

Besiedlungsgeschichte der kolumbianischen Ostanden durch Anuren: Hinweise aus naturgeschichtlichen Daten von *Hyla labialis**

HORST LÜDDECKE

Abstract

Colonization of the eastern Andes of Colombia by anurans: Evidence from natural history data of Hyla labialis.

Compared to the lowlands, few frog species inhabit neotropical high mountains. In the eastern chain of the Colombian Andes beyond an altitude of 3000 m, representatives of only four frog families are present; one of them is the treefrog *Hyla labialis*. The depauperate high Andean fauna is commonly associated with the harsh climate of this biotope and the young age of the mountains. Using *H. labialis*, an attempt is made to contribute to the knowledge of the history of colonization of the eastern Andes by anurans. For that purpose, morphological and eco-physiological data from three populations living at 2000, 2600, and 3500 m altitude are considered. A comparison shows that body size of individuals is positively correlated to altitude. All populations have broad physiological temperature tolerances and similar temperature preferences, but react differently to temperature fluctuations, leading to populational differences in energy expenditure, growth, and development due to altitudinally distinct habitat temperatures. Ecological characteristics, such as breeding season and longevity, are also highly variable. The actual distribution of the species probably is the result of the upward transport during the Andean uplift, as well as of active invasion of lower or higher altitudes during glacials or interglacials. Several climate-related vertical displacements of the populations led to diverging trends among the colonizers, which can be interpreted as temperature effects on morphophysiological characteristics of the animals. In the high mountains, body size increased and the specific metabolic rate decreased under the influence of cold. The lower rates of development and reproduction were compensated by increased longevity and larger egg clutches of highland frogs. Frogs displaced to lower altitudes, under the influence of the warmer climate became smaller and suffered a higher specific metabolic rate. This led to a reduced clutch size and a shorter life span but to high rates of development and reproduction.

Key words: Anura: Hylidae: *Hyla labialis*; tropical high mountains; colonization history; body size; temperature biology; oxygen consumption; reproductive cost.

Zusammenfassung

Im Vergleich zum Tiefland sind die neotropischen Hochgebirge arm an Fröschen. In der Ostandenkette Kolumbiens leben oberhalb von 3000 m nur Vertreter von vier Froschfamilien mit jeweils wenigen Arten: eine davon ist der Laubfrosch *Hyla labialis*. Die Artenarmut im Andenhochland wird gewöhnlich mit der klimatischen Unwirtlichkeit dieses Lebensraums und dem jungen Alter des Gebirges in Beziehung gesetzt. An Hand von *H. labialis* soll ein Versuch unternommen werden, zur Kenntnis der Besiedlungsgeschichte der Anden durch Anuren beizutragen. Dazu wird auf morphologische und öko-physiologische Daten von drei Populationen zurückgegriffen, die auf Höhen von 2000, 2600 und 3500 m leben. Ein Vergleich ergibt, daß die Körpergröße der Tiere direkt mit der jeweiligen Höhenlage des Lebensraums in Beziehung steht. Alle Populationen weisen breite physio-

* Ein Beitrag aus der DGHT-AG Anuren

logische Temperatortoleranzen auf und haben ähnliche Vorzugstemperaturen, sprechen aber in unterschiedlicher Weise auf Temperaturschwankungen an, so daß gemäß höhenbedingter Umgebungstemperatur große Populationsunterschiede in Energiehaushalt, Wachstum und Entwicklung auftreten. Ökologische Merkmale, wie Laichzeit und Lebensalter, haben ebenfalls weite Spannen. Die heutige Verbreitung der Art ist vermutlich das Ergebnis sowohl eines passiven Emporhebens beim Entstehen der Anden als auch eines aktiven Eindringens in tiefere oder höhere Gebirgslagen während der Eiszeiten oder Zwischeniszeiten. Bei wiederholten, klimabedingten vertikalen Verschiebungen der Populationen traten unter den Besiedlern abweichende Tendenzen auf, die sich jeweils als Temperaturauswirkungen auf die morpho-physiologischen Merkmale der Tiere erklären lassen. Im Hochgebirge nahm unter Kälteeinfluß die Körpergröße zu und der spezifische Energieverbrauch ab. Die geringen Entwicklungs- und Fortpflanzungsraten wurden durch ein hohes Lebensalter und hohe Eizahl pro Laichabgabe ausgeglichen. Die in untere Gebirgslagen verdrängten Frösche blieben unter Wärmeeinfluß kleiner und ihr spezifischer Energieverbrauch nahm zu. Dies führte zu einer verringerten Laichgröße und kürzerer Lebensdauer, aber hohen Entwicklungs- und Fortpflanzungsraten.

Schlagwörter: Anura: Hylidae: *Hyla labialis*; tropische Hochgebirge; Besiedlungsgeschichte; Körpergröße; Temperaturbiologie; Sauerstoffverbrauch; Fortpflanzungsaufwand.

