

KLAUS RIEDE & KLAUS DUFFNER

Systematik und Biogeographie nordwestamazonischer Orthopteren

Kurzfassung

Der gegenwärtige Kenntnisstand der Orthopterenfauna Nordwestamazoniens wird beschrieben: Langfühlerschrecken (Ensifera: Gryllidae und Tettigoniidae) wurden bisher nicht systematisch gesammelt, während Kurzfühlerschrecken (Caelifera) vergleichsweise gut erfaßt sind. Systematische, ökologische und biogeographische Untersuchungen der einzelnen Unterfamilien werden zusammengefaßt, laufende Forschungsprojekte skizziert und offene Probleme aufgezeigt. Erstmals werden „Chromotypen“ der an den Ostabhängen der ecuadorianischen Anden vorkommenden flügellosen Gattungen *Galidacris* und *Psiloscirtus* beschrieben. Es wird diskutiert, daß die Bergregenwälder der Andenostabhänge gegenwärtige Refugien für eine artenreiche Fauna waldbewohnender Feldheuschrecken darstellen, innerhalb derer Speziationsprozesse zu beobachten sind.

Abstract

Systematics and biogeography of Orthoptera from northwestern Amazonia

The present state of knowledge of the Orthoptera from Northwestern Amazonia is outlined: long-horned grasshoppers (Ensifera: Gryllidae and Tettigoniidae) have not been collected systematically, while short-horned grasshoppers (Caelifera) have been sampled reasonably well. Systematics as well as ecological and biogeographical data for the different subfamilies of short-horned grasshoppers are reviewed, current research projects sketched, and open problems for future research are outlined. „Chromotypes“ of the wingless genera *Galidacris* and *Psiloscirtus* from the eastern slopes of Amazonian Ecuador are described and their systematic status discussed. It is hypothesized that mountain forests at the eastern Andean slopes are „present-day refuges“ for a species-rich fauna of forest grasshoppers undergoing actual speciation.

Resumen

Sistemática y biogeografía de los ortópteros del Noroeste amazónico

Se delinea el estado actual del conocimiento de los ortópteros del Noroeste amazónico: los saltamontes de antenas largas (Ensifera, Gryllidae y Tettigoniidae) no han sido coleccionados sistemáticamente, mientras que las muestras de saltamontes de antenas cortas (Caelifera) son suficientemente representativas. Se revisan tanto las informaciones sistemáticas como las ecológicas y biogeográficas para las diferentes subfamilias de Caelifera, además se presentan proyectos actuales de investigación y se plantean los problemas que permanecen abiertos para próximas investigaciones. Se describen los „cromotipos“ de los géneros carentes de alas *Galidacris* y *Psiloscirtus* de las vertientes orientales de la Amazonía ecuatoriana y se discute su estado sistemático. Se postula la hipótesis que las selvas de montaña de las vertientes orientales andinas son „refugios actuales“ para una fauna de saltamontes selváticos, rica en especies, y que se halla en un proceso actual de especiación.

Autoren

Dr. KLAUS RIEDE & Dipl.-Biol. KLAUS DUFFNER, Institut für Biologie I (Zoologie), Albertstr. 21a, D-79104 Freiburg.

Inhalt

1. Einleitung
2. Kenntnisstand und Systematik
 - Unterordnung Ensifera
 - Familie Tettigoniidae
 - Familie Gryllidae
 - Familie Gryllacrididae
 - Unterordnung Caelifera
 - Überfamilie Proscopioidea
 - Familie Proscopidae
 - Überfamilie Tetrigoidea
 - Familie Tetrigidae
 - Überfamilie Eumastacoidea
 - Überfamilie Acridoidea
 - Familie Pyrgomorphaeidae
 - Familie Ommexechidae
 - Familie Pauliniidae
 - Familie Acrididae
 - Unterfamilie Leptysminae
 - Unterfamilie Rhytidochrotinae
 - Unterfamilie Ommatolampinae
 - Unterfamilie Proctolabinae
 - Unterfamilie Copiocerinae
 - Unterfamilie Gomphocerinae
 - Familie Romaleidae
 - Unterfamilie Bactrophorinae
 - Unterfamilie Romaleinae
3. Diskussion und Ausblick
4. Literatur

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“.

1. Einleitung

Wie viele andere Insektengruppen entfallen auch die Orthopteren (Geradflügler, „Grillen und Heuschrecken“) ihren größten Artenreichtum in den Tropen. Einige Familien kommen in den Außertropen gar nicht vor, und viele Lebensformtypen (sensu UVAROV 1977) zeigen hochspezialisierte Anpassungen an das Leben in tropischen Regenwäldern. In der Neotropis und insbesondere in Nordwestamazonien sind die tagaktiven Kurzfühlerschrecken (Caelifera) arten- und individuenreich vertreten. Zahlreiche große und auffällig bunt gefärbte Arten lenken die Aufmerksamkeit auch des ungeübten Betrachters auf sich, so daß sie bei einem Dschungel Spaziergang neben den Schmetterlingen mit zu den auffälligsten Insekten gehören. Im Gegensatz zu letzteren sind sie jedoch keine attraktiven Sammelobjekte und unsere Kenntnis der Arten ist entsprechend lückenhaft. Zudem bewohnt eine große Anzahl dieser Tiere die schwer zugängliche Kronenregion der Urwaldbäume. Auch die artenreich vertretenen Langfühlerschrecken (Ensifera), also Grillen (Gryllidae) und Laubheuschrecken (Tettigoniidae), sind aufgrund ihrer nächtlichen Lebensweise nur schwer zu entdecken. Ihre Lautäußerungen hingegen sind ein Hauptbestandteil des nächtlichen Dschungelkonzerts. Wie alle eng an ihren tropischen Lebensraum angepaßten Organismen sind auch die zahlreichen, vielfach noch unbekannteren Orthopterenarten durch die fortschreitende Vernichtung des Tropenwaldes stark gefährdet (RIEDE 1994).

Im folgenden sollen Kenntnisstand und diagnostische Merkmale der wichtigsten Unterordnungen nordwestamazonischer Orthopteren zusammengefaßt werden. Der Artikel folgt der systematischen Gliederung unter besonderer Berücksichtigung der Acridoidea. Am Beispiel ausgewählter Feldheuschrecken (Acrididae) sollen außerdem aktuelle Forschungsergebnisse zur Biogeographie sogenannter „Chromotypen“, also farblicher Varianten einer bzw. nahe verwandter Arten dargestellt werden.

2. Kenntnisstand und Systematik

Die Ergebnisse der Forschungsreisen von GIGLIO-TOS (1898) und HEBARD (1923) sind immer noch die einzigen zusammenfassenden Darstellungen der Orthopterenfauna Nordwestamazoniens.

In einem programmatischen Artikel faßte DESCAMPS (1970) den beklagenswerten Kenntnisstand tropischer Caelifera zusammen. Seither wurde durch Aufsammlungen der Baumkronenfauna sowie systematische Bearbeitung durch AMÉDÉGNATO & DESCAMPS (1980a) unsere Kenntnis insbesondere der Acrididenfauna Perus und Kolumbiens wesentlich erweitert. In Ecuador haben MORRIS et al. (1989) Untersuchungen an Tetti-

goniiden und RIEDE (1987) an Acrididen durchgeführt. Schwerpunkt dieser Untersuchungen waren zwar bioakustische und verhaltensökologische Fragestellungen, dennoch konnte eine erhebliche Anzahl bislang unbekannter Arten gesammelt werden, die im Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MHNP) hinterlegt sind (cf. Abb. 5). Systematische Aufsammlungen im ecuadorianischen „Oriente“ werden derzeit von AMÉDÉGNATO und POULAIN (MHNP) sowie von DUFFERNER 1993/94 (siehe unten) durchgeführt.

