

Froschlurche (Anura) der zentral-peruanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verhaltensökologie

ULRICH SINSCH

Mit 22 Abbildungen

Abstract

The frog communities of two interandean valleys (Mantaro Valley, 3 200–3 400 m; Plateau of Junín, 4 000–4 100 m) were studied in the Department of Junín, Perú. Seven anuran species inhabit these valleys: *Bufo spinulosus*, *Gastrotheca marsupiata*, *G. peruana*, *Batrachophrynus brachydactylus*, *B. macrostomus*, *Pleurodema marmorata* and *Telmatobius jelskii*. This paper presents results obtained during five study periods (1979–1988) and also additional data provided by unpublished Peruvian theses dealing with these species. First the study areas are described briefly, followed by the account of species. The main diagnostic characters for the identification of adults, juveniles and tadpoles in field are summarized, and the present taxonomic status is discussed. This section is followed by the description of microhabitat preferences and remarks on reproductive behaviour, acoustic communication and nutrition, if available. Finally, the segregation of microhabitats and the adaptations to life in high altitudes are discussed.

Key words: Anura: *Batrachophrynus macrostomus*, *Batrachophrynus brachydactylus*, *Bufo spinulosus*, *Gastrotheca marsupiata*, *Gastrotheca peruana*, *Pleurodema marmorata*, *Telmatobius jelskii*; calls; tadpoles; habitat; adaptation.

Einleitung

Die Amphibienfauna der südamerikanischen Anden ist bei weitem artenreicher als vielfach angenommen wird: 462 Arten mit einem Lebensraum in mehr als 1 000 m Höhe stehen 530 Arten des tropischen Regenwaldes gegenüber (DUELLMAN 1979, LYNCH 1979). Selbst aus mehr als 3 000 m Höhe sind 87 Arten bekannt (DUELLMAN 1979) — eine Anzahl, die inzwischen wegen Neubesreibungen (z. B. DUELLMAN 1987, MORALES 1988) und taxonomischer Revisionen (z. B. DUELLMAN & HILLIS 1987) deutlich nach oben korrigiert werden muß. Dennoch haben die Hochlandamphibien gegenüber den tropischen Arten bislang wenig Beachtung gefunden, obwohl der Sauerstoffmangel (Hypoxie), die großen Schwankungen der Tagestemperatur und die langen Trockenperioden zu vielfältigen Anpassungen in morphologischer, physiologischer und ethologischer Hinsicht geführt haben (HUTCHISON 1982, HUTCHISON et al. 1976, DE MACEDO 1960, PEARSON & BRADFORD 1976, RUIZ et al. 1983, SINSCH 1989). Kennzeichnend ist

außerdem für Hochlandgesellschaften, daß sie meist aus nur 3-8 Arten mit jeweils hoher Individuenzahl zusammengesetzt sind (DUELLMAN 1979, PEFAUR & DUELLMAN 1980, SINSCH 1986), während Tieflandgesellschaften auf kleinstem Raum 71-81 Arten aufweisen, aber jeweils in geringer Individuenzahl (CRUMP 1971, DUELLMAN 1978, SCHLÜTER 1984, AICHINGER 1985).

Diese Arbeit stellt sieben Anurenarten vor, die in zwei hochandinen Tälern in Zentralperú vorkommen. Von den meisten dieser Arten ist bislang wenig mehr als ihre Existenz bekannt. Meine insgesamt einjährigen Felduntersuchungen (1979-1988) in den peruanischen Anden hatten das Ziel, das Wissen über diese zum Teil endemischen Hochgebirgsarten zu erweitern. Ich fasse die bislang unveröffentlichten Daten zu einem Überblick zusammen, der durch die Diskussion der Ergebnisse unveröffentlichter peruanischer Examensarbeiten sowie der wenigen Publikationen über diese Arten vervollständigt wird. Der Einschluß der peruianischen Examensarbeiten ist notwendig, damit diese kaum zugänglichen Informationsquellen einem breiteren, wissenschaftlichen Forum vorgestellt werden. Zu jeder Art werden kurz die Kennzeichen von Adulten, Juvenilen und Kaulquappen beschrieben. Es schließt sich eine Darstellung des gegenwärtigen taxonomischen Status mit der Gliederung in Unterarten sowie eine ausführliche Beschreibung der Habitate jeder Art an. Die Fortpflanzungsbiologie, Larvalentwicklung, Verhalten außerhalb der Paarungszeit, Ernährung und akustische Kommunikation sind der Gegenstand weiterer Abschnitte, soweit Daten vorliegen. Bei jeder Art wird außerdem auf Spezialliteratur hingewiesen. Die Aufgliederung der Hochgebirgslebensräume in Habitate für Anuren sowie deren Anpassungen an die besonderen Umweltbedingungen werden im Schlußteil diskutiert.

Untersuchungsgebiete

Zwei interandine Täler in Zentralperú wurden während fünf Aufenthalten (IV.-VII. 1979, VII.-VIII. 1981, III.-V. 1984, I.-III. 1986, I.-IV. 1988) in Hinblick auf ihre Froschfauna untersucht: das Mantaro-Tal in 3 200-3 400 m Höhe über Normalnull und die Hochebene von Junín in 4 000-4 100 m NN, beide im Departamento de Junín. Die geographische Lage dieser Täler in Perú ist in Abbildung 1 dargestellt.

Das Mantaro-Tal ist ein mit circa 500 000 Einwohnern dicht besiedeltes Tal von knapp 100 km² Fläche, dessen Geomorphologie durch den Mantaro-Fluß bestimmt wird (Abb. 1 A). Es liegt unterhalb der Baumgrenze, jedoch ist die ursprüngliche Vegetation fast vollständig durch stark vom Menschen beeinflusste Pflanzengesellschaften ersetzt. Die gesamte Talfläche wird intensiv landwirtschaftlich genutzt für den Anbau von Mais, Kartoffeln, Karotten und Bohnen. Die geringen Baumbestände bestehen hauptsächlich aus standortfremden Eukalyptusarten (*Eucalyptus spec.*). Die Gewässer des Mantaro-Tals umfassen zwei eutrophe Flachseen (Laguna de Paca, Laguna Trayadero) und ein Netz von Fließgewässern unterschiedlicher Größenordnungen, die alle in den Mantaro-Fluß münden (GOUSSARD 1987). Alle Gewässer dieses Tals sind in unterschiedlichem Maße durch ungeklärte Abwässer und Dünger aus der Landwirtschaft belastet, der Mantaro-Fluß zusätzlich noch durch Abwässer der Bergwerke von La Oroya.

Die Hochebene von Junín liegt oberhalb der Baumgrenze in der Puna-Zone, in der Büschelgräser aus den Gattungen *Festuca*, *Poa* und *Stipa* dominieren. Innerhalb der Ebene liegt der eutrophe Junín-See (Laguna Chinchaycocha), der mit maximal 31 km Länge und 13 km Breite der zweitgrößte See der Anden nach dem Titicaca-See ist (Abb. 1 B). Die Wassertiefe beträgt über

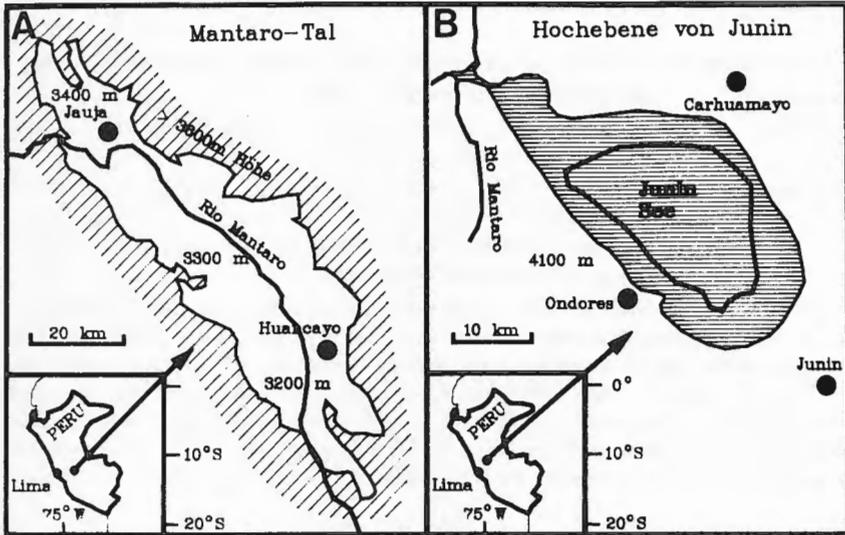


Abb. 1. Geographische Lage der beiden Untersuchungsgebiete, Mantaro-Tal (A) und Hochebene von Junin (B), im Departamento de Junin, Perú. Die schwarzen Kreise zeigen die Lage von Ortschaften. Der schraffierte Bereich in (A) gibt Höhen über 3 600 m, in (B) die Wasserfläche des Juninsees bei maximalem Wasserstand an (innere Linie: Fläche bei minimalem Wasserstand).

Geographical location of the two study sites, Mantaro Valley (A) and Plateau of Junin (B), Department of Junin, Perú. Dots indicate the location of towns. The hatched area in (A) marks altitudes above 3 600 m, in (B) the area of Lake Junin at the highest water level (inner line: area at lowest water level).

weite Flächen nur 3-4 m, an den tiefsten Stellen 11-12 m. Während der Trockenzeit schrumpft die Wasserfläche von ungefähr 400 auf 150 km². Die Ufer sind von einem bis zu 6 km breiten Schilfgürtel („totorales“) umgeben, der vornehmlich aus *Scirpus californicus* und *Juncus andecolus* besteht. *Myriophyllum elatinoides* und *Elodea potamogeton* bilden großflächige Unterwasserteppiche, während *Ranunculus trichophyllus*, *Hydrocotyle bonariensis* und *Azolla filiculoides* auf der Wasseroberfläche flottieren (TOVAR & RIOS 1981). Weitere Details über den Junin-See und seine Avifauna sind in DOUROJEANNI et al. (1968), FJELDSA (1981) und HARRIS (1981) zusammengefaßt. Im Jahre 1974 wurden 53 000 ha der Hochebene von Junin, die den Juninsee und seine Ufer einschließen, zur „reserva nacional“ erklärt (Decreto Supremo 0750-74-AG). Die wirtschaftliche Nutzung von Schilf, Vögeln und Fröschen ist aber nach wie vor in bestimmten Grenzen erlaubt. Als weitere Gewässer sind noch zahllose Bäche zu nennen, die in den umliegenden Bergen ihren Ursprung haben. Diese Bäche münden zum Teil in den Junin-See, zum Teil vereinigen sie sich zu größeren Flüssen (Rio San Juan, Rio Colorado), und speisen letztlich den Mantaro-Fluß. Die Belastung der Gewässer durch Abwässer ist gering, nicht zuletzt wegen der geringen Siedlungsdichte.

Artenliste

Sieben Arten aus drei Familien kommen in den Untersuchungsgebieten vor:

- Bufoidea: *Bufo spinulosus* WIEGMANN, 1835
Hylidae: *Gastrotheca marsupiata* (DUMERIL & BIBRON, 1841)
Gastrotheca peruana (BOULENGER, 1900)
Leptodactylidae: *Batrachophrynus brachydactylus* PETERS, 1873
Batrachophrynus macrostomus PETERS, 1873
Pleurodema marmorata (DUMERIL & BIBRON, 1841)
Telmatobius jelskii PETERS, 1873

Im Mantaro-Tal besteht die Froschgesellschaft aus *B. spinulosus*, *G. marsupiata*, *B. macrostomus*, *P. marmorata* und *T. jelskii*, während in der Hochebene von Junín an Stelle von *G. marsupiata* die nahverwandte Art *G. peruana* vorkommt und statt *T. jelskii* *B. brachydactylus*. Alle Arten sind in großen Beständen vorhanden und zur Zeit noch ungefährdet, jedoch führen die Bejagung (*B. brachydactylus*, *B. macrostomus*, *T. jelskii*) und die Belastung der Laichgewässer durch ungeklärte Abwässer an vielen Stellen zu einem Rückgang der Bestände.

Bufo spinulosus WIEGMANN, 1835

Artdiagnose

Adulte (Abb. 2): Körperlänge bei Männchen und Weibchen 45-80 mm, Hinterbeinlänge 50-90 mm bei Männchen, 47-81 mm bei Weibchen (Daten von 148 lebenden Tieren aus Jauja, Concepción und Huayucachi im Mantaro-Tal), unterschiedlich je nach Population (nach READING 1988 abhängig vom Nahrungsangebot im Habitat); runde Parotiden, Färbung der warzigen, dorsalen Haut sehr variabel: Grundfarbe bräunlich, meist mit gelber Rückenlinie (1-4 mm breit), teils unterbrochen, teils mit kreuzförmiger Erweiterung zwischen den Augen, manchmal sind auch die lateralen Drüsenleisten gelb gefärbt; Bauchseite weiß mit dunklen Flecken in der Abdominalregion. Geschlechtsdimorphismus: Verhältnis Hinterbeinlänge/Körperlänge bei Männchen 1,16-1,42 und bei Weibchen 1,04-1,20; gelbe Rückenlinie bei Weibchen häufig fehlend oder schwach ausgeprägt; reproduktive Männchen mit Hornstacheln auf den dorsalen und lateralen Warzen sowie dunkel gefärbter, kehlständiger Schallblase.

Juvenile: Körperlänge 18-46 mm, Hinterbeinlänge: 18-52 mm (Daten von 51 lebenden Tieren aus La Ribeira im Mantaro-Tal). Färbung wie bei den Adulten, aber die lateralen Drüsenleisten sind häufig auch gelb, Hände und Füße orange gefärbt.

