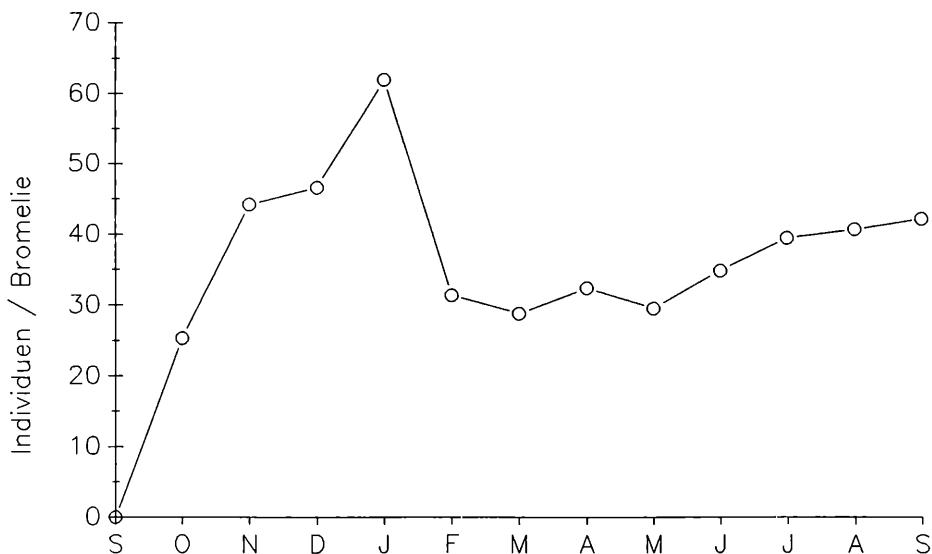


Abb. 20: Besiedelung von künstlichen Bromelien durch Dipteren und saisonale Schwankungen; Sept. 1987 bis Sept. 1988.

Fig. 20: Colonization of artificial bromeliads by dipterans with seasonal variations; Sept. 1987 to Sept. 1988.

## Diskussion

Obwohl das Interesse an Phytotelmata bis ins vorige Jahrhundert zurückreicht, blieben einschlägige Untersuchungen bis vor wenigen Jahrzehnten anekdotenhaft, abgesehen von wenigen Ausnahmen (PICADO 1913, VARGA 1928, THIENEMANN 1932, PITTENDRIGH 1948, KURIHARA 1959, LAESSLE 1961). Erst in den 70-er Jahren dieses Jahrhunderts nahm die Zahl umfassender und auch quantitativer Untersuchungen solcher Kleinst-Ökosysteme zu.

Der früheste Bericht über die Existenz einer aquatischen Fauna in terrestrischen Pflanzen wird RUMPHIUS (1747, erwähnt von FISH 1983) zugeschrieben, der in Asien beobachtete, daß in der Flüssigkeit von Nepenthes-Kannenpflanzen (*Nepenthaceae*) unter toten Insekten einige Organismen überleben können. Weiteres Interesse an diesem Themenkreis wurde von DARWIN (1875) mit seinem Buch über insektivore Pflanzen geweckt, das zu frühen Untersuchungen an nordamerikanischen Kannenpflanzen (*Sarraceniaceae*) führte (HUBBARD 1896, SMITH 1902, KNAB 1905, ALDRICH 1916, JONES 1916, 1920).

MÜLLER (1879b) untersuchte als erster die aquatische Fauna wassergefüllter Blattachsen epiphytischer Bromelien ("Bromeliaceen - Faunula") in Brasilien. Bemerkenswert waren dann auch die Arbeiten von PICADO (1913) über die Fauna wassergefüllter Zisternen-Bromelien in Costa Rica und THIENEMANN'S (1932) "Revision über *Nepenthes*- (*Nepenthaceae*) - Bewohner". SCOTT (1914) erkannte einen deutlichen Unterschied zwischen der Fauna in terrestrischen Tümpeln und der Fauna wassergefüllter Pflanzen und übernahm für diese Vertreter aus 10 Pflanzenfamilien den Begriff "reservoir plants" von PICADO (1913).

VARGA (1928) führte den Begriff "Phytotelma" ein und diskutierte die Ähnlichkeit von Kannenpflanzen (*Nepenthaceae*, *Sarraceniaceae*), Bromelien (*Bromeliaceae*) und Kardengewächsen (*Dipsacaceae*) in ihrer Fähigkeit Wasser zu halten und dadurch eine aquatische Fauna zu ermöglichen. Die Liste der Phytotelma-Pflanzen wurde dann von THIENEMANN (1934) wesentlich erweitert.

Grundlegende Erkenntnisse zum Verständnis der Malariaverbreitung stammen von PITTENDRIGH (1948), der den Bromelien-Anopheles-Malaria Komplex in Trinidad eingehend untersuchte und eine Klassifikation

von ökologischen Typen der Bromelien entwickelte. Er fand u.a. Korrelationen zwischen den Verbreitungsmustern der Malariaüberträger (*Culicidae*: *Anopheles bellator*, *A. homunculus*) und denen der verschiedenen Bromelienarten.

KURIHARA (1959) betrachtete in synökologischen Untersuchungen von Bambus-Phytotelmata deren Ökosystemstruktur als Resultat des dynamischen Zusammenwirkens von im Wasser gelösten Nährstoffen, Bakterien, Protozoen, Dipterenlarven mit der jeweiligen Bambus-Art. LAESSLE (1961) versuchte in einer mikro-limnologischen Studie von Bromelien in Jamaica die für das aquatische Leben wichtigen physikalischen und chemischen Parameter herauszufinden. Für die Messung von O<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub> im Wasser der Bromelienzisternen im Feld verwendete er eigens konstruierte Geräte, für die nur geringste Entnahmemengen (5 ml) notwendig waren.

MAGUIRE (1971) führte den in Vergessenheit geratenen Begriff "Phytotelma" wieder ein und wies auf die Bedeutung der Phytotelmastudien für die Systematik und die analytische Ökologie hin.

## *Zusammensetzung der Organismengemeinschaften*

Studien über Bromelienfaunen mit Faunenlisten sind aus nur 8 verschiedenen Gebieten in 7 Ländern der Neotropis bekannt:

**Florida** (FISH 1976): Tropischer Hartholz-Laubwald, Zypressen- und Mangrovensumpf,

**Mexiko** (LUCAS 1975): Nebelwald (1600 - 2200 m) in Chiapas,

**Puerto Rico** (MAGUIRE 1970): Tropischer Regenwald am Rio Sonadoro,

**Jamaica** (LAESSLE 1961): Tropischer Regenwald (0 - 1700 m),

**Costa Rica** (PICADO 1913): Tropischer Regenwald (200 - 3000m),

**Kolumbien** (ROBINS et al. 1974): Nebelwald des Inselgebirges Sierra Nevada de Santa Marta (1900 - 2800 m) und

**Brasilien** (WINDER 1977): Kakaopflanzungen in Bahia und (HADEL 1989): Regenwald im Küstenbereich von Sao Paulo.

Für **Peru** hat es bisher keine derartige Untersuchung gegeben.

Die Faunenlisten der meisten (sowie der vorliegenden) Studien sind weit davon entfernt, komplett zu sein, da viele Individuen nicht bis auf Artniveau bestimmbar oder unbeschrieben sind. Einerseits sind nur wenige Bestimmungsschlüssel für die Larvenformen von Bromelienbewohnern verfügbar, andererseits ist vor allem die Entomofauna vieler tropischer Regionen nur mangelhaft bekannt, sodaß man auf viele neue Arten stößt. Die für die Bestimmung hilfreichen und manchmal unbedingt notwendigen Aufzuchten von Larvenstadien scheitern oft an der Unbekanntheit der dazu notwendigen Voraussetzungen wie Ernährungs-, Verpuppungs- und sonstigen Lebensbedingungen. Noch unvollständiger als die Faunenlisten ist das Wissen über die Biologie der Bromelien bewohnenden Arten. Die für deren Aufklärung notwendigen direkten Beobachtungen werden durch die Habitatstruktur (Kleinräumigkeit, schmale, tiefe Form der Zisternen, Verborgtheit durch Beladung mit Fallaub; Abb. 7) sehr erschwert.

Hinzu kommt, daß die bisher verwendeten Untersuchungsmethoden derart verschieden sind, daß meist nur qualitative Aspekte verglichen werden können.

### ***Plathelminthes***

Ein nicht genau identifiziertes Turbellar (*Tricladida*, Gattung unbekannt) ist der seltenste Bewohner der untersuchten Guzmanien. Auch von anderen Autoren wurden Turbellarien in geringen Individuenzahlen gefunden: PICADO (1913): *Geoplana picadoi*, *Rhynchodemus bromelicola*, *R. costarricensis* und *Geocentrophora metameroides*; LAESSLE (1961): *G. metameroides* und *G. applanata*; HADEL (1989): *Geocentrophora* sp. und *Stenostomum* sp.. Über die Systematik und Ökologie dieser Tiere ist nur wenig bekannt.

### ***Nemathelminthes***

Vertreter aus fünf verschiedenen Gattungen der Klasse *Nematoda* (Unterklasse *Aphasmida*) wurden in 29 Guzmanien und 25 künstlichen Bromelien gefunden. Sie stellen im Sira-Gebirge die zweithäufigste Phytotelmata bewohnende Gruppe auf Stammesniveau dar. In wenigen Studien (MAGUIRE 1970, TORALES et al. 1972, ROBINS et al. 1974, HADEL 1989) werden Nematoden als Bromelienbewohner erwähnt; in keiner finden sich nähere Angaben.

## *Annelida*

In sieben untersuchten Guzmanien mit hohem Detritusanteil wurden 22 Oligochaeten (*Limicola*, *Naididae*, Gattung unbestimmt) gefunden. Auch über diese Tiere als Bromelienbewohner ist wenig bekannt. Wahrscheinlich spielen sie eine Rolle beim Detritusabbau (FRANK 1983). Erwähnung finden *Fridericia striata* (*Enchytraeidae*) und *Aulophorus superterrenus* (*Naididae*) bei PICADO (1913), während bei LAESSLE (1961), MAGUIRE (1970), ROBINS et al. (1974), LUCAS (1975), FISH (1976), FISH und SORIA (1978) und HADEL (1989) keine näheren Angaben über Gattung und Art oder sonstige Beobachtungen gemacht werden.

## *Arthropoda*

### *Crustacea*

Diese fehlen erstaunlicherweise in den untersuchten Phytotelmata des Sira-Gebirges vollständig, wogegen sonst über Bromelien bewohnende Kleinkrebse (*Branchiopoda*, *Ostracoda*, *Copepoda*) oft berichtet worden ist (MÜLLER 1879a, 1880, MENZEL 1922, PICADO 1913, TRESSLER 1956, LAESSLE 1961, MAGUIRE 1970, TORALES et al. 1972, DANIELOPOL 1975, FISH 1976, HADEL 1989). Ihr Fehlen im Sira-Gebirge könnte mit der Beschattung (vor allem durch Fallaub) zusammenhängen (LAESSLE 1961, MAGUIRE 1970). Für sonst in Bromelientrichtern vorkommende Krabben (*Eucarida*, *Grapsidae*) (LAESSLE 1961, SATTLER und SATTLER 1965, McWILLIAMS 1969, ABELE 1972, ABELE und MEANS 1977, DIESEL 1989) bietet die untersuchte *G. weberbaueri* zu wenig Platz.

## *Arachnida*

### *Araneae*

Spinnen nützen das reichhaltige Nahrungsangebot in Bromelien. SANTOS (1966) beobachtete in Bromelien in Süd-Brasilien Spinnen aus drei Gattungen, die schlüpfende Odonaten (*Leptagrion*) jagen. Eine dieser Spinnen (*Corinna loricata*) webt Netze zwischen den Bromelienblättern.

Manche Spinnen (*Ctenidae*) tauchen bei Gefahr ins Wasser der Bromelienzisternen unter. Dieses Verhalten zeigten auch zwei noch unbestimmte Cteniden-Arten, die in den Guzmanien auf Beute lauerten.

Zusätzlich zu dem attraktiven Nahrungsangebot bieten die Bromelienpflanzen auch durch die Struktur ihres Vegetationskörpers Vorteile:

Spinnen (*Ctenidae*, *Cupiennius*) können die steifen Blätter von Bromelien zur Übermittlung und Verstärkung ihrer intraspezifischen Vibrationssignale nützen (BARTH und SEYFARTH 1979, BARTH et al. 1988a, 1988b).

### *Acarina*

Es wurden keine aquatischen Formen in den untersuchten Phytotelmata gefunden. PICADO (1913) berichtet über einen Einzelfund (*Tyroglyphus* sp.), der nach heutigem Wissensstand der Gattung *Anoetus* zuzurechnen ist (FISH 1976). LAESSLE (1961) beschreibt eine Situation ähnlich der in *G. weberbaueri* vorgefundenen. Die meisten Milben in den Bromelienzisternen waren terrestrische Formen, die wohl hineingespült worden sind. LAESSLE (1961) konnte eine einzige Form (*Arrenurus* sp.) als aquatisch identifizieren. FISH (1976) fand in Florida eine neue, aquatische, sporadisch vorkommende *Anoetus* Art, die in einer durchschnittlichen Dichte von 9 Individuen pro Bromelie vorkam.

### *Insecta*

#### *Odonata*

Odonaten legen ihre Eier in Phytotelmata, wenn keine anderen Kleingewässer vorhanden sind (CORBET 1983). Diese Situation war im Untersuchungsgebiet gegeben. Acht Larven von *Leptagrion* (*Zygoptera*, *Coenagrionidae*, wahrscheinlich *L. siqueirai* - aufgrund der frühen Stadien nicht eindeutig bestimmbar) wurden in Guzmanien gefunden. *Leptagrion*-Arten sind auch in terrestrischen und epiphytischen Bromelien in Süd-Brasilien präsent (SANTOS 1966, 1978, 1979). CALVERT (1911) entdeckte als erster Larven und eine Exuvie auf der Außenseite eines Blattes von *Mecistogaster modestus* (*Zygoptera*, *Pseudostigmatidae*) in Bromelienphytotelmata in Costa Rica.

Odonatenlarven nehmen in Phytotelmata häufig die höchste Position in den trophischen Beziehungsgefügen ein ("top predator"; CORBET 1983). Sie ernähren sich hauptsächlich von Larven kleiner Insekten (vorwiegend *Diptera*). Bei geringem Nahrungsangebot können sie aktiv andere Zisternen aufsuchen oder ihre Entwicklung verlangsamen (CORBET 1983). Bei manchen Gattungen (*Mecistogaster*, *Leptagrion*) ist Kanibalismus beobachtet worden (CALVERT 1911, SANTOS 1966).

Die Wassermengen sowie die zugehörigen physikalischen und chemischen Bedingungen in Phytotelmata, in denen Odonatenlarven gefunden

wurden, variieren beträchtlich (CORBET 1983). LAESSLE (1961) berichtet von Odonatenlarven im pH-Bereich zwischen 4,0 und 6,8; der entsprechende Bereich im Untersuchungsgebiet lag zwischen 3,8 und 5,1.

### *Saltatoria*

Heuschreckenlarven sind seltene Phytotelmatabewohner. Im Sira-Gebirge wurden zwei Larven (*Ensifera*, *Tettigonioidae*, Gattung unbestimmt) in verschiedenen Zisternen einer großen *G. weberbaueri* angetroffen. BURMEISTER (1985) hat in Panguana (Abb. 2 und 4) ebensolche aquatisch lebende Heuschreckenlarven (*Conocephalidae*) in den Zisternen terrestrischer Ananaspflanzen (*Ananas comosus*) gefunden und beschreibt deren räuberische Lebensweise, die auch im Untersuchungsgebiet im Sira-Gebirge beobachtet wurde.

### *Coleoptera*

Käferlarven, besonders Vertreter der Familie *Helodidae* (Gattung *Cyphon*) sind häufige Phytotelmatabewohner (LAESSLE 1961, FISH 1983). Im Sira-Gebirge kamen noch unbestimmte Vertreter aus fünf Familien in natürlichen und aus drei Familien in künstlichen Bromelien vor.

### *Diptera*

Mehr als 20 Familien aus dieser Ordnung sind als Phytotelmatabewohner bekannt (FISH 1983).