Die Charakteristika der wichtigsten Orthopteren-Familien sowie eine Diskussion der Großsystematik der „Orthopteroidea“ findet man bei KEVAN (1982). Diese Großeinteilung ist für die meisten Gruppen noch ein „matter of debate“ und hat daher nur provisorischen Charakter. Die Orthoptera lassen sich in zwei Gruppen unterteilen, die Ensifera und Caelifera. Die wichtigsten Merkmale der Ensifera sind lange, fadenförmige Antennen und ein aus den Vorderflügeln gebildeter Stridulationsapparat. In den Vordertibien bilden scolopidiale Sinneszellen ein Hörorgan, damit einher geht eine Umbildung der prothorakalen Tracheen zu „Hörrohren“. Viele Arten sind nachtaktiv und omni- oder carnivor. Caelifera sind hingegen meist tagaktiv und herbivor. Die kauenden Mundwerkzeuge sind niemals besonders vergrößert. Die robusten Antennen sind kürzer als der Körper (Kurzfühlerschrecken). Bei den Acridoidea liegt das Hörorgan im 1. Abdominalsegment.

Überordnung Ensifera

Familie Tettigoniidae

Unter den Tettigoniidae findet man mit die größten Insekten des Regenwaldes, Formen bis zu 15 cm Länge und 18 cm Flügelspannweite sind bekannt. Die Erfassung der amazonischen Tettigoniidenfauna steht erst am Anfang. Angesichts der bisher nur punktuellen Aufsammlungen ist unsere Kenntnis der Arten Nordwestamazoniens, insbesondere der endemischen Formen des Bergregenwaldes, gering. Einen wertvollen Schlüssel für die wichtigsten panamesischen Unterfamilien und Gattungen findet man bei NICKLE (1992a); die meisten der dort erwähnten Gattungen dürften auch in Nordwestamazonien vertreten sein. Eine gute Zusammenfassung der Biologie einiger neotropischer Arten gibt BELWOOD (1990). Die Nahrungsansprüche sind vielfältig, neben pflanzlicher Kost benötigen die meisten Arten stärker proteinhaltige Nährstoffe wie z.B. Pollen, so daß sie möglicherweise eine ökologische Funktion als Bestäuber erfüllen. Etliche Arten leben räuberisch und ernähren sich von kleineren Insekten. Umgekehrt sind die Tettigoniiden selber eine wichtige Nahrungsquelle für insektivore Wirbeltiere wie z.B. Krallenaffen oder Fledermäuse (BELWOOD & MORRIS 1987). Zahlreiche Charakteristika der Tettigoniiden können als Resultat eines evolutionären Wett-

rennens einer intensiven Räuber - Beute Beziehung interpretiert werden. So bietet die kryptische, meist blattähnliche Erscheinung der Unterfamilie Pseudophyllinae oder die Bates'sche Mimikry von bunten Wespen (Sphecidae) der tagaktiven Gattung *Aganacris* Schutz vor optisch orientierten Räubern. Charakteristisch ist auch „akustische Kryptis“: nächtlich singende Tettigoniidae produzieren nur äußerst kurze Gesänge, um der Entdeckung durch Fledermäuse zu entgehen (BELWOOD & MORRIS 1987). Lautaufnahmen ecuadorianischer Pseudophyllinae („false-leaf katydids“) der Napo-Region zeigen, daß auch dort zahlreiche Arten kurze Laute in großen Abständen produzieren (MORRIS et al. 1989).

Familie Gryllidae

Noch schlechter als die Tettigoniidae sind die Grillen (Gryllidae) bekannt, was wohl auf ihre nächtliche und versteckte Lebensweise sowie auf die hohe Zahl kleiner Arten zurückzuführen ist. Auch hier leistet ein Schlüssel von NICKLE (1992b) für panamesische Arten wertvolle Dienste. Während die Mehrzahl der Arten omnivor und nachtaktiv ist, sind einige Vertreter der Gattung *Eneoptera* (Eneopterinae) tagaktiv und herbivor. Die 3 cm große, unauffällig kaffeebraune Art *Eneoptera surinamensis* (BURMEISTER, 1838) besiedelt als Pionierart auch größere Sekundärformationen sowie Plantagen.

Grillen tragen ganz wesentlich zur Geräuschkulisse des Regenwaldes bei. Dabei bestehen alle bis jetzt bekannten Grillengesänge aus einer artspezifischen reinen Trägerfrequenz zwischen 2 und 10 kHz, die durch spezielle Resonatoren auf den Vorderflügeln erzeugt werden. Durch Tonaufnahmen können somit Artenzahlen sowie Abundanz und Aktivitätsrhythmus von Männchen bestimmt werden (RIEDE 1993a).

Familie Gryllacrididae

Die Gryllacrididen werden aufgrund ihres wenig spezialisierten Geäders von Vorder- und Hinterflügel sowie fünfgliedrigen Tarsen als „ursprüngliche“ Familie von anderen Orthopterengruppen abgegrenzt (KARNY 1937). Die Flügel besitzen keinen Stridulationsapparat, einige Arten stridulieren jedoch mit abdominalen Zirporganen oder den Mandibeln. Den meisten Arten fehlt ein Hörorgan, bei einigen findet man ein einfach gebautes, offenes Tympanum in den Vordertibien. Den größten Artenreichtum entfaltet diese Familie in der Alten Welt. KARNY (1937) beschreibt einige Gattungen aus Mittelamerika, die wahrscheinlich auch in Kolumbien und Ecuador zu finden sind.

Unterordnung Caelifera

Überfamilie Proscopioidea: Familie Proscopidae

Die Vertreter dieser auf Südamerika beschränkten Familie ähneln im Habitus den „Stabheuschrecken“

(Phasmatoptera: Phasmodae), sind jedoch von diesen leicht durch ihr Sprungvermögen mittels spezialisierter Hinterbeine zu unterscheiden. Sie sind waldbewohnend und vorzugsweise auf alten Lichtungen und in Baumkronen zu finden. Der neueste Schlüssel stammt von MELLO-LEITÃO (1939), sie werden zur Zeit nicht systematisch bearbeitet.

Überfamilie Tetrigoidea: Familie Tetrigidae

Im Habitus ähneln diese Tiere, die selten größer als 2 cm werden, kleinen Acridoidea, von denen sie sich jedoch durch ein lang ausgezogenes Pronotum und das Fehlen eines Tympanalorgans unterscheiden. Obwohl diese Gruppe ihren größten Artenreichtum in den Tropen der Alten Welt entfaltet, findet man einige Arten auch in Nordwestamazonien. Besonders interessant sind hierbei die baumbewohnenden Vertreter, die irisierend grün gefärbt sind und somit stark von den bisher bekannteren Arten abweichen („...never green...tree climbing is rare“: KEVAN 1982). Viele Tetrigidae ernähren sich von Algen und Moosen; epiphyllische Algen könnten auch die Nahrungsgrundlage baumbewohnender Formen darstellen.

Überfamilie Eumastacoidea

Diese Überfamilie ist in Südamerika durch die Familie der Eumastacidae und in Nordwestamazonien hauptsächlich durch die Unterfamilie der Eumastacinae artenreich vertreten. Einige Arten sind kryptisch braun gefärbt, andere jedoch zeichnen sich durch auffällige Färbung aus, wobei vor allem Kopf und Hinterende oder die letzten Abdominalsegmente durch intensive blaue oder rote Färbung vom gelbbraunen Rest abgehoben sind. Die Tiere stellen die Sprungbeine seitlich ab, wodurch ihre typische „Pfeil-und-Bogen“ Position entsteht (Taf. 1a). Die biologische Bedeutung dieser Beinstellung ist unbekannt.

Überfamilie Acridoidea

Diese Gruppe zeichnet sich von den anderen Caelifera durch das im ersten Abdominalsegment gelegene Hörorgan (Tympanalorgan) aus. Diese größte Gruppe unter den Caelifera umfaßt weltweit 10 Familien (nach KEVAN 1982; verschiedene Autoren sind sehr unterschiedlicher Ansicht), von denen 4 in Nordwestamazonien zu finden sind. Die Acrididae bilden mit Abstand die größte Familie, unter der früher sämtliche anderen Familien als Unterfamilien zusammengefaßt wurden. Die systematische Einteilung der südamerikanischen Acridoidea wurde durch AMÉDÉGNATO (1974) unter Einbeziehung einer Vielzahl von Merkmalen neu vollzogen. Ein wichtiges systematisches Merkmal ist die komplizierte Anatomie der männlichen Genitalien, die in einigen Unterfamilien auch die Grundlage der Unterscheidung äußerlich sehr ähnlicher Arten bildet. Hierdurch erhielten die ehemaligen Romaleinae Familienstatus (Romaleidae mit Unterfamilien Romaleinae

und Bactrophorinae), und die ehemals größte künstliche Gruppierung der „Catantopinae“, die 57% der neotropischen Acrididae enthält, wurde in verschiedene, teilweise neu errichtete Unterfamilien aufgeteilt (AMÉDÉGNATO 1977).