Kaulquappen: Körperlänge 5 mm und Schwanzlänge 7 mm bei Stadium 24 (GOSNER 1960) bis KL 14 mm und SL 21 mm bei Stadium 39 (Daten von 56 lebenden Tieren aus Huari im Mantaro-Tal). Das Aussehen der Kaulquappen entspricht dem von Kreuzkröten-Kaulquappen, die Färbung ist einheitlich schwarz. Die Larvalentwicklung dauert je nach Höhe über N. N. 2,5-4 Monate. Die Kaulquap-



Abb. 2. Farbvarianten männlicher Andenkröten *Bufo spinulosus* aus dem Mantaro-Tal. (A) „spinulosus“ Phänotyp; (B) „flavolineatus“ Phänotyp; (C) „trifolium“ Phänotyp; (D) Phänotyp mit kreuzförmiger Rückenlinie. Die abgebildeten Tiere stammen aus derselben Population (La Ribeira, Huancayo). Körperlängen: 63-78 mm.

Variations of dorsal colour pattern in male Andean toad *Bufo spinulosus* in the Mantaro Valley. (A) „spinulosus“ phenotype; (B) „flavolineatus“ phenotype; (C) „trifolium“ phenotype; (D) phenotype with cross-like dorsal colouration. All these toads are from the same population (La Ribeira, Huancayo). Range of snout-vent-lengths: 63-78 mm.

pen leben solitär am Grund des Gewässers, versteckt zwischen Pflanzen oder Steinen. Die Hinterbeinentwicklung beginnt bei ca. 14 mm Gesamtlänge, die Metamorphose bei 30-35 mm Körperlänge. Bei Eintritt in die Metamorphose ist das dorsale Farbmuster bereits sichtbar.

Taxonomischer Status

WIEGMANN (1835) beschrieb die Andenkröten erstmals, wobei er juvenile *B. spinulosus* fälschlicherweise als eigene Art *Phryniscus nigricans* klassifizierte. Diese Fehleinschätzung wurde erst 1959 durch VELLARD korrigiert. Dennoch stellt der andine *B.-spinulosus*-Komplex ein bislang nicht gelöstes taxonomisches Problem dar. Ursprünglich galt *B. spinulosus* als polymorphe und polytypische Art, bis VELLARD (1959) eine Reihe Unterarten für das peruanische Verbreitungsgebiet vorschlug. Demnach kommen im Departamento de Junín drei Unterarten vor: *B. s. spinulosus*, *B. s. flavolineatus*, *B. s. trifolium*, die sich hauptsächlich durch die Ausprägung des gelben, dorsalen Mittelstreifens unterscheiden. CEI (1972) schließlich erkannte die vorgeschlagenen Unterarten als Arten an. Diese Einschätzung wird bislang fortgeschrieben (FROST 1985).

Diese systematische Klassifizierung der Andenkröten ist jedoch fragwürdig, da sie auf nur wenigen Tieren pro Form beruht und die morphologischen Unterschiede statistisch nicht absicherbar sind (vergl. Originaldaten in VELLARD 1959 und R. F. MARTIN 1972). Hinzu kommt, daß im Mantaro-Tal alle drei Formen sowie weitere Farbvarianten innerhalb derselben Population vorkommen (SINSCH 1986). Erste gelelektrophoretische Untersuchungen von 23 Isoenzym-Loci von *B. spinulosus* und *B. trifolium* aus dem Mantaro-Tal ergaben, daß sich die genetischen Unterschiede zwischen beiden Taxa in einem Bereich befinden, der typisch für Populationen der gleichen Art ist (SHERIF, pers. Mitteilung). Angesichts dieser und der Freilandbefunde halte ich die Andenkröten des Departamento de Junín für eine Art mit großer phänotypischer Variabilität.

Habitat

Die Andenkröten besiedeln ausschließlich terrestrische Lebensräume, die temporäre oder permanente Kleingewässer für die Fortpflanzung enthalten müssen. Als natürliche Habitate wurden die periodisch überschwemmten Uferbereiche von Flüssen und Seen genutzt. Als Sekundärhabitate akzeptierten die Kröten auch landwirtschaftlich genutzte Flächen, die künstlich bewässert werden. Die Monokulturen von Mais und Kartoffeln boten adulten Kröten offenbar Schutz und ausreichend Beute. Die Kaulquappen entwickelten sich erfolgreich selbst in stark verschmutztem Wasser (Tierkot, Dünger, Hausmüll). Die Obergrenze der vertikalen Verbreitung liegt bei 4 300 m, die Untergrenze ist wegen der unklaren taxonomischen Position der Populationen nicht anzugeben.

Reproduktionsbiologie

Die Andenkröte ähnelt nicht nur im Aussehen, sondern auch in ihrem Fortpflanzungsverhalten der Kreuzkröte (*Bufo calamita*). Beide Arten pflanzen sich mehrere Monate lang fort, nutzen hauptsächlich temporäre Kleingewässer als Laichplätze und ihre Larven entwickeln sich innerhalb kurzer Zeit. Ich fand

Laichschnüre der Andenkröte während der gesamten Regenzeit (Okt./Nov.-März/April), vereinzelt sogar während der Trockenzeit. Nicht alle Tiere einer Population pflanzten sich gleichzeitig fort, sondern immer nur Gruppen nacheinander. Entsprechende Fortpflanzungsmodi sind von *B. calamita* (SINSCH 1988b) und *B. melanostictus* (JORGENSEN et al. 1986) bekannt. Auf diese Weise können neu entstandene Gewässer kurzfristig zur Fortpflanzung genutzt werden (Abb. 3).

Ich fand die Laichplätze meist in der Nachbarschaft von Fließgewässern oder Seen, aber niemals innerhalb von Bächen oder Flüssen. Der jahresperiodische Wechsel zwischen Regenzeit und Trockenzeit hat Pegelunterschiede von 2-5 m zur Folge, so daß regelmäßige temporäre Flachtümpel und isolierte Altwasserarme

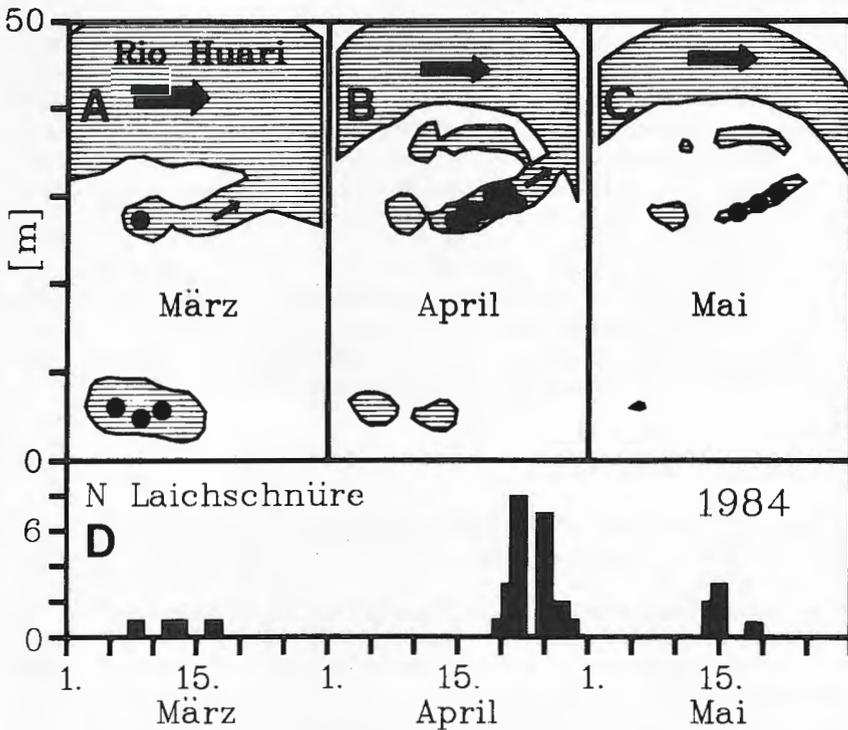


Abb. 3. Laichplätze der Andenkröte *Bufo spinulosus* im Überschwemmungsgebiet des Rio Huari (Mantaro-Tal). (A)-(C): Wasserflächen (schraffiert) und relative Fließgeschwindigkeit (Pfeile) in den Monaten März bis Mai 1984. Die Laichplätze sind durch Punkte markiert; (D): zeitliche Verteilung der Laichaktivität.

Spawning sites of the Andean toad *Bufo spinulosus* in the inundated area of the Huari River (Mantaro Valley). (A)-(C): inundated areas (hatched) and relative velocity of water (arrows) from March to May. Dots indicate the spawning sites; (D): temporal distribution of spawning activity.

entstehen. Die Kröten legten die Laichschnüre in 10-30 cm Tiefe direkt auf den Boden.

Der Wanderbereich der Kröten war auf einen Umkreis mit rund 500 m Radius um den Laichplatz beschränkt. Die Wanderungen zum Laichplatz und die Fortpflanzung fanden nur während der Nacht statt. Das bedeutet nicht, daß die Tiere tagsüber inaktiv waren, denn die Kröten suchten zur Regulation ihrer Körpertemperatur abwechselnd besonnte und schattige Plätze auf. Die Orientierung der Kröten zum Laichplatz beruhte in erster Linie auf visueller Ortskenntnis kombiniert mit einem Magnetfeldkompaß (SINSCH 1988 a, 1990).

Verhalten außerhalb der Laichzeit

Unabhängig von der Jahreszeit nutzten die Kröten die Tagesstunden zur Thermoregulation. Nach Sonnenaufgang suchten die Tiere besonnte, aber feuchte Orte auf und heizten sich bis maximal 32 °C auf (SINSCH 1989). Wenn die Wasserverluste durch Verdunstung nach einigen Stunden zu groß wurden, zogen sich die Tiere wieder an feuchte Stellen im Schatten zurück. Das thermoregulatorische Verhalten der Tiere zielt darauf ab, tagsüber eine möglichst hohe Körpertemperatur zu erreichen (Maximierung der Temperatursumme) und nicht auf die Konstanthaltung der Körpertemperatur. Nach Sonnenuntergang suchten die Kröten nach Nahrung, wobei sie sich teilweise 60-100 m von ihrem Tagesstandort entfernten. Die Dauer der Aktivität während der Nacht hing sowohl von der Höhe des Vorkommens über dem Meeresspiegel als auch von der Jahreszeit ab, da mit zunehmender Höhe und in der Trockenzeit die Nachttemperaturen zum Teil beträchtlich unter den Nullpunkt sinken (VELLARD 1959).

Akustische Kommunikation

Bislang lag noch keine bioakustische Analyse von Rufen dieser Art vor. Ich nahm drei Ruftypen an einem Laichplatz im Mantaro-Tal (Februar 1988, gegen Ende der Laichperiode) auf, deren sozialer Kontext aber nicht zweifelsfrei zugeordnet werden kann. Ruftyp I besteht aus einer Serie von 9-10 kurzen Noten von je 10-11 ms Länge, die frequenz-moduliert sind (Abb. 4). Die Rufstruktur ähnelt der des Paarungsrufes von *B. quercicus* (W. F. MARTIN 1972). Ruftyp II besteht aus einer etwa 1 150 ms langen Note, die aus 44-51 Pulsen zusammengesetzt ist (Abb. 5). Dieser Ruftyp wird häufig von geklammerten Männchen abgegeben. In der gleichen Situation wird auch Ruftyp III, ein 6 ms langer Einzelruf (Abb. 6), produziert, aber seltener als Ruftyp II.

Literaturhinweise: FJELDSA 1983, PEARSON & BRADFORD 1976, PEFAUR & DUELLMAN 1980, PEFAUR et al. 1978, PETERS 1873 b, SINSCH 1986, 1988 a, 1989, 1990, TOVAR 1973, TSCHUDI 1845, VELLARD 1959, WIEGMANN 1835

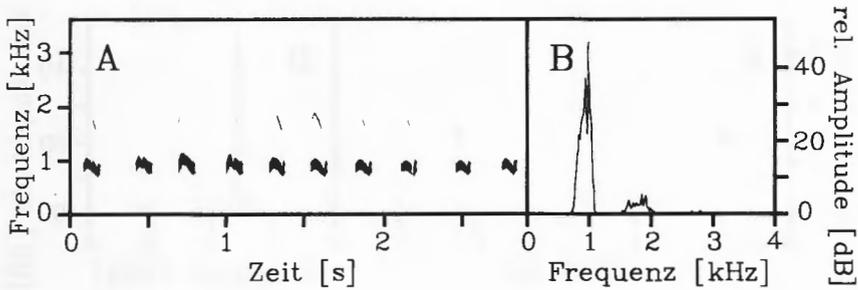


Abb. 4. Ruftyp I männlicher Andenkröten *Bufo spinulosus* während der Fortpflanzungszeit (Mantaro-Tal). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: 63 mm; Körpertemperatur: 26,5 °C.

Call type I of male Andean toads *Bufo spinulosus* during the reproductive period (Mantaro Valley). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: 63 mm; core temperature: 26.5 °C.

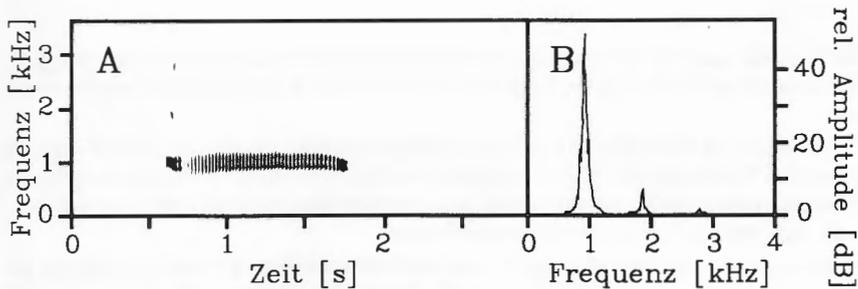


Abb. 5. Ruftyp II männlicher Andenkröten *Bufo spinulosus* während der Fortpflanzungszeit (Mantaro-Tal). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: 51 mm; Körpertemperatur: 18,1 °C.

Call type II of male Andean toads *Bufo spinulosus* during the reproductive period (Mantaro Valley). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: 51 mm; core temperature: 18.1 °C.