### *Culicidae*

Die Culiciden dominieren durch Arten- und Individuenreichtum in den meisten Insektenpopulationen der Phytotelmata. *Sabethini*, *Orthopodomyiini* und *Toxorhyncitinae* sind fast ausschließlich an Phytotelmata gebunden (FISH 1983). Allein in Bromelien sind 214 Culiciden-Arten gefunden worden (FRANK und CURTIS 1981b). Auch in den Phytotelmata des Sira-Gebirges sind die Culiciden die individuenreichste Gruppe (mit mindestens vier Arten). Zwei Arten davon (*Culex anduzei* und *C. bihaicolus*) waren bisher für Peru unbekannt und noch nicht in Bromelien nachgewiesen worden. *C. anduzei* war bis jetzt nur von sehr wenigen Aufsammlungen aus dem Amazonastiefland (stromabwärts von Manaus) mit einer Seehöhe von 30 - 50 m aus *Bambus*- und Baumhöhlen bekannt. *C. bihaicolus* wurde in Wasseransammlungen in *Bambus*- und Baumhöhlen, *Heliconia*- Blütenständen, *Diffenbachia*- Blattachseln, abgefallenen Blättern und Kokosnußschalen gefunden (E.L.PEYTON, verb.).

Culicidenlarven fallen durch ihre verschiedenen Ernährungsweisen auf. Einige sind Filtrierer (z.B. *Wyeomyia vanduzeei*, *Culex elongatus*; wahrscheinlich auch *Culex anduzei* und *C. bihaicolus*); andere sind Detritusesser (z.B. *Phoniomyia pilicanda*, *Wyeomyia pertinans*; wahrscheinlich auch *Limatus durhami* und *Limatus* sp.) oder Räuber (z.B. *Toxorhynchites rutilus*, *T. superbus*) (FISH 1976, MACHADO-ALLISON et al. 1985).

### *Ceratopogonidae*

Diese stellen eine in Phytotelmata weit verbreitete Gruppe dar (FISH 1983). In *Tillandsia utriculata* und *Aechmea lingulata* auf St. John (Jungferninseln) machten Ceratopogonidenlarven 32 % der gesamten Fauna aus (MILLER 1971). In den untersuchten Phytotelmata des Sira-Gebirges sind sie die zweithäufigste Dipterenfamilie (siehe Tab. 6a und 6b) mit drei nicht identifizierten Arten aus zwei Gattungen (*Forcipomyia* und *Bezzia*). LAESSLE (1961) berichtet von *Bezzia* sp., die in den Zisternen von *Hohenbergia* sp. räuberisch lebt.

Adulte Ceratopogoniden der Gattung *Forcipomyia* spielen in der Landwirtschaft neotropischer Länder (z.B. Brasilien, Costa Rica) eine wichtige Rolle als Bestäuber von Kakao (*Theobroma cacao*) und werden deshalb gemeinsam mit ihren Brutstätten intensiv untersucht (WINDER 1977, PRIVAT 1979, SORIA et al. 1982, WIRTH 1982).

### *Chironomidae*

Sie gehören ebenfalls zu den allgemeineren Phytotelmatabewohnern (FISH 1983). In den untersuchten Phytotelmata sind sie die dritthäufigste Dipterenfamilie (siehe Tab. 6a und 6b). PICADO (1913) stellte unterschiedliche Abundanzen in verschiedenen Bromelien fest und beobachtete, daß sie Trockenheit für einige Tage überdauern können. Das entspricht auch den Ergebnissen von MILLER (1971), der sie in trockeneren Gebieten häufiger vorfand als in feuchten. Die meisten Chironomiden kommen bevorzugt in Bromelien mit hohem Anteil an Detritus vor, den sie auch fressen (z.B. *Metriocnemus abdominoflavatus*, *Tanytarsus* sp.); es gibt jedoch auch Räuber (z.B. *Monopelopia tillandsia*). In der vorliegenden Untersuchung konnte keine Bevorzugung von Bromelien mit hohem Detritusgehalt festgestellt werden.



## *Tipulidae*

Tipulidenlarven sind seltene Phytotelmatobewohner, die auch im Sira-Gebirge nicht häufig auftraten (siehe Tab. 6a und 6b). ALEXANDER (1912, 1915) beschrieb neue Arten (*Mongoma leucoxena*, *M. bromeladicola*) aus den Aufsammlungen von PICADO (1913) in Costa Rica. LAESSLE (1961) berichtet von einer einzigen, unbestimmten Larve im Trichter einer *Vriesia sintenisii* (mit pH 5,6). MILLER (1971) und FISH und SORIA (1978) erwähnen unbestimmte Arten. Sonst wurden in der berücksichtigten Literatur keine Hinweise auf diese Gruppe gefunden.

## *Ptychopteridae*

Die Falkenmücken haben semiaquatische oder aquatische Larven, die im feuchten Boden oder im Wasser, v.a. im Bodenschlamm, leben. Die Bestimmung dieser Larven ist noch nicht abgeschlossen. Vertreter dieser Familie werden hier erstmals als Bewohner von Phytotelmata erwähnt.

## *Syncope antenori* (*Microhylidae*)

Die Engmaulfrösche (*Microhylidae*) sind pantropisch und die gattungsreichste Anurenfamilie (WASSERSUG 1989).

Die Gattung *Syncope* (*Anura*, *Microhylidae*) umfaßt nur zwei Arten, *S. antenori* WALKER und *S. carvalhoi* NELSON. Beide Arten kommen im Amazonaseinzugsgebiet vor. *S. carvalhoi* ist nur aus einem einzigen Gebiet in Peru (Rio Ampí-Yaco) bekannt, *S. antenori* von den Osthängen der Anden in Ecuador und Peru. Adulte Frösche wurden auf Laubstreu, Blättern niedrigwachsender Pflanzen (z.B. Farnen) und in terrestrischen Bromelien angetroffen (WALKER 1973, NELSON 1975). Wie andere Microhyliden ernähren sich Vertreter von *Syncope* hauptsächlich von Ameisen (TOFT 1980). Über die Larvalentwicklung von *Syncope* war wenig bekannt. WALKER (1973) fand in terrestrischen Bromelien neben adulten Individuen von *S. antenori* auch Gelege; Aufzuchtversuche scheiterten.

Das Klassifikationssystem von DUELLMAN und TRUEB (1986) beschreibt 29 verschiedene Fortpflanzungsmodi von Anuren. Durch die vorliegende Untersuchung muß *S. antenori* dem Fortpflanzungsmodus Nr. 6 zugeordnet werden und nicht dem Modus Nr. 17, wie von DUELLMAN (1978) ursprünglich angenommen. Der Modus Nr. 6 zeichnet sich durch freischwimmende, keine Nahrung aufnehmende Kaulquappen in Phytotelmata aus.

In größeren, stehenden Gewässern, die von vielen Anurenarten als Laichablageplätze benützt werden, wurden zahlreiche Räuber nachgewiesen, deren Individuendichte zu Beginn der Regenzeit besonders hoch ist (M. AICHINGER, verb.). Der Feinddruck könnte dazu geführt haben, daß die Froschlurche von diesen Gewässern unabhängige Fortpflanzungsweisen evoluiert haben. Die daraus entstandenen Fortpflanzungsmodi umspannen terrestrische Eiablage mit direkter Entwicklung bis hin zum Ausweichen auf Kleinstgewässer. Vor allem Arten mit geringer Körpergröße wie z.B. *Dendrobatidae*, *Hylidae* und *Microhylidae* nutzen Phytotelmata daher als Fortpflanzungsstätten (LANNOO et al. 1987). In diesen Kleinstgewässern wurden auch nur wenige Freßfeinde nachgewiesen. Ein limitierender Faktor für die Besiedelung von Phytotelmata scheint jedoch das schwankende Nahrungsangebot zu sein. Anpassungen daran sind die zusätzliche Abgabe von Nähreiern (z.B. *Osteocephalus brunneus*) oder die Versorgung der Eier mit für die gesamte Larvalentwicklung ausreichendem Dottermaterial. Freischwimmende, keine Nahrung aufnehmende Kaulquappen sind bisher nur von drei Gattungen (*Anodonthyla*, *Platyhyla*, *Plethodontohyla*) der Microhyliden-Unterfamilie *Cophylinae* aus Madagaskar (BLOMMERS-SCHLÖSSER 1975) und von einem Microhyliden (*Kalophrynus pleurostigma*) aus Borneo (INGER 1966) bekannt.

Dadurch, daß die Larven von *S. antenori* ein medianes Spiraculum aufweisen und keine keratinisierten Mundstrukturen besitzen, entsprechen sie einerseits dem von ORTON (1953) aufgestellten Schema einer Microhylidenlarve (Typ II), widersprechen aber andererseits durch die frühe Ausbildung von Nasenöffnungen (ab Stadium 21) dem von WASSERSUG (1989) für Microhyliden-Larven postulierten, einzigen äußeren Merkmal ("unperforated nares"). Diese spezielle Merkmalskombination von *S. antenori* ist daher ein wichtiger Punkt in der weiteren Diskussion über die phylogenetische Stellung der Microhyliden.

## Besiedelung

Eine der wichtigsten Fragen im Zusammenhang mit Phytotelmata ist, wie ihre Besiedelung durch die sehr verschiedenartigen Bewohner erfolgt. Nach SCHWERTDFEGER (1975) bezeichnet man als "Besiedelung" jene Vorgänge, die zur Entstehung von Organismengemeinschaften führen. In diesem Sinne läuft Besiedelung als Folge zusammenhängender Prozesse

ab: Ausbreitung, eventuelle Habitatauswahl, Eintreffen und Etablierung von neuen Arten in einem Gebiet (MAGUIRE 1971).

Besiedelung kann aktiv oder passiv erfolgen. In der Regel ist das erste Eintreffen von Tieren, meist kleiner und kleinster Formen, ein passiver Vorgang. In erheblich geringerem Umfang sind aktive Wanderung und Suche nach einem passenden Ort beteiligt (SCHWERTDFEGER 1975). MACARTHUR und WILSON (1963) schlagen für die kleinste "Verbreitungseinheit" mit reproduktiver Kapazität (Dauerstadien, ein "Pärchen" oder nur ein gravidus Weibchen) den Begriff "Propagule" vor. Beim Besiedelungsvorgang spielen die Frequenz (Häufigkeit in Zeit und Raum) von "Propagulen" und die Distanz zwischen Ursprungs- und Zielgebiet zusammen mit den zu überwindenden Hindernissen eine wichtige Rolle.

Tab. 10: Möglichkeiten der Besiedelung von Phytotelmata.

Tab. 10: Possibilities of phytotelm colonization.

Medium	aktiv	phoretisch	passiv
Luft (Wind)	"Flieger"	Dauerstadien, kleine und kleinste Organismen	Dauerstadien und Mikroorganismen
Wasser (Regen)			
Boden (Brücken)	"Wanderer" "Kletterer" "Springer"	Dauerstadien, kleine und kleinste Organismen	

FRANK und LOUNIBOS (1987) unterscheiden generell zwischen zwei "Besiedelungsstrategien", die sie verschiedenen Organismen entsprechend ihrer entwicklungsgeschichtlichen Organisationshöhe zuordnen. Die Besiedelung durch phylogenetisch niedere, weniger selektive Organismen mit zufällig aufeinanderfolgendem Eintreffen führt zu oftmaligen Verschiebungen im Artenspektrum und letztlich zu geringer Artenmannigfaltigkeit. Im Gegensatz dazu führt die Besiedelung durch phylogenetisch höhere, hoch selektive Organismen mit rascher, gezielter Einwanderung eines entsprechend komplexen Artenspektrums zu relativ geringem Artenwechsel und schließlich zu großer Artenmannigfaltigkeit.

Die hohe Individuendichte der untersuchten terrestrischen Zisternenbromelien im Sira-Gebirge und die Häufigkeit von Brücken in Form von abgestorbenen oder älteren, bis zum Boden reichenden Bromelienblät-

tern, abgefallenen Zweigen und dergleichen führen zu kurzen Besiedelungsdistanzen und guten Einwanderungsmöglichkeiten.

**Aktive Besiedelung:** Einige der Bromelienbewohner (*Turbellaria*, *Nematoda*; *Anura*) können von dem oft mit Moos bewachsenen, immer feuchten Boden her über Brücken einwandern. Der Hauptteil der Besiedelung erfolgt aber durch das Medium Luft, durch geflügelte Insekten. Im Sinne der Definition von SCHWERTFEGGER (1975) ist auch Eiablage Besiedelung, da die daraus entstehenden aquatisch lebenden Larven zumindest vorübergehend einen Teil der Organismengemeinschaft bilden.

**Passive Besiedelung:** Die Mehrzahl der Mikroorganismen gelangt durch Einschwemmung mit dem Regenwasser, mit herabfallenden Blättern, Zweigen, Moosstückchen und dergleichen, aber auch durch Windverbreitung in die Phytotelmata.

**Phoresie:** Die Bedeutung von Phoresie für die Besiedelung von Bromelien-Phytotelmata ist kaum untersucht. Bei Besiedelungsexperimenten von MAGUIRE (1963) wurde bei einigen Algen- und wenigen *Protozoa*-Arten Phoresie durch Odonaten und Wespen festgestellt. Im Untersuchungsgebiet könnte ein Transport durch Arthropoden, kleine Vögel oder Amphibien (wie z.B. der Transport von Copepoden durch Anuren, siehe SEIDEL 1989) erfolgen. Transport durch Schnecken (z.B. Ciliaten, berichtet von MAGUIRE und BELK 1967) kann im Sira-Gebirge keine Rolle spielen, da im Verlauf eines Jahres von allen Projekt-Mitarbeitern im gesamten Untersuchungsgebiet von mehreren Quadratkilometern nur insgesamt zwei Schnecken beobachtet wurden. Während der vorliegenden Untersuchung konnte bei den betrachteten Taxa kein Fall von Phoresie festgestellt werden.

Über ein kurioses Beispiel der Verbreitung von Bromelienbewohnern berichtet MENZEL (1922). Er fand auf Java in einer in einem Garten befindlichen, aus Süd-Amerika importierten, wassergefüllten *Bilbergia pyramidalis* (*Bromeliaceae*) zwei neue Harpacticidenarten (*Crustacea: Copepoda*). Diese sind höchstwahrscheinlich, ermöglicht durch ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit, mit den Bromelien eingeschleppt worden.

Entsprechend der Einteilung der "Besiedelungsstrategien" nach FRANK und LOUNIBOS (1987) wären, oberflächlich betrachtet, nur die in der vorliegenden Untersuchung nicht berücksichtigten Mikroorganismen zu den

Generalisten zu zählen. Vom Organisationsniveau der "Vermes" an dürfte die verschieden weitgehende Spezialisierung zu den deutlichen Unterschieden in den Abundanzwerten von natürlichen und künstlichen Bromelien (Tab. 2b, 2c) führen. Eine genauere Betrachtung des Besiedelungsverlaufes (siehe Abb. 19) der verschiedenen Typen künstlicher Bromelien läßt diesen Unterschied aber viel geringer erscheinen. Nicht die unterschiedliche Diskriminationsfähigkeit verschiedener Tierformen, sondern eher die Unterschiede in den Zugangsmöglichkeiten in die natürlichen (Blätter als Brücken vgl. MAGUIRE 1971) und künstlichen Bromelien (glatte Kunststoffvasen mit und ohne Gewebeklebeband als Steighilfe) dürften die Hauptursachen für die Abundanzunterschiede sein. Die Dichte der Nematoden ist zwar in den Vasen mit Gewebeklebeband höher; dennoch werden auch in diesen nicht die Abundanzwerte wie in natürlichen Bromelien erreicht.

Natürlich spielt bei "zufälliger" Besiedelung durch nicht sehr vagile Tiere der Faktor Zeit eine bedeutende Rolle. Für künstliche Bromelien reichte sogar ein ganzes Jahr Aufstellungsdauer nicht aus, um ein ausge-reiftes Stadium zu erreichen, vergleichbar mit dem natürlicher Bromelien.

### ***Habitatwahl (Auswahl der Eiablageplätze)***

Eine Reihe von Untersuchungen (VELOSO 1952, McDANIEL et al. 1976, FRANK 1985, 1986) über das Eiablageverhalten bestimmter Culicidengattungen (*Anopheles*, *Aedes*, *Wyeomyia*) diente vor allem dem Zwecke der biologischen Kontrolle dieser potentiellen Krankheitsüberträger.

Das art- und gattungsspezifisch verschiedene Selektionsverhalten der Tiere bei der Auswahl bestimmter Phytotelmata als Eiablageplätze beruht auf folgenden Auslösefaktoren, die jedoch nicht isoliert betrachtet werden können:

- a) physikalische Faktoren der Pflanze wie z.B. Farbe, Form und Textur der vegetativen und reproduktiven Organe
- b) chemische Faktoren des Tankinhalts wie z.B. Wasserbeschaffenheit, Detritusanteil, pH und LHW
- c) biotische und abiotische Faktoren wie z.B. Bromelienzustand, Sukzessionsstadium, Organismengemeinschaft, Standort und Exposition

### a) Physikalische Faktoren

Eine wichtige Rolle als visuelle Stimuli spielen die verschiedenen Eigenschaften von Farben wie Sättigung, Farbton und -wert. Hierbei handelt es sich vor allem um den Anteil der verschiedenen Wellenlängen und um deren unterschiedlichen Anteil (Intensitätsgrad) am Gesamtlichtspektrum des von den "Behältern" und der von ihnen enthaltenen Flüssigkeit reflektierten Lichtes (VERNON und BARTEL 1985).