Neben der systematischen Einteilung ist eine Aufteilung nach Lebensformtypen für zahlreiche ökologische und vergleichende physiologische Fragestellungen von großem Nutzen. Für Heuschrecken wurden bereits von UVAROV (1977) die wichtigsten Lebensformtypen charakterisiert, diese Einteilung wurde von DESCAMPS (1976) erweitert und verfeinert. Der in den gemäßigten Zonen sowie tropischen Savannen weit verbreitete Typus der graminicolen Feldheuschrecke - in Mitteleuropa im wesentlichen durch die lautbegabte Unterfamilie Gomphocerinae vertreten - ist in tropischen Wäldern vergleichsweise selten zu finden.

Vor allem in den amazonischen Wäldern dominieren die baumbewohnenden Arten, die rund 40% der nordwestamazonischen Heuschreckenfauna ausmachen (DESCAMPS 1976). Im schwer zugänglichen Bereich der Kronenregion wurde eine große Zahl bisher unbekannter Taxa gesammelt (ROBERTS 1973, DESCAMPS 1976). Unterschiedliche Bereiche der Kronenregion werden von Vertretern der Unterfamilien Ommatolampinae, Bactrophorinae, Proctolabinae und Romaleinae bewohnt (AMÉDÉGNATO 1990). Der „dendrophile Lebensformtyp“ (DESCAMPS 1976) zeichnet sich durch lebhaftes Färbung, gedrungene Körperform, verkürzte, zum Flug meist untaugliche Flügel und gut entwickelte, hervorstehende Augen aus (Taf. 4b – d). Charakteristisch sind außerdem lange Hintertarsen sowie die für Kurzfühlerschrecken relativ langen Antennen. Nur die Romaleinae sind lautbegabt. Alle übrigen Unterfamilien können nicht stridulieren, besitzen aber durchaus funktionsfähige Hörorgane (RIEDE et al. 1990). Dagegen beobachtet man bei vielen Arten intraspezifische optische Kommunikation durch charakteristische, lautlose Winkbewegungen der auffällig gefärbten Antennen- und Hinterschenkel (RIEDE 1987). Die Fauna der Kronenregion ist in Westamazonien arten- und individuenreich vertreten, innerhalb Amazoniens sinkt die Artenzahl in östlicher Richtung (AMÉDÉGNATO & DESCAMPS 1982). In den angrenzenden subtropischen Waldgebieten ist dieser Lebensformtypus selten und in den gemäßigten Breiten überhaupt nicht zu finden. Die Fauna des peruanischen Amazoniens ist durch die Aufsammlungen von AMÉDÉGNATO & DESCAMPS (1980a) gut bekannt; ein großer Teil dieser Fauna ist auch in den unterhalb 500 m gelegenen Regionen des Napo (Limoncocha, Misahualli) und Aguarico (San Pablo de Kantesyia, Remolinos) zu finden (Abb. 1). Oberhalb von 500 m kommen jedoch andine Faunenelemente hinzu, und die Ergebnisse der eingangs erwähnten punktuellen Aufsammlungen in den Kronen frisch gefällter Bäume zeigen einen hohen Anteil neu zu beschreibender endemischer Arten und Gattungen

(AMÉDÉGNATO, pers. Mitt.; siehe auch RIEDE 1990a). DESCAMPS (1976) unterscheidet noch zahlreiche weitere Lebensformtypen. Hier ist insbesondere die reiche Fauna „thamnorhabdophiler“ Arten zu erwähnen, die Büsche und junge Bäume in natürlichen Lichtungen („gaps“) sowie kleinen anthropogenen Sekundärformationen wie verlassenen Indianerpflanzungen bewohnen. Dabei wechselt die Artenzusammensetzung in charakteristischer Weise mit der Sukzession der Sekundärformationen, wobei die Abundanz einzelner Arten vorübergehend beträchtlich ansteigen kann (AMÉDÉGNATO & DESCAMPS 1980b). Viele dieser Arten sind völlig flügellos und lebhaft gefärbt (Taf. 2e, 3a–e). Die weiter unten behandelten Farbvarianten (Chromotypen) der Unterfamilien Ommatolampinae und Rhytidochrotinae sind diesem Typus zuzuordnen.

Familie Pyrgomorphyidae

Die Mehrzahl der Arten dieser Familie bewohnt die Alte Welt, während sie in der Neuen Welt mit einigen Arten in Mexiko, in der Neotropis jedoch mit nur einer Art vertreten ist, der flügellosen *Omura congrua* WALKER, 1870.

Familie Ommexechidae

Diese auf Südamerika beschränkte Familie erreicht ihre größte Artenvielfalt im südlichen Südamerika. Nur wenige Arten leben in Amazonien; entsprechend ihren Habitatpräferenzen sind sie auch in Nordwestamazonien insbesondere an Flußufern mit Geröll zu finden. So findet man die kryptische Art *Ommexecha brunneri* BOLIVAR, 1889 häufig am Oberlauf des Rio Napo.

Familie Pauliniidae

Diese artenarme Familie bewohnt Wasserpflanzen der Gattungen *Salvinia* und *Eichhornia* und ist in allen aquatischen Lebensräumen Nordwestamazoniens zu finden, die die entsprechenden Schwimmpflanzen aufweisen. *Paulinia acuminata* (DE GEER, 1773) weist einige bemerkenswerte Anpassungen an dieses außergewöhnliche Habitat auf. Ruderförmig verbreiterte Hintertibien dienen zum Schwimmen und Tauchen (CARBONELL 1981). Durch ihre kryptische Färbung ist diese Art auf *Salvinia*-Pflanzen nur schwer zu entdecken. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zeigten außerdem eine bemerkenswerte Konvergenz zwischen wachstypigen Kristallen der Oberfläche von Heuschreckenlarven und ihrer Wirtspflanze (BARTHOLOTT et al., im Druck).

Familie Acrididae

Die weltweit verbreitete Familie der Acrididae tritt in Südamerika in 10 Unterfamilien auf (KEVAN 1982). Vier davon (Acridinae, Gomphocerinae, Oedipodinae, Cyrtacantharidinae) sind erst sehr spät aus dem Norden über Mittelamerika eingewandert. Auch die Melanoplinae sind holarktischen Ursprungs. Die restlichen