Gastrotheca marsupiata (DUMÉRIL & BIBRON, 1841)

Artdiagnose

Adulte (Abb. 7): Körperlänge 28-37 mm, Hinterbeinlänge 39-55 mm bei beiden Geschlechtern (Daten von 10 konservierten Exemplaren aus Jauja im Mantaro-Tal und von 29 lebenden Tieren aus Concepción und Huayucachi im Mantaro-Tal). Bei dorsaler Aufsicht Maul rundlich. Rauhe dorsale Haut mit hellgrüner, seltener hellbrauner Grundfärbung, aber immer mit drei teilweise unterbrochenen Längsstreifen, die dunkler als die Grundfarbe sind, häufig befindet sich zwischen den Augen ein dunkler Querstreifen; ventrale Haut weiß. Geschlechtsdimorphismus: die Männchen besitzen Brunftschwien, die während der Paarungszeit dun-

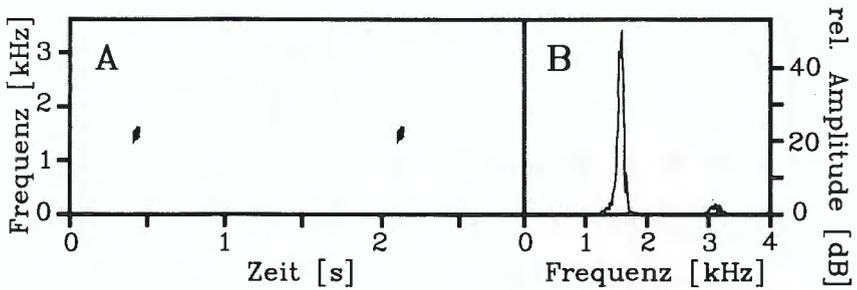


Abb. 6. Ruftyp III männlicher Andenkröten *Bufo spinulosus* während der Fortpflanzungszeit (Mantaro-Tal). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: 70 mm; Körpertemperatur: 19,9 °C.

Call type III of male Andean toads *Bufo spinulosus* during the reproductive period (Mantaro Valley). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: 70 mm; core temperature: 19.9 °C.

kel gefärbt sind; die Weibchen sind durch das Marsupium, eine dorsal gelegene Hauttasche gekennzeichnet, in die die Eier nach der Befruchtung deponiert werden.

Juvenile: Körperlänge 15-24 mm, Hinterbeinlänge 23-40 mm (Daten von 33 lebenden Tieren aus Huayucachi im Mantaro-Tal). Dorsale Färbung kurz nach der Metamorphose meist uniform grün, das charakteristische Rückenmuster entwickelt sich erst im Laufe der nächsten Monate.

Kaulquappen: Körperlänge 14 mm und Schwanzlänge 17 mm bei Stadium 26 (GOSNER 1960), bis KL 20 mm und SL 32 mm bei Stadium 40 (Daten von 43



Abb. 7. Männlicher Beutelfrosch *Gastrotheca marsupiata* (Concepción, Mantaro-Tal). Körperlänge des Tieres: 27 mm.

Male marsupial frog *Gastrotheca marsupiata* (Concepción, Mantaro Valley). Snout-vent-length: 27 mm.

lebenden Tieren aus Concepción und Huayucachi im Mantaro-Tal); die vorstehenden Daten beziehen sich auf freischwimmende Kaulquappen, kleinere Kaulquappen werden noch im Marsupium transportiert. Färbung: dunkelbraun, ventral etwas heller. Die Metamorphosestadien sind häufig grünlich gefärbt. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 30 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 38-50 mm Gesamtlänge.

Taxonomischer Status

G. marsupiata galt seit der Erstbeschreibung als *Hyla marsupiata* durch DUMÉNIL & BIBRON (1841) als Spezies ohne Gliederung in Unterarten. VELLARD (1957) beschrieb für die zentralperuanischen Anden zwei Unterarten: *G. m. marsupiata* und *G. m. bifasciata*. DUELLMAN & FRITTS (1972) hingegen wiesen den beiden vorgeschlagenen Unterarten auf Grund morphologischer Unterschiede Artstatus zu: *G. m. marsupiata* wird jetzt als *G. marsupiata* geführt, *G. m. bifasciata* als *G. griswoldi* (FROST 1985). Diese Einschätzung wurde durch die Analyse von Isoenzymmustern und immunologischen Distanzen bestätigt (DUELLMAN & HILLIS 1987, DUELLMAN et al. 1988). Da *G. griswoldi* nicht im Mantaro-Tal, sondern weiter nördlich bei La Oroya vorkommt, werden diese Beutelfrösche in diese Arbeit nicht eingeschlossen.

Habitat

Der Beutelfrosch *G. marsupiata* ist eine terrestrische Art, die selbst während der Larvalentwicklung nur kurzzeitig von freiem Wasser abhängig ist. Das ursprüngliche Habitat dieser Frösche sind die feuchten Bereiche der interandinen Täler in 2 760-4 360 m Höhe (DUELLMAN & FRITTS 1972). Im Mantaro-Tal besiedelten sie in Ermangelung natürlicher Lebensräume hauptsächlich Sekundärhabitats, die landwirtschaftlich genutzten Flächen. Als Tagesverstecke dienten feuchte Hohlräume unter Steinen oder in Steinmauern und Wurzelwerk. Freischwimmende Kaulquappen traf ich regelmäßig in temporären Kleinstgewässern wie überschwemmten Wiesen an.

Reproduktionsbiologie

Die Fortpflanzungszeit fiel weitgehend in die Regenzeit (Oktober-März). In diesem Zeitraum waren die Tiere ausschließlich nachts aktiv und tagsüber versteckt unter Steinen. Nach Sonnenuntergang etablierten die Männchen an geeigneten Stellen Reviere, die akustisch gegenüber anderen Männchen abgegrenzt wurden. Der laute Standortruf diente auch zur Anlockung der Weibchen. Intensive akustische Kommunikation (siehe unten) ist ein notwendiger Bestandteil des Fortpflanzungsverhaltens, um den Geschlechtern den Weg zueinander zu weisen, da kein zentraler Paarungsort, wie bei anderen Arten das Laichgewässer, vorhan-

den ist. Der Amplexus war axillar und fand meist während der zweiten Nachthälfte im Revier eines Männchens statt. Befruchtete Eier, meist 18-35, wurden in die dorsale Hauttasche der Weibchen plaziert. Dort entwickeln sie sich bis zum Erreichen der Stadien 30-35 (GOSNER 1960), in Ausnahmefällen nur bis zum Stadium 26. Anschließend suchten die Weibchen eine geeignete Pfütze auf und setzten die Kaulquappen frei. Die restliche Larvalentwicklung bis zur Metamorphose dauerte im Mantaro-Tal noch 3-6 Wochen.

Akustische Kommunikation

Diese Beutelfroschart erzeugte im Rahmen der innerartlichen Kommunikation während der Fortpflanzungszeit wenigstens drei verschiedene Ruftypen, die kürzlich im Verhaltenskontext beschrieben wurden (SINSCH & JOERMANN 1989). Sämtliche Rufe wurden von Tieren abgegeben, die am Boden versteckt in Höhlungen saßen. Mit dem Standortruf markieren die Männchen Territorien und locken die paarungsbereiten Weibchen an (Abb. 8). Beim Eindringen von Artgenossen in das Revier reagierten Reviermännchen unterschiedlich auf Männchen und Weibchen: Männchen wurden angegriffen und dabei Aggressionsrufe ausgestoßen (Abb. 9), Weibchen mit Werberufen begrüßt, die auch während des Amplexus abgegeben werden (Abb. 10). Darüber hinaus gaben Männchen und Weibchen bei Gefahr Warnrufe ab.

Literaturhinweise: DUELLMAN 1979, 1987, DUELLMAN & FRITTS 1972, DUELLMAN & HILLIS 1987, DUELLMAN et al. 1988, DUMERIL & BIBRON 1841, PEFAUR & DUELLMAN 1980, SINSCH 1986, 1988 c, SINSCH & JOERMANN 1989, TOVAR 1973, VELLARD 1957

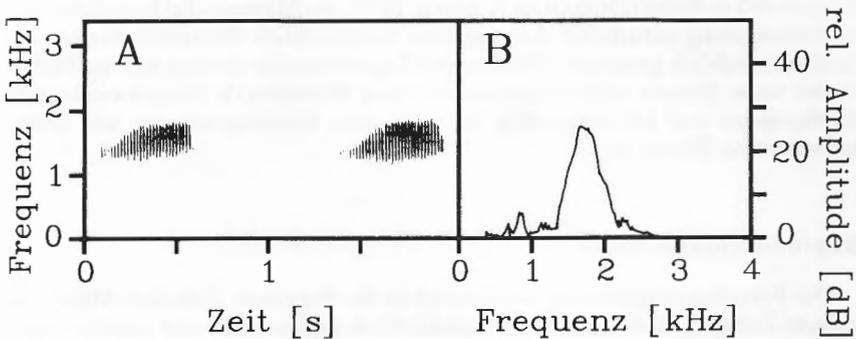


Abb. 8. Standortruf männlicher *Gastrotheca marsupiata* während der Fortpflanzungszeit (Concepción, Mantaro-Tal). (A) Sonogramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: unbekannt; Lufttemperatur: 14,5 °C.

Advertisement call of male *Gastrotheca marsupiata* during the reproductive period (Concepción, Mantaro Valley). (A) Sonogram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: unknown; air temperature: 14.5 °C.

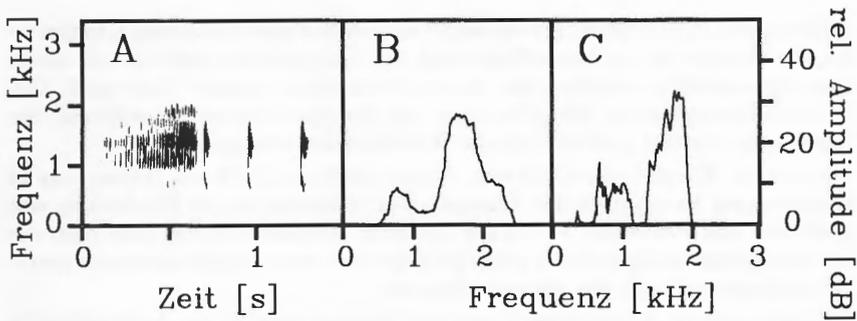


Abb. 9. Aggressionsruf männlicher *Gastrotheca marsupiata* während der Fortpflanzungszeit (Concepción, Mantaro-Tal). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse der langen Note, (C) Frequenzanalyse der kurzen Noten. Tiergröße: unbekannt; Lufttemperatur: 14,5 °C.

Aggression call of male *Gastrotheca marsupiata* during the reproductive period (Concepción, Mantaro Valley). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies of the long note, (C) analysis of frequencies of the short notes. Snout-vent-length: unknown; air temperature: 14.5 °C.

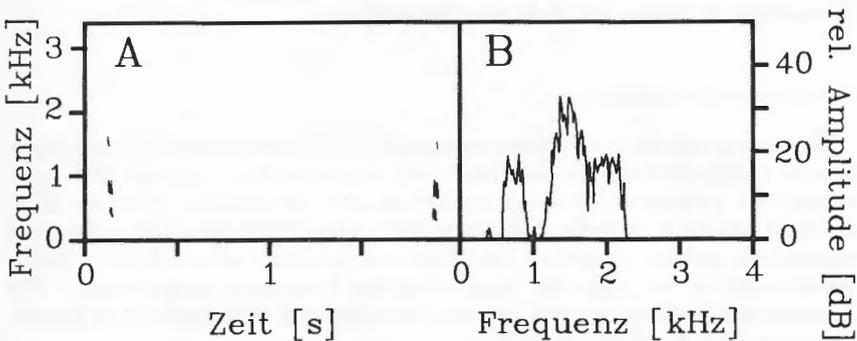


Abb. 10. Werberuf männlicher *Gastrotheca marsupiata* während der Fortpflanzungszeit (Concepción, Mantaro-Tal). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: unbekannt; Lufttemperatur: 14,5 °C.

Courtship call of male *Gastrotheca marsupiata* during the reproductive period (Concepción, Mantaro Valley). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: unknown; air temperature: 14.5 °C.

Gastrotheca peruana (BOULENGER, 1900)

Artdiagnose

Adulte (Abb. 11): Körperlänge 30-49 mm, Hinterbeinlänge 35-59 mm bei beiden Geschlechtern (Daten von 33 konservierten Exemplaren aus Cazapato und Ondores in der Hochebene von Junín und von 25 lebenden Tieren aus Ondores). Bei dorsaler Aufsicht Maul spitz endend. Rauhe dorsale Haut mit hellgrüner bis

hellbrauner Grundfärbung, immer mit zwei teilweise unterbrochenen Längsstreifen, die dunkler als die Grundfarbe sind, die Längsstreifen sind niemals durch einen Querstreifen zwischen den Augen verbunden; ventrale Haut weiß. Geschlechtsdimorphismus: die Männchen mit Brunftschwieneln, die während der Paarungszeit dunkel gefärbt sind; die Weibchen mit Marsupium.

Juvenile: Körperlänge 17-28 mm, Hinterbeinlänge 23-29 mm (Daten von 24 konservierten Exemplaren aus Cazapato und Ondores in der Hochebene von Junín und von 5 lebenden Tieren aus Ondores). Dorsale Färbung kurz nach der Metamorphose häufig uniform grün, das charakteristische Rückenmuster entwickelt sich erst im Laufe der nächsten Monate.

Kaulquappen: Körperlänge 8 mm und Schwanzlänge 14 mm bei Stadium 24 (GOSNER 1960), bis KL 32 mm und SL 56 mm bei Stadium 40 (Daten von 24 konservierten Tieren aus einer Pfütze in der Nähe der Laguna de Punrun); die vorstehenden Daten beziehen sich auf freischwimmende Kaulquappen, kleinere Kaulquappen werden noch im Marsupium transportiert. Färbung: dunkelbraun, ventral etwas heller. Die Metamorphosestadien sind häufig grünlich gefärbt. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 24 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 75-88 mm Gesamtlänge.