FRANK (1985) weist in Farbwahlversuchen mit künstlichen Bromelien mit verschiedenen Farbwerten nach, daß Culicidenweibchen (*Aedes aegypti*, *Culex quinquefasciatus*, *Wyeomyia vanduzeei*, *W. mitchellii*) Bromelien mit bestimmter Färbung als Eiablageplätze bevorzugen. Einige Culiciden (z.B. *Anopheles maculipennis*) zeigen nicht nur bei der Eiablage, sondern auch bei der Wahl der Rastplätze Farbpräferenzen (BATES 1949).

Den Einfluß der Form von Pflanzen auf das Eiablageverhalten von *Wyeomyia* (Culicidae) zeigte FRANK (1986) durch Wahlversuche mit verschieden gestalteten künstlichen Bromelien. Modelle mit Blättern waren attraktiver als solche ohne Blätter. Modelle mit Blütenstandsimitation waren attraktiver als solche ohne.

Erstaunlicherweise sind die Verhältnisse bei natürlichen Bromelien umgekehrt. *Tillandsia utriculata* war ohne Blütenstand attraktiver als mit, was FRANK und CURTIS (1981) mit einer möglichen Behinderung der im Flug erfolgenden Eiablage durch den Blütenstand zu erklären versuchen. Außerdem stellte FRANK (1986) eine artspezifische Auswahl der Eiablageplätze nach Form und Farbe der Bromelien innerhalb der Gattung *Wyeomyia* fest. *W. mitchellii* zeigte sich signifikant höher spezialisiert als *W. vanduzeei*.

Die Textur der Pflanzenoberfläche, vor allem die der Blätter, scheint für das Eiablageverhalten von geringer Bedeutung zu sein (VERNON und BARTEL 1985).

### b) Chemische Faktoren

Als chemische (olfaktorische) Stimuli wirken Fettsäuren und Fettsäureester, die von aquatischen Larven und Puppen bestimmter Arten ins Wasser abgegeben werden. Die hochsignifikante Bevorzugung von "LHW" (=larval holding water) wurde von McDANIEL et al. (1976) für

*Aedes triseriatus* (Culicidae) nachgewiesen. Eiablage als Reaktion auf bakterielle Ausscheidungsprodukte, die ausreichend Nahrung für die Larven anzeigen, wurde von HAZARD et al. (1967) festgestellt.

Wasser in Bromelienzisternen hat wahrscheinlich durchwegs einen niedrigen pH-Wert, der aus Abbauprozessen organischen Materials und in manchen Fällen zusätzlich aus Bromeliensekretion resultiert (LAESSLE 1961, MAGUIRE 1971). Umfassende Studien zu diesem Thema fehlen jedoch noch. Lediglich LAESSLE (1961) macht detaillierte Angaben über pH-Werte von Wasser aus Bromelienzisternen (im Bereich von 4,0 - 7,0), findet aber keinen Zusammenhang von pH-Wert und Detritusgehalt. ROBINS et al. (1974) stellten pH-Werte nahe bei 7 fest (ohne genauere Angaben) und vermuten häufige Regenfälle als Ursache für den geringen Säuregrad. Nähere Information über Detritusmengen und deren Wirkung auf den Wasserchemismus scheinen in der berücksichtigten Literatur nicht auf.

Bei den im Sira-Gebirge untersuchten Guzmanien dürfte deren Sekretion keinen Einfluß auf den pH-Wert verursachen, da die künstlichen Bromelien den gleichen, approximiert linearen Zusammenhang zwischen Detritusmenge und pH-Wert aufweisen wie die natürlichen (Abb. 13 und 14). Dieser Zusammenhang wurde in der vorliegenden Studie zum ersten Mal für eine Bromelienart festgestellt.

Die beim mikrobiellen Abbau entstehenden, stark gefärbten Huminsäuren beeinflussen die Eiablage nach derzeitigem Wissen weniger über den Wasserchemismus (pH Wert), sondern eher durch die Färbung des Wassers (siehe physikalische Faktoren). Inwieweit die toxische Wirkung von Huminsäuren auf Kleinstlebewesen, wie etwa in Schwarzwasserflüssen Amazoniens, auch in Bromelien zum Tragen kommt, müßte überprüft werden. Möglicherweise stellen gerade die Huminsäuren einen wesentlichen Selektionsfaktor für das erfolgreiche Überleben in Bromelienphytotelmata dar.

### c) Biotische und abiotische Faktoren

Sowohl der Standort von Bromelienphytotelmata bezüglich ihrer Sonnenexposition (Makrohabitat) als auch die Bromelienformen der verschiedenen Gattungen selbst (Mikrohabitate) spielen bei der Auswahl der Eiablageplätze eine Rolle (FRANK und O'MEARA 1985). In Feld- und Laborexperimenten wurde gezeigt, daß diese Faktoren bei zwei Arten ei-

ner Culiciden- Gattung (*Wyeomyia*) unterschiedliches Gewicht haben. Bei der Besiedelung der im Sira aufgestellten künstlichen Bromelien durch Dipteren zeigte sich nur eine geringe Bevorzugung des schattigeren Aufstellungsplatzes (Tab. 9). Verschiedene Arten sind verschieden stark an die Bromelien gebunden. Die Larven einiger Culicidenarten wurden bisher ausschließlich in bestimmten Bromeliengattungen gefunden (BELKIN et al. 1970). FRANK et al. (1976) stellten fest, daß das Eiablageverhalten von *Wyeomyia vanduzeei* und *W. medioalbipes* von der Größe der Bromelien (in größere Pflanzen werden verhältnismäßig mehr Eier abgelegt) und vom Vorhandensein von Wasser in den Bromelienzisternen (unabhängig davon, ob die Wasseroberfläche sichtbar oder durch Laub verdeckt ist) beeinflußt wird.

### Die Wassermenge in den Bromelienphytotelmata

Ein Einfluß der Wassermenge auf die Habitatselektion ist nicht erwiesen. Die Wasserhaltekapazität einer Bromelie wird artspezifisch bestimmt durch ihre Wuchsform und ist abhängig vom Alter (korreliert mit der Größe) der Pflanze.

Der Unterschied zwischen der potentiellen und aktuellen Wassermenge ist hauptsächlich abhängig von Klimafaktoren (Temperatur und Niederschlag), aber auch von der Wuchsform (je größer das Verhältnis Wasseroberfläche zu Volumen, desto größer die Verdunstung). Auch die Dichte des Bromelientrichters spielt eine entscheidende Rolle. So gibt es Gattungen, die noch recht unspezialisierte Tanks aufweisen bis hin zu solchen, die perfekt gebaute Trichter haben, wie z.B. die Untersuchungsobjekte.

Die im Sira-Gebirge vorkommende *G. weberbaueri* hat mit durchschnittlich 249 ml eine zur Größe der Pflanze (Blattlänge) relativ geringe Wasserhaltekapazität. FISH (1976) untersuchte alle sieben in Florida vorkommenden Zisternenbromelien-Arten mit durchschnittlichen Volumina von 35 ml (*Tillandsia valenzuelana* A. RICH.) bis 300 ml (Maximum über 700 ml: *T. utriculata* L.), LUCAS (1975) fünf Arten in Chiapas (Mexiko) von 84 ml (*Catopsis hahnii* BAKER) bis 1181 ml (*Tillandsia violacea* BAKER) und HADEL (1989) sieben Arten in Brasilien von 50 ml (*Nidularium antoineanum* WAWRA) bis 630 ml (*N. innocentii* LEM.). LAESSLE (1961) hat die Bromelienvolumina nicht direkt gemessen, sondern über die annähernd kegelförmige Gestalt näherungsweise berechnet (etwa 2 l).



PICADO (1913) berichtet von über 20 l und SMART (1938) von 27 l in einer *Brocchinia micrantha* BAKER in Guyana. Die von ZAHL (1975) in Brasilien beobachteten "fast 45 l" Wasser in einer *Vriesea imperialis* CARRIÈRE sind bisher einzigartig. Aus einer Untersuchung von MAGUIRE (1971) geht hervor, daß die Artenvielfalt nicht von der Größe der Phytotelmata abhängt. Behälter mit Volumina von 8 ml, 80 ml und 800 ml wiesen nach 6 Monaten nahezu gleich viele (durchschnittlich 5,87, 5,87 und 5,93) Arten auf.

Im Zusammenhang mit der Wasserhaltekapazität einer Bromelie kommt der Zahl der Einzelzisternen, auf die die Gesamtwassermenge aufgeteilt ist, große Bedeutung zu. Die einzelne Zisterne stellt die eigentliche Lebensraumeinheit dar, die von den meisten Bewohnern nicht aktiv verlassen werden kann. Die durchschnittlichen Volumina von Einzelzisternen reichen von 1,5 ml bei *Tillandsia fasciculata* (FISH 1976) über 26,5 ml bei der untersuchten *G. weberbaueri* bis zu hunderten ml bei sehr großen Bromelien.

### *Sukzession der Organismengemeinschaften*

Die Besiedelung der künstlichen Bromelien durch Nematoden erfolgte sehr langsam. Der Vergleich von Vasen mit und ohne Steighilfe (Abb. 19) läßt den Schluß zu, daß die aktive Verbreitung und Einwanderung der Nematoden vom Boden her erfolgt. Die Besiedelungskurve von Nematoden in künstlichen Bromelien ohne Steighilfe beginnt früher, verläuft aber sehr flach und läßt als Verbreitungsmodus eher passive Einschwemmung durch Regenwasser aus der darüberbefindlichen Vegetation vermuten. Diese Annahme wird erhärtet durch die höchstsignifikant geringeren Individuenzahlen in Vasen auf Platz II (sonniger Platz mit weniger Vegetation, von der Einschwemmung erfolgen konnte; siehe Tab. 8).

Die Besiedelung der künstlichen Bromelien durch Fluginsekten erfolgte sehr rasch. Durch die mit einem Monat zu groß gewählten Zeitabstände zwischen den Probenentnahmen (Entleerungen) konnten aus dem gewonnenen Material keine Rückschlüsse auf den Primärverlauf der "Erstbesiedelung" der Phytotelmata-Attrappen gezogen werden. Wie aus dem Kurvenverlauf der Dipterenpopulationen in künstlichen Bromelien (Abb.

20) hervorgeht, ist der Besiedelungsprozess in weniger als zwei Monaten abgeschlossen.

Eine vergleichbare Besiedelungskurve aus der Untersuchung von MARGUIRE (1971) in Puerto Rico zeigt einen steil ansteigenden, nahezu rechtwinkligen Verlauf, wobei der Sättigungspunkt in etwa einem Monat erreicht wurde. Die deutliche (72,5%; siehe Tab. 9) Bevorzugung von Vasen vom Typ 2 und 4 (ohne Netz und mit eingeschnittenem Rand) dürfte weniger auf das relativ grobmaschige Netz als auf die bromelien-ähnlichere Form zurückzuführen sein.

Das Fehlen von Räubern (vor allem "top predators") wie Odonaten- oder Heuschreckenlarven in den Kunststoffvasen kann einerseits auf die Materialmängel dieser Attrappen (glatter Kunststoff), andererseits aber auf die ausgeprägte Habitatselektion dieser Tiere zurückzuführen sein und darauf, daß Räuber generell erst viel später als ihre Beute einwandern (KITCHING und PIMM 1985).

### *Saisonale Schwankungen der Populationsdichten*

Die jahresperiodisch bedingten Klimaschwankungen (vor allem der Niederschlagsmengen) wirken auf Phytotelmata bewohnende Arten und Populationen verschieden (BRADSHAW und HOLZAPFEL 1984). Regen ist ein wichtiges Regulativ der Dichte von Insektenpopulationen in Phytotelmata. Die Eier einiger "bromelienbrütender" Culiciden (*Wyeomyia vanduzeei*, *Toxorhynchites haemorrhoidalis*), die meist in die innerste Zisterne abgelegt werden, flutieren und können so vom Regen in die äußeren Zisternen der Bromelie gespült werden.

Dieser Verteilungsmechanismus der Eier der durch Eiablageverhaltensprogramme an Zisternenbromelien gebundenen Culiciden könnte auf eine Anpassung an die "Mikrohabitat"- Struktur hindeuten (FRANK et al. 1981). Sehr starker Regen kann die Eier aus den Bromelien spülen und ist somit, neben anderen Einflüssen wie Freßfeinden (z.B. Odonatenlarven) oder Parasiten (z.B. *Pilospora fishi* HAZARD und OLDACRE 1975) ein bedeutender Mortalitätsfaktor. Larven und Puppen werden von starkem Regen weniger betroffen, da sie darauf mit Tauchen reagieren können (FRANK und CURTIS 1977c).

LUCAS (1975) registrierte in den untersuchten Bromelien eine deutliche Zunahme von Individuen und Arten während der Trockenzeit (Nov.

Jan.) in Chiapas (Mexiko). In dieser Untersuchung wurden aber auch terrestrische Formen (*Dermaptera*, *Orthoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera*) eingerechnet.

Die Individuenzahlen der Nematoden zeigen keine jahreszeitlichen Schwankungen, sondern einen langsamen Anstieg (Abb. 19). Ein Vergleich der durchschnittlichen Individuendichten von Nematoden in natürlichen (11,9) und künstlichen (9,4) Bromelien zeigt, daß der Sättigungspunkt der Besiedelungskurve nach einem Jahr noch nicht erreicht sein dürfte.

Die Schwankungen der Dipterenlarvenpopulation in den künstlichen Bromelien (Abb. 20) zeigen eine Spitze in der Regenzeit (Nov. - Feb.). Durch die häufigen und starken Regenfälle in diesem Zeitraum werden viele Nährstoffe eingeschwemmt, die die rasche Entwicklung von vielen Dipterenlarven ermöglichen. Die ebenso rasche Abnahme der Dipterenlarvenpopulation im Februar kann einerseits mit sehr starken Regenfällen zusammenhängen, die die Larven aus den wenig strukturierten Kunststoffvasen herausschwemmen, andererseits mit Überbevölkerungseffekten ("overcrowding").

### ***Produktivität von Phytotelmatabewohnern***

Die Bedeutung von Detritusabbauprozessen als Hauptquelle für die Versorgung mit und Nachlieferung von organischem Kohlenstoff und damit die Frage ihrer Bedeutung als wichtige Faktoren für Wachstum und Produktivität der invertierten Phytotelmatafauna ist noch nicht ausreichend geklärt. FISH und CARPENTER (1982) und FISH (1983) stellten ein Baumhöhlenphytotelmata-Modell auf und zeigten in Laborversuchen, daß Detritus (abhängig von Laubstreuqualität und -quantität) gemeinsam mit Nährstoffen aus dem Stammbau die Produktivität von *Aedes triseriatus* (*Culicidae*) signifikant beeinflusst. In der Freilanduntersuchung wassergefüllter Baumhöhlen durch WALKER und MERRITT (1988) konnte jedoch kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Produktivität von *Aedes triseriatus* und dem Detritusangebot festgestellt werden. Es zeigten sich beim Vergleich von Baumhöhlen mit und ohne Detritus keine Unterschiede in Entwicklungsdauer, Anzahl und Biomasse geschlüpfter Tiere. Auch bei den hier untersuchten Bromelien-Phytotelmata des Sira-Gebirges ist keine Korrelation von Detritusmenge und Individuendichte festzustellen. Dennoch kann man generell sagen, daß Detritus für Phytotelmata

in schattigen Lagen einerseits und Algen für solche in sonnigen Lagen andererseits eine wichtige Basis der jeweiligen "Nahrungsnetze" darstellen (LAESSLE 1961, untermauert durch Untersuchungen von MAGUIRE 1971).



## Zusammenfassung

Im Rahmen eines interdisziplinären Projektes über die Ökologie eines Inselgebirges (Sira-Gebirge) im peruanischen Amazonasgebiet wurde auch die Phytotelmatafauna von *G. weberbaueri* (*Bromeliaceae*, *Tillandsioideae*) untersucht. Für Peru ist dies die erste derartige Untersuchung.

Die wichtigsten Ergebnisse betreffen (i) quantitative Auswertungen der Fauna, (ii) den Nachweis des Zusammenhangs zwischen Detritusmenge und Säuregrad des Tankinhalts, (iii) die Aufsammlung neuer Bewohner von Phytotelmata, (iv) neue Hinweise zu Besiedelungsstrategien und (v) den Nachweis eines für die Neotropis neuen Reproduktionsverhaltens bei Fröschen.

Die terrestrische Bromelien-Art *G. weberbaueri* ist im Sira- Gebirge in der montanen Regenwaldzone zwischen etwa 1000 und 1500 m Seehöhe verbreitet und erreicht eine maximale Dichte von 418 Individuen pro 1000 m<sup>2</sup> (mittlere Höhe 76,4 cm, Wassermenge 248,6 ml, pH 4,2, Detritusanteil 10 Vol.%, Zisternenanzahl 9,4 pro Pflanze).