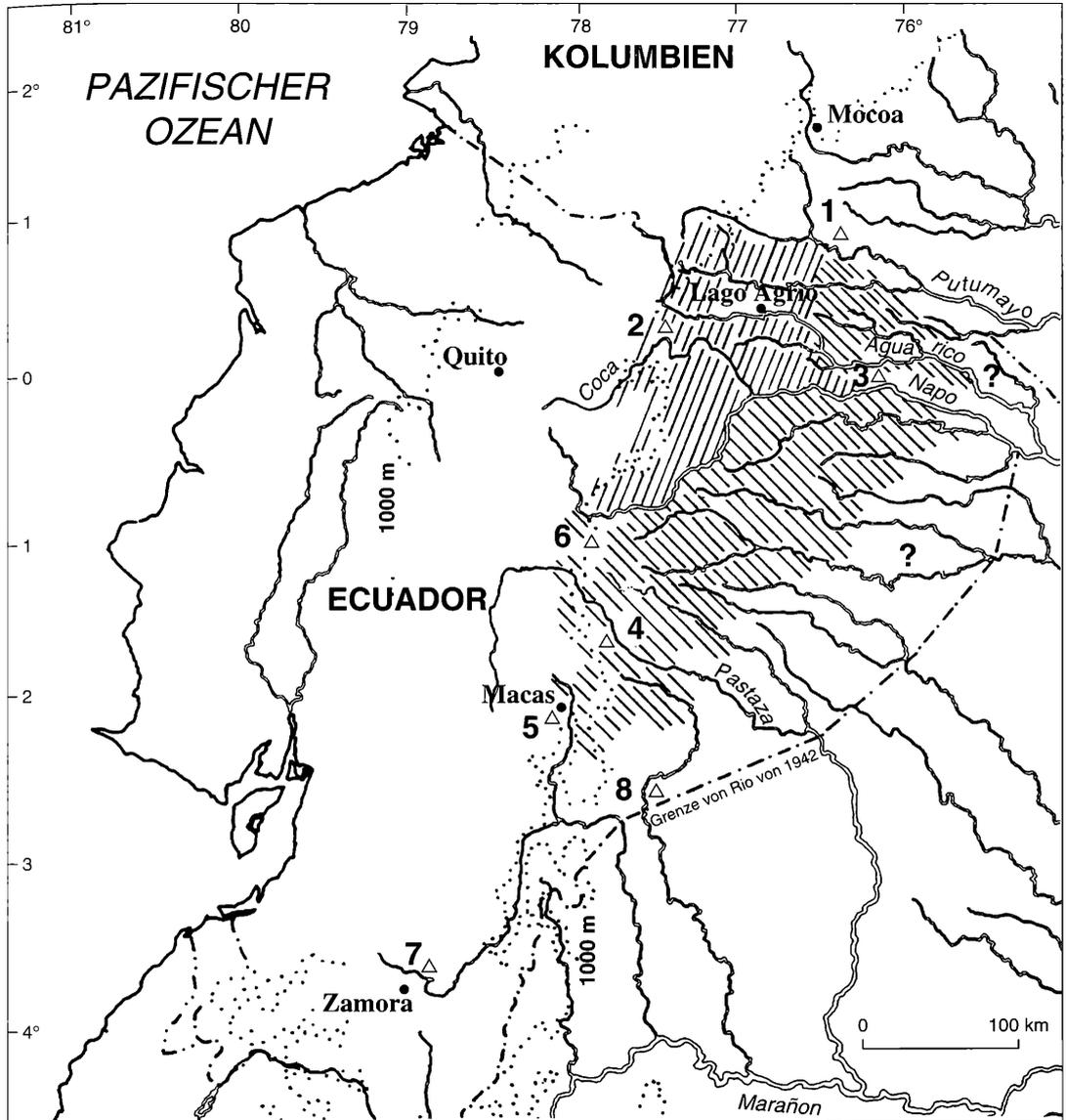


Abbildung 1. Geographische Variation bei *Psiloscirtus* (Ommatolampinae, Acrididae) in Ecuador und Südkolumbien (siehe Taf. 1). 1: Puerto Asis, Prov. Putumayo, Kolumbien; 2: Lumbaquí, Prov. Sucumbios, Ecuador; 3: Limoncocha, Prov. Sucumbios, Ec.; 4: Jibaría Shurupe, Prov. Morona Santiago, Ec.; 5: Macas, Prov. Morona Santiago, Ec.; 6: San José, Prov. Pastaza, Ec.; 7: Zamora, Prov. Zamora Chinchipe, Ec.; 8: Santiago, Prov. Morona Santiago, Ec. Verbreitung zweier Chromotypen von *Galidacris variabilis* nach eigenen Daten. Nördliche Form (//): Rote Hinterfemora, südliche Form (\\): Grüne Hinterfemora.

fünf Unterfamilien (Ommatolampinae, Leptysminae, Rhytidochrotinae, Proctolabinae und Copiocerinae) sind endemisch für Südamerika. Drei davon sind verwandtschaftlich eng miteinander verbunden (Ommatolampinae, Leptysminae, Rhytidochrotinae). Kein Ver-

treter dieser drei Unterfamilien ist zu Lautäußerungen fähig (RIEDE 1987). Sie bilden den Schwerpunkt unserer biogeographisch-systematischen Untersuchungen.

Unterfamilie Leptysminae

Von den Leptysminae sind bisher 22 Gattungen und 71 Arten (ROBERTS & CARBONELL 1980) beschrieben. Die Körperform ist im allgemeinen schmal und länglich, die meisten Arten sind flugfähig. Die männlichen Cerci sind stark in die Höhe gebogen (Ausnahmen: *Pseudoxylepta*, *Xenismacris*, *Phryganacris*).

Die Mehrzahl der Arten lebt an Flußufern und in feuchten Habitaten, wo meist Monokotyledonen als Futterpflanzen dienen. Einige Leptysminae sind semiaquatisch. Die Larven verschiedener Formen leben gregär (cf. PFROMMER 1990) und unterscheiden sich stark in Farbe und teilweise in Form von den Adulttieren (Taf. 2b, c). Im Fall von *Tetrataenia surinama* (LINNAEUS, 1764) sind bei erwachsenen Tieren ebenfalls größere Verbände zu beobachten (RIEDE 1987). Der untypischen Leptysminenart *Chloropseustes brunneus* ROBERTS & CARBONELL, 1980 (Taf. 2d) fehlen Flügel und Tympana. Aus dieser Gattung sind aus Französisch-Guyana (ROBERTS & CARBONELL 1980) mehrere Farbvarianten beschrieben worden. Auch aus Ecuador konnten zwei Formmorphen nachgewiesen werden (DUFFNER unveröff.).

Unterfamilie Rhytidochrotinae

Sämtliche Vertreter dieser Unterfamilie sind flügellos, wodurch das Mesonotum im allgemeinen völlig sichtbar wird. Nur in Ausnahmefällen sind Flügelreste vorhanden. Das Pronotum ist seitlich ohne Kiel. Die Genitalien der Männchen und Weibchen zeigen nur geringe interspezifische Unterschiede, so daß diese in der Systematik häufig so wichtigen Strukturen zur Unterscheidung der Arten wenig hilfreich sind (DESCAMPS & AMEDEGNATO 1972a,b).

Für die Anden Ecuadors und Kolumbiens werden fünf (*Rhytidochrota*, *Driphilacris*, *Opaonella*, *Muyscacris*, *Leopacris*), für die amazonischen Regenwälder zwei (*Galidacris*, *Paropaon*) und für die pazifischen Wälder von Costa Rica bis Ecuador sechs Gattungen (*Hylopedetes*, *Liparacris*, *Opaon*, *Parapiezops*, *Piezops*, *Trichopaon*) mit insgesamt 31 Arten aufgeführt (DESCAMPS & AMEDEGNATO 1972a).

Rhytidochrotinae besiedeln strauch- und gebüschreiche Randzonen aufgelassener Felder der Bergregenwälder, aber auch kleine Lichtungen und Flußufer des Tieflandregenwaldes. Hier können bemerkenswerte Individuenzahlen erreicht werden (RIEDE 1993b). Diese Unterfamilie entfaltet ihren höchsten Artenreichtum am Andenostabhang in Höhen zwischen 500 m und 1800 m. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Artenvielfalt mit der dort zu beobachtenden explosiven Radiation strauchiger Futterpflanzen (z.B. *Anthurium*, *Piper*; cf. KUBITZKI 1985) zusammenhängt.