Resumen

Historia de la colonización de los Andes Orientales de Colombia por anuros: Evidencia en datos de la historia natural de Hyla labialis.

En comparación con las tierras bajas, pocas ranas viven en las altas montañas neotropicales. En la Cordillera Oriental de Colombia y por encima de los 3000 m solamente hay representantes de cuatro familias de ranas: entre ellos *Hyla labialis*. La escasez de especies de alta montaña usualmente se adscribe a las condiciones climáticas adversas y la joven edad de los Andes. Al ejemplo de *H. labialis* se pretende dar un aporte al conocimiento de la historia de la colonización de los Andes por anuros. Con este fin se usan datos morfológicos y ecofisiológicos de tres poblaciones, las cuales viven a altitudes de 2000, 2600 y 3500 m. Una comparación revela que la talla de los animales está directamente relacionada con la altitud donde existe la población. Todas las poblaciones poseen amplias tolerancias térmicas y similares preferencias térmicas, pero responden diferencialmente a las fluctuaciones térmicas, de manera que acorde a las temperaturas ambientales de cada nivel altitudinal hay grandes diferencias interpoblacionales en el presupuesto energético, crecimiento y desarrollo. Rasgos ecológicos, como período reproductivo y longevidad, también muestran gran variación. La distribución actual de la especie es probablemente la consecuencia de una elevación pasiva al plegarse los Andes, y de una activa dispersión a menores o mayores niveles altitudinales durante los períodos glaciales o interglaciales. Los repetidos desplazamientos verticales de las poblaciones debido a las fluctuaciones climáticas conducían a tendencias opuestas entre los colonizadores, las cuales son explicables como efectos térmicos sobre las características morfo-fisiológicas de los animales. En la alta montaña incrementaba la talla corporal bajo la influencia del frío, y el consumo energético específico disminuía. Las bajas tasas de desarrollo y reproducción han sido compensadas mediante una mayor longevidad y puestas de muchos huevos. Las ranas desplazadas a la baja montaña, debido a las mayores temperaturas quedaban de talla pequeña y su consumo energético específico aumentaba, lo cual conducía a pequeñas puestas de huevos y a una corta vida, pero a altas tasas de desarrollo y reproducción.

1 Einleitung

1.1 ARTENARMUT DER ANUREN IM ANDENHOCHLAND

Im kolumbianischen Gebirge oberhalb von 1000 m gibt es wesentlich weniger Anurenarten als im umliegenden Tiefland (DUELLMAN 1988). Es handelt sich nicht

um eine allgemeine Ausdünnung, denn auch die Zusammensetzung der Gebirgsfauna weicht von der im Tiefland ab. Bezüglich der beiden artenreichsten Froschgattungen leben 70% der *Eleutherodactylus*-Arten im Gebirge, aber der Anteil der *Hyla*-Arten im Gebirge ist nur 14% (LYNCH 1986). Bis zu einer Höhe von etwa 2000 m kommen in den Anurengemeinschaften noch viele tropische Elemente vor, nicht aber oberhalb dieser Höhe. Der Wechsel ist so drastisch, daß RIVERO (1979) die Nebelwaldzone auf dieser Höhe aufgrund der Armut an Anuren als die der schweigenden Wälder bezeichnet hat. Im Hochgebirge oberhalb 3000 m, dem Páramo, ist die Anurenfauna noch stärker reduziert. Dort leben nur wenige Arten aus wenigen Gattungen, unter anderen etwa 16% der *Eleutherodactylus*-Arten und lediglich 5% der *Hyla*-Arten (LYNCH 1986). Eine davon ist *Hyla labialis*. PÉFAUR & DUELLMAN (1980) führen die artenarme Hochlandfauna auf drei mögliche Ursachen zurück: 1) Es stand bisher nicht genügend Zeit für die Kolonisierung der Anden zur Verfügung; 2) nur wenige Arten entwickelten physiologische Eigenschaften, die ihnen die Kolonisierung der Anden ermöglichten; und 3) die Hochanden sind bereits mit Arten bzw. Individuen gesättigt.