Taxonomischer Status

G. peruana galt seit der Erstbeschreibung als *Nototrema peruanum* durch BOULENGER (1900) als Spezies ohne Gliederung in Unterarten. VELLARD (1957) beschrieb drei Unterarten für die zentralperuanischen Anden: *G. p. peruana*, *G. p. dissimilis* und *G. p. junensis*. DUELLMAN & FRITTS (1972) sahen sich wegen der vergleichbar großen Variabilität innerhalb und zwischen verschiedenen Populationen nicht in der Lage, die vorgeschlagenen Unterarten anzuerkennen. Die Angaben zur Art diagnose von *G. peruana* beziehen sich ausschließlich auf Beutelfrösche aus der Hochebene von Junín.

Abb. 11. Beutelfrösche *Gastrotheca peruana* (Ondores, Hochebene von Junín) in Amplexus. Körperlängen: Männchen 43 mm, Weibchen 45 mm.

Marsupial frogs *Gastrotheca peruana* (Ondores, Plateau of Junín) in amplexus. Snout-vent-lengths: male 43 mm, female 45 mm.



Habitat

Der Beutelfrosch *G. peruana* ist eine terrestrische Art, die ebenso wie *G. marsupiata* weitgehend unabhängig von freiem Wasser ist. Das ursprüngliche Habitat dieser Frösche sind die feuchten Bereiche der Puna in 4 000-4 600 m Höhe, aber auch Täler (> 2 300 m Höhe) in der westlichen Kordilliere Nordperus (DUELLMAN & FRITTS 1972). In der Hochebene von Junín fand ich die Frösche auch in landwirtschaftlich genutzten Flächen (Sekundärhabitat). Als Tagesverstecke dienten dort feuchte Hohlräume unter Steinen oder im Wurzelwerk. Freischwimmende Kaulquappen befanden sich entweder in temporären Kleinstgewässern (Pfüten) oder in Bewässerungsgräben.

Lebenszyklus und Verhalten

Es ist nichts über die Biologie dieser Beutelfroschart bekannt.

Akustische Kommunikation

Eine gründliche Analyse des Rufverhaltens steht noch aus. Bislang konnte nur der Aggressionsruf bioakustisch untersucht werden (Abb. 12, 13). Dieser Ruf ähnelt in Struktur und Frequenz dem entsprechenden Ruf von *G. marsupiata* (Abb. 9). Dies wies ich auch im Verhaltenstest nach: *G.-peruana*-Männchen reagierten unter Laborbedingungen auf den Standortruf von *G. marsupiata* mit dem Aggressionsruf und umgekehrt. Der Aggressionsruf bestand entweder aus einer langen Note und 2-3 kurzen Noten oder aus 2-7 kurzen Noten. Aus dem Freiland

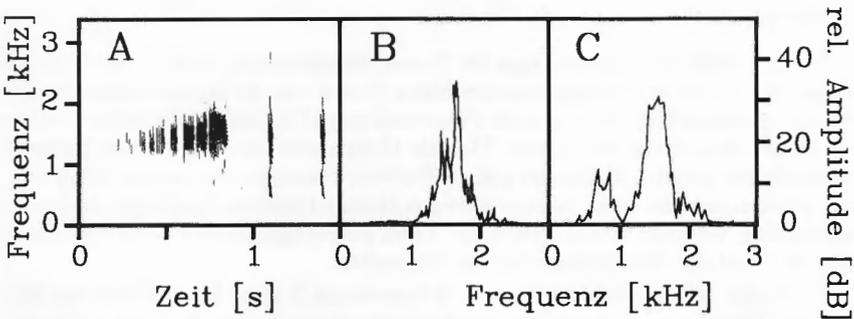


Abb. 12. Aggressionsruf I männlicher *Gastrotheca peruana* während der Fortpflanzungszeit (Ondores, Hochebene von Junín). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse der langen Note, (C) Frequenzanalyse der kurzen Noten. Tiergröße: unbekannt; Lufttemperatur: 16,5 °C.

Aggression call I of male *Gastrotheca peruana* during the reproductive period (Ondores, Plateau of Junín). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies of the long note, (C) analysis of frequencies of the short notes. Snout-vent-length: unknown; air temperature: 14.5 °C.

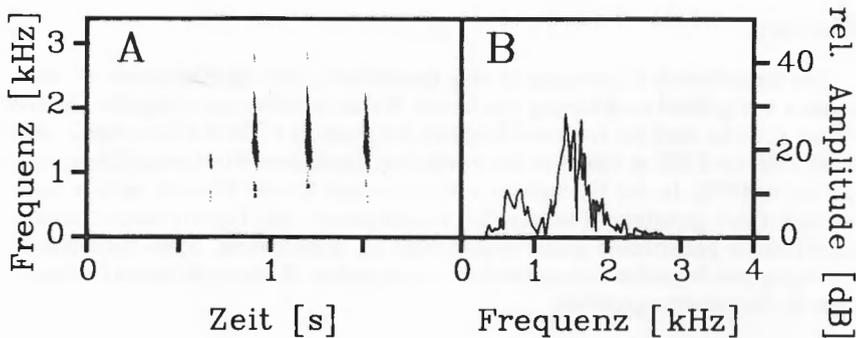


Abb. 13. Aggressionsruf II männlicher *Gastrotheca peruana* während der Fortpflanzungszeit (Ondores, Hochebene von Junín). (A) Sonagramm, (B) Frequenzanalyse. Tiergröße: unbekannt; Lufttemperatur: 16,5 °C.

Aggression call II of male *Gastrotheca peruana* during the reproductive period (Ondores, Plateau of Junín). (A) Sonagram, (B) analysis of frequencies. Snout-vent-length: unknown; air temperature: 14.5 °C.

sind keine syntopen Vorkommen dieser Arten bekannt, auch wenn sich die geographische Verbreitung beider Arten überlappt.

Literaturhinweise: BOULENGER 1900, DUELLMAN 1979, DUELLMAN & FRITTS 1972, FJELDSA 1983, SINSCH 1986, TOVAR 1973, VELLARD 1957

Batrachophrynus brachydactylus PETERS, 1873

Artdiagnose

Adulte (Abb. 14): Körperlänge 58-73 mm, Körpermasse 25-55 g, Hinterbeinlänge 79-116 mm bei beiden Geschlechtern (Daten von 13 konservierten Exemplaren aus einem Bach bei Cerro de Pasco und von 17 lebenden Tieren aus Ondores in der Hochebene von Junín). Dorsale Haut glatt ohne vorstehende Drüsen, dunkelbraun gefärbt, häufig mit gelben Flecken, Haut der Abdominalregion wenig gefaltet; ventrale Haut hell mit wenigen kleinen Flecken. Die Finger sind kurz und kräftig. Geschlechtsdimorphismus: kaum ausgeprägt, sichere Unterscheidung nur an Hand der Brunftschwielen der Männchen.

Juvenile: Körperlänge 34-63 mm, Körpermasse 2-24 g, Hinterbeinlänge 43-83 mm (Daten von 25 konservierten Exemplaren aus einem Bach bei Cerro de Pasco und von 2 lebenden Tieren aus Ondores in der Hochebene von Junín). Färbung wie bei den Adulten.

Kaulquappen (Abb. 15A): Körperlänge 11 mm und Schwanzlänge 19 mm bei Stadium 24 (GOSNER 1960), bis KL 35 mm und SL 54 mm bei Stadium 40, Gesamtmasse bis 9 g (Daten von 13 konservierten Tieren aus einem Bach bei Cerro de



Abb. 14. Weiblicher *Batrachophrynus brachydactylus* (Ondores, Hochebene von Junín). Körperlänge dieses Tieres: 96 mm. — Aufn. N. Wilbert.

Female *Batrachophrynus brachydactylus* (Ondores, Plateau of Junín). Snout-vent-length of this individual: 96 mm. — Photog. N. Wilbert.

Pasco und von 14 lebenden Tieren aus Ondores in der Hochebene von Junín). Färbung: uniform braun, ventral etwas heller. Charakteristisch für die Kaulquappen dieser Art ist das halbkreisförmige Schwanzende. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 30 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 65-87 mm Gesamtlänge.

Taxonomischer Status

PETERS (1873) schuf die Gattung *Batrachophrynus* für die zwei endemischen Froscharten *B. brachydactylus* und *B. macrostomus*. Die morphologischen Unterschiede zwischen den Gattungen *Batrachophrynus* und *Telmatobius* sind allerdings gering (LYNCH 1971), so daß zur Zeit unklar ist, ob eine eigene Gattung gerechtfertigt ist. LAURENT (1983) hingegen schlug auf Grund biometrischer Analysen vor, für *B. brachydactylus* eine neue Gattung *Lynchophrys* zu schaffen. Ich kann diesem Vorschlag nicht folgen, weil die biometrischen Daten eher für eine Platzierung der *Batrachophrynus*-Arten in die Gattung *Telmatobius* sprechen und auf Irrtümern wie „*Batrachophrynus*-Männchen besitzen keine Brunftschwienel“ (Seite 111) beruhen (vergl. Abb. 16B). Hinzu kommt, daß kürzlich eine neue *Telmatobius*-Art (*T. carillae*) aus dem benachbarten Departamento de Ancash, Perú, beschrieben wurde, deren morphologische Kennzeichen eine vermittelnde

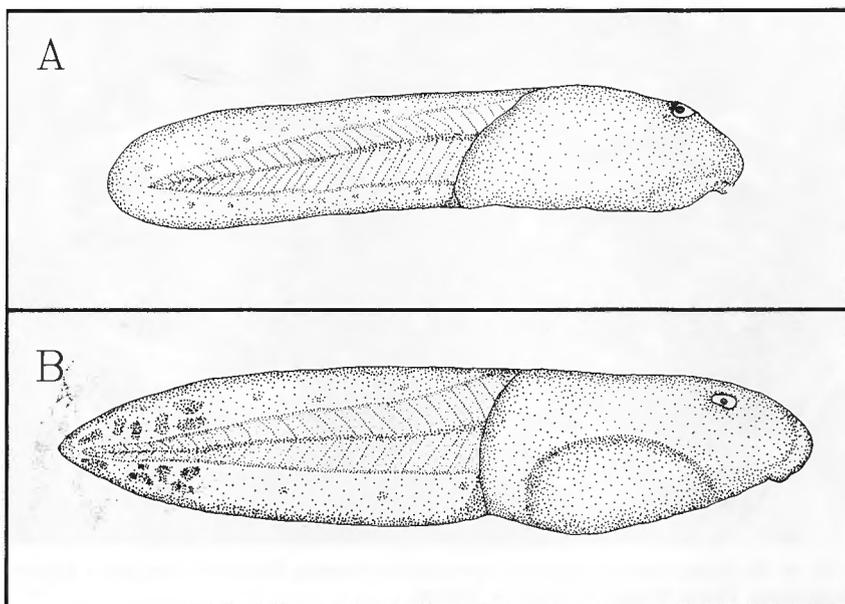


Abb. 15. Kaulquappen von (A) *Batrachophrynus brachydactylus* (Quebrada Halcon, Hochebene von Junín) 67 mm Gesamtlänge, und (B) *Telmatobius jelskii* (Rio Florida, Mantaro-Tal), 78 mm Gesamtlänge.

Tadpoles of (A) *Batrachophrynus brachydactylus* (Quebrada Halcon, Plateau of Junín) 67 mm total length, and of (B) *Telmatobius jelskii* (Rio Florida, Mantaro Valley) 78 mm total length.

Stellung zwischen beiden Gattungen nahelegen (MORALES 1988, SALAS-JARAMILLO 1989). Zur genaueren Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse sind weitere Untersuchungen mit Methoden der biochemischen Taxonomie notwendig.

Habitat und geographische Verbreitung

B. brachydactylus ist eine semi-aquatische Art, die hauptsächlich die Uferzone und die Stillwasserbereiche von Fließgewässern in 4 000-4 600 m Höhe besiedelt. Ich stellte folgende Ansprüche an das aquatische Habitat fest: die Gewässer dürfen weder durch Abwässer belastet sein noch sehr schnell fließen; die Uferböschungen müssen Erdbereiche bieten, die den Tieren das Eingraben während des Tages und während längerer Trockenperioden ermöglichen. Die Landaufenthalte der Tiere beschränkten sich auf die unmittelbare Umgebung des Ufers.

B. brachydactylus ist eine endemische Art der Bergflüsse in den Departamentos von Junín und Cerro de Pasco. Praktisch jedes geeignete Fließgewässer wird von einer Population bewohnt. Zusätzlich liegen vereinzelt Nachweise aus den Ufer-

bereichen von Seen vor, wahrscheinlich verdriftete Tiere aus Bächen, die in die Seen fließen: Lagunas Naticocha, Verdacocha (alle 4 400 m); Laguna Huaroncocha, Cajoncancha, Llanki (alle 4 600 m). Trotz ähnlicher Habitatansprüche und überlappender Vertikalverbreitung sind keine syntopen Vorkommen von *B. brachydactylus* und *Telmatobius jelskii* bekannt.

Lebenszyklus und Verhalten

Es liegen bislang keine wissenschaftlichen Untersuchungen vor. Sämtliche Information ist von anekdotenhafter Natur. Diese Angaben deuten daraufhin, daß der Lebenszyklus dieser Art demjenigen von *T. jelskii* ähnelt. Während der Regenzeit fand ich gleichzeitig Kaulquappen verschiedenster Entwicklungsstadien, was auf mehrfache Laichablage hindeutet. Adulte *B. brachydactylus* waren strikt nachtaktiv. In feuchten Nächten verließen sie gelegentlich die Bäche und suchten im Uferbereich nach Nahrung. Akustische Kommunikation scheint vorhanden zu sein (DE MACEDO 1950).