Wahrscheinlich ist die Anzahl der Spezies viel größer als bisher angenommen, wie beispielsweise der Fund der von RIEDE entdeckten neuen Gattung *Palandella* zeigt (Taf. 2e). Weitere bisher unbeschriebene For-

men fand DUFFNER in den Bergregionen um Macas. Einige Arten existieren in Farbvarianten, deren systematische Stellung noch unklar ist - es könnte sich bei diesen „Chromotypen“ durchaus um unterschiedliche Arten handeln. Biogeographisch interessant sind die Farbvarianten von *Galidacris variabilis* DESCAMPS & AMEDEGNATO, 1972 (Taf. 3a-c), deren Gesamtverbreitungsgebiet sich entlang der östlichen Andenabhänge und dem angrenzenden Tiefland von Südkolumbien bis Südecuador erstreckt. Aus Kolumbien beschrieben DESCAMPS & AMEDEGNATO (1972b) vier Chromotypen. Mindestens zwei davon sind auch in Ecuador vertreten: beide Farbvarianten sind am Körper glänzend grün mit schwarzen Flecken, während die Hinterbeine rot (Taf. 3a) bzw. grün (Taf. 3b) sein können. Zuchtexperimente zeigten, daß die Beinfarbe genetisch fixiert ist. Der Rio Napo bildet eine natürliche Barriere zwischen der rotbeinigen und der grünbeinigen Form (Abb. 1). Weiter nördlich verläuft die Grenze ohne erkennbares Hindernis quer durch den Regenwald, nur in einer sehr schmalen Kontaktzone von wenigen 100 m Breite konnten von DUFFNER Mischformen (Taf. 3c) gefunden werden. Beide *Galidacris* Varianten zeigen das gleiche komplexe Balzverhalten, bestehend aus charakteristischen Winkbewegungen der Hinterbeine (RIEDE 1987). Sowohl in der Kontaktzone als auch in Gefangenschaft balzen und kopulieren grün- und rotbeinige Exemplare miteinander. Die Fertilität der Hybride wird derzeit im Labor untersucht.

Unterfamilie Ommatolampinae

Wie die Rhytidochrotinae besitzen die Ommatolampinae ein eher untersetztes Erscheinungsbild. Viele Arten sind flügellos, bei etlichen sind noch Flügelreste vorhanden. Das Mesonotum ist in der Regel nicht oder nur der hintere Teil davon sichtbar. Bisher wurden 46 Gattungen beschrieben (AMÉDÉGNATO 1974). Ommatolampinae sind weit verbreitet in den andinen Amazonaswäldern und dem sich anschließenden Tiefland. Mitglieder dieser Gruppe bevorzugen die mittleren Schichten der Kronenregion, es werden aber auch kleine Lichtungen besiedelt.

Männchen der flügellosen Art *Psiloscirtus* sp. bilden je nach Standort verschiedene Chromotypen aus (Taf. 1), während die Weibchen einförmig braun und nicht voneinander zu unterscheiden sind (Taf. 2f). Alle Männchen besitzen seitlich einen gelben Fleck, zeigen aber in der Körper- und Augenfarbe eine sehr starke geographische Variation (Abb. 1). Auch hier müssen Kreuzungsexperimente zeigen, ob es sich um unterschiedliche Arten handelt.

Hippiariacris latona (Taf. 3d) ist eine sehr weit verbreitete Art, die genau wie *Psiloscirtus* sp. starken Geschlechtsdimorphismus zeigt. *Ommatolampis quadrimaculata* (Taf. 3e) ist ein typischer Bewohner der mittleren Bergregenwälder des nördlichen Ecuador. Dort ist auch der Tribus Syntomacriini artenreich vertreten

(Taf. 3f), die systematische Revision dieser Gruppe steht allerdings noch aus (AMÉDÉGNATO, pers. Mitt.).

Unterfamilie Proctolabinae

Angehörige dieser Unterfamilie stellen einen weiteren wichtigen Anteil der arboricolen Heuschreckenfauna. Einige Gattungen (*Poecilocleus*) sind charakteristisch für späte Sukzessionsstadien (cf. AMÉDÉGNATO 1990). Diese Gattungen haben hell gefärbte Antennenspitzen und es gibt Hinweise auf optische und vibratorische Kommunikation (RIEDE 1987). Die Arbeiten von DESCAMPS (1980) und AMÉDÉGNATO & POULAIN (1987) liefern eine Zusammenstellung amazonischer Gattungen, Bestimmungsschlüssel, sowie die Beschreibung neuer, in der Naporegion von RIEDE gesammelter Arten (*Cercoceracris tarapoana* AMÉDÉGNATO & POULAIN, *Poecilocleus napoana* AMÉDÉGNATO & POULAIN, *Dendrophilacris secoya* AMÉDÉGNATO & POULAIN).

Unterfamilie Copiocerinae

Die Angehörigen dieser Unterfamilie ernähren sich von Palmblättern. Aufgrund ihrer guten Flugfähigkeit sind sie schwer zu fangen. Einen Bestimmungsschlüssel findet man bei DESCAMPS (1984), allerdings ist eine zuverlässige Bestimmung ohne eine umfangreiche Vergleichssammlung kaum möglich.

Unterfamilie Gomphocerinae

Die in der Alten Welt wie auch in Nordamerika artenreich vertretenen Gomphocerinae sind erst nach der Bildung der mittelamerikanischen Landbrücke nach Südamerika eingewandert. Auffällig ist, daß keiner Art eine Anpassung an das Baumleben gelungen ist. Die wenigen Arten waldbewohnender Gomphocerinae sind nur auf kleinen Lichtungen oder in Uferregionen zu finden (Taf. 4a).

Familie Romaleidae

Zu dieser typisch neotropischen Familie gehören die größten und auffälligsten Feldheuschrecken des Kontinents (z.B. *Tropidacris* mit einer Länge von ca. 15 cm). Besiedelt werden alle Schichten des Waldes vom Boden bis in die Baumkronen. Während die Romaleinae mehrheitlich in subtropischen Bereichen zu finden sind, gelten die Bactrophorinae als typische Pluvialwaldbewohner. Man kennt vier Verbreitungszentren der Romaleidae: Napo und Ucayal im Westen sowie Guyana und Madeira im Osten (AMÉDÉGNATO & DESCAMPS 1982). Als morphologische Gemeinsamkeit besitzen alle Mitglieder dieser Familie einen äußeren, apikalen Stachel an den Hintertibien.

Unterfamilie Bactrophorinae

Die Vertreter dieser artenreichen Unterfamilie besiedeln vor allem die Kronenregion (cf. AMÉDÉGNATO 1990) und können am besten durch den eingangs er-

wähnten dendrophilen Lebensformtyp charakterisiert werden (Taf. 4b–d). Bactrophorinae sind leicht an ihrem sehr gedrungener Körperbau und den bunten, oft streifigen Farbmustern zu erkennen. Die Antennen sind meist sehr breit, abgeplattet und relativ lang. Es existieren geflügelte und flügellose Arten. Diese Unterfamilie wird wiederum in drei Gruppen eingeteilt: Bactrophorini (hauptsächlich Zentralamerika), Taeniophorini (Nordanden) und die Ophthalmolampini (Zentralamerika, Anden, guyanisches Amazonien). Die Spezies der Bactrophorinae sind in nur begrenztem Maße in der Lage, größere Barrieren zu überwinden und haben daher oft kleine Verbreitungsgebiete (AMÉDÉGNATO & POULAIN 1986). Auch aus dieser Gruppe sind Chromotypen bekannt (DESCAMPS 1983).

Falls überhaupt Flügel vorhanden sind, ist deren Fläche im Verhältnis zum oft massigen Körper meist so gering, daß sie nicht zum aktiven Flug, sondern höchstens zum Gleiten ausreicht. Einige Arten bleiben nach Fällungen von Bäumen in „ihren“ Baumkronen sitzen und verlassen den Baum nicht einmal, wenn die Blätter welken. Die Tiere bilden dort kleine Populationen mit bis zu 50 Individuen, wobei unterschiedliche Entwicklungsstadien gemeinsam vorkommen.

Unterfamilie Romaleinae

Mit Ausnahme des Tribus Trybliophorini verfügen die Romaleinae über einen Stridulationsapparat. Dabei wird beim Öffnen der Flügel eine Kante der Unterseite des Vorderflügels über einen Resonator der Hinterflügel bewegt, so daß ein breitbandiges Rauschen erzeugt wird (RIEDE 1987). So ist der lautstarke Gesang der Männchen von *Prionacris cantrix* DESCAMPS, 1981 an sonnigen Tagen ein wesentlicher Bestandteil der Geräuschkulisse des Tieflandregenwaldes.