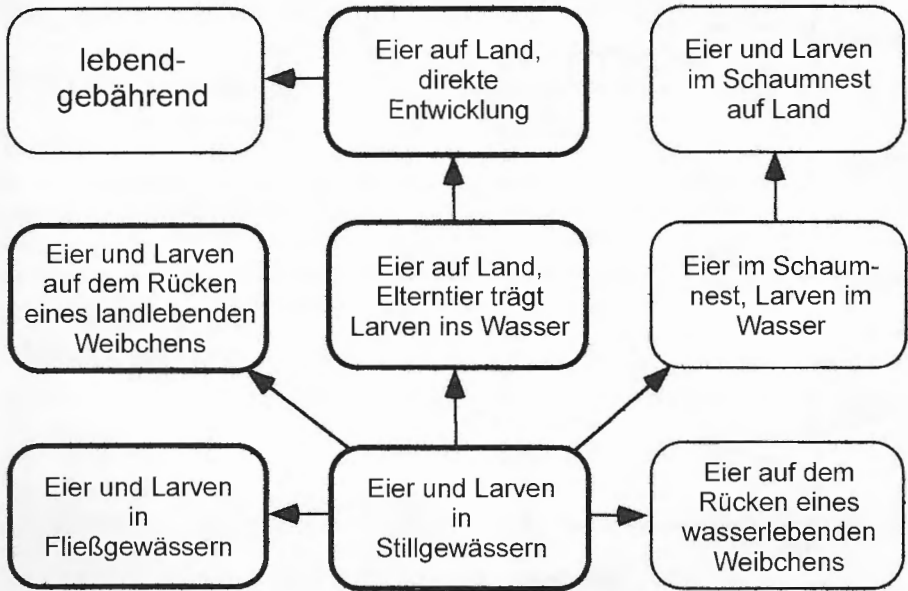


Abb. 1. Vereinfachtes Schema der Evolution der Fortpflanzungsweisen bei Froschlurchen. Die dick umrandeten Felder kennzeichnen die Fortpflanzungsweisen von Hochgebirgsfröschen aus den kolumbianischen Ostanden. Verändert nach DUELLMAN & TRUEB (1986).

Simplified diagram of the evolution of reproductive modes in anurans. Labels with thick outline refer to reproductive modes of highland frogs in the eastern Andes of Colombia. Modified after DUELLMAN & TRUEB (1986).

1.2 FORTPFLANZUNGSWEISEN DER ANUREN IN DEN KOLUMBIANISCHEN OSTANDEN

In den kolumbianischen Ostanden oberhalb von 3000 m gibt es derzeit nur Vertreter von vier Anurenfamilien mit jeweils einer oder zwei Gattungen (DUELLMAN 1989, RIVERO 1979): Hylidae (*Gastrotheca*, *Hyla*), Bufonidae (*Atelopus*), Dendrobatidae (*Colostethus*) und Leptodactylidae (*Eleutherodactylus*). Jede der fünf Gattungen hat ihre eigene Fortpflanzungsweise (Abb. 1): *Gastrotheca* transportiert Eier und Larven bis zur Metamorphose in einer Rückentasche, *Hyla* laicht in großen Tümpeln ab, *Atelopus* legt Eier in schnell fließenden Bächen, *Colostethus* legt terrestrische Eier und trägt die geschlüpften Larven in kleine Tümpel, wo sie sich weiterentwickeln, und *Eleutherodactylus* legt terrestrische Eier mit direkter Entwicklung. Jede Gattung hat also ihre eigene Fortpflanzungsnische.

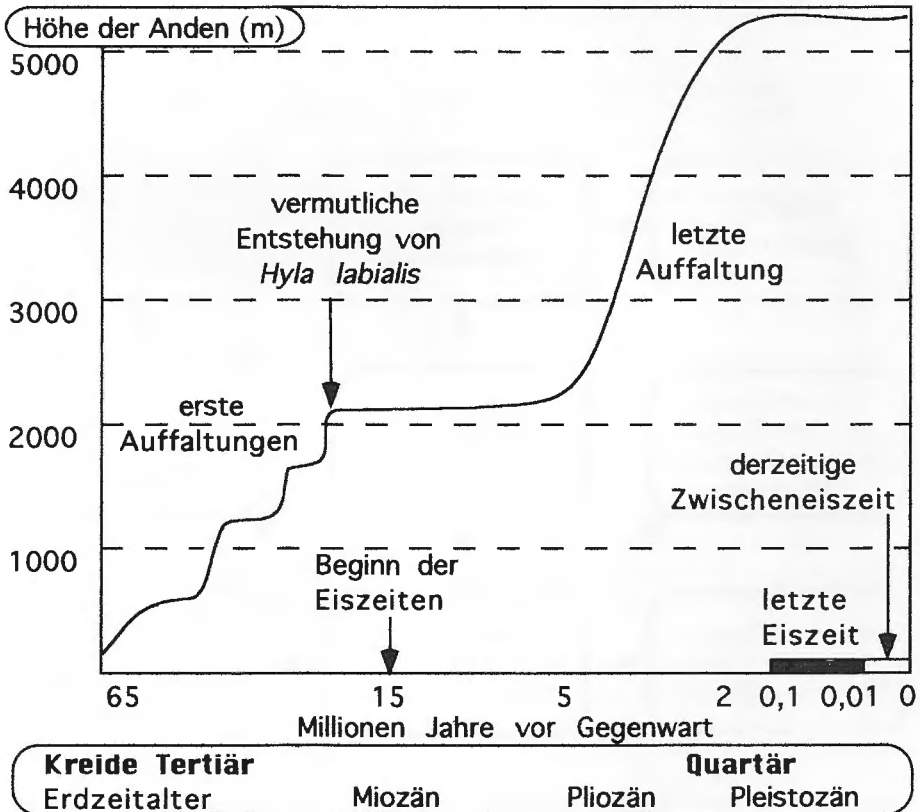


Abb. 2. Schematische Darstellung der Andenauffaltung und Klimageschichte im Laufe der letzten 65 Millionen Jahre.