Die Untersuchung umfaßte von August 1987 bis Juni 1988 74 Guzmanien. Zusätzlich wurden 96 künstliche Bromelien (Kunststoffvasen) aufgestellt, deren monatliche Leerung (je acht) von Oktober 1987 bis September 1988 die Wege und Stadien der Besiedelung aufklären sollten.

In den untersuchten 170 Phytotelmata befanden sich über 12800 Tiere von mindestens 26 Arten aus fünf Stämmen der *Metazoa*: *Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Annelida*, *Arthropoda* und *Chordata*.

Dipterenlarven dominieren durch Arten- und Individuenreichtum. Zwei Culiciden-Arten (*Culex anduzei* und *C. bihaicolus*) waren bisher für Peru unbekannt und sind erstmals in Bromelienzisternen gefunden worden. Nematoden sind in den untersuchten Phytotelmata die zweithäufigste Gruppe auf Stammesniveau, Libellen- und Heuschreckenlarven die wichtigsten Räuber in den Guzmanien. Erstmals wird über das Vorkommen von Falkenmückenlarven (*Diptera*, *Ptychopteridae*) in Bromelienphytotelmata berichtet. Auffallend ist das Fehlen von Kleinkrebsen (*Crustacea*: *Copepoda* und *Ostracoda*), was auf die Beschattung der Phytotelmata durch Fallaub, auch in sonnigeren Lagen, zurückzuführen sein dürfte.

Erstmals wurde auch der Detritus in Bromelienphytotelmata quantitativ erfaßt. Es besteht ein linearer Zusammenhang zwischen Detritusmenge und Säuregrad.

Die Besiedelung der künstlichen Bromelien durch Fluginsekten erfolgte derart rasch, daß die monatlichen Ausleerungen keine detaillierten Aussagen über die Anfangsentwicklung der Organismengemeinschaften ermöglichen. Die Besiedelungskurven von Nematoden in verschiedenen Typen künstlicher Bromelien weisen darauf hin, daß ihre aktive Ausbreitung und Einwanderung sehr langsam und vom feuchten Boden her erfolgte, wobei die Vasen mit Steighilfe auf dem schattigen Aufstellungsort deutlich bevorzugt wurden. Libellen- und Heuschreckenlarven fehlten in den künstlichen Bromelien, was auf eine spezifische Habitatselektion zurückzuführen sein dürfte.

Die untersuchten Phytotelmata wurden von *Syncope antenori*, WALKER (*Anura, Microhylidae*) als Laichplatz genutzt. Die Kaulquappen, die während ihrer raschen Entwicklung keine Nahrung aufnehmen, sind unabhängig vom schwankenden Nahrungsangebot der Phytotelmata, da sie im leeren Darm reichlich Dottermaterial eingelagert haben, was als eine spezifische Anpassung an dieses Mikrohabitat zu werten ist.

Dies wird auch durch weitere morphologische Untersuchungen gestützt: Die Kaulquappen sind im Verhältnis zum adulten Frosch relativ groß und besitzen eine undifferenzierte Mundöffnung ohne keratinisierte Kiefertile oder Zahnreihen. Der Mundraum ist gering strukturiert und besitzt wenige Papillen und keine Filtereinrichtungen. Schnittserien zeigen eine reduzierte, im Verhältnis zur Gesamtentwicklung verzögerte Ausbildung des Darmtraktes. Der Entwicklungsverlauf der Larven zeigt eine relativ gleichbleibende Kopf- Rumpf- Länge, was auf geringe Energie-Investitionen schließen läßt.

Das Verhalten, die Entwicklung und die Morphologie der Kaulquappen stimmt mit dem Fortpflanzungsmodus Nr. 6 nach DUELLMAN und TRUEB (1986) überein, der hier erstmals für die Neotropis nachgewiesen werden konnte (vgl. HÖDL 1990). Bisher wurde eine terrestrische Eiablage und direkte Entwicklung (Fortpflanzungsmodus Nr. 17) vermutet (DUELLMAN 1978).

## Summary

Phytotelmata are small bodies of water, held by plants including modified leaves, leaf axils, flower bracts, treeholes, fallen pods and leaves of plants of at least 29 families. Phytotelmata and their artificial analogs are useful tools in the study of several important ecological processes, especially those of dispersal, colonization and species interaction: they are small, amenable to experimentation, exist in various degrees of isolation and undergo ecological processes rapidly.

One of the most dominant plant families forming phytotelmata are *Bromeliaceae*. About 2500 bromeliad species are exclusively known from tropical and warm temperate parts of the Americas. Specific habitats range from sea level to over 4000 m, from the Peruvian desert to rain forests of eastern Brasil. Bromeliads which collect water in their leaf axils (due to tightly-fitting, overlapping and inflated leaf bases) are termed tank bromeliads. Bromeliad leaves bear special epidermal cellular structures (trichomes) that absorb water and minerals from the leaf surface. Their water holding capacity varies with size and species from a few milliliters to several liters. Bromeliad tanks provide relatively stable habitats for aquatic animals because of the long life span of the plant and the retention of water throughout the year. About 470 animal species are recorded from this special ecosystem and almost all major groups of aquatic organisms are represented.

The phytotelm fauna of *Guzmania weberbaueri* (*Bromeliaceae*) was investigated in the Serrania de Sira, an isolated mountain range in the upper Amazon Basin between the Rio Pachitea and the Rio Ucayali in E.C. Peru. The Sira is moderately high and only the central peaks and parts of the ridges connecting them are above 2000 m (highest elevation ca. 2500 m). Fieldwork was carried out from June 1987 to October 1988 mainly between Sira-Camp (800 m) and Laguna-Camp (1380 m) in mountain rain forests. With respect to analog zones in the Andes, the vegetational zones in the Sira are depressed to lower elevations. This represents a typical case of the so called "Massenerhebungs" effect.

At the Sira-Camp annual precipitation reached 3320 mm, with a distinct rainy season from October to May. Mean temperature (between Sept. 1987 and Oct. 1988) was 22,1 C, minimum 14,5 C and maximum 30,0 C.



The terrestrial bromeliad *G. weberbaueri* occurred between 1000 m and 1500 m above sea level in an mountain rain forest zone as characterized by RAINER (1993). This bromeliad reached a maximum density of 418 individuals per 1000 m<sup>2</sup> and preferred sites exposed to sunlight or in slight shade. The flexible narrow nonspiny leaves (length:  $\bar{x}$ =76,4 cm) form several small tanks (multi-tank-type;  $\bar{x}$ =9,4 tanks per plant;  $\bar{x}$ =25,6 ml water per tank). Most of the time the bromeliads are completely filled by frequent rainshowers. Even during the dry period the tanks never dried up. Low evaporation is caused by a low surface to volume ratio and an often large amount of dead leaves accumulated in the leaf axils.

To investigate colonization strategies of phytotelmata, 96 additional artificial tanks were placed on ground. These were modified grave vases (4 different types) with a water volume of 250 ml limited by overflow slits. In total 74 natural and 96 artificial bromeliads were investigated. More than 12800 individuals of at least 26 species belonging to *Plathelminthes*, *Nemathelminthes*, *Annelida*, *Arthropoda*, and *Chordata* were registrated in artificial and natural tanks. The dominating group comprised dipteran larvae. Two *Culex* species (*Culex anduzei* and *C. bihaicolus*) have not yet been recorded from bromeliads and for Peru. The second abundant group were nematods. Top predators were the larvae of *Odonata* and *Saltatoria*. *Crustaceae* (*Copepoda* and *Ostracoda*) commonly found in many phytotelmata were absent in *G. weberbaueri* and the artificial ersatz bromeliads. The amount of detritus was quantitatively recorded. There is a linear correlation between the amount of detritus and acidity of tank content.

Colonization of the artificial bromeliads by flying insects occurred too fast to be recorded by the monthly emptying. Nematods seemed to immigrate from the moist ground preferring artificial bromeliads with climbing aid at shady places. Larvae of *Odonata* and *Saltatoria* found exclusively in *G. weberbaueri* (absent in the artificial mimics) seem to be highly habitat selective.

Egg deposition of the microhylid frog *Syncope antenori* also occurred in phytotelmata. This small (SVL 12 - 14 mm), dull frog differs from all other frogs in the area by having only four toes and a visible tympanum. In natural as well as in the artificial bromeliads eggs, tadpoles of various sizes and adult frogs were found during the rainy season. Reared from the eggs, the larval stages were documented and the adult frogs identified as

*S. antenori*. On the basis of SEM and light microscopical investigations larvae lack keratinized mouthparts, external papillae, and foodtraps. Tadpoles have heavily yolk filled intestines and perforated nares. Larval development is completed within 22 days. The tadpoles of *S. antenori* are free swimming and nonfeeding. This mode of reproduction was as yet unknown for the neotropics.

## Bibliographie

Vorliegende Bibliographie (Stand Juni 1993) enthält alle Daten von FISH & BEAVER (1978) und wurde ergänzt durch Recherchen in größeren Bibliotheken, Computersuchläufe und Kontakte mit Spezialisten. Die mit \* gekennzeichneten Zitate werden im Text erwähnt.

- ABELE, L. G. 1972\*. A note on the Brazilian bromeliad crabs (*Crustacea, Grapsidae*). Arq. Ciên. Mar **12**: 123-126.
- ABELE, L. G., MEANS, D. B. 1977\*. *Sesarma jarvisi* and *Sesarma cookei*: Montane, terrestrial Grapsid crabs in Jamaica (*Decapoda*). Crustaceana **32**: 91-93.
- AITKEN, T. H. G., L., ANDRIES, H. F., ANDERSON, C. R. 1968. *Wyeomyia* virus isolations in Trinidad, West Indies. Am. J. Trop. Med. Hyg. **17**: 886-888.
- ALDRICH, J. M. 1916\*. *Sarcophaga* and allies of North America. Thomas Say Foundation, Lafayette, Indiana, USA. 301.
- ALEXANDER, C. P. 1912\*. A bromeliad-inhabiting Crane-fly (*Tipulidae, Diptera*). Entomol. News **23**: 415-417.
- ALEXANDER, C. P. 1915\*. A second bromeliad-inhabiting Crane-fly (*Tipulidae, Diptera*). Entomol. News **26**: 29-30.
- ALPATOFF, W. W. 1922. Epiphytengewässer und deren Fauna. Russ. Hydrobiol. Z. **1**: 164-166.
- ALTIG, R., JOHNSTON, G. F. 1989\*. Guilds of anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. Herp. Monographs **3**: 81-109.
- ARAGÃO, M. B. 1964. Distribuição geográfica e abundância das espécies de *Anopheles* (*Kerteszia*) (*Diptera, Culicidae*). Revta. Bras. Malar. Doenc. Trop. **16**: 73-109.
- ARAGÃO, M. B. 1968a\*. O ciclo anual dos *Anopheles* do subgenero *Kerteszia*, no sul do Brasil. Mem. Inst. Osw. Cruz **66**: 85-106.
- ARAGÃO, M. B. 1968b. Sobre a distribuição dos criadouros de *Anopheles* do subgenero *Kerteszia*, no sul do Brasil. Mem. Inst. Osw. Cruz **66**: 131-144.
- ARAGÃO, M. B. 1968c. Sobre a biomassa dos *Anopheles* do subgenero *Kerteszia*, em seus criadouros. Mem. Inst. Osw. Cruz **66**: 227-237.
- ARNETT, R. H. Jr. 1950\*. Notes on the distribution, habits, and habitats of some Panama culicines (*Diptera: Culicidae*). J. N.Y. Ent. Soc. **58**: 99-115.
- ASTAIZA, V. R., MURILLO, B. C., FAJARDO, O. P. 1988. Biology of *Anopheles neivai* H. D. & K. 1913 (*Diptera, Culicidae*) on the pacific coast of Colombia II. Adult population fluctuation. Revista de Saúde Pública **22**: 101-108.

- BAERG, D. C., BORECHAM, M. M. 1979. *Anopheles neivai* HOWARD, DYAR & KNAB: Laboratory observations on the life cycle and description of the egg stage (*Diptera: Culicidae*). J. Med. Ent. 11: 629-630.
- BALFOUR-BROWNE, J. 1938. On two new species of bromeliadiculous *Copelatus* (Col., *Dytiscidae*). Entomol. Mon. Mag. 74: 100-102.
- BALOGH, J., BALOGH, P. 1988\*. Oribatid mites of the neotropical region. I. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo. 1-335.
- BALOGH, J., BALOGH, P. 1990\*. Oribatid mites of the neotropical region. II. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- BANKS, N. 1912. A bromeliadiculous caddis-worm. Ent. News 23: 80.
- BARMUTA, L. A. 1984\*. A method for separating benthic arthropods from detritus. Hydrobiologia, 112: 105-107.
- BARR, A. R., BARR, S. 1969. The egg of *Wyeomyia smithii* (Coq.) and a review of the knowledge of the *Sabethini*. Mosquito News 29: 193-198.
- BARTH, F. G., BLECKMANN, H., BOHNENBERGER, J., SEYFARTH, E.-A. 1988a\*. Spiders of the genus *Cupiennius* SIMON 1891 (*Araneae, Ctenidae*). II. On the vibratory environment of a wandering spider. Oecologia 77: 194-201.
- BARTH, F. G., SEYFARTH, E.-A. 1979\*. *Cupiennius salei* KEYSERLING (*Araneae*) in the highlands of Guatemala. J. Arachnol. 7: 255-263.
- BARTH, F. G., SEYFARTH, E.-A., BLECKMANN, H., SCHÜCH, W. 1988b\*. Spiders of the genus *Cupiennius* SIMON 1891 (*Araneae, Ctenidae*). I. Range distribution, dwelling plants, and climatic characteristics of the habitat. Oecologia 77: 187-193.
- BASHAM, F. H., MULRENNAN, J. A., OBERMÜLLER, A. J. 1947. The biology of *Megarhinus* ROBINEAU-DESVOIDY in Florida. Mosquito News 7: 64-66.
- BATES, M. 1949\*. The natural history of mosquitoes. Harper & Row. New York, USA. xii + 378.
- BATES, M. 1968\*. Marshes in the treetops. Natur Hist. 77: 26-29.
- BEAVER, R. A. 1979\*. Non-equilibrium 'Island' communities. A guild of tropical bark beetles. J. of Animal Ecology 48: 987-1002.
- BEAVER, R. A. 1985\*. Geographical variation in food web structure. Ecol. Ent. 10: 241-248.
- BECK, W., BECK, E. 1966. *Chironomidae* (*Diptera*) of Florida. 1. Pentaneurini (*Tanypodinae*). Bull. Fla. St. Mus. 10: 305-379.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1973. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 1. Introduction, Dominican Republic (RDO), Mosquito Syst. 5: 201-220.

- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1975a. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 2. Puerto Rico (PR, PRA, PRX) and Virgin Is. (VI, VIA). *Mosquito Syst.* 7: 299-296.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1975b. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 3. Bahama Is. (BAH), Cayman Is. (CAY), Cuba (CUB), Haiti (HAC, HAR, HAC) and Lesser Antilles (LAR). *Mosquito Syst.* 7: 367-393.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1976a. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 4. Leeward Islands: Anguilla (ANG), Antigua (ANT), Barbuda (BAB), Montserrat (MNT), Nevis (NVS), St. Kitts (KIT), *Mosquito Syst.* 8: 123-162.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1976b. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". French West Indies: Guadeloupe (FWI) and Martinique (FWIM, MAR). *Mosquito Syst.* 8: 163-193.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J. 1976c. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 6. Southern Antilles: Barbados (BAR), Domenica (DOM), Grenada (GR, GRR), St. Lucia (LU), St. Vincent (VT). *Mosquito Syst.* 8: 237-297.
- BELKIN, J. N., HEINEMANN, S. J., PAGE, W. A. 1970\*. *Mosquito Studies (Diptera, Culicidae)*. XXI. The *Culicidae* of Jamaica. *Contr. Am. Ent. Inst.* 6: 1-459.
- BENZING, D. H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Bot. Gaz.* 13: 23-31.
- BENZING, D. H. 1980\*. The biology of the bromeliads. Mad River Press. Eureka, California, USA. xvi + 305.
- BENZING, D. H. 1986. Foliar specialization for animal-assisted nutrition in *Bromeliaceae*. In: JUNIPER, B. and SOUTHWOOD, R. (eds.). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, pp.235-256.
- BENZING, D. H., DERR, J. A., TITUS, J. E. 1972. The water chemistry of microcosms associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. *Amer. Midl. Nat.* 87: 60-70.
- BENZING, D. H., RENFROW, A. 1974. The mineral nutrition of *Bromeliaceae*. *Bot. Gaz.* 135: 281-288.
- BERG, C. O. 1950. Biology of certain *Chironomidae* reared from Potamogeton. *Ecol. Monogr.* 20: 85-99.
- BERLIN, O. G. W. 1969a. Mosquito studies (*Diptera: Culicidae*) XII. A revision of the Neotropical subgenus *Howardina* of *Aedes*. *Contr. Am. Ent. Inst.* 4: 1-190.
- BERLIN, O. G. W. 1969b. Mosquito studies (*Diptera: Culicidae*) XVIII. The subgenus *Micradedes* of *Culex*. *Contr. Am. Ent. Inst.* 5: 19-63.
- BERMUDES, D., BENZING, D. H. 1991. Nitrogen fixation in association with ecuadorean Bromeliads. *J. Trop. Ecol.* 7: 531-536.