Eine weitere auffällige und häufige Art ist *Chromacris icterus* (PICTET & SAUSSURE, 1887), die allerdings nicht durch ihren Gesang, sondern durch ihre kontrastreiche gelb-grüne Färbung auffällt. Die jüngeren Larvenstadien sind jedoch schwarz und bilden dichte Verbände von bis zu 300 Tieren (PFROMMER 1990) auf ihren Futterpflanzen (bevorzugt Solanaceen). Die 6 - 8 cm großen Tiere sind häufig in dicht bewachsenen aufgelassenen Feldern in ganz Nordwestamazonien zu finden. Auf solchen Flächen ist auch die an den Hintertibien mit auffällig langen Stacheln bewehrte Art *Aeolacris octomaculata* Scudder, 1869 (Taf. 4e) zu finden.

Die stummen Vertreter des Tribus Trybliophorini (Gattung *Trybliophorus*) sind dendrophil, mit ähnlichen Lebensgewohnheiten wie Bactrophorinae, mit denen sie auch vergesellschaftet auftreten.

Eine interessante morphologische Konvergenz zu den Copiocerinae zeigen die Arten des Tribus Leguini, die außerdem ein ähnliches Futterpflanzenspektrum (Palmen) aufweisen (AMÉDÉGNATO & POULAIN 1986). Bei den gleichen Autoren findet man Nachweise von pe-

ruanischen Arten für Ecuador sowie Erstbeschreibungen der von RIEDE gesammelten Arten (*Pareusychius defurcus* AMÉDÉGNATO & POULAIN, 1987, Taf. 4f; *Xo-macris riederi* AMÉDÉGNATO & POULAIN, 1986).

3. Diskussion und Ausblick

Während unsere Kenntnis der neotropischen Ensiferenfauna noch äußerst lückenhaft ist, sind die Kurzfühlerschrecken – insbesondere die Acridoidea – vergleichsweise gut bekannt. Zwar sind aus den Bergregenwäldern zwischen 500 und 1500 m Höhe eine Reihe bislang unbekannter Arten und sogar Genera zu erwarten (Taf. 2e), die wegweisenden Arbeiten von AMÉDÉGNATO (1977) sowie DESCAMPS (1976) erlauben jedoch eine gute Einordnung in ein solides systematisches Gerüst. Die vielfältigen offenen Fragen betreffen im wesentlichen Probleme der Ökologie (Habitat- und Nahrungspräferenzen) sowie der Autökologie und Verhaltensbiologie einzelner Arten. Völlig ungeklärt sind beispielsweise die Ursachen für das geklumpfte Auftreten vieler dendrophiler Arten auf bestimmten Wirtsbäumen. Auf den ersten Blick können solche Verbände als Ansammlungen oligophager Arten auf „ihren“ Futterbäumen gedeutet werden (cf. ROWELL 1978, 1987). Es gibt aber Hinweise, daß die meisten Arten ein größeres Nahrungsspektrum haben (AMÉDÉGNATO, pers. Mitt.). Möglicherweise wird das Vorkommen in Verbänden durch andere Faktoren wie Mikroklima, Prädatoren oder die Verfügbarkeit von Eiblageplätzen in Form von Humusansammlungen in der Kronenregion bestimmt. Schließlich könnte ein Zusammenhalt von Gruppen auch die Partnerfindung bei insgesamt geringer Populationsdichte erleichtern. Es stellt sich hierbei die Frage, wie die Besiedelung neuer „Nahrungsinself“ durch die meist nicht flugfähigen Arten erfolgt.

Im Zusammenhang mit Artbildungsprozessen scheint uns die Untersuchung der Verbreitungsmuster polytypischer „Arten“ im oberen Amazonasgebiet besonders lohnend. Auf kleinsten Räumen kommt es zur Ausbildung von lokalen Farbvarianten, deren systematischer Status noch unklar ist. DESCAMPS (1983) beschreibt diesen Polytypismus auch bei amazonischen Bactrophorinae, wobei nur in wenigen Fällen Parapatric nachgewiesen wurde. Die Chromotypen von *Galidacris variabilis* sind geographisch streng voneinander getrennt. Dabei bildet der Rio Napo eine natürliche Grenze zwischen den Populationen, während entlang der Kontaktzone (Abb. 1) geographische und ökologische Barrieren fehlen. HAFFER (1974) vermutet, daß für die Speziation neotropischer Vögel pleistozäne Refugien eine wichtige Rolle gespielt haben. In solchen „Rückzugsgebieten“ könnten sich auch die vorliegenden Chromotypen der Acrididen entwickelt haben. Nach dem Wegfall klimatisch bedingter Barrieren (z.B.

Savannen) konnten dann ehemals getrennte Populationen sekundär wieder in Kontakt treten. Dies ist auch im Fall von *Galidacris* denkbar. Hier bleibt durch Kreuzungsexperimente zu prüfen, wie weit die Artbildung fortgeschritten ist. Während die Übereinstimmung im Balzverhalten auf nur unwesentliche Unterschiede hinweist, läßt die geringe Ausdehnung der Kontaktzone auf Mechanismen schließen, die eine breite Vermischung beider Formen verhindern. Möglicherweise sind prä- oder postnatale Fertilitätsschranken wirksam. Hierzu sind weitere Laboruntersuchungen geplant.

Die Verbreitungsmuster der Chromotypen von *Psiloscirtus* lassen sich hingegen einfacher durch ein „umgekehrtes Refugienmodell“ (cf. RIEDE 1990b) deuten. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Art während der bekanntermaßen kühleren Klimaphasen Amazoniens auch im Tiefland verbreitet war. Die heutigen Bergregenwälder wären demnach voneinander isolierte, „aktuelle“ Refugien für *Psiloscirtus*, in denen Artbildungsprozesse ablaufen. Vergleiche mit Farbmorphen von Schmetterlingen (BROWN 1982) könnten zeigen, ob ähnliche Verbreitungsgrenzen vorliegen.