Literaturhinweise: CAMARENA 1953, DE MACEDO 1950, 1960, 1976, FJELDSA 1983, LAURENT 1983, LYNCH 1971, PETERS 1873 a, SINSCH 1986, TOVAR 1973, TSCHUDI 1845, VASQUEZ 1953, VELLARD 1951

Batrachophrynus macrostomus PETERS, 1873

Artdiagnose

Adulte (Abb. 16): Körperlänge 124-173 mm, Körpermasse 168-495 g, Hinterbeinlänge 180-258 mm bei beiden Geschlechtern (Daten von 24 konservierten Exemplaren aus Acolla im Mantaro-Tal und von 54 lebenden Tieren aus den Lagunas de Punrun und Trayadero); ein ausgestopftes Tier aus dem Juninsee (Besitzer: Francisco Tueros, Ondores) war jedoch wesentlich größer: Körperlänge 285 mm, Hinterbeinlänge 421 mm; Tiere dieser Größe sind nach Aussage der lokalen Fischer sehr selten. Dorsale Haut glatt ohne vorstehende Drüsen, dunkel braun gefärbt, teils mit dunklen Flecken, Haut der Abdominalregion stark gefaltet; ventrale Haut hell mit wenigen kleinen Flecken. Die Finger sind lang und dünn. Geschlechtsdimorphismus: kaum ausgeprägt, sichere Unterscheidung nur an Hand der Brunftschwienel der Männchen.

Juvenile: Körperlänge 74-114 mm, Körpermasse 38-90 g, Hinterbeinlänge 103-158 mm (Daten von 5 lebenden Tieren aus der Laguna Trayadero im Mantaro-Tal). Färbung wie bei den Adulten.

Kaulquappen: Körperlänge 23 mm und Schwanzlänge 27 mm bei Stadium 23 (GOSNER 1960) bis KL 83 mm und SL 98 mm und 92 g Gesamtmasse bei Stadium 40 (Daten von 26 konservierten Tieren und von 12 lebenden Tieren aus dem Juninsee). Färbung: dorsal und lateral schwarz, ventral weißlich bis creme-farben. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 60 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 143-181 mm Gesamtlänge.



Abb. 16. Männlicher *Batrachophrynus macrostomus* (Junín-See, Hochebene von Junín), (A) dorsale Ansicht, (B) ventrale Ansicht. Körperlänge: 142 mm, Hinterbeinlänge: 198 mm.

Male *Batrachophrynus macrostomus* (Lake Junín, Plateau of Junín), (A) dorsal view, (B) ventral view. Snout-vent-length: 142 mm, length of hind limb: 198 mm.

Taxonomischer Status

Siehe *Batrachophrynus brachydactylus*.

Habitat und geographische Verbreitung

B. macrostomus ist eine rein aquatische Art, die fast ausschließlich hochandine Bergseen mit Schilfgürteln bewohnt. Die bevorzugten Mikrohabitate dieser Frösche waren unterschiedlich nach Geschlecht und Entwicklungsstadium: Männchen und Kaulquappen bevorzugten die Flachwasserzonen des Schilfgürtels (Tiefe: 0,5-3 m), während die Weibchen sich überwiegend in den Freiwasserbereichen (Tiefe: 2-12 m) mit submersen Pflanzen aufhielten. Verdriftete Tiere überleben auch in den Stillwasserbereichen des Mantaro-Flusses, es ist aber zweifelhaft, ob sich dort stabile Populationen etablieren können.

Diese Froschart ist endemisch in den Seen der Departamentos Junín und Cerro de Pasco in der Höhenstufe 3 300-4 660 m. Nachweise liegen bisher aus folgenden

Seen vor: Laguna de Paca (3 300 m); Laguna Trayadero (3 400 m); Laguna Nahu-impuquio (3 500 m); Junín-See (4 100 m); Lagunas de Punrun, Capillacocha, Ullupan, Antacocha, Alcacocha (alle 4 300 m); Lagunas de Conococha, Pachacayo, Shallipay, Llacchamaray, Huarmipa Ispanan (alle 4 400 m); Laguna de Pucará (4 500 m); Lagunas de Huaroncocha, Llampki (4 600 m).

Ein Grund für die geringe Ausdehnung des Verbreitungsgebietes dürfte die rein aquatische Lebensweise dieser Art sein. Die Neubesiedlung von isolierten Seen kann nur durch passive Laichverfrachtung von Wasservögeln erfolgen. Wahrscheinlich könnten diese Frösche auch im wärmeren Wasser tiefer gelegener Seen überleben, denn im Aquarium überlebten zwei Versuchstiere auf Meereshöhe fünf Jahre lang Wassertemperaturen von durchschnittlich 20 °C (kurzzeitig bis zu 25 °C), also rund 10 °C wärmer als im natürlichen Biotop. Es ist allerdings unbekannt, ob sich die Tiere unter diesen Bedingungen auch fortpflanzen können. Dieser Aspekt sollte quantitativ vor Ort untersucht werden, da *B. macrostomus* von wirtschaftlicher Bedeutung ist. Wegen seiner Größe ist er eine wichtige Proteinquelle für die lokale Bevölkerung. Die Bejagung durch Froschjäger hat beispielsweise im Junínsee dazu geführt, daß gegenwärtig kaum noch Adulte mit einer Körperlänge über 150 mm gefangen werden.

Reproduktionsbiologie

B. macrostomus pflanzt sich während des ganzen Jahres fort, allerdings sind die meisten Tiere während der Regenzeit (Oktober-Februar) reproduktiv (TOVAR 1976). Innerhalb eines Fanges sind immer Tiere vertreten, die Gonaden mit verschiedenen Reifungsstadien von Geschlechtszellen besitzen (TOVAR 1976). Es ist nicht bekannt, ob akustische Kommunikation eine Rolle beim Fortpflanzungsverhalten spielt, wenn auch DE MACEDO (1950) von leisen Rufen berichtet. Fortpflanzungsbereite Tiere legen die Eier einzeln oder in kleinen Gruppen auf dem Boden des Flachwasserbereichs ab. Der Durchmesser der Eier beträgt 3-4 mm. Die Embryonalentwicklung dauert im Labor 12-15 Tage bei 8-10 °C (VASQUEZ 1953). Entsprechende Wassertemperaturen herrschen im Junínsee, auch wenn an der Wasseroberfläche kurzfristig bis zu 18,5 °C erreicht werden können (TOVAR 1976). Die Dauer der Larvalentwicklung im Freiland ist unbekannt. In Laborversuchen von VASQUEZ (1953) erreichten die Kaulquappen nach 10 Monaten 110-120 mm Gesamtlänge. Im Freiland werden die Kaulquappen jedoch bis zu 181 mm lang. Die Dauer der Juvenilphase sowie die Gesamtlebenserwartung im Freiland sind unbekannt. Unter Laborbedingungen wachsen juvenile Frösche sehr langsam, so daß zu vermuten ist, daß sie die Geschlechtsreife erst nach mehreren Jahren erreichen.

Trophische Beziehungen

Die folgenden Anmerkungen sind rein qualitativer Natur, jedoch wäre eine Quantifizierung der trophischen Beziehungen von *B. macrostomus* wünschenswert. Folgende Beutetiere wurden bei der Untersuchung von Mageninhalten

gefunden (DE MACEDO 1950, TOVAR 1973, 1976): Fische (*Orestias agassi*, *O. elegans*, *O. empyraeus*, *Pygidium oroyae*), Mollusca (*Tropicorbis canonicus*, *Taphius* spec., *Pisidium forbesii*, *Sphaerium* spec.), Insektenlarven, und kleine Krebse (*Hyalella* spec.). Da die Fische sich erheblich schneller bewegen als der Frosch, lauert er ihnen auf statt sie zu jagen. Natürliche Prädatoren der Frösche sind eine Vielzahl von Wasservögeln und der Mensch (FJELDSA 1983, TOVAR 1976). Außerdem sind die Tiere häufig durch Endoparasiten (Nemathelminthes) befallen: *Proteocephalus* spec., *Falcaustra* spec., *Gorgoderina* spec. sowie Acanthocephala (TOVAR 1976). Die Folgen für die befallenen Frösche sind nicht untersucht. Durch die Einführung von Regenbogenforellen (*Salmo gaideneri*) in viele Bergseen ist der Junínfrosch sowohl verstärkter Nahrungskonkurrenz ausgesetzt als auch mit einem zusätzlichen Räuber der Jugendstadien konfrontiert. Die Auswirkungen auf das Nahrungsnetz in den Seen sind nicht erforscht.

Literaturhinweise: AVILA 1953, CAMARENA 1953, DE MACEDO 1950, 1960, 1976, FJELDSA 1983, LYNCH 1971, PETERS 1873 a, b, RODRIGUEZ 1974, SINSCH 1986, TOVAR 1973, 1976, VASQUEZ 1953, VELLARD 1951, 1953

Pleurodema marmorata (DUMÉRIL & BIBRON, 1841)

Artdiagnose

Adulte (Abb. 17): Körperlänge 21-36 mm, Hinterbeinlänge 22-31 mm bei beiden Geschlechtern (Daten von 17 konservierten Exemplaren aus Carhuamayo in der Hochebene von Junín und von 41 lebenden Tieren aus Concepción, Mantarotal und Ondores, Hochebene von Junín). Dorsale Haut glatt ohne vorstehende Drüsen, Färbung sehr variabel von hellbraun über orange bis dunkelbraun, häufig mit dunkelbraunen Flecken oder Längsstreifen; ventrale Haut hell mit wenigen kleinen Flecken. Das Tympanum ist teilweise sichtbar. Geschlechtsdimorphismus: während der Paarungszeit sind die kehlständige Schallblase und die Brunftschwielen der Männchen dunkel gefärbt.



Abb. 17. Männliche *Pleurodema marmorata* (Concepción, Mantarotal). Körperlänge: 22 mm.

Male *Pleurodema marmorata* (Concepción, Mantarotal Valley). Snout-vent-length: 22 mm.

Juvenile: Körperlänge 11-19 mm, Hinterbeinlänge 11-20 mm (Daten von 7 konservierten Exemplaren und von 13 lebenden Tieren aus Jauja im Mantaro-Tal). Färbung wie bei den Adulten.

Kaulquappen: Körperlänge 7 mm und Schwanzlänge 7 mm bei Stadium 25 (GOSNER 1960), bis KL 13 mm und SL 22 mm bei Stadium 38 (Daten von 81 lebenden Tieren aus Jauja im Mantaro-Tal). Färbung: grau bis schwarz, ventral etwas heller und stellenweise goldfarben pigmentiert, daher keine Verwechslung mit entsprechend großen *B.-spinulosus*-Kaulquappen möglich. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 14 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 28-33 mm Gesamtlänge. Metamorphosestadien besitzen bereits die charakteristischen dorsalen Färbungsmuster der Juvenilen und Adulten.

Taxonomischer Status

DUMÉRIEL & BIBRON (1841) beschrieben diese Art als *Leiuperus marmoratus*. VELLARD (1960) schlug eine Gliederung in drei Unterarten vor: *P. m. marmorata*, *P. m. viridis* und *P. m. infusata*. Die Variation der Kennzeichen innerhalb einer Population ist jedoch häufig größer als die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen, weshalb die vorgeschlagenen Unterarten in der neueren Literatur nicht anerkannt werden (DUELLMAN & VELOSO 1977).

Habitat

P. marmorata ist eine terrestrische Art, die bevorzugt Gebiete mit hoher Bodenfeuchte oder Sümpfe bewohnt. Als Laichplätze dienten temporäre Pfützen. Die nachtaktiven Adulten verbrachten den Tag versteckt unter Steinen oder Baumstümpfen. Diese Art ist von Zentralperu über Zentralbolivien bis Nordostchile heimisch (DUELLMAN & VELOSO 1977). Die vertikale Verbreitung umfaßt die Höhenstufe 2 800-5 000 m (VELLARD 1960).

Lebenszyklus und Verhalten

Es gibt bisher keine detaillierten Untersuchungen an dieser kleinen Krötenart. Die spärlichen Informationen beruhen sämtlich auf Zufallsbeobachtungen. Die Amplexusposition war axillar. Eier wurden in kleinen Laichballen in seichtes Wasser abgelegt, sogar in wasserführende Ackerfurchen. Die Entwicklungsdauer der Larven ist unbekannt. Als Nahrung der Adulten dienten vor allem kleine Arthropoda und Annelida.

Akustische Kommunikation

Der etwa 340 ms dauernde Paarungsruf besteht aus einer Serie von frequenzmodulierten Einzelnoten im Bereich von 1 600-2 200 Hz (DUELLMAN & VELOSO 1977). Rufende Männchen sitzen immer am Ufer, während im Wasser treibende



Abb. 19. Männlicher *Telmatobius jelskii* (Huayucachi, Mantaro-Tal). Körperlänge: 49 mm.
Male *Telmatobius jelskii* (Huayucachi, Mantaro Valley). Snout-vent-length: 49 mm.

die dunkle Pigmentierung des letzten Schwanzdrittels. Im Unterschied zu den Kaulquappen von *B. brachydactylus* läuft der Schwanz bei *T. jelskii* spitz zu. Die Knospen der Hinterbeine sind ab 48 mm Gesamtlänge sichtbar, der Eintritt in die Metamorphose erfolgt bei 90-110 mm Gesamtlänge.

Taxonomischer Status

Die Erstbeschreibung erfolgte durch PETERS (1873). VELLARD (1955) beschrieb für die zentralperuanischen Anden vier Unterarten: *T. j. jelskii*, *T. j. walkeri*, *T. j. longitarsis* und *T. j. bufo*. Er merkte allerdings an, daß es zwischen den vorgeschlagenen Unterarten Serien von Zwischenstufen gibt. LYNCH (1971) nahm in seiner Revision der Familie Leptodactylidae wegen fehlenden Materials nicht dazu Stellung.