- BEUTELSPACHER, B. C. 1969. Una especie nueva de *Acrolophus* POEY, 1832, de bromeliáceas (*Lepidoptera: Acrolophidae*). An. Inst. Biol. Univ. Mex. **40**: 43-48.
- BEUTELSPACHER, B. C. 1971a\*. Una bromeliácea como ecosistema. Biologia **2**: 82-87.
- BEUTELSPACHER, R. C. 1971b. Algunas observaciones sobre la biología de *Acrolophus vigia* BEUTELSPACHER (*Lepidoptera: Acrolophidae*). An. Inst. Biol. Univ. Mex. **42**: 53-62.
- BEUTELSPACHER, B. C. 1972a\*. Fauna de *Tillandsia caput-medusae* E. MORREN, 1880 (*Bromeliaceae*). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, **43**, Ser. Zoolología :25-30.
- BEUTELSPACHER, B. C. 1972b\*. Some observations on the *Lepidoptera* of bromeliads. Journal of the Lepidopterists' Society. **26**: 133-137.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. 1975\*. Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (*Anura: Dyscophinae, Scaphiophryninae* and *Cophylinae*). Beaufortia **309**: 7-26.
- BOKERMANN, W. C. A. 1966a. Una nueva especie de *Trachycephalus* de Bahia. Neotropica **12**: 120-124.
- BOKERMANN, W. C. A. 1966b. O genero *Phyllodytes* WAGLER, 1830 (*Anura, Hylidae*). Anais Acad. Bras. Cienc. **38**: 335-344.
- BOKERMANN, W. C. A. 1966c. Notas sobre *Hylidae* do Espirito Santo (*Amphibia, Salientia*). Revta. Bras. Biol. **26**: 29-37.
- BOKERMANN, W. C. A. 1966d. A new *Phyllomedusa* from southeastern Brazil. Herpetologica **22**: 293-297.
- BOKERMANN, W. C. A. 1967. Notas sobre cantos nupciais de anfibios brasileiros. I. (*Anura*). Anais Acad. Bras. Cienc. **39**: 441-443.
- BOKERMANN, W. C. A. 1968. Notas sobre *Phyllodytes auratus* (BOUL., 1917) (*Amphibia, Hylidae*). Revta. Bras. Biol. **28**: 157-160.
- BOKERMANN, W. C. A. 1969. Notas sobre *Hyla aurata* WIED, 1824 (*Anura, Hylidae*). Revta. Bras. Biol. **29**: 159-162.
- BOKERMANN, W. C. A. 1972. Notations on *Hyla clepsydra* (*Anura: Hylidae*). Revta. Bras. Biol. **32**: 291-295.
- BOKERMANN, W. C. A. 1974. Observações sobre desenvolvimento precoce em *Sphaenorhynchus bromelicola* BOK. 1966 (*Anura, Hylidae*). Revta. Bras. Biol. **34**: 35-41.
- BOULENGER, G. A. 1895. On the nursing habits of two south-american frogs. Proc. Zool. Soc. Lond. **14**: 209-210.
- BRADSHAW, W. E. 1983\*. Estimating Biomass of Mosquito Populations. Environ. Entomol. **12**: 779-781.

- BRADSHAW, W. E., HOLZAPFEL, C. M. 1984\*. Seasonal development of tree-hole mosquitoes (*Diptera: Culicidae*) and chaoborids in relation to weather and predation. *J. Med. Entomol.* **21**: 366-378.
- BRELAND, O. P. 1949. The biology of the immature stages of the mosquito *Megarhinus septentrionalis* DYAR & KNAB. *Ann. Ent. Soc. Am.* **42**: 38-47.
- BRINDLE, A. 1974\*. A new species of *Dermaptera (Forficulidae)* from Mexican Bromeliads. *The Entomologist's Record.* **86**: 6-8, pl. 1.
- BRIJNING, C. F. A. 1959. Notes on *Wyeomyia* mosquitoes of Surinam, with a description of *W. surinamensis* sp. n. *Stud. Fauna Suriname* **8**: 99-146.
- BURMEISTER, E.G. 1985\*. Bromeliads as a habitat for larvae of *Conocephalidae* and *Copiphoridae (Insecta, Saltatoria, Ensifera, Tettigonioidea)*. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **20**: 107-112.
- BUSCK, A. 1908. Report on a trip for the purpose of studying the mosquito fauna of Panama. *Smithson. Misc. Coll. Quart. Issue* **52**: 49-77.
- BUTLER, J. 1974. Pineapples of the tree tops. *Fla. Nat.* **47**: 13-17.
- CABALLERO, S. Z. 1973. Observations on *Coleoptera* of bromeliads in Mexico. *Folia Ent. Mex.* **56**: 25-26.
- CABALLERO, S. Z. 1976. *Coleoptera* of some epiphytic *Bromeliaceae* and 12 new records of species for the Mexican fauna. *An. Inst. Biol. Univ. Mex. Ser. Zool.* **45**: 111-118.
- CALVERT, P. P. 1910. Plant dwelling odonate larvae. *Ent. News* **21**: 365-366.
- CALVERT, P. P. 1911\*. Studies on Costa Rican *Odonata*. II. The habits of the plant-dwelling larva of *Mecistogaster modestus*. *Ent. News* **22**: 402-411.
- CARPENTER, S. R. 1982\*. Stemflow Chemistry: Effects on Population Dynamics of Detritivorous Mosquitoes in Tree-Hole Ecosystems. *Oecologia* **53**: 1-6.
- CARVALHO, A. L. De 1941. Notas sobre os generos *Corythomantis* BOULENGER e *Aparasphenodon* MIRANDA RIBEIRO. *Papeis Dep. Zool. S. Paulo* **1**: 101-110.
- CARVALHO, A. L. De 1949. Notas sobre os habitos de *Dendrophryniscus brevipollicatus* ESPADA (*Amphibia, Anura*). *Revta. Bras. Biol.* **9**: 223-229.
- CASAL, O. H., GRACIA, M., CAVALLIERI, F. 1966. *Culex (Culex) fernandezi*, una nueva especie bromelicola de la Republica Argentina. *Physis* **24**: 185-192.
- CHAMPION, G. C. 1913\*. *Coleoptera* in bromeliads. *Ent. Month. Mag.* **49**: 2-7.
- CHAPPUIS, P. A. 1917. Zur Kenntnis der Copepodenfauna von Surinam. *Zool. Anz.* **49**: 220-224.
- CHAPPUIS, P. A. 1936. Brasilianische Ruderfußkrebse (*Crustacea, Copepoda*), gesammelt von Herrn Dr. Otto SCHUBART. IV. Mitteilung. *Bull. Soc. scient. Cluj* **8**: 450-461.

- CHAPPUIS, P. A. 1956. Freilebende Ruderfußkrebse (*Crustacea: Copepoda*). II. *Harpacticoida*. In: GESSNER, F., VARESCHI, V. (eds.): Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952. Band 1: 269-276.
- CHOLNOKY, B. v. 1929\*. Untersuchungen über die Ökologie der Epiphyten. Arch. Hydrobiol. 18: 661-705.
- CLASTRIER, J. 1973. *Wyeomyia trifurcata* n. sp.: A new mosquito from French Guyana (*Diptera: Culicidae*). Nouv. Rev. Ent. 3: 30-47.
- CORBET, P.S. 1983\*. *Odonata* in Phytotelmata. In: FRANK, J.H. & LOUNIBOS, L.P. (eds.). Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities (pp. 29-54). Plexus. Medford, New Jersey, USA.
- COVA Garcia, P., PULIDO, F. J., ESCALANTE de UGENTO, C. 1977. *Anopheles gonza-lezrinconesi* n. sp. (*Diptera: Culicidae*) from Venezuela. Boln. Dir. Malar. San. Amb. 17: 140-149.
- DANIELOPOL, D.L. 1975\*. Remarques sur la Diversification Morphologique de trois nouvelles Especies D'*Elpidium* (*Ostracoda*) a Cuba. Bull. Amer. Paleont., v.65, No. 282: 47-60.
- DARWIN, C. 1875\*. Insectivorous Plants. J. Murray, London.
- DAVIES, N.C. 1926\*. A field study of mountain Malaria in Brazil. Am. J. Hyg. 6: 119-138.
- DAVIS, D. E. 1944. Larval habitats of some Brazilian mosquitoes, Revta. Ent., Rio de J. 15: 221-235.
- DAVIS, D. E. 1945. A comparison of mosquitoes captured with avian bait and with human bait. Proc. Ent. Soc. Wash. 19: 252-256.
- DELY, O.G. 1964\*. Testméretek felvétele farkatlan kétéltűeken. Vertebrata Hungarica Mus. Hist.-Nat. Hung. 6 : 1-11.
- DIESEL, R. 1989\*. Parental care in an unusual environment: *Metopaulias depressus* (*Decapoda: Grapsidae*), a crab that lives in epiphytic bromeliads. Animal Behavior 38: 561-575.
- DIESEL, R. 1992. Maternal care in the Bromeliad crab *Metopaulias depressus* protection of larvae from predation by damselfly nymphs. Animal Behaviour 43: 308-812.
- DISTANT, W. L. 1912. *Hemiptera. Microvelia insignis*. A contribution to the knowledge of the fauna of *Bromeliaceae* (Ed. by H. S. SCOTT), p. 437. Ann. Mag. Nat. Hist. 10: 424-438.
- DOMINGUES, R. A. P., RUGIALLIH, R. L., DIETZ, J. M. 1989. Density and diversity of the phytotelmatic fauna on Bromeliads of four kinds of degraded forests. Rev. Bras. Biol. 49: 125-130.
- DOWNS, W. G., PITTENDRIGH, C. S. 1946. Bromeliad malaria in Trinidad, British West Indies. Am. J. Trop. Med. Hyg. 26: 47-66.



- DRAKE, C. J. 1951. New neotropical water-striders (*Hemiptera-Veliidae*). Great Basin Naturalist 11: 37-42.
- DRAKE, C. J., CHAPMAN, H. C. 1954. New American waterstriders (*Hemiptera*). Fla. Entomol. 37: 151-155.
- DRAKE, C. J., HARRIS, H. M. 1935. New *Veliidae* (*Hemiptera*) from central America. Proc. Biol. Soc. Wash. 48: 191-194.
- DRAKE, C. J., HUSSEY, R. F. 1954. Notes on some American *Veliidae* (*Hemiptera*), with the description of two new microvelias from Jamaica. Fla. Entomol. 37: 133-138.
- DRAKE, C. J., MALDONADO, C. J. 1952. Water-striders from Territorio Amazonas of Venezuela (*Hemiptera: Hydrometridae, Veliidae*). Great Basin Naturalist 12: 47-54.
- DREWRY, G. E., JONES, K. L. 1976. A new ovoviviparous frog *Eleutherodactylus jasperi* n. sp. (*Amphibia: Anura: Leptodactylidae*) from Puerto Rico. J. Herpetol. 10: 161-165.
- DUELLMAN, W.E. 1978\*. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 65: 1-352.
- DUELLMAN, W.E., TOFT, C.A. 1979\*. Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Peru: Taxonomy and Biogeography. Herpetologica 35: 60-70.
- DUELLMAN, W.E., TRUEB, L. 1986\*. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company. New York. 1-670.
- DUNN, E.R. 1926\*. The frogs of Jamaica. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 38: 111-130, pl. 1-2.
- DUNN, E.R. 1937\*. The amphibian and reptilian fauna of bromeliads in Costa Rica and Panama. Copeia 3: 163-167.
- DYAR, H. G. 1928. Water bearing plants of Panama which harbor mosquitoes, with a synopsis of *Wyeomyia* (*Diptera: Culicidae*). Proc. Ent. Soc. Wash. 30: 110-112.
- FEDER, M.E. 1982\*. Thermal ecology of neotropical lungless salamanders (*Amphibia: Plethodontidae*): Environmental and behavioral responses. Ecology 63: 1665-1674.
- FERREIRA, C. P. 1981. Fauna associada as Bromélias *Canistrum aff. giganteum* (BAKER) L.B. SMITH e *Neoregelia cruenta* (R. GRAHAM) L.B. SMITH de restinga do litoral Norte do Estado de São Paulo. Campinas, IB-UNICAMP. Dissertação.
- FERREIRA, M. O., RACHOU, R. G., LIMA, M. M. 1951. Considerações sobre o combate ao "*Anopheles (Kerteszia) cruzi*" em caldas da Imperatriz (S. Catarina) pelo desmatamento; abrigos naturais dessa espécie. Revta. Bras. Malar. Doenc. Trop. 3: 14-35.

- FISH, D. 1975\*. Host specificity of bromeliad fauna. Unpublished individual research report. 75-2, Organization for Tropical Studies, Costa Rica.
- FISH, D. 1976\*. Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting bromeliads in south Florida and the discovery of an insectivorous bromeliad. Ph.D. Thesis. University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- FISH, D. 1977\*. An aquatic spittle bug (*Homoptera: Cercopidae*) from an *Heliconia* flower bract in southern Costa Rica. Entomol. News **88**: 10-12.
- FISH, D. 1983\*. Phytotelmata: Flora and Fauna. In: FRANK, J.H. & LOUNIBOS, L.P. (eds.). Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities (pp. 1-27). Plexus. Medford, New Jersey, USA.
- FISH, D., BEAVER, R.A. 1978\*. A bibliography of the aquatic fauna inhabiting bromeliads (*Bromeliaceae*) and pitcher plants (*Nepenthaceae* and *Sarraceniaceae*). Proc. Fla. Anti-Mosqu. Ass. 49th Meeting: 11-19.
- FISH, D., CARPENTER, S.R. 1982\*. Leaf litter and larval mosquito dynamics in tree-hole ecosystems. Ecology **63**: 283-288.
- FISH, D., HALL, D.W. 1978\*. Succession and stratification of aquatic insects inhabiting the leaves of the insectivorous pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. Am. Midl. Nat. **99**: 172-183.
- FISH, D., SORIA, S.de J. 1978\*. Water-holding plants (Phytotelmata) as larval habitats for Ceratopogonid pollinators of Cacao in Bahia, Brazil. Rev. Theobroma(Brasil) **8**: 133-146.
- FITTKAU, E.J. 1982\*. Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme. Archiv Hydrobiol. **95**: 20-45.
- FITTKAU, E.J., SCHWABE, G., ILLIES, J., SIOLI, H. (eds.) 1968/69\*. Biogeography and Ecology in South America, 2 vols., Junk, The Hague.
- FOCKS, D. A., DAME, D. A., CAMERON, A. L., BOSTON, M. D. 1980. Predator-prey interaction between insular populations of *Toxorhynchites rutilus rutilus* and *Aedes aegypti*. Environm. Entomol. **9**: 37-42.
- FOCKS, D. A., SACKETT, S. R., BAILEY, D. L. 1982. Field experiments on the control of *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* by *Toxorhynchites rutilus rutilus* (*Diptera: Culicidae*). Journ. Med. Entomol. **19**: 336-339.
- FRANK, J. H. 1983\*. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitos. In: FRANK, J.H. & LOUNIBOS, L.P. (eds.). Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities (pp. 101-128). Plexus. Medford, New Jersey, USA.
- FRANK, J. H. 1985\*. Use of an artificial bromeliad to show the importance of color value in restricting colonization of bromeliads by *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus*. J.Am.Mosqu. Control Assoc. **1**: 28-32.
- FRANK, J. H. 1986\*. Bromeliads as ovipositional sites for *Wyeomyia* mosquitoes: Form and color influence behavior. Fla. Entomol. **69**: 728-742.