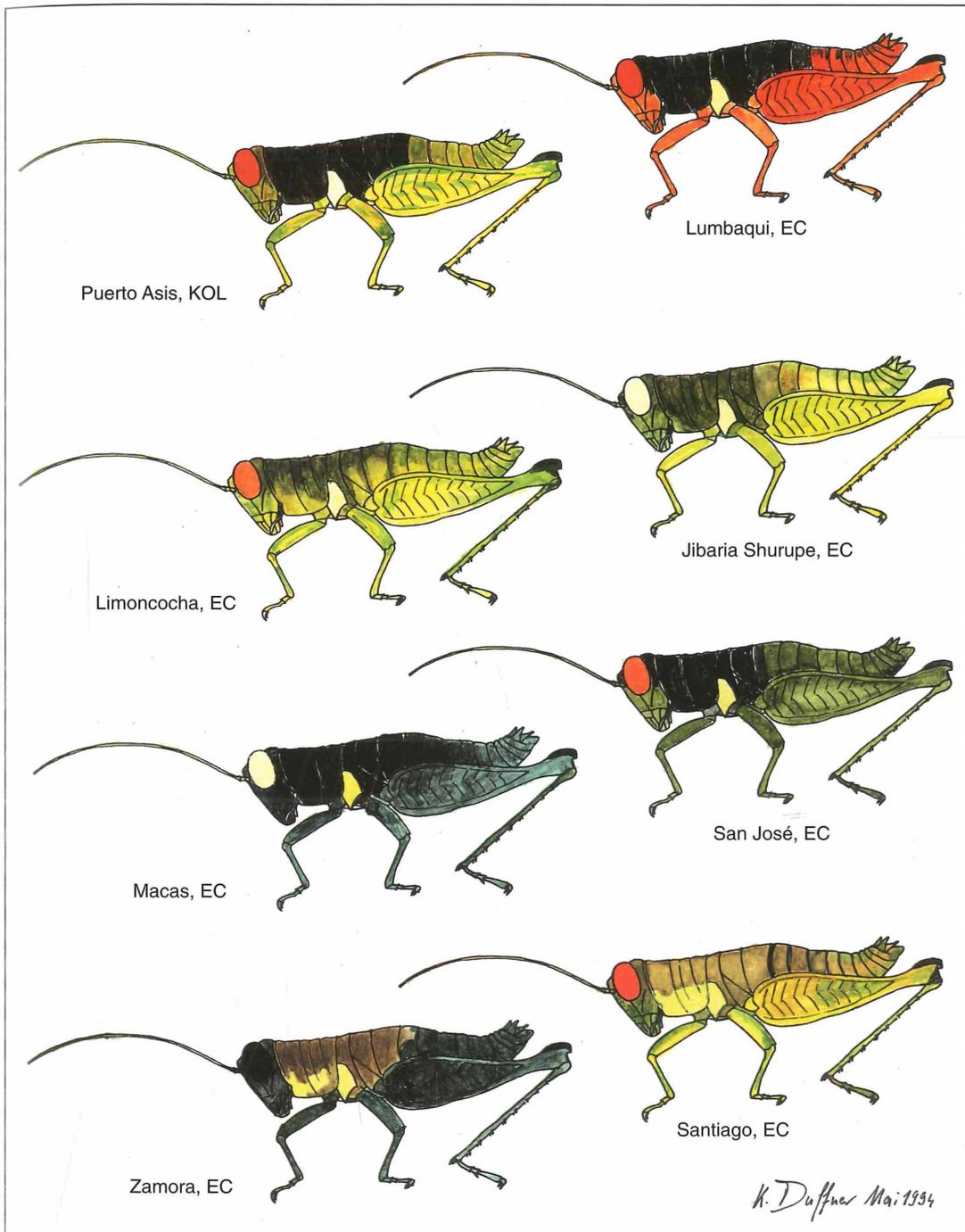
Danksagung

Die Autoren bedanken sich bei nachstehend aufgeführten Personen und ecuadorianischen Institutionen, die die Feldarbeit maßgeblich erleichtert haben: Universidad Católica, insbesondere Drs. T. DE VRIES und G. ONORE, Organización Indígena Siona-Secoya, MANUEL ESPINOZA (Fundación Mano Verde), Herrn EKKEHARD BOESE (GTZ), STEFANIE SCHEUER, RUDOLF SCHWARZ, CHRISTA STAIGER (Deutsche Botschaft), MARIA EUGENIA ALMEIDA. Für die Hilfe bei taxonomischen Fragen danken wir Dr. C. AMÉDÉGNATO, MHNP. Die Forschungsreise von Dipl. Biol. K. DUFFNER wurde mit Unterstützung der DFG im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“, Projekt: Tropische Orthopteren (K. RIEDE) durchgeführt.

4. Literatur

- AMÉDÉGNATO, C. (1974): Les genres d'Acridiens neotropicaux, leur classification par familles, sous-familles et tribus. *Acrida*, **3**: 193-204.
- AMÉDÉGNATO, C. (1977): Etude des Acridoidea centre et sud Americains (Catantopinae, sensu lato) Anatomie des genitalia, classification, repartition, phylogenie. – Thèse de doctorat, Paris.
- AMÉDÉGNATO, C. (1990): Organisation phylétique, spatiale, et trophique des peuplements d'Acridiens forestiers amazoniens (Abstract). – *Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie)*, **20**: 403.
- AMÉDÉGNATO, C. & DESCAMPS, M. (1980a): Étude comparative des quelques peuplement acridiens de la forêt neotropicale. – *Acrida*, **9**: 171-216.
- AMÉDÉGNATO, C. & DESCAMPS, M. (1980b): Évolution des populations d'orthoptères d'Amazonie du Nord-Ouest dans les cultures traditionnelles et les formations secondaires d'origine anthropique. – *Acrida*, **9**: 1-33.
- AMÉDÉGNATO, C. & DESCAMPS, M. (1982): Dispersal centers of the Amazonian acridids. – *Acta Amazonica*, **12**: 155-165.
- AMÉDÉGNATO, C. & POULAIN, S. (1986): Diagnoses et signalisations de Romaleidae arboricoles amazoniens (Orthoptera Acridoidea). – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **22**: 423-455.
- AMÉDÉGNATO, C. & POULAIN, S. (1987): Les Acridiens néotropicaux I: Proctolabinae amazoniens (Orthoptera Acridoidea) (4). – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **23**(4), 399-434.
- BARTHLOTT, W., K. RIEDE & WOLTER, M. (im Druck): Mimicry and ultrastructural analogy between the aquatic grasshopper *Paulinia acuminata* (Orthoptera) and its foodplant, the water-fern *Salvinia auriculata* (Filicaceae). – *Amazoniana*.
- BELWOOD, J. J. (1990): Anti-predator defences and ecology of neotropical forest katydids, especially the Pseudophyllinae. – In: BAILEY, W. J. & RENTZ, D. C. F. (Eds.): *The Tettigoniidae*: 8-26; Berlin.
- BELWOOD, J. J. & MORRIS, G. K. (1987): Bat predation and its influence on calling behaviour in neotropical katydids. *Science*, **238**: 64-67
- BROWN, J.K. (1982): Paleocology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. – In: PRANCE, G. T. (Ed.): *Biological diversification in the tropics*: 255-308; New York.
- CARBONELL, C. S. (1981) Orthoptera (Part I. Arthropoda). – In: HURLBERT, S. H., RODRIGUEZ, G. & N. DIAS DOS SANTOS (Eds.): *Aquatic biota of tropical South America (Part I. Arthropoda)*: 92-99; San Diego.
- DESCAMPS, M. (1970): Geographical regions and taxonomic groups of Acridomorpha in need of study. – *Proc. Int. Study Conf. Current and Future problems of Acridology*: 9-20.
- DESCAMPS, M. (1976): Le peuplement acridien d'un périmètre d'Amazonie colombienne. – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **12**: 291-318.
- DESCAMPS, M. (1980): La faune dendrophile néotropicale. V. Seconde revue des Proctolabinae amazoniens et guyanais (Orthoptères, Acrididae). – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **16**: 19-47
- DESCAMPS, M. (1983): La faune dendrophile néotropicale. VIII. Seconde revue des Ophthalmolampini le groupe des Nautiae (Orthoptera, Romaleidae). – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **19**, 127-153.
- DESCAMPS, M. (1984): Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). – *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., n. s.*; Série A, *Zoologie*, **130**, 72 s.
- DESCAMPS, M. & AMÉDÉGNATO, C. (1972a): Contribution a la faune des Acridoidea de Colombie (Missions M. Descamps). IV - Le groupe Rhytidochrotinae. – *Bull. Hist. nat., Paris*, 3e., No. 86, *Zoologie*, **65**: 1057-1096.
- DESCAMPS, M. & AMÉDÉGNATO, C. (1972b): Contribution a la faune des Acridoidea de Colombie (Missions M. Descamps). – *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **8**: 505-559.
- GIGLIO-TOS, E. (1898): Viaggio del Dott. Enrico Festa nella Repubblica dell'Ecuador e regioni vicine. – *Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Torino*, **13**: 1-108.
- HAFFER, J. (1974): Avian speciation in tropical South America. – *Publ. Nuttall Ornith. club*, **14**; Cambridge, Mass.
- HEBARD, M. (1923): Studies in the Dermaptera and Orthoptera of Columbia. Third paper, Orthopterous Family Acrididae. – *Trans. Amer. ent. Soc.*, **49**: 165-313.
- KARNY, H. H. (1937): Genera Insectorum de P. Wytzman. Orthoptera Fam. Gryllacrididae. Subfamiliae Omnes. Genera Insectorum; Tervueren.
- KUBITZKI, K. (1985): Die tropischen Regenwälder: Probleme ihrer Genese aus botanischer Sicht. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **78**: 147- 158; Stuttgart.
- KEVAN, D. K. (1982): Orthoptera. – In: PARKER, S. P. (Ed.): *Synopsis and classification of living organisms. Vol 1*. 352-379; New York.
- MELLO-LEITAO, C. de (1939): Estudio monográfico de los Proscópodos (Zool.). – *Rev. Mus. La Plata (n.s.) (Zool.)*, **1**: 279-448.
- MORRIS, G. K., KLIMAS, D. E. & NICKLE, D. A. (1989): Acoustical signals and systematics of false-leaf katydids from Ecuador (Orthoptera, Tettigoniidae, Pseudophyllinae). *Transactions of the American entomological Society*, **114**: 215-263.
- NICKLE, D. A. (1992a): Katydid of Panama. – In: QUINTERO, D. & A. AIELLO (Eds.): *Insects of Panama and Mesoamerica*: 142-184; Oxford.
- NICKLE, D. A. (1992b). The Crickets and Mole Crickets of Panama. – In: QUINTERO, D. & A. AIELLO (Eds.): *Insects of Panama and Mesoamerica*: 142-184; Oxford.
- PFROMMER, A. (1990): Freilandbeobachtungen zur Ethologie und Ökologie der neotropischen Feldheuschrecken *Chromacris icterus* (Romaleinae, Acridoidea) und *Cornops frenatum* (Leptysminae, Acridoidea) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenverbände. – Diplomarbeit Universität Hamburg.
- RIEDE, K. (1987): A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). – *Ethology*, **76**: 265-296.
- RIEDE, K. (1990a): Orthopterological studies in eastern Ecuador (Part I). – *Metalepeta*, **12**: 4-5.
- RIEDE, K. (1990b): Die amazonischen Regenwälder als Labor der Evolution. – In: HOPPE, A. (Ed.): *Amazonien: Versuch einer interdisziplinären Annäherung*: 93-117; Freiburg i. Br.
- RIEDE, K. (1993a): Monitoring Biodiversity: analysis of amazonian rainforest sounds. – *Ambio*, **22**: 546-548.
- RIEDE, K. (1993b): Abundance differences of phytophagous tropical insects: the case of forest grasshoppers (Orthoptera: Caelifera). – In: BARTHLOTT, W., NAUMANN, C.M., SCHMIDT-LOSKE, K. & SCHUCHMANN, K.-L. (Eds.): *Animal-Plant-Interactions in Tropical Environments. Results of the Symposium of the German Society for Tropical Ecology held at Bonn February 13-16, 1992*: 211-218; Bonn.
- RIEDE, K. (1994): Die Erhaltung tropischer Biodiversität - ein verlorener Kampf? – *Ökozidjournal*, **7**: 2-7