Im Mantaro-Tal fand ich vorwiegend den *T.-j.-jelskii*-Typ, aber in denselben Populationen kamen auch Tiere vor, die nach VELLARD als *T. j. bufo* klassifiziert werden müßten. Deshalb betrachte ich beim gegenwärtigen Stand des Wissens *T. jelskii* im Mantaro-Tal ähnlich wie *B. spinulosus* als eine phänotypisch sehr variable Art ohne Untergliederung in Subspezies. Auf Grund der Lebensweise (Bachbewohner) waren Einzelpopulationen weitgehend voneinander isoliert, so daß eine Klärung des taxonomischen Status von geographisch entfernten Populationen mittels biochemischer Methoden dringend angebracht wäre.

Habitat

T. jelskii ist eine semi-aquatische Art, die hauptsächlich in der Uferzone und den Stillwasserbereichen von Fließgewässern in 2 700-3 500 m Höhe vorkommt. Diese Frösche tolerierten selbst eine erhebliche Verschmutzung der Bäche durch häusliche Abwässer (Rio Florida), nicht aber hohe Fließgeschwindigkeiten. Adulte nutzten lockere Trockengebiete in den Uferböschungen als Tagesverstecke oder, während längerer Trockenperioden, als Ästivationsorte. Kaulquappen weideten bevorzugt auf dem Bachboden und waren nur bei stärkerer Strömung zwischen den Uferpflanzen zu finden.

Reproduktionsbiologie

T. jelskii pflanzte sich während des ganzen Jahres in ungefähr dreimonatigen Abständen fort (Abb. 20). Die Zahl der Fortpflanzungsperioden (Regenzeit: 3, Trockenzeit: 0-2) pro Jahr hing davon ab, ob und wie lange der bewohnte Bach während der Trockenzeit Wasser führte (SINSCH 1985). Die Laichtermine von Populationen in benachbarten Bächen lagen bis zu 6 Wochen auseinander. Männchen erzeugten im Aquarium leise Trillerlaute, deren sozialer Kontext unklar ist. Als Laichplätze dienten die Stillwasserzonen am Bachufer. Kleine Laichballen wurden zwischen den Wurzeln in unterspülten Ufern abgelegt. Die Dauer der Larvalentwicklung und der Metamorphoseerfolg hingen von der Jahreszeit ab: die ersten beiden Kaulquappengenerationen der Regenzeit benötigten 3-4 Monate bis zur Metamorphose, die dritte Generation bis zu 7 Monate, die vierte Generation (Trockenzeit!) ging meist durch Austrocknen des Baches vollständig verloren (Abb. 21). In der Größenverteilung der Kaulquappen innerhalb eines Fanges repräsentierten die einzelnen Maxima verschiedene Generationen. Das langsame Wachstum der Kaulquappen während der Trockenzeit legt die Interpretation nahe, daß die fallenden Wasserstände einen intraspezifischen Crowding-Effekt verursachen.

Verhalten außerhalb der Laichzeit

Adulte *T. jelskii* waren strikt nachtaktiv und verbrachten den Tag eingegraben in den Schlammablagerungen der Bäche. Besonders während nächtlicher Regenfälle verließen die adulten Frösche gelegentlich die Bäche zur Suche nach Nahrung.

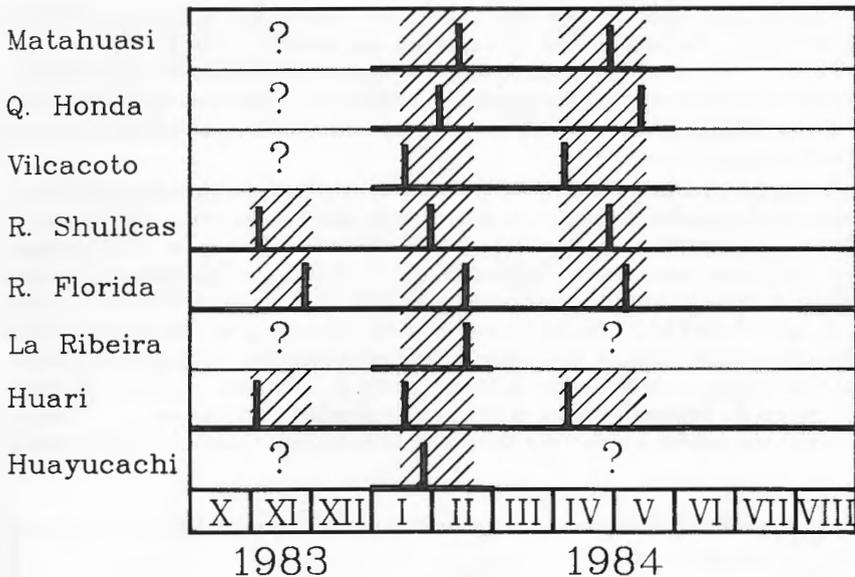


Abb. 20. Die Laichtermine von 8 *Telmatobius-jelskii*-Populationen in verschiedenen Bächen des Mantaro-Tales im Zeitraum Oktober 1983–August 1984. Schraffierte Bereiche: Dauer der Laichperioden. Breit unterstrichene Bereiche: Zeiträume, in denen die jeweilige Population untersucht wurde. ?: keine Untersuchung während dieser Laichperiode.

Dates of spawn deposition in 8 populations of *Telmatobius jelskii* inhabiting different streams of the Mantaro Valley during the period October 1983–August 1984. Hatched areas: duration of each breeding period. Broad horizontal lines: duration of each study period per population. ?: no data during this breeding period.

Der größere Anteil an Nahrung wurde jedoch im Wasser aufgenommen und bestand aus Insektenlarven und Kleinkrebsen (*Hyaella spec.*). Während der Trockenzeit führten kleinere Bäche mehrere Wochen kein Wasser. Diesen Zeitraum überstanden die Adulten und Juvenilen eingegraben im feuchten Schlamm des Bachbodens. Einzelheiten über dieses Ästivationsverhalten sind nicht bekannt.

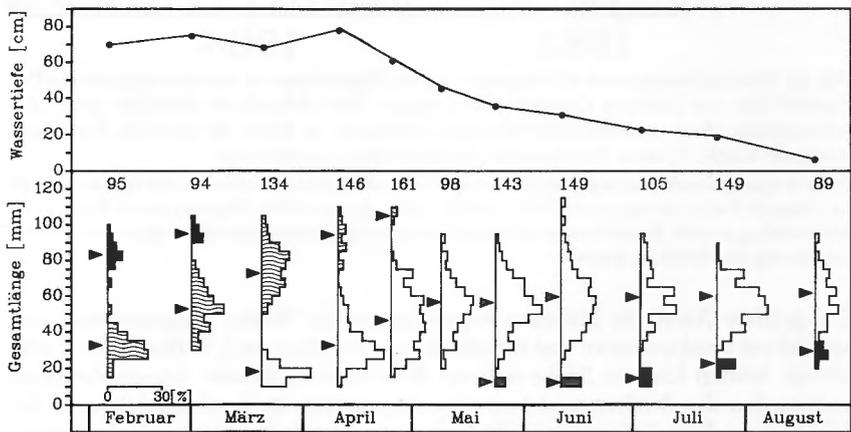
Literaturhinweise: FJELDSA 1983, LYNCH 1971, PETERS 1873 a, SINSCH 1985, 1986, TOVAR 1973, VELLARD 1955

Habitatpräferenzen von Froschlurchen in hochandinen Biotopen

Im Laufe der fünf Aufenthalte in den Hochanden habe ich für die sieben oben beschriebenen Arten Daten über ihre bevorzugten Habitate zusammengetragen, die die Kaulquappen und Adulten während der Regen- und der Trockenzeit bewohnen. Diese Daten benutze ich im folgenden, um die Aufgliederung der beiden Untersuchungsgebiete in Lebensräume für Froschlurche aufzuzeigen (Tab. 1, 2). Um ein quantitatives Maß der Ähnlichkeit zwischen den Larval- und

Adulthabitaten jeder Art zu erhalten, führte ich eine Clusteranalyse nach WARD (1963) durch. Sie basierte auf 27 Variablen, die mittels ja/nein Entscheidungen binär kodiert wurden. Das resultierende Kladogramm gliederte sich in drei Hauptgruppen, von denen die erste aquatische Habitate in stehenden Gewässern, die zweite aquatische Habitate in Fließgewässern und die dritte terrestrische Habitate zusammenfaßt (Abb. 22).

Die Biotopnutzung von *B. spinulosus*, *P. marmorata*, *G. marsupiata* und *G. peruana* in den Anden entspricht derjenigen vieler anderer Anuren im Flachland: in der aquatischen Habitatkomponente findet die Entwicklung der Kaulquappen statt und in der terrestrischen die Juvenil- und Adultphase. Dementsprechend sind diese vier Arten in zwei Hauptgruppen des Kladogramms vertreten. Es fällt jedoch auf, daß sich die Larvalhabitate dieser Arten stärker voneinander unterscheiden als die Habitate der Adulten. Die Entwicklung im Marsupium grenzt die *Gastrotheca*-Kaulquappen von den anderen beiden Arten ab, die unterschiedliche Höhenpräferenz die beiden *Gastrotheca*-Arten voneinander. *B. spinulosus* und *P. marmorata* unterscheiden sich in der Wahl ihrer Larvalhabitate nur durch die Nutzung



1984

Abb. 21. (Oben): Wasserführung des Rio Florida, Mantaro-Tal; (unten): Prozentuale Verteilung der Körperlängen von *T. jelskii*-Kaulquappen dieses Baches auf 5 mm Klassen. Die Zahlen über den Histogrammen geben die Gesamtzahl der vermessenen Kaulquappen an, die Basislinie den Meßzeitpunkt. Jede Kaulquappengeneration ist unterschiedlich markiert: 1. Regenzeitgeneration: schwarz; 2. Regenzeitgeneration: geringelt; 3. Regenzeitgeneration: weiß; 1. Trockenzeitgeneration: schwarz. Die Pfeilspitzen geben die mittlere Körperlänge jeder Generation an.

(Upper part): Depth of water in the Rio Florida, Mantaro Valley; (lower part): relative distribution of total lengths of *T. jelskii*-tadpoles upon 5 mm size classes. Number above the histograms give the total number of measured tadpoles, the basis line the date of sampling. Every generation of tadpoles is indicated by different symbols of histograms: 1. rainy season generation: black; 2. rainy season generation: hatched; 3. rainy season generation: white; 1. dry season generation: black. The arrow tips mark the mean tadpole length of each generation.

	BS	GM	GP	BB	BM	PM	TJ
Entwicklungstyp: rein aquatisch Theca + aquatisch	X	X	X	X	X	X	X
Höhe über NN: 3 300–3 600 m 4 000–4 300 m	X X	X	X	X	X X	X X	X
Gewässertyp: Fließgewässer Stillwasser langsam fließend schnell fließend Bewässerungsgräben Stehende Gewässer permanent temporär Fläche > 1 km ² Fläche 10 m ² –1 km ² Fläche < 10 m ²	(X) X X X X X	 X X X X	 X X X	 X X (X) X X	 X X (X) X X	 X	 X X X
Bodenstruktur: Lehm-/Sandboden Feinkies (Ø < 2 cm) Grobkies (Ø > 2 cm)	X X X	X	X	X X X	X X X	X	X X X
Vegetation: Schilfgürtel submerse Pflanzen überschwemmte Landpflanzen Keine	 X X	 X (X)	 X	 X	 X X X	 X X	 X X

Tabelle 1. Qualitative Beschreibung der Larvalhabitate im Mantaro-Tal und in der Hochebene von Junín. BS *Bufo spinulosus*, GM *Gastrotheca marsupiata*, GP *Gastrotheca peruana*, BB *Batrachophrymus brachydactylus*, BM *Batrachophrymus macrostomus*, PM *Pleurodema marmorata*, TJ *Telmatobius jelskii*.

Qualitative features of larval habitats in the Mantaro Valley and the Plateau of Junín.

	BS	GM	GP	BB	BM	PM	TJ
Lebensweise:							
aquatisch					X		
semi-aquatisch				X			X
terrestrisch	X	X	X			X	
Höhe über NN:							
3 300–3 600 m	X	X			X	X	X
4 000–4 300 m	X		X	X	X	X	
Aquatische Lebensräume:							
Fließgewässer							
Stillwasser				X	(X)		X
langsam fließend				X			X
schnell fließend				X			
Bewässerungsgräben							X
Stehende Gewässer							
permanent				(X)	X		
Schilfgürtel					X		
submerse Pflanzen				X	X		X
überschwemmte Land-							
pflanzen				X			
keine Vegetation							X
Terrestrische Lebensräume:							
Grassteppe (Puna)	X		X			X	
Mais-/Kartoffelfelder	X	X	X			X	
Ufernahe Sümpfe	(X)	(X)	X	X		X	X
Gebüsche/Bäume	(X)						
Felsen/Natursteinmauer	X	X	X			X	
Kies-/Sandufer	(X)	(X)					
Schilfinseln						X	

Tabelle 2. Qualitative Beschreibung der Adulthabitate im Mantaro-Tal und in der Hochebene von Junín. BS *Bufo spinulosus*, GM *Gastrotheca marsupiata*, GP *Gastrotheca peruana*, BB *Batrachophrynus brachydactylus*, BM *Batrachophrynus macrostomus*, PM *Pleurodema marmorata*, TJ *Telmatobius jelskii*.

Qualitative features of adult habitats in the Mantaro Valley and the Plateau of Junín.