- FRANK, J. H. 1990. Mosquito production from Bromeliads in Florida USA. Florida Agricult. Exper. Stat. Bulletin **877**: 1-17.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A., O'MEARA, G. F. 1984. The bionomics of Bromeliad inhabiting mosquitoes X. *Toxorhynchites rutilus rutilus* as a predator of *Wyeomyia vanduzeei* (Diptera: Culicidae). J. Med. Entomol. **21**: 149-158.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1977a\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. III. The probable strategy of larval feeding in *Wyeomyia vanduzeei* and *Wy. medioalbipes*. Mosquito News **37**: 200-206.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1977b\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. IV. Egg mortality of *Wyeomyia vanduzeei* caused by rainfall. Mosquito News **37**: 239-245.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1977c\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. V. A mark-release-recapture technique for estimation of population size of *Wyeomyia vanduzeei*. Mosquito News. **37**: 444-452.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1977d\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. VII. Incidence and effect of *Pilospora fishi*, a parasite of *Wyeomyia vanduzeei*. Mosquito News. **37**: 487-489.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1981a\*. Bionomics of the bromeliad-inhabiting mosquito *Wyeomyia vanduzeei* and its nursery plant *Tillandsia utriculata*. Fla. Entomol. **64**: 491-506.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A. 1981b\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. VI. A review of the bromeliad-inhabiting species. Journ. Fla. Anti-Mosqu. Association. **52**: 4-23.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A., ERDOS, G. W., ELLIS, E. A. 1981\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. VIII. The flotation structure of *Wyeomyia vanduzeei* eggs (Diptera: Culicidae). J. Med. Entomol. **18**: 337-340.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A., EVANS, H. T. 1976\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. I. Some factors influencing oviposition by *Wyeomyia vanduzeei*. Mosquito News **36**: 25-30.
- FRANK, J. H., CURTIS, G. A., EVANS, H. T. 1977\*. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. II. The relationship of bromeliad size to the number of immature *Wyeomyia vanduzeei* and *Wy. medioalbipes*. Mosquito News **37**: 180-192.
- FRANK, J. H., LOUNIBOS, L. P. 1987\*. Phytotelmata swamps or islands? Fla. Entomol. **70**: 14-20.
- FRANK, J. H., LYNN, H.C. 1982\*. Standardizing Oviposition Traps for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus*: Time and Medium. Journ. Fla. Anti-Mosqu. Association **53**: 22-27.
- FRANK, J. H., LYNN, H.C., GOFF, J.M. 1985\*. Diurnal oviposition by *Wyeomyia mitchellii* and *W. vanduzeei* (Diptera: Culicidae). Fla. Entomol. **68**: 493-496.

- FRANK, J. H., O'MEARA, G.F. 1984\*. The bromeliad *Catopsis berteroniana* traps terrestrial arthropods but harbors *Wyeomyia* larvae (*Diptera: Culicidae*). Fla. Entomol. **67**: 418-424.
- FRANK, J. H., O'MEARA, G.F. 1985\*. Influence of microhabitat and macrohabitat on distribution of some bromeliad-inhabiting mosquitoes. Entomologia experimentalis et applicata **37**: 169-174.
- FRANK, J. H., STEWART, J. P., WATSON, D. A. 1988. Mosquito larvae in axils of the imported Bromeliad *Billbergia pyramidalis* in Southern Florida USA. Florida Entomologist **71**: 33-43.
- FRIEDENREICH, C.W. 1883\*. *Pentameria bromeliarum*, eine pentamere Halticidae. Stettiner entomologische Zeitung **44**: 140-144.
- FROST, D.R. 1985\*. Amphibian species of the world. Assoc. Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- GALINDO, P., CARPENTER, S. J., TRAPIDO, H. 1951. Ecological observations on forest mosquitoes of an endemic yellow-fever area in Panama. Am. J. Trop. Med. **31**: 98-137.
- GARCIA, M., CASAL, O. H. 1967. *Toxorhynchites (Lynchiella) cavalierii*, nueva especie bromelicola de la Republica Argentina (*Diptera, Culicidae*), Physis **26**: 435-441.
- GETTMAN, A. D., FRANK, J. H. 1989. A method to reduce *Wyeomyia mitchelli* eggs in *Billbergia pyramidalis* bromeliads. J. Fla. Anti-Mosquito Assoc. **60**: 7-8.
- GIBBINS, E. G. 1942. On the habits and breeding-places of *Aedes (Stegomyia) simpsoni* THEOBALD in Uganda. Ann. Trop. Med. Parasit. **36**: 151-160.
- GIOIA, I., LIMA, R. S. 1988. *Zelleriella bromelicola* sp.n. (*Protozoa: Opalinata*): entozoario de *Aparasphenodon bruno*i MIRANDA RIBEIRO, 1920 (*Anura, Hylidae*) de Ubatuba, São Paulo, Brasil. Revta. Bras. Zool. **5**: 215-220.
- GIVNISH, T.J., BURKHARDT, E.L., HAPPEL, R.E., WEINTRAUB, J.D. 1984\*. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. Am. Natur. **124**: 479-497.
- GOODEY, T. 1951\*. Soil and freshwater nematodes. Methuen, London.
- GOODWIN, T. J., MURDOCH, W. P. 1974. A study of some immature neotropical *Tabanidae*. Ann. Ent. Soc. Am. **67**: 85-133.
- GOSNER, K.L. 1960\*. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica **16**: 183-190.
- GOTTSBERGER, G. 1969\*. Myxomyceten auf Bromeliaceen. Beihefte zur Nova Hedwigia: 489-501.
- GRILLITSCH, H. 1984\*. Zur Eidonomie und Differentialdiagnose der Larven von *Rana arvalis wolterstorffi* FEJERVARY 1919, *Rana dalmatina* BONAPARTE 1848

und *Rana temporaria temporaria* LINNAEUS 1758 im Verlaufe ihrer Entwicklung von der Schlupfreife bis zum Einsetzen der Schwanzreduktion (*Amphibia: Anura: Ranidae*). Dissertation. Univ. Wien.

- GROSPIETSCH, T. 1971. The amoebic fauna of phytotelmes in Venezuela. J. Protozool. Suppl. 18: 48.
- GROSSO, L. E., DRAHG, F. 1983. Freshwater gastrotrichs of Tucuman province Argentina 1. *Chaetonotus soberanus* new species and *Aspidiophorus lilloensis* new species. Neotropica (La Plata) 29: 189-193.
- GRUBB, P.J. 1971\*. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. Nature 229: 44-45.
- HADEL, V. F. 1989\*. A fauna associada aos fitotelmata bromelicolas da estação ecológica da Jureia-Itatins (SP). Dissertação, Universidade de São Paulo, Brasil. 128pp.
- HADEL, V. F., CARVALHO, M. A. J. 1988\*. Associação copepodo/bromelia: Relação com o tipo de tanques. Acta Limnol. Brasil. 2: 571-586.
- HARRISON, B. A., BICKLEY, W. E. 1990. Occurrence of mesopostnotal setae and scales in the family *Culicidae*. Mosquito Syst. 22: 131-142.
- HARTNOLL, R. G. 1964. The freshwater grapsid crabs of Jamaica. Proc. Linnean Soc. Lond. 175: 145-169.
- HAZARD, E. I., OLDACRE, S. W. 1975. A revision of *Microphorida* (Protozoa) close to *Thelohania*, with descriptions of one new family, eight new genera, and thirteen new species. U.S.D.A. Agr. Res. Serv., Tech. Bull. No. 1530. 104 pp.
- HAZARD, E.I., MAYER, M.S., SAVAGE, K.E. 1967\*. Attraction and oviposition stimulation of gravid female mosquitoes by bacteria isolated from hay infusions. Mosquito News 27: 215-221.
- HEDGES, S. B., THOMAS, R. 1992. Two new species of *Eleutherodactylus* from remnant cloud forest in Haiti (*Anura, Leptodactylidae*). Herpetologica 48: 351-358.
- HEINEMANN, S. J., BELKIN, J. N. 1977a. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 7. Costa Rica (CR). Mosquito Syst. 9: 237-287.
- HEINEMANN, S. J., BELKIN, J. N. 1977b. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 8. Central America: Belize (BH), Guatemala (GUA), El Salvador (SAL), Honduras (HON), Nicaragua (NI, NIC). Mosquito Syst. 9: 403-454.
- HEINEMANN, S. J., BELKIN, J. N. 1977c. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 9. Mexico (MEX, MF, MT, MX). Mosquito Syst. 9: 483-535.
- HEINEMANN, S. J., BELKIN, J. N. 1978. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America". 10. Panama, including Canal Zone (PA, GG). Mosquito Syst. 10: 119-196.

- HENDERSON, R.W., NICKERSON, M.A. 1976\*. Observations on the Behavioral Ecology of Three Species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). J. Herpetol. **10**: 205-210.
- HILL, R. B., HILL, C. McD. 1948. The mosquitoes of Jamaica. Inst. Jamaica Sci. Ser. Bull. **4**: 1-60.
- HÖDL, W. 1990\*. Reproductive Diversity In Amazonian Lowland Frogs. Fortschritte der Zoologie **38**: 41-60.
- HOEHNE, F.C. 1951\*. Treetop aquariums. Brom. Soc. Bull. **1**: 45-48.
- HOGUE, C. L. 1975. A new species of bromeliad-breeding *Culex* (*Culex*) from Cocos Island. Mosquito Syst. **7**: 357-362.
- HUBBARD, H.G. 1896\*. Some insects which brave the dangers of the pitcher plant. Proc. ent. Soc. Wash. **3**: 314-316.
- HUIJBREGTS, J. 1984\*. *Bdelyrus geijskesi*, a new scarab (Coleoptera: Scarabaeidae) from Suriname associated with *Bromeliaceae*. Zool. Med. Leiden **59**: 61-67.
- HUNGERFORD, H. B. 1929. A new *Velia* from Peru. Entomolisk Tidskrift **50**: 146-147.
- ILLINGWORTH, J.F. 1934\*. Life history and habits of *Apelma brevis* JOHANNSEN (Chironomidae). Proc. Hawaiian Ent. Soc. **8**: 541-543.
- INGER, R.F. 1966\*. The systematics and zoogeography of the *Amphibia* of Borneo. Fieldiana Zool. **52**: 1-402.
- JANZEN, D.H. 1973\*. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. Amer. Nat.. **107**: 786-790.
- JOHANNSEN, O. A. 1927\*. A new midge injurious to pineapples (*Diptera*, *Ceratopogonidae*). Proc. Ent. Soc. Wash. **29**: 205-208.
- JOHANNSEN, O. A. 1932. *Tanypodinae* from the Malayan subregion of the Dutch Eastern Indies. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. **9**: 493-507.
- JONES, F.M. 1916\*. Two insect associates of the California pitcher plant, *Darlingtonia californica*. Ent. News **27**: 385-391.
- JONES, F.M. 1920\*. Another pitcher plant insect (*Diptera*, *Sciarinae*). Ent. News **31**: 91-94.
- KIEFER, F. 1922. Die freilebenden Copepoden der Binnengewässer von Insulinde. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. **12**: 519-621.
- KITCHING, R.L., ALLSOPP, P.G. 1987\*. *Prionocyphon niger* sp. n. (Coleoptera: Scirtidae) from water-filled tree holes in Australia. J. Aust. ent. Soc. **26**: 73-79.
- KITCHING, R.L., PIMM, S.L. 1985\*. The length of food chains: phytotelmata in Australia and elsewhere. Proc. Ecol. Soc. Aust. **14**: 123-140.
- KLAUSNITZER, B. 1980. Eine neue Art der Gattung *Cyphon* PAYKULL von der Cocos-Insel (Coleoptera, Helodidae). Reichenbachia **18**: 77-79.

- KLEIN, R. M. 1967. Aspectos do problema "bromelia-malaria" no sul do Brazil. *Sellowia* **19**: 125-135.
- KNAB, F. 1905\*. A chironomid inhabitant of *Saracenia purpurea*, *Metriocnemus knabi* COQ.. Jl. N.Y. Ent. Soc. **13**: 69-73.
- KNAB, F. 1912. New species of *Anisopidae* (*Rhyphidae*) from tropical America (*Diptera*, *Nematocera*). Proc. Biol. Soc. Wash. **25**: 111-114.
- KNAB, F. 1913a\*. Larvae of *Cyphonidae* (*Coleopt.*) in *Bromeliaceae*. Entomologist's Mon. Mag. **49**: 54-55.
- KNAB, F. 1913b\*. New moth-flies (*Psychodidae*) bred from *Bromeliaceae* and other plants. Proc. U.S. Natn. Mus. **46**: 103-106.
- KNAB, F. 1913c. Some neotropical *Syrphidae* (*Diptera*). Insecutor Inscit. Menstr. **1**: 13-15.
- KNAB, F. 1913d. A new bromelicolous *Megarhinus* (*Diptera*, *Culicidae*). Insecutor Inscit. Menstr. **1**: 35-36.
- KNAB, F., MALLOCH, J. R. 1912. A borborid from an epiphytic bromeliad (*Diptera*, fam. *Borboridae*). Ent. News **23**: 413-415.
- KOSTE, W., JANETZKY, W., VARESCHI E. 1991. Über die Rotatorienfauna in Bromelien-Phytotelmata in Jamaica (*Aschelminthes: Rotatoria*). Osnabrücker Naturwiss. Mitt. **17**: 143-170.
- KRANTZ, G.W. 1970\*. A Manual of Acarology. O.S.U. Book Stores, Corvallis, Oregon, USA.
- KUMM, H. W. 1933. Mosquitoes breeding in bromeliads at Bahia, Brazil. Yellow Fev. Val. Braz. **561-573**.
- KUMM, H. W., KOMP, W. H. W., RUIZ, H. 1940. The mosquitoes of Costa Rica. Am. J. Trop. Med. **20**: 395-422.
- KURIHARA, Y. 1959\*. Synecological analysis of the biotic community in microcosm. IV. Studies on the relations of *Diptera* larvae to pH in Bamboo containers. Sci. Rep. Tohoku Univ., Biology. **25**: 165-171.
- LAESSLE, A.M. 1961\*. A microlimnological study of Jamaican bromeliads. Ecology **42**: 499-517.
- LAMINGER, H. 1971. On the occurrence of testaceous amoebae (*Rhizopoda: Testacea*) in water filled spaces in plants. Zool. Anz. **187**: 382-383.
- LANE, J. 1943. The geographic range of *Sabethini* (*Dipt. Culicidae*). Revta. Ent., Rio de J. **14**: 409-429.
- LANE, J. 1953\*. Neotropical *Culicidae*. Vols. I. und II. University of São Paulo, São Paulo, Brazil.
- LANE, J., CERQUIERA, N.L. 1942\*. Os sabiteneos da America (*Diptera: Culicidae*). Arch. Zool. S. Paulo **3**: 473-849.

- LANE, J., WHITMAN, L. 1951. The subgenus *Microculex* in Brazil. *Revta. Bras. Biol.* 11: 341-366.
- LANNOO, M.J., TOWNSEND, D.S., WASSERSUG, R.J. 1987\*. Larval life in the leaves: Arboreal tadpole types, with special attention to the morphology, ecology, and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (Hylidae) larva. *Fieldiana: Zool.* 38: 1-31.
- LOUNIBOS, L. P. 1985\*. Interactions influencing production of treehole mosquitoes in south Florida. In: LOUNIBOS, L.P., REY J.R., FRANK, J.H. (eds.). *Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a workshop* (pp. 65-77). Florida Medical Entomology Laboratory, Vero Beach, Fla, USA.
- LOUNIBOS, L. P., FRANK, J. H., MACHADO-ALLISON C. E., NAVARRO J. C., OCANTO P. 1987a\*. Seasonality abundance and invertebrate associates of *Leptagrion siqueirai* SANTOS in *Aechmea* bromeliads in Venezuelan rain forest (*Zygoptera:Coenagrionidae*). *Odonatologica* 16: 193-199.
- LOUNIBOS, L. P., FRANK, J. H., MACHADO-ALLISON, C. E., OCANTO, P. Navarro, J. C. 1987b\*. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *Journal of Tropical Ecology* 3: 221-242.
- LOURENCO de Oliveira, R., HEYDEN, R., SILVA, T. F. da 1986. Alguns aspectos da ecologia dos mosquitos (*Diptera, Culicidae*) de uma area de planicie (Granjas Calabria), em Jacarepagua, Rio de Janeiro. V. Criadouros. *Mems. Inst. Osw. Cruz* 81: 265-272.
- LUCAS, K. E. 1975\*. Tank bromeliads and their macrofauna from cloud forests of Chiapas, Mexico. M.A. Thesis, San Francisco State Univ., vii + 82 pp.
- LUEDERWALDT, H. 1915\*. Insekten und sonstiges Tierleben an brasilianischen Bromeliaceen. *Z. wiss. Insektenbiol.* 11: 78-84.
- LUTZ, A. 1903\*. Waldmosquitos und Waldmalaria. *Zentralbl. Bakteriologie* 33: 282-292.
- LUTZ, A. 1914. Beitrag zur Kenntnis der Ceratopogoninen Brasiliens, III. Dritter Nachtrag und Beschreibung nicht blutsaugender Arten. *Mems. Inst. Osw. Cruz* 6: 81-99.
- LUTZ, A. 1950\*. Mosquitos da floresta e malaria silvestre. *Revta. Bras. Malar. Doenc. Trop.* 2: 91-99.
- LYNCH, J.D., RUIZ-CARRANZA, P.M. 1985\*. A synopsis of the frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Sierra-Nevada de Santa Marta, Colombia. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 1-59.
- LYRA, L. T. 1971. Some *Diatomaceae* found on *Bromeliaceae* in Brasil. *Mems. Inst. Osw. Cruz* 69: 129-143
- LYRA, L.T. 1976\*. Microflora de Bromeliáceas do estado de Pernambuco, Brazil. *Mems. Inst. Osw. Cruz* 74: 37-50.