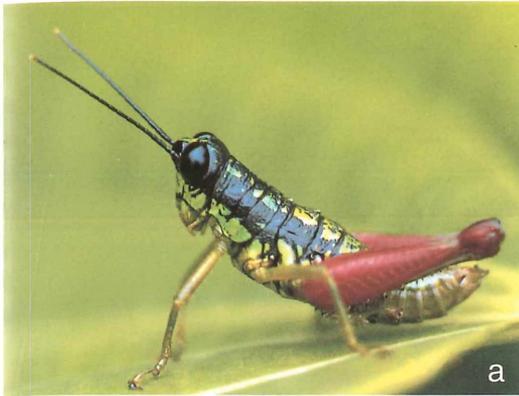
- RIEDE, K., KÄMPER, G. & I. HÖFLER (1990): Tympana, auditory thresholds and projection areas of tympanal nerves in singing and silent grasshoppers (Insecta, Acridoidea). – *Zoomorphology*, **109**: 223-230.
- ROBERTS, H. R. (1973): Arboreal Orthoptera in the rain forest of Costa Rica collected with insecticide: A report on the grasshoppers (Acrididae), including new species. – *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **125**: 49-66.
- ROBERTS, H. R. & C.C. CARBONELL (1980): Concluding revision of the subfamily Leptysminae (Orthoptera, Acrididae). – *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **132**: 64-95.
- ROWELL, C. H. (1978): Food plant specificity in neotropical rain-forest Acridids. – *Ent. exp. & appl.*, **24**: 651-662.
- ROWELL, C. H. (1987): The biography of Costa Rican acridid grasshoppers, in relation to their putative phylogenetic origins and ecology. – In: BACCETTI, B. (Ed.): *Evolutionary biology of orthopteroid insects*: 470-483; Chichester.
- UVAROV, B. (1977): *Grasshoppers and locusts* (Vol. 2). Cambridge.



Tafel 1. Geographische Variation bei *Psiloscirtus* sp. (Ommatolampinae, Acrididae) in Ecuador und Südkolumbien (vergl. Verbreitungskarte Abb. 1). In Macas (5) tritt neben einer weißäugigen auch eine rotäugige Variante auf. Es ist anzunehmen, daß noch mehr geographische Varianten innerhalb dieser Gattung existieren; Zeichnung: K. DUFFNER.



Tafel 2. a) Pärchen der Unterfamilie Eumastacinae. Man beachte die auffällige Färbung und die typische „Pfeil-und-Bogen“ Stellung der Hinterbeine. Diese Position unterscheidet sie deutlich von ihren altweltlichen Verwandten, deren Beine wie bei Heuschrecken angewinkelt sind, San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; b) *Cornops* sp. (Leptysmiinae, Acrididae) auf einem Bananenblatt, San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; c) Gregär lebende Larven von *Cornops* sp., San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; d) *Chloropseustes brunneus* ROBERTS & CARBONELL, 1980 (Leptysmiinae, Acrididae), San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador, eine eher untypische Form innerhalb der Leptysmiinae; e) *Palandella cardinalis* AMÉDÉGNATO & POULAIN, in prep. (Rhytidochrotinae, Acrididae), Palanda, Zamora Chinchipe, Ecuador; f) Weibchen von *Psiloscirtus* sp., Macas, Prov. Santiago Morona, Ecuador; Fotos a-e: K. RIEDE, Foto f: K. DUFFNER.



Tafel 3. *Galidacris variabilis* DESCAMPS & AMÉDÉGNATO, 1972 (Rhytidochrotinae, Acrididae). Es existieren mehrere Chromotypen, darunter eine a) mit roten Hinterbeinen, Sevilla, Prov. Sucumbios, Ecuador; und eine b) mit grünen Hinterbeinen, San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; im Kontaktgebiet beider Typen konnte c) eine Mischform gefunden werden. d) Kopula bei *Hippariacris latona* (GÜNTHER, 1940) (Ommatolampinae, Acrididae). Laborbeobachtungen haben gezeigt, daß die Kopula über 24 Stunden dauern kann. Wie bei *Psiloscirtus* (Taf. 1 & 2 f) herrscht auch bei dieser Gattung ein ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus, Misahuallí, Prov. Napo, Ecuador; e) *Ommatolampis quadrimaculata* CARBONELL & DESCAMPS, 1978 (Ommatolampinae, Acrididae), Coca Falls, Prov. Sucumbios, Ecuador; f) *Lysacris sylvestris* DESCAMPS & AMÉDÉGNATO, 1972 (Tribus Syntomacriini, Ommatolampinae, Acrididae), San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; Fotos a, c, d: K. DUFFNER; Fotos b, e, f: K. RIEDE.



Tafel 4. a) *Peruvia nigromarginata* (SCUDDER, 1875), Weibchen (Gomphocerinae, Acrididae). Die Männchen dieser Art zeigen eine komplexe Balz mit optischen und akustischen Elementen, bei der die weißen Antennenspitzen vor dem Weibchen bewegt werden. Limoncocha, Prov. Napo, Ecuador; b) *Adrolampis maculisnigris* DESCAMPS, 1983 (Bactrophorinae, Romaleidae), Lumbaqui, Prov. Sucumbios, Ecuador; c) *Helolampis nigriceps* DESCAMPS, 1983 (Bactrophorinae, Romaleidae), Limoncocha, Prov. Napo, Ecuador; d) *Helolampis coloniana* DESCAMPS, 1983 (Bactrophorinae, Romaleidae), San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; e) *Aeolacris octomaculata* (SCUDDER, 1869) (Romaleinae, Romaleidae), San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; f) *Pareusychnus defurcus* AMÉDÉGNATO & POULAIN, 1987 (Romaleinae, Romaleidae), San Pablo, Prov. Sucumbios, Ecuador; Fotos a, d, f: K. RIEDE; Fotos b, c, e: K. DUFFNER.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Andrias](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Riede Klaus, Duffner Klaus

Artikel/Article: [Systematik und Biogeographie nordwestamazonischer Orthopteren 151-160](#)