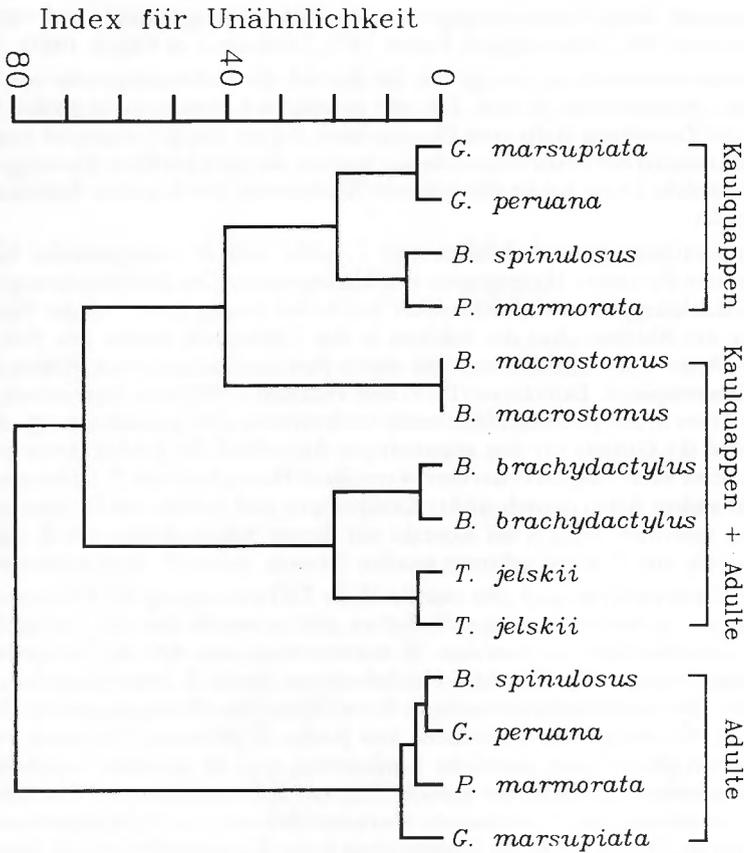


Abb. 22. Kladogramm der Ähnlichkeit von Larval- und Adulthabitaten. Die 27 in den Tabellen 1 und 2 beschriebenen Merkmale wurden zahlenmäßig kodiert und einer Clusteranalyse nach WARD (1963) unterworfen. Als Maß für die Unähnlichkeit dient der statistische Fehler, der durch die Zusammenfassung von Einzelwerten zu Gruppen entsteht.

Cladogram of similarity of larval and adult habitats. The 27 features listed in tables 1 and 2 were coded numerically and submitted to an analysis of clusters (WARD 1963). The abscissa shows the error caused by the condensation of single values to clusters.

selbst kleinster Pfützen durch die letztere Art. Die terrestrischen Habitatkomponenten der vier Arten sind dagegen kaum voneinander abgegrenzt. Die Koexistenz von jeweils drei Arten im gleichen Biotop deutet an, daß Unterschiede im Aktivitätsmuster, in der Nahrungspräferenz, und möglicherweise weiteren Faktoren vorhanden sind. Die *Gastrotheca*-Arten suchen hochwachsende Pflanzen nach Beute ab, während die beiden anderen Arten am Boden jagen. Völlig ungeklärt ist indes, weshalb die *Gastrotheca*-Arten nicht im selben Biotop nebeneinander

vorkommen, denn Verbreitungsgebiete überlappen geographisch und vertikal (DUELLMAN 1987, DUELLMAN & FRITTS 1972, DUELLMAN & HILLIS 1987).

B. macrostomus ist die einzige Art, bei der sich die Habitatansprüche von Larven und Adulten exakt decken. Die rein aquatische Lebensweise in großen Seen führt zur Zuordnung in die erste Hauptgruppe, jedoch deutlich abgesetzt von den Larvalhabitaten der zuvor besprochenen Spezies, die ausschließlich Kleinstgewässern besiedeln. Diese Art ist also keinerlei Konkurrenz durch andere Anurenarten ausgesetzt.

Die Kaulquappen und Adulten von *T. jelskii* und *B. brachydactylus* bilden gemeinsam die zweite Hauptgruppe des Kladogramms. Die Differenzierung zwischen Kaulquappen- und Adulthabitat beruht bei beiden Arten auf der Vergrößerung des Aktionsradius der Adulten in den Uferbereich hinein. Die Habitate beider Arten unterscheiden sich nur durch ihre unterschiedlichen Höhen über dem Meeresspiegel. DUELLMAN (1979) und VELLARD (1955) berichten jedoch, daß beide Arten in der gleichen Höhenstufe vorkommen, aber niemals syntop. Auch hier sind die Gründe für den gegenseitigen Ausschluß der beiden Arten unbekannt. Eine Rolle mag dabei das bereits erwähnte Hautsekret von *T. jelskii* spielen, das auf andere Arten toxisch wirkt: Kaulquappen und Adulte von *G. marsupiata* starben innerhalb von 2 h bei Kontakt mit diesem Sekret ebenso wie *B. macrostomus*, die mit *T. jelskii* gefüttert wurden (SINSCH, unveröff. Beobachtungen).

Die Clusteranalyse zeigt also eine deutliche Differenzierung der Habitatpräferenzen auf. In beiden Froschgesellschaften gibt es jeweils eine Art, die großflächige, stehende Gewässer bewohnt (*B. macrostomus*), eine Art, die Fließgewässer bewohnt (Mantaro-Tal: *T. jelskii*, Hochebene von Junín: *B. brachydactylus*), und eine Art, die eine teilweise terrestrische Entwicklung ihrer Kaulquappen hat (Mantaro-Tal: *G. marsupiata*, Hochebene von Junín: *G. peruana*). Zwischen diesen fünf Arten gibt es keine räumliche Konkurrenz, weil sie entweder verschiedene Habitate bevorzugen oder sehr ähnliche Habitate auf verschiedenen Höhenstufen. Bei *B. spinulosus* und *P. marmorata* überschneiden sich die Habitatspräferenzen weitgehend. Dennoch sind die Unterschiede in der Körpergröße und die Tendenz zur Bevorzugung kleinerer Laichgewässer, feuchterer Adulthabitats und größerer Höhen von *P. marmorata* sowie möglicherweise weitere unbekannte Faktoren ausreichend, um die räumliche Koexistenz beider Arten zu ermöglichen.

Anpassungen an hochandine Habitate

Morphologische Besonderheiten bei *B. brachydactylus*, *B. macrostomus*, *G. marsupiata* und *G. peruana* können als Anpassungen an den Lebensraum Hochgebirge interpretiert werden. Beide Arten der Gattung *Batrachophrynus* besitzen recht kleine Lungenvolumina in Relation zu ihrer Körpergröße (DE MACEDO 1950, 1976). Ein großer Teil des Gasaustausches läuft durch die stark durchblutete Haut ab ebenso wie bei *Telmatobius culeus* (HUTCHISON et al. 1976, DE MACEDO 1960, 1976) und *T. marmoratus*, *T. halli*, *T. pefauri* und *T. peruvianus* (RUIZ et al. 1983). Die Hautfalten (Oberflächenvergrößerung!) im Abdomi-

nalbereich sind funktionell als Kiemen anzusehen. Die Sauerstoffversorgung reicht aus, um den Tieren lange, möglicherweise unbegrenzte Unterwasseraufenthalte ohne Auftauchen zu ermöglichen. Der Vorteil von Hautatmung gegenüber Lungenatmung bei diesen aquatischen Fröschen ist offensichtlich: Lungenatmung erfordert einen etwa 39%igen Anstieg des Energieverbrauchs allein für die Bewegungen, die zum Auftauchen notwendig sind (HUTCHISON et al. 1976), während die Aufnahme von gelösten Sauerstoff per Diffusion gekoppelt mit großen Erythrozytenzahlen keinen Energieaufwand erfordert. Zusätzlich erhöht das Auftauchen die Wahrscheinlichkeit, Prädatoren wie Wasservögeln zum Opfer zu fallen.

Die Entwicklung der Eier in der dorsalen Hauttasche der weiblichen *Gastrotheca* verkürzt die aquatische Phase der Larvalentwicklung erheblich. Bei der sympatrischen Art *G. gristwoldi* findet sogar die gesamte Entwicklung einschließlich Metamorphose im Marsupium statt (DUELLMAN & FRITTS 1972). Larvalentwicklung im Marsupium erleichtert also die Besiedlung arider und kalter Lebensräume, denn die sonst übliche Abhängigkeit der Fortpflanzung von Wasserkörpern wird reduziert. Außerdem sind die Kaulquappen dadurch in einem hohen Maße vor interspezifischer Nahrungskonkurrenz geschützt.

Ethologische Anpassungen an die Höhe sind bei *B. spinulosus* und *G. marsupiata* nachgewiesen. Von den betrachteten Arten ist nur die Andenkröte auch tagsüber aktiv. Diese Kröten vermeiden nicht wie die anderen Arten die intensive Sonneneinstrahlung, sondern nutzen sie im Rahmen ihres thermoregulatorischen Verhaltens (SINSCH 1989b). Ähnliches Verhalten bei *Bufo boreas* beschleunigt die Verdauungsgeschwindigkeit (CAREY 1978).

Das Rufverhalten von *G. marsupiata* ist auf tagesperiodische Temperaturschwankungen abgestimmt, die charakteristisch für jede Höhenstufe in den Anden variieren (SINSCH 1988c). Beutelfrösche aus dem Mantaro-Tal erzeugen nur dann die Anzahl und zeitliche Sequenz von Standort-, Aggressions- und Werberuf wie in ihrem Habitat, wenn die Lufttemperatur zwischen 7 °C in der Nacht und 20 °C am Tag schwankt. Dieser Tagesgang der Lufttemperatur ist typisch für die Fortpflanzungszeit in diesem Tal. Höhere Nachttemperaturen steigern das Aggressionsverhalten abnorm, während bei niedrigeren Tagestemperaturen kein Territorialverhalten auftritt. In einer anderen Höhe wären Tiere dieser Population wegen des gestörten Rufverhaltens nicht in der Lage, sich fortzupflanzen.

Physiologische Anpassungen sind bislang bei diesen Arten nicht untersucht worden, aber Arbeiten an anderen *Telmatobius*-Arten zeigen, daß die Atmungsphysiologie sowie die Blutzusammensetzung auf die Hypoxie in großer Höhe abgestimmt sind (HUTCHISON 1982, HUTCHISON et al. 1976, RUIZ et al. 1983).

Schlußbemerkungen

Die Zusammenstellung der bekannten Daten über die sieben Arten zweier hochandiner Froschgesellschaften zeigt deutlich, wie gering unser Wissen ist. Das beginnt bei der ungeklärten taxonomischen Einordnung vieler Populationen. Lediglich für die Gattung *Gastrotheca* liegen neuere taxonomische Revisionen vor,

die auf den Befunden morphologischer, ethologischer, immunologischer und enzymatischer Methoden beruhen (DUELLMAN & HILLIS 1987). Die geographische Isolation von Populationen in benachbarten Tälern erschwert die Klassifikation enorm, wobei die Beschreibung zahlreicher, aber zweifelhafter Unterarten (vergl. VELLARD 1951-1960) sicher keine Lösung ist. Die physiologische Ökologie und das saisonale Verhalten der meisten Arten sind ebenfalls völlig unzureichend untersucht worden. Die Untersuchung der Hochanden ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt ein vernachlässigtes Gebiet der Herpetologie. Wie das Ökosystem Urwald sind jedoch auch die Anden in ansteigendem Maße Umgestaltung und Zerstörung durch menschliche Aktivitäten ausgesetzt. Noch sind weite Bereiche der Anden von den ursprünglichen Pflanzen- und Tiergesellschaften besiedelt. Deshalb sollte die Chance nicht vertan werden, die einzigartige Herpetofauna dieses Ökosystems zu erforschen.

Danksagung

Dem Peruanischen Landwirtschaftsministerium gebührt Dank für die Genehmigung der experimentellen Freilanduntersuchungen an *B. spinulosus* und *G. marsupinata* in den Jahren 1986 und 1988 (Genehmigungen Nr. 11-86-AG-DGFF-DRFF-SDFF und 044-87-AG-DGFF-DRFF-SDFF), sowie für die Erlaubnis des Exportes von beiden *Gastrotheca*-Arten (Nr. 92-AG-DGFF-DC und 37-AG-DGFF-DC). Die Regionalzentrale des peruanischen Fischereiministeriums stellte logistische Unterstützung zur Verfügung. Herr FLORES und Frau MONTENEGRO erlaubten die Durchführung von Versuchen auf ihren Grundstücken im Mantaro-Tal. Bei der Feldarbeit halfen FERNANDO und VERONICA CANALES, ARTURO MERINO, VICTOR RAEZ, ANTONIO SALAS, LUZ SINSCH und FRANCISCO TUEROS. Dra. NELLY CARILLO ermöglichte freundlicherweise Vergleichsuntersuchungen mit dem Sammlungsmaterial des Naturhistorischen Museums „Javier Prado“ in Lima. Für die bioakustische Analyse der Rufe danke ich Dr. GERHARD JOERMANN und Dipl.-Biol. WERNER SCHNEICHEL. Die Zeichenkünste von BARBARA BAUCH ermöglichten Abbildung 15. Dr. NAHED SHERIF stellte noch unveröffentlichte Daten über die Taxonomie der Gattung *Bufo* zur Verfügung. Dipl.-Biol. URSEL FRIEDERICH und Dr. ANDREAS SCHLÜTER kommentierten eine vorhergehende Fassung dieser Arbeit. Zur Finanzierung der Forschungsaufenthalte trugen das Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen und die Universität Bonn bei.