Diagram of the Andean uplift and climate history during the past 65 million years.

1.3 GEOLOGISCHE UND KLIMATISCHE DATEN ÜBER DIE ANDEN

Die Auffaltung der Anden begann gegen Ende der Kreidezeit (Abb. 2), also vor etwa 65 Millionen Jahren, setzte sich in mehreren Etappen im Tertiär fort (BRUNDIN 1988), stagnierte aber nach Erreichen einer Höhe von etwa 2000 m, und erst im Pliozän während der letzten 5 Millionen Jahre erreichten die Anden ihre heutige Höhe von über 5000 m (SALGADO-LABOURIAU 1986).

In der Kreidezeit war es allgemein wärmer als heute (COX & MOORE 1993), aber im Tertiär und vermehrt im Quartär kam es weltweit zu extremen Klimaschwankungen, wodurch die damals lebende Fauna mehrmals radikale Umwandlungen erlitt, besonders in den letzten drei Millionen Jahren (WEBB & BARTLEIN 1992). Vor etwa 15 Millionen Jahren (Miozän) hatten sich mehrere Kontinente weiter nach Norden verschoben, und die Antarktis erreichte ihre noch heute bestehende Polposition. Dies führte zu verringerter Wärmespeicherung seitens der dadurch weniger der Sonneneinstrahlung ausgesetzten Landmassen. Es kam zur Auskühlung, folglich zur Eisansammlung auf der Polkappe und somit zum Beginn einer langen Folge von Eiszeiten und Zwischeneiszeiten (COX & MOORE 1993, VAN DER HAMMEN & CLEEF 1986). Die letzte Vereisung begann vor etwa 115.000 Jahren und endete vor etwa 10.000 Jahren. Selbst während der derzeitigen Zwischeneiszeit traten deutliche Klimaschwankungen auf.

Erst seit etwa 5.000 Jahren besteht wieder ein Páramo wie wir ihn heute kennen, mit etwa 5 °C Durchschnittstemperatur (PÉREZ PRECIADO 1983). Pollenanalysen auf der Hochebene von Bogotá zeigen während der letzten drei Millionen Jahre starke Schwankungen in der relativen Häufigkeit verschiedener Baumarten, die mit den Eiszeiten und Zwischeneiszeiten einhergehen (WEBB & BARTLEIN 1992). Ebenso scheint die Verbreitung der Andenfrösche eng mit der geologischen und klimatischen Geschichte der Anden verbunden zu sein (DUELLMAN et al. 1988).

1.4 URSPRUNG DER ANDENFRÖSCHE

Bezüglich des Ursprungs der Anurenfauna in den Hochanden stehen zwei Hypothesen einander gegenüber: 1) Die sich aufhebenden Andenblöcke wurden nachträglich und langsam von Anuren aus den umliegenden Tiefländern kolonisiert. 2) Es gab bereits Anuren in der Region, wo sich später die Anden erhoben; diese wurden beim Auffalten der Anden gleichzeitig mit nach oben transportiert (LYNCH 1986, RIVERO 1979). Beide Hypothesen gehen davon aus, das Hochland setze der Besiedlung durch Anuren starke Schranken entgegen, so daß sich dort nur wenige Arten ansiedeln konnten. Die größten Hürden sind anhaltend tiefe Temperaturen, ausgeprägte saisonale Trockenperioden und Mangel an Laichgewässern (PÉFAUR & DUELLMAN 1980).

Nach PÉFAUR & DUELLMAN (1980) ist die Entstehung der Hochandenfrösche relativ rezent und alle nördlichen Arten haben ihre nächsten Verwandten (von denen sie möglicherweise auch abstammen) in den Nebelwäldern der Berghänge oder im tropischen Regenwald des Tieflandes. Die jüngste Kolonisierung der Hochanden und womöglich Artenbildung könne erst nach der letzten Vereisung in den letzten 10.000 Jahren erfolgt sein.

Unter der Annahme der Besiedlung der Hochanden durch Tieflandformen vermutete RIVERO (1979) dagegen mindestens drei zeitlich getrennte Besiedlungswellen, entsprechend des heutigen Artenreichtums jeder Gattung. Demnach traf zuerst *Eleutherodactylus* ein und splitterte sich