- MACARTHUR, R.H., WILSON, E.O. 1963\*. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-385.
- MACHADO-ALLISON, C.E., BARRERA, R.R., FRANK, J.H., DELGADO, L., GOMEZ-COVA, C. 1985\*. Mosquito communities in Venezuelan phytotelmata. In: LOUNIBOS, L.P., REY, J.R., FRANK, J.H. (eds.). *Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a workshop* (pp. 79-93). Florida Medical Entomology Laboratory, Vero Beach, Fla, USA.
- MAGUIRE, B. 1959\*. Passive overland transport of small aquatic organisms. *Ecology* 40: 312.
- MAGUIRE, B. 1963\*. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.* 33: 161-185.
- MAGUIRE, B. 1970\*. Aquatic communities in bromeliad leaf axils and the influence of radiation. In: ODUM, H.T., PIGEON, R.E.: *A Tropical Rain Forest* (pp. E95-E101). Oak Ridge, Tenn.: USAEC Div. Tech. Inform. Ext.
- MAGUIRE, B. 1971a\*. Phytotelmata: Biota and community structure determination in plant-held waters. *Ann. Rev. Ecol. System.* 2: 439-464.
- MAGUIRE, B. 1971b. Community structure of protozoans and algae with particular emphasis on recently colonized bodies of water. In: CAIRNS, J. (ed.). *Symposium of the American Microscopical Society. The structure and function of freshwater communities.* pp 121-149.
- MAGUIRE, B., BELK, D. 1967\*. *Paramecium* transport by land snails. *J. Protozool.* 14: 445-447.
- MAGUIRE, B., BELK, D., WELLS, G. 1968\*. Control of Community Structure by Mosquito Larvae. *Ecology* 49: 207-210.
- MARMELS, J. De 1985\*. La náyade de *Leptagrion fernandezianum* RÁCENIS, especie bromelícola (*Odonata: Coenagrionidae*), y consideraciones sobre la posible relación filogenética del género *Leptagrion* SELYS. *Bol. Ent. Venez. N. S.* 4: 1-8.
- MCDANIEL, B. 1979\*. How to know the mites and ticks. The Pictured Key Nature Series. Wm.C.Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa, USA.
- MCDANIEL, I.N., BENTLEY, M.D., LEE, H.-P., YATAGAI, M. 1976\*. Effects of Color and Larval-produced Oviposition Attractants on Oviposition of *Aedes triseriatus*. *Environ. Ent.* 5: 553-556.
- MCDIARMID, R.W., FOSTER, M.S. 1975\*. Unusual sites for two neotropical tadpoles. *Journ. Herpet.* 9: 264-265.
- MCLACHLAN, R. 1879. Cases of Brazilian *Trichoptera*. *Proc. Entomol. Soc. Lond.* 1879, vi-viii.
- MCWILLIAMS, E.L. 1969\*. Crabs belonging to the genus *Sesarma* found living in four species of bromeliads. *Bromel. Soc. Bull.* 19: 80-82.

- MEILLON, B. de, Wirth, W. W. 1979. A taxonomic review of the subgenus *Phytohelea* of *Forcipomyia* (Diptera, Ceratopogonidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. **81**: 178-206.
- MELVER, S., HUDSON, A. 1972. Sensilla on the antennae and palps of selected *Wyeomyia* mosquitoes. J. Med. Ent. **9**: 337-345.
- MENZEL, R. 1922\*. Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna von Niederländisch-Ost-Indien. III. Harpacticiden als Bromeliaceenbewohner. Treubia **3**: 122-126.
- MENZEL, R. 1924. Zum supraterranen Auftreten der Gattung *Viguirella* MAUPAS (*Harpacticidae*) im malayischen Archipel. Zool. Anz. **59**: 69-72.
- MENZEL, R. 1926\*. Cyclopides muscicoles et bromelicoles de Java (Indies Néerlandaises). Annls. Biol. Lacustre **14**: 209-216.
- MICHAELSEN, W. 1912. Über einige zentralamerikanische Oligochäten. Archiv für Naturgeschichte **78**(A): 112-129.
- MILLER, A. C. 1970. Observations on the *Chironomidae* (Diptera) inhabiting the ecosystem occurring within the leaf axils of 2 species of *Bromeliaceae* on St. John U.S.A. Virgin Islands. Chironomus **1**: 71.
- MILLER, A. C. 1971\*. Observations on the *Chironomidae* inhabiting the leaf axils of two species of *Bromeliaceae* on St. John, U.S. Virgin Islands. Can. Ent. **103**: 391-396.
- MOGI, M., HORIO, M., MIYAGI, I., CABRERA, B.D. 1985\*. Succession, distribution, overcrowding and predation in the aquatic community in aroid axils, with special reference to mosquitoes. In: LOUNIBOS, L.P., REY, J.R., FRANK, J.H. (eds.). Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a workshop (pp. 95-119). Florida Medical Entomology Laboratory, Vero Beach, Fla, USA.
- MÜLLER, F. 1878. Sobre as casas constuidas pelas larvas de insectos trichopteros da Provincia de Santa Catharina. Arch. do Mus. Nacional, Rio de Janeiro **3**: 99-134, 209-214.
- MÜLLER, F. 1879a\*. Beschreibung von *Elpidium bromeliarum*. Arch.do Mus. Nacional. Rio de Janeiro, **4**: 27-34.
- MÜLLER, F. 1879b\*. Wasserthiere in den Wipfeln des Waldes. Kosmos **4**: 390-392.
- MÜLLER, F. 1879c. Notes on the cases of some south Brazilian *Trichoptera*. Transactions Entomol. Soc. Lond. 1879, 131-144.
- MÜLLER, F. 1880\*. Wasserthiere in Baumwipfeln. Kosmos **6**: 386-388.
- MURILLO, R.M., PALACIOS, J. G., LABOUGLE, J.M., HENTSCHEL, E.M., LLORENTE, J.E., LUNA, K., ROJAS, P., ZAMUDIO, S. 1983\*. Seasonal variation in the entomofauna associated with *Tillandsia* species in a biotic transition zone. South-west Entomol. **8**: 292-302.
- MYERS, C. W., DALY, J. W., MARTINEZ, V. 1984. An arboreal poison frog *Dendrobates* from Western Panama. Am. Mus. Novitates **2783**: 1-20.

- NEILL, W.T. 1951\*. A Bromeliad Herpetofauna in Florida. *Ecology* **32**: 140-143.
- NG, P. K. L., LIM, R. P. 1987. The taxonomy and biology of the nepenthophilous freshwater sesarmine crab *Geosesarma malayanum* NG and LIM 1986 (*Crustacea Decapoda Brachyura Grapsidae*) from Peninsular Malaysia. *Malayan Nat. J.* **41**: 393-402.
- NOODT, W. 1956. *Attheyella* (*Chappuisiella*) *aliene* n.sp., ein Copepode tropischer Verwandtschaft aus Phytotelmen des Göttinger Gewächshauses. *Gewässer und Abwässer* **14**: 62-69.
- ORCHYMONT, A. d' 1937. *Sphaeridiini* bromeliadicoles nouveaux (*Coleoptera: Hydrophilidae, Sphaeridiinae*). *Ann. Mag. Nat. Hist.* **20**: 127-140.
- ORTON, G.L. 1953\*. The systematics of vertebrate larvae. *Syst. Zool.* **2**: 63-75.
- PAINE, R.T. 1966\*. Food Web Complexity and Species Diversity. *Am. Natur.* **100**: 65-75.
- PALACIOS-VARGAS, J.G. 1981\*. *Collembola* asociados a *Tillandsia* (*Bromeliaceae*) en el derrame lavico del Chichinautzin, Morelos, Mexico. *Southwest. Ent.* **6**: 87-98.
- PALACIOS-VARGAS, J.G. 1982\*. Microartropodos asociados a Bromeliáceas. *Zoologia Neotropical: Actas del VIII Congreso Latino-Americano de Zoologia*, Vol. I: 535-545.
- PEIXOTO, O. L. 1977\*. Anfíbios anuros associados as bromeliáceas nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo (Dissertação de mestrado apresentada a coordenação do curso de pos-graduação em zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro).
- PEIXOTO, O. L. 1982. 2 new species of *Crossodactylodes* of Santa Tereza State of Espírito Santo Brazil (*Amphibia Anura Leptodactylidae*). *Rev. Bras. Biol.* **42**: 619-626.
- PESSOA, S.B., GALVAO, A. 1936\*. Notas sobre algumas especies de mosquitos que se criam em bromelias. *Revta. Biol. Hyg.* **6**: 79-90.
- PETERS, W. 1963. Mosquitoes of New Guinea (*Diptera: Culicidae*). VI. The genus *Tripteroides* GILES: a new species of the subgenus *Polylepidomyia* THEOBALD, notes on taxonomy and distribution and a revised key on the described pupae. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* **32**: 89-100.
- PICADO, C. 1911. Les Broméliacées epiphytes comme milieu biologique. *C.R. Hebd. Seance, Acad. Sci.* **153**(20): 960-963.
- PICADO, C. 1912\*. Les mares aeriennes de la foret vierge americaine les Bromeliacees. *Revue Scientifique du Medicin Paris. Biologica Series 2*, **16**: 110-115.
- PICADO, C. 1913\*. Les Broméliacées epiphytes, considérées comme milieu biologique. *Bull. Scient. France et Belgique, Ser. 7*, **47**: 216-360.

- PITTENDRIGH, C. S. 1946. Bromeliad malaria in Trinidad, B. W. I. Am. J. Trop. Med. Hyg. **26**: 47-66.
- PITTENDRIGH, C. S. 1948\*. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I - The bromeliad flora. Evolution **2**: 58-89.
- PITTENDRIGH, C. S. 1950a. The ecoclimatic divergence of *Anopheles bellator* and *A. homunculus*. Evolution **4**: 43-63.
- PITTENDRIGH, C. S. 1950b. The ecotopic specialization of *Anopheles homunculus* and its relation to competition with *A. bellator*. Evolution **4**: 64-78.
- PITTENDRIGH, C. S. 1950c. The quantitative evaluation of *Kerteszia* breeding grounds. Am. J. Trop. Med. Hyg. **30**: 457-468.
- POLHEMUS J. T. 1969. A new *Velia* from Peru, and the description of the male of *Velia helenae* HUNGERFORD (Hemiptera: Veliidae). Proc. Ent. Soc. Wash. **71**: 55-58.
- POLHEMUS, J. T. and POLHEMUS, D. A. 1991. A review of the veliid fauna of bromeliads with a key and description of a new species (Heteroptera Veliidae). J. N.Y. Entomol. Soc. **99**: 204-216.
- POR, F. D., HADEL, V. F. 1986. Two new species of *Attheylla* (Copepoda: Harpacticoidae: Canthocamptidae) from bromeliads of the Serra da Jureia (São Paulo, Brazil). J. Crust. Biol. **6**: 777-788.
- PRIVAT, F. 1979\*. Les bromeliacées, lieu de developpement de quelques insectes pollinisateurs des fleurs de cacao. Brenesia **16**: 197-211.
- RACHOU, R. G. 1950. Observações sobre o ciclo evolutivo dos anofelinos subgenero *Kerteszia* em laboratorio: Fase de ovo, Revta. Bras. Malar. **2**: 111-118.
- RACHOU, R. G., FERREIRA Neto, J. A., MARTINS, C. M. 1949. Alguns dados relativos a densidade de anofelinos do sub-genero *Kerteszia* em duas matas de Brusque (Santa Catarina). Revta. Bras. Malar. **1**: 113-127.
- RACHOU, R. G., FERREIRA, M. O. 1947\*. Do encontro accidental de larvas de Kerteszas em coleções aquáticas terrestres e do encontro esporadico de anofelinos outros que não Kerteszas em bromeliáceas. Revta. Bras. Malar. Doenc. Trop. **18**: 687-689.
- RACHOU, R. G., FERREIRA, M. O. 1967. Algumas observações sobre o índice larvario de anofelinos do sub-genero *Keretszia* em bromeliáceas e sua densidade larvária no sul do Brasil. Folha Med. **27**: 153-155.
- RACHOU, R. G., FERREIRA, M. O. and Ferraz, D. M. 1949. Da distribuição vertical dos criadouros dos anofelinos do sub-genero *Kerteszia*, em condições experimentais. Revta. Bras. Malar. **1**: 34-38.
- RACHOU, R. G., RICCIARDI, I., LUZ, E. 1949. Dispersao ativa e passiva dos anafelinos do sub-genero *Kerteszia* no litoral Paranaense. Revta. Bras. Malar. **1**: 211-220.
- RAINER, H. 1993\*. Die Ökologie und Verbreitungsmuster der Palmen des Sira-Gebirges. Diplomarbeit. Univ. Wien.

- RATHBUN, M. J. 1918. The grapsoid crabs of America. U.S. Nat. Mus. Bull. **97**: 1-461.
- RAUH, W. 1970\*. Bromelien für Zimmer und Gewächshaus (Band 1: Die Tillandsioideen). Stuttgart : Eugen Ulmer.
- READ, R. W. 1969. Crabs in bromeliads on the high mountains of Jamaica. Bromeliad Soc. Bull. **19**: 78-79.
- REID, J.W. 1986\*. Some usually overlooked cryptic Copopod habitats. In: SCHRIEVER G., SCHMINKE H.K., SHIH C.-t. (eds.). Proceedings of the Second International Conference on *Copepoda* (pp. 594-598). Ottawa: Syllogeus No.58, National Museums of Canada, National Museum of Natural Sciences.
- REITZ, R. 1983\*. Bromeliáceas e a Malaria-Bromelia endemica. Flora ilustrada Catarinense **1**: 1-559.
- RIVERO, J.A. 1984\*. Bromeliad Frogs of Puerto Rico. J. Bromeliad Soc. **32**: 64-67.
- RIVERO, J.A. 1989\*. Two Beautiful Bromeliad Frogs from the Andes of Venezuela. J. Bromeliad Soc. **39**: 26-27.
- ROBACK, S. S. 1987. The larval stage of *Monopelopia tillandsia* BECK and BECK (*Diptera Chironomidae Tanypodinae*). Notulae Nat. (Philadelphia) **467**: 1-3.
- ROBINS, R.J., GIBSON, C.W.D., KIRBY, K.J., BUNT, S.M. 1974\*. Expedition report: Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Bulletin of the Oxford University Exploration Club **22**: 17-94.
- ROBINSON, D.C. 1977. Herpetofauna bromelicola Costaricense y Renacuajos de *Hyla picadoi* DUNN. Hist. Nat. Costa Rica **1**: 31-42.
- ROHNERT, U. 1950\*. Wassergefüllte Baumhöhlen und ihre Besiedelung. Ein Beitrag zur Fauna dendrolimnetica. Archiv für Hydrobiologie **44**: 472-516.
- ROSS, H. H. 1964. The colonization of temperate North America by mosquitoes and man. Mosquito News **24**: 103-118.
- ROTH, L. M. 1946. The female genitalia of the *Wyeomyia* of North America (*Diptera: Culicidae*) Ann. Ent. Soc. Am. **39**: 292-297.
- ROZEBOOM, L. E., KOMP, W. H. W. 1950. A new *Microculex*, *elongatus*, from Colombia, with notes on the subgenus. Proc. Ent. Soc. Wash. **52**: 147-157.
- ROZEBOOM, L. E., LAIRD, R. L. 1942. *Anopheles (Kerteszia) bellator* DYAR and KNAB as a vector of malaria in Trinidad, British West Indies. Am. J. Trop. Med. **22**: 83-91.
- SANTOS, N.D. dos 1966\*. Contribuição ao conhecimento da fauna do estado da Guanabara. 56 - Notas sobre Coenagriídeos (*Odonata*) que se criam em Bromélias. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro **10**: 83-85.
- SANTOS, N.D. dos 1978\*. Descrição de *Leptagrion vrieseanum* sp.n. cenagrionídeo bromelicola (*Odonata: Coenagrionidae*). Bol. do Mus. Nac. Rio de Janeiro **292**: 1-6.