Zusammenfassung

Die Froschgesellschaften von zwei interandinen Hochtälern (Mantaro-Tal, 3 200-3 400 m; Hochebene von Junín, 4 000-4 300 m) im Departamento de Junín, Perú, werden beschrieben. Diese beiden Täler werden von sieben Anurenarten bewohnt: *Bufo spinulosus*, *Gastrotheca marsupinata*, *Gastrotheca peruana*, *Batrachophrynus brachydactylus*, *Batrachophrynus macrostomus*, *Pleurodema marmorata* und *Telmatobius jelskii*. Für jede Art werden die Kennzeichen zur Bestimmung von Adulten, Juvenilen und Kaulquappen, der taxonomische Status und die Habitatansprüche dargestellt. Die präsentierten Daten beruhen auf den Felduntersuchungen während fünf Aufenthalten zwischen 1979 und 1988 mit insgesamt einjähriger Dauer sowie auf ergänzenden Befunden aus unveröffentlichten Berichten und Examensarbeiten peruanischer Universitäten. Weitere Untersuchungsschwerpunkte waren bei der Andenkröte *Bufo spinulosus* die Orientierung zum Laichplatz, Thermoregulation und akustische Kommunikation. Bei dem Beutelfrosch *Gastrotheca marsupinata* stand das Territorialverhalten während der Reproduktionsperiode im Vordergrund. Das jahreszeitliche Fortpflanzungsverhalten und die Larvalentwicklung wurde beim bachbewohnenden *Telmatobius jelskii* untersucht. Die Ernährungs- und Reproduktionsbiologie des rein aquatischen Riesenfrosches *Batrachophrynus macrostomus* wurde wegen seiner

wirtschaftlichen Bedeutung teilweise untersucht. Hingegen ist außer der Verbreitung praktisch nichts über *Gastrotheca peruana*, *Batrachophrynus brachydactylus* und *Pleurodema marmorata* bekannt. Abschließend werden die unterschiedlichen Habitatpräferenzen jeder Art sowie die speziellen Anpassungen an das Leben in großer Höhe diskutiert.

Resumen

Las comunidades de anfibios de dos valles interandinos (Valle del Mantaro, 3 200-3 400 m; Altiplanicie de Junín, 4 000-4 100 m) han sido estudiados en el Departamento de Junín, Perú. Siete especies de anuros habitan en éstos valles: *Bufo spinulosus*, *Gastrotheca marsupiata*, *Gastrotheca peruana*, *Batrachophrynus brachydactylus*, *Batrachophrynus macrostomus*, *Pleurodema marmorata* y *Telmatobius jelskii*. Se describen los caracteres principales para la identificación de adultos, juveniles y renacuajos, la taxonomía y la hábitat preferida de cada especie. Los resultados presentados se basan en investigaciones de campo durante cinco estadios entre 1979 y 1988. Se completa los datos con resultados de tesis peruanas y de informes técnicos los que nunca han sido publicados. Este trabajo ofrece también informaciones sobre la ecología fisiológica y el comportamiento de estas especies: el sapo andino *Bufo spinulosus*: la orientación hacia sus lugares de reproducción, la regulación térmica y la comunicación acústica; *Gastrotheca marsupiata*: comportamiento territorial durante la época de reproducción; *Telmatobius jelskii*: biología de reproducción y el desarrollo de los renacuajos; la rana de Junín *Batrachophrynus macrostomus*: nutrición. En cambio no se sabe nada sobre *Gastrotheca peruana*, *Batrachophrynus brachydactylus* y *Pleurodema marmorata* a pesar de su distribución geográfica. La parte final es dedicada a la discusión de las preferencias de hábitat de cada especie y sus adaptaciones a la vida en grandes alturas.

Schriften

- AICHINGER, M. (1985): Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes: eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguana (Peru). — Unveröff. Dissertation, Universität Wien, 68 S.
- AVILA RAMON, M. N. (1953): Biometria de *Batrachophrynus macrostomus*. — Unveröff. Examensarbeit, Universität San Marcos, Lima, 56 S.
- BOULENGER, G. A. (1900): Descriptions of new batrachians and reptiles collected by Mr. P. O. Simons in Peru. — Ann. Mag. Nat. Hist. 6: 181-186.
- CAMARENA, E. (1953): Consideraciones sobre la morfología de *Batrachophrynus macrostomus*. — Unveröff. Examensarbeit, Universität San Marcos, Lima, 34 S.
- CAREY, C. (1978): Factors affecting body temperatures of toads. — Oecologia, Berlin, 35: 197-219.
- CEI, J. M. (1972): *Bufo* of South America. — In: (ed. W. F. BLAIR): Evolution in the genus *Bufo*. — Univ. Texas Press: 80-92.
- CRUMP, M. L. (1971): Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. — Occ. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, 3: 1-62.
- DE MACEDO, H. (1950): Anotaciones para el conocimiento zoológico del género *Batrachophrynus* (Amphibia: Salientia). — Unveröff. Examensarbeit, Universität San Marcos, Lima, 27 S.
- (1960): Vergleichende Untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius*. — Z. wiss. Zool. 163: 355-396.
- (1976): Aspectos ecomorfológicos de los aparatos respiratorios y circulatorios en anfibios andinos. — Unveröff. Dissertation, Universität San Marcos, Lima, 51 S.
- DOUROJEANNI, M., HOFMANN, R., GARCIA, R., MALLEAUX, J. & A. TOVAR (1968): Observaciones preliminares para el Manejo de las Aves Acuáticas del Lago Junín, Peru. — Revista Forestal del Peru, Lima, 2: 3-52.

- DUCELLMAN, W. E. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in amazonian Ecuador. — Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **65**: 1-352.
- (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. — In: (ed. W. E. DUCELLMAN): The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. — Monograph Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **7**: 371-460.
- (1987): Two new species of marsupial frogs (Anura: Hylidae) from Peru. — *Copeia*, Washington, **1987**: 903-909.
- DUCELLMAN, W. E. & T. H. FRITTS (1972): A taxonomic review of the southern andean marsupial frogs (Hylidae: Gastrotheca). — Occ. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **9**: 1-37.
- DUCELLMAN, W. E. & D. M. HILLIS (1987): Marsupial frogs (Anura: Hylidae: *Gastrotheca*) of the Ecuadorian andes: resolution of taxonomic problems and phylogenetic relationships. — *Herpetologica* **43**: 141-172.
- DUCELLMAN, W. E. & A. VELOSO (1977): Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographic model. — Occ. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **64**: 1-46.
- DUCELLMAN, W. E., MAXSON, L. & C. A. JESIOLOWSKI (1988): Evolution of the marsupial frogs (Hylidae: Hemiphractinae): immunological evidence. — *Copeia*, Washington, **1988**: 527-542.
- DUMÉRIL, A. M. C. & BIBRON, G. (1841): *Erpetologie generale*. — Paris, Roret, Vol. **8**, 792 S.
- FJELDSA, J. (1981): Comparative ecology of peruvian grebes — a study of the mechanisms of evolution of ecological isolation. — *Vidensk. Meddr dansk natur. Foren.*, Copenhagen, **143**: 125-249.
- (1983): Vertebrates of the Junín area, central Peru. — *Steenstrupia*, Copenhagen, **8**: 285-298.
- FROST, D. R. (1985): *Amphibian species of the world — A taxonomic and geographical reference*. — Allen Press, Inc., and The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — *Herpetologica* **16**: 183-190.
- GOUSSARD, J. J. de (1987): Diagnostico ecologico de un valle interandino (Paca, Perú). — Unveröff. Bericht, Ministerio de Pesqueria, Huancayo, 145 S.
- HARRIS, M. P. (1981): The waterbirds of Lake Junín, central Peru. — *Wildfowl* **32**: 137-145.
- HUTCHISON, V. H. (1982): Physiological ecology of the telmatobiid frogs of the lake Titicaca. — *Nat. Geogr. Soc. Res. Reports* **14**: 357-361.
- HUTCHISON, V. H., HAINES, H. & C. ENGBRETSON (1976): Aquatic life at high altitude: respiratory adaptations in the lake Titicaca frog, *Telmatobius culensis*. — *Respiration Physiol.* **27**: 115-129.
- JORGENSEN, C. B., SHAKUNTALA, K. & S. VIJAYAKUMAR (1986): Body size, reproduction and growth in a tropical toad, *Bufo melanostictus*, with a comparison of ovarian cycles in tropical and temperate zone anurans. — *Oikos* **46**: 379-389.
- LAURENT, R. F. (1983): Heterogeneidad del genero *Batrachophrymus* PETERS (Leptodactylidae). — *Acta Zool. Lilloana XXXVII*: 107-113.
- LYNCH, J. D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, zoogeography of leptodactylid frogs. — Misc. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **53**: 1-238.
- (1979): The amphibians of the lowland tropical forests. — In: (ed. W. E. DUCELLMAN): The south american herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. — Monograph Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **7**: 189-216.
- MARTIN, R. F. (1972): Evidence from osteology. — In: (ed. W. F. BLAIR): *Evolution in the genus Bufo*. — Univ. Texas Press: 80-92.

- MARTIN, W. F. (1972): Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. — In: (ed. W. F. BLAIR): Evolution in the genus *Bufo*. — Univ. Texas Press: 80-92.
- MORALES, V. R. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Peru. — *Revta bras. Zool.* 5: 603-608.
- PEARSON, O. P. & D. F. BRADFORD (1976): Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. — *Copeia*, Washington, 1976: 155-170.
- PEFAUR, J. E. & W. E. DUELLMAN (1980): Community structure in high Andean herpetofaunas. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 83: 45-65.
- PEFAUR, J. E., NUNEZ, A., LOPEZ, E. & J. DAVILA (1978): Distribucion y clasificacion de los anfibios del Departamento de Arequipa. — *Bull.-Inst. Fr.-Et. And.*, Lima, 8: 119-127.
- PETERS, W. (1873 a): Über neue oder weniger bekannte Gattungen und Arten von Batrachiern. — *Mber. königl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 411-418.
- (1873 b): Über die von Dr. J. J. v. Tschudi beschriebenen Batrachier aus Peru. — *Mber. königl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 622-624.
- READING, C. J. (1988): Growth and age at sexual maturity in common toads (*Bufo bufo*) from two sites in Southern England. — *Amphibia-Reptilia*, Leiden, 9: 277-288.
- RODRIGUEZ, H. (1974): Experimentos sobre la adaptacion, crianza y procesamiento de la „Rana de Junín“. — Unveröff. Examensarbeit, Universität Agraria La Molina, Lima, 32 S.
- RUIZ, G., ROSENMANN, M. & A. VELOSO (1983): Respiratory and hematological adaptations to high altitude in telmatobius frogs from the Chilean Andes. — *Comp. Biochem. Physiol.* 75 A: 109-113.
- SALAS JARAMILLO, A. W. (1989): Ecología y conducta del *Telmatobius carrillae* Morales 1988. — Unveröffent. Diplom-Arbeit, Universität Ricardo Palma, Lima, 26 S.
- SCHLÜTER, A. (1984): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. — Unveröffent. Dissertation, Universität Hamburg, 298 S.
- SINSCH, U. (1985): Die Reproduktionsbiologie eines bachbewohnenden Frosches, *Telmatobius jelskii*, in einem Andenhochtal Zentralperus. — *Verh. Deut. Zool. Ges. Wien* 1985: 265.
- (1986): Anfíbios de la sierra central del Peru — Una clave de identificacion para adultos y larvas. — *Boletín de Lima* 45: 23-33.
- (1988 a): El sapo andino *Bufo spinulosus*: analisis preliminar de su orientacion hacia sus lugares de reproduccion. — *Boletín de Lima* 57: 83-91.
- (1988 b): Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. — *Oecologia*, Berlin, 76: 399-407.
- (1988 c): Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die diurnale Rufaktivität des Beutelfrosches, *Gastrotheca marsupiata*. — *Verh. Deut. Zool. Ges. Bielefeld* 81: 263-264.
- (1989): Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. — *Oecologia*, Berlin, 80: 32-38.
- (1990): The orientation behaviour of three toad species (genus *Bufo*) displaced from the breeding site. — In: (ed. W. HANKE): *Biology and Physiology of Amphibians*. — *Fortschritte der Zoologie* 38, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York, 75-83.
- SINSCH, U. & G. JOERMANN (1989): Vocalization and mating behaviour of the marsupial frog, *Gastrotheca marsupiata* (Dumeril and Bibron, 1841) (Amphibia: Hylidae). — *Copeia*, Washington, 1989: 750-755.
- TOVAR, A. (1973): Peces, anfibios, reptiles de la sierra central del Perú. — Lima, El Serrano 281: 7 S.
- (1976): Estudio bioecologico de ranas del lago de Junín y ensayo experimental de su crianza. — Unveröff. Bericht im Auftrag der Universität San Marcos und des Fischerei-Ministeriums, Lima, 47 S.

- TOVAR, A. & M. RIOS (1981): Avifauna de importancia economica del Lago de Junín situacion actual. — 1. Teil: Boletín de Lima 16: 161-170; 2. Teil: Boletín de Lima 19: 81-88.
- TSCHUDI, J. J. von (1845): Untersuchungen über die Fauna Peruana, Herpetologie. — St. Gallen (Scheitlin & Zollikofer): 64-80.
- VASQUEZ, A. I. (1953): La rana comestible de la Sierra central del Perú (*Batrachophrynus macrostomus*) Peters, 1873. — Unveröff. Bericht im Auftrag des Landwirtschaftsministeriums, Junín, 17 S.
- VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 1: 89 S.
- (1952): Adaptation des batraciens à la vie à grande hauteur dans les Andes. — Bull. Soc. Zool. Fr., Paris, 77: 169-187.
- (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *Marmoratus* y formas afines. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 2: 53 S.
- (1955): Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 4: 28 S.
- (1957): Estudios sobre batracios andinos. IV. El genero *Gastrotheca*. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 5: 47 S.
- (1959): Estudios sobre batracios andinos. V. El genero *Bufo*. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 8: 48 S.
- (1960): Estudios sobre batracios andinos. VII. El genero *Pleurodema* en los andes peruanos. — Mem. Mus. Hist. nat. „Javier Prado“, Lima, 11: 12 S.
- WARD, J. H. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. — J. Am. Statistic. Assoc. 58: 236-244.
- WIEGMANN, A. F. A. (1835): Beiträge zur Zoologie gesammelt auf einer Reise um die Erde, von Dr. F. J. F. Meyen, M d. A. d. N. Siebente Abhandlung. Amphibien. — Nova Acta Acad. Leopoldina Carol. 17: 183-268.

Eingangsdatum: 13. Juni 1989

Verfasser: Dr. ULRICH SINSCH, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1