- SANTOS, N.D. dos 1979\*. Descrição de *Leptagrion bocainense* SANTOS, 1978 cenagrionideo bromelicola (*Odonata: Coenagrionidae*). Anais da Sociedade Entomologica do Brasil 8: 167-173.
- SATTLER, C., SATTLER, W. 1965\*. Decapode Krebse als Bewohner von Bromelien-"Zisternen". Natur und Museum 95: 411-415.
- SAUNDERS, L. G. 1925. On the life history, morphology and systematic position of *Apelma* KIEFF, and *Thyridomyia* n.g. (*Dipt. Nemat. Ceratopogoninae*). Parasitology 17: 252-277.
- SAUNDERS, L. G. 1956. Revision of the genus *Forcipomyia* based on characters of all stages (*Diptera, Ceratopogonidae*). Can. J. Zool. 34: 657-705.
- SAUNDERS, L. G. 1959. Methods for studying *Forcipomyia* midges, with special reference to cacao-pollinating species (*Diptera, Ceratopogonidae*). Can. J. Zool. 37: 33-51.
- SAVAGE, J. M. 1965. A new bromeliad frog of the genus *Eleutherodactylus* from Costa Rica. Bull. S. Calif. Acad. Sci. 64: 106-116.
- SCABROOK, E. L., DUFFEY, T. E. 1946. The occurrence of *Megarhinus rutilus* COQ. in S. E. Florida. Mosquito News 6: 193-194.
- SCHMIDT, K. P. 1933. New reptiles and amphibians from Honduras. Field Mus. Nat. Hist, Zool. Series 20: 15-22.
- SCHOENLY, K. 1990. The predators of insects. Ecol. Entomology 15: 333-346.
- SCHOENLY, K. BEAVER, R. A., HEUMIER, T. A. 1991. On the trophic relations of insects a food-web approach. Am. Naturalist 137: 597-638.
- SCHWERDTFEGER, F. 1975\*. Ökologie der Tiere. Bd. III: Synökologie. Parey. Hamburg und Berlin.
- SCOTT, H.S. 1912\*. A contribution to the knowledge of the fauna of *Bromeliaceae*. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, 10: 424-438.
- SCOTT, H.S. 1914\*. The fauna of "reservoir-plants". Zoologist 4: 183-195.
- SCOURFIELD, D. J. 1939. *Entomostraca* in strange places. J. Quekett Microsc. Club (4) 1: 1-7.
- SEIDEL, B. 1989\*. Phoresis of *Cyclocypris ovum* (JURINE) (*Ostracoda, Podocopida, Cyprididae*) on *Bombina variegata* (L.) (*Anura, Amphibia*) and *Triturus vulgaris* (*Urodela, Amphibia*). Crustaceana 57: 171-176.
- SENEVET, G., ABONNENC, E. 1939. Les moustiques de la Guyane Francaise. I-IV. Arch. Inst. Pasteur Alger. 17: 62-134, 217-281, 446-480, 585-597.
- SILVERSTONE, P. A. 1973. Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the Kokoe-pa (*Dendrobates histrionicus* BERTHHOLD). Herpetologica 29: 295-301.
- SMART, J. 1938\*. Note on the insect fauna of the bromeliad *Brocchinia micrantha* (BAKER) MEZ of British Guiana. Ent. Mon. Mag. 74: 198-200.

- SMIRNOV, N. N. 1988. *Cladocera (Crustaceae)* from Nicaragua. *Hydrobiologia* **160**: 63-78.
- SMITH, H.M. 1951\*. Snakes, frogs and bromelias. *Chicago Naturalist* **4**: 35-43.
- SMITH, J.B. 1902\*. Life history of *Aedes smithii* COQ. *Jl. N.Y. ent. Soc.* **10**: 10-15.
- SMITH, K. G. V. 1976. The larva of *Chrysochlorina vespertilio* (Diptera: Stratiomyidae). *Entomologist's mon. Mag.* **112**: 41-43.
- SMITH, L.B. 1953\*. Bromeliad Malaria. *Smithsonian report for 1952*: 385-398.
- SMITH, L.B., DOWNS, R.J. 1977\*. *Flora Neotropica Monograph* **14**(2). New York.
- SORIA, S. de J., WIRTH, W.W., BICELLI, R. 1982\*. Ceratopogonid midges (Diptera, *Nematocera*) in cacao plantations of Pará and Rondônia, Brazil, with notes of their collecting sites. *Rev. Theobroma* **12**: 37-39.
- SOUZA, M. A. de, Xavier, S. H. 1964. Descrição de larva e da pupa de *Phoniomyia muhlensi*. *Revta. Bras. Malar. Doenc. Trop.* **16**: 459-464.
- STARRELT, P.H. 1973\*. Evolutionary patterns in larval morphology. In: VIAL J.L.(ed.). *Evolutionary Biology of the Anurans* (pp. 251-271). Univ. Missouri Press, Columbia.
- STUART, L. C. 1948. The amphibians and reptiles of Alta Verapaz, Guatemala. *Misc. Publ. Mus Zool. Univ. Mich.* **69**: 1-109.
- SUGDEN, A.M., ROBINS, R.J. 1979\*. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Columbian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* **11**: 173-188.
- TAYLOR, E. H. 1939\*. A new bromeliad frog. *Copeia* **2**: 97-100.
- TAYLOR, E. H. 1940a\*. A new bromeliad frog from northwestern Michoacan. *Copeia* **1**: 18-20.
- TAYLOR, E. H. 1940b. Herpetological miscellany. *Kansas Univ. Sci. Bull.* **26**: 489-571.
- TAYLOR, E. H. 1940c. Two new anuran amphibians from Mexico. *Proc. U.S. Nat. Mus.* **89**: 43-47, pl. 1-3.
- TAYLOR, E. H. 1941\*. New plethodont salamanders from Mexico. *Herpetologica* **2**: 57-65.
- TAYLOR, E. H. 1949\*. A new hylid frog from central Veracruz. *Copeia* **4**: 272-274.
- TAYLOR, E. H. 1954\*. Frog eating tadpoles of *Anotheca coronata* (Salientia, Hylidae). *Univ. of Kan. Sci. Bull.* **36**: 589-596.
- TEEDALE, C. 1941. Pineapple and banana plants as sources of *Aedes* mosquitoes. *E. Afr. Med. J.* **18**: 260-267.
- TERBORGH, J., WESKE, J.S. 1975\*. The role of competition in the distribution of andean birds. *Ecology* **56**: 562-576.
- THIENEMANN, A. 1934\*. Die Tierwelt der tropischen Pflanzengewässer. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **13**: 1-91.

- THIENEMANN, A. 1954\*. *Chironimus*: Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Die Binnengewässer. Band XX/I-XVI. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele): Stuttgart.
- TIETZE, M. 1905\*. Die Entwicklung der wasseraufnehmenden Bromeliaceen-Trichome (Physiologische Bromeliaceen-Studien II). Zeitschrift für Naturwissenschaften 78: 1-49.
- TILL, W. 1986a\*. Fortschritte in der Bromelientaxonomie. Die Bromelie 1: 9-10.
- TILL, W. 1986b\*. Ergänzungen zum Artikel: Fortschritte in der Bromelientaxonomie. Die Bromelie 3: 33.
- TORALES, G. J., HACK, W. H., TURN, B. 1972\*. Criaderos de culicidos en bromeliáceas del NW de Corrientes. Acta Zoologica Lilloana 29: 293-308.
- TRAPIDO, H., GALINDO, P. 1957. Mosquitoes associated with sylvan yellow-fever near Almirante, Panama. Am. J. Trop. Med. Hyg. 6: 114-144.
- TRESSLER, W. L. 1941. *Ostracoda* from Puerto Rican bromeliads. J. Wash. Acad. Sci. 31: 264-269.
- TRESSLER, W. L. 1956\*. *Ostracoda* from bromeliads in Jamaica. J. Wash. Acad. Sci. 46: 333-336.
- VAN Oye, P. 1923\*. De mikrofauna en flora der bladtrechters van *Bromeliaceae*. Natuurw. Tijdschrift 5: 179-182.
- VARGA, L. 1928\*. Ein interessanter Biotop der Biocönose von Wasserorganismen. Biolog. Zentralblatt (Leipzig) 48: 143-162.
- VELOSO, H. P. 1952\*. Das ökologische Problem zwischen: Vegetation, Bromeliaceen und *Anopheles*. I. Die relative Gegenwart der wässrigen Gestalten des *A. (Kerteszia)* spp. als Inhaltsverzeichniss der Positivität der Bromeliaceen Arten. Sellowia 4: 229-270.
- VELOSO, H. P. 1958a\*. O relevo do solo como fator determinante da distribuição dos anofelinos na região "Bromeliácea-Malária" do Brasil. Mem. Inst. Osw. Cruz 56: 25-33.
- VELOSO, H. P. 1958b. Considerações gerais sobre os biotops e habitats dos anofelinos do sub-genero *Kerteszia*. Mem. Inst. Osw. Cruz 56: 163-179.
- VELOSO, H. P., CALABRIA, P. V. 1953. O problema ecologico vegetação-bromeliáceas-anofelinos. II.-Avaliação quantitativa dos criadouros e das formas aquáticas dos anofelinos do sub-genero *Kerteszia* nos principais tipos de vegetação do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. Sellowia 5: 7-36.
- VELOSO, H. P., DE MOURA, J. V., KLEIN, R. M. 1956. Delimitação ecológica dos anofelinos do sub-genero *Kerteszia* na região costeira do sul do Brasil. Mem. Inst. Osw. Cruz 54: 517-546.



- VELOSO, H. P., FONTANA, P. 1956. Da concentração da materia organica nos criadouros de anofelineos do sub-genero *Kerteszia*. Mems. Inst. Osw. Cruz **54**: 565-569.
- VELOSO, H. P., FONTANA, P. 1958. Considerações gerais sobre o indice "MK" (Malaria-*Kerteszia*). Mems. Inst. Osw. Cruz **56**: 181-195.
- VELOSO, H. P., FONTANA, P., KLEIN, R. M., DE SIQUEIRA-JACCOUD, R. J. 1956. Os anofelinos do sub-genero *Kerteszia* em relação a distribuição das bromeliáceas em comunidades florestais do municipio de Brusque, Estado de Santa Catarina. Mems. Inst. Osw. Cruz **54**: 1-86.
- VELOSO, H. P., KLEIN, R. M. 1957. As comunidades e associações vegetais de mata pluvial do sul do Brasil I. Sellowia **8**: 81-235.
- VERNON, R. S., BARTEL, D. L. 1985\*. Effect of Hue, Saturation and Intensity on Color Selection by the Onion Fly, *Delia antiqua* (MEIGEN) (*Diptera, Anthomyiidae*) in the Field. Environ. Entomol. **14**: 210-216.
- VITALE, G. C. 1977. *Culicoides* breeding sites in Panama. Mosquito News **37**: 282.
- VITALE, G. C., WIRTH, W. W., AITKEN, T. H. G. 1981\*. New species and records of *Culicoides* reared from arboreal habitats in Panama, with a synopsis of the *debilipalpis* group (*Diptera: Ceratopogonidae*). Proc. Entomol. Soc. Wash. **83**: 140-159.
- WALKER, C.F. 1973\*. A new genus and species of microhylid frog from Ecuador. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **20**: 1-7.
- WALKER, E.D., MERRIT, R.W. 1988\*. The Significance of Leaf Detritus to Mosquito (*Diptera: Culicidae*) Productivity from Treeholes. Environ. Entomol. **17**: 199-206.
- WALTER, H. 1973\*. Die Vegetation der Erde. Band I: Die tropischen und subtropischen Zonen. Stuttgart: Gustav Fischer.
- WASSERSUG, R.J. 1989\*. What, if anything is a microhylid (Orton type II) tadpole? Fortschritte d. Zoologie **35**: 534-538.
- WASSERSUG, R.J., DUELLMAN, W.E. 1984\*. Oral Structures and Their Development in Egg-brooding Hyliid Frog Embryos and Larvae: Evolutionary and Ecological Implications. J. Morph. **182**: 1-37.
- WASSERSUG, R.J., ROSENBERG, K. 1979\*. Surface Anatomy of Branchial Food Traps of Tadpoles: A Comparative Study. J. Morph. **159**: 393-426.
- WESENBERG-LUND, C. 1943\*. Biologie der Süßwasserinsekten. J. Springer. Berlin - Wien, 1-682.
- WEYGOLDT, P. 1981. Observations on reproductive biology of *Phyllodytes luteolus* in Terrarium (*Amphibia Salientia Hylidae*). Salamandra **17**: 1-2.
- WHEELER, W. M. 1942\*. Studies of neotropical antplants and their ants. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard **90**: 1-262.

- WILLIAMS, F. X. 1944. Biological studies in Hawaiian water-loving insects. Part III. *Diptera* or flies. D. *Culicidae*, *Chironomidae* and *Ceratopogonidae*. Proc. Hawaiian Entomol. Soc. **12**: 149-180.
- WILLIAMS, R. W. 1964\*. Observations on habitats of *Culicoides* larvae in Trinidad, W.I. (*Diptera: Ceratopogonidae*). Ann. ent. Soc. Am. **57**: 462-466.
- WINDER, J. A. 1977a. Biology, activity and behavior of cocoa pollinators. Mosquito News **37**: 289.
- WINDER, J. A. 1977b. Some organic substrates which serve as insect breeding sites in Bahian cocoa plantations. Revta. Bras. Biol. **37**: 351-356.
- WINDER, J. A. 1977c\*. Field observations on *Ceratopogonidae* and other *Diptera: Nematocera* associated with cocoa flowers in Brazil. Bull. ent. Res. **67**: 57-63.
- WINDER, J. A., SILVA, P. 1972. Cacao pollination: Microdiptera of cacao plantations and some of their breeding places. Bull. Ent. Res. **61**: 651-655.
- WINKLER, S., IRGANG, B. E. 1979. Observações ecológicas em bromeliáceas na mata subtropical do Alto Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia **24**: 51-60.
- WINNER, R. A., CHAMBERLAIN, S. K., PARSONS, R. E. 1989. Use of Raid Yard Guard, Vectobac-G, or Vectolex-G to control *Wyeomyia mitchelli* (THEOBALD) in bromeliads at a residential site in Sarasota, Florida. J. Fla. Anti-Mosquito Assoc. **60**: 71-72.
- WIRTH, W. W. 1975. Biological notes and new synonymy in *Forcipomyia* (*Diptera: Ceratopogonidae*). Fla. Ent. **58**: 243-246.
- WIRTH, W. W. 1982\*. The Cacao-pollinating midges of the *Forcipomyia argenteola* group (*Diptera: Ceratopogonidae*). Proc Entomol. Soc. Wash. **84**(3):568-585.
- WIRTH, W. W., BLANTON, F. S. 1968. A revision of the neotropical biting midges of the Hylas group of *Culicoides* (*Diptera, Ceratopogonidae*). Fla. Entomol. **51**: 201-215.
- WIRTH, W. W., BLANTON, F. S. 1970. A review of the *Culicoides nigrigenus* group, with two new species (*Diptera: Ceratopogonidae*). Ent. News **81**: 141-151.
- WIRTH, W. W., SORIA, S.de J. 1979\*. Studies on the genus *Forcipomyia* VI. The neotropical species of the subgenus *Warmkea* (*Diptera: Ceratopogonidae*). Rev. Theobroma (Brasil) **9**: 137-161.
- WIRTH, W. W., SORIA, S.de J. 1981\*. Two *Culicoides* biting midges reared from inflorescences of *Calathea* in Brazil and Colombia, and a key to the species of the discrepans group (*Diptera: Ceratopogonidae*). Rev. Theobroma (Brasil) **11**: 107-117.
- WOLFENBARGER, D. O. 1946\*. Dispersion of small organisms, distance dispersion rates of bacteria, spores, seeds, pollen and insects; incidence, rates of diseases and injuries. Am. Midl. Natur. **35**: 1-152.

- YOUNG, A. M. 1979. Arboreal movement and tadpole-carrying behavior of *Dendrobates pumilio* (*Dendrobatidae*) in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 11: 218-219.
- ZAHL, P.A. 1975\*. Hidden worlds in the heart of a plant. *Natn. geogr. Mag.* 147: 389-397.
- ZARAGOZA, C. S. 1974. Coleopteros de algunas bromelias epifitas y doce nuevos registros de especies para la fauna Mexicana. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zoología* 45: 111-118.
- ZAVORTINK, T. J. 1973. Mosquito studies (*Diptera: Culicidae*). XXIX. A review of the subgenus *Kerteszia* of *Anopheles*. *Contr. Am. Ent. Inst.* 9: 1-62.
- ZAVORTINK, T. J. 1986. The occurrence of *Runchomyia frontosa* new-record in carnivorous Bromeliads in Venezuela with notes on the biology of its immatures (*Diptera Culicidae Sabethini*). *Wasmann J. Biol.* 44: 127-129.
- ZAVREL, J. 1933. Larven und Puppen der *Tanypodinae* von Sumatra und Java. *Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd.* 11: 604-624.
- ZIMMERMANN, H., ZIMMERMANN, E. 1988\*. Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (*Anura: Dendrobatidae*). *Salamandra* 24 : 125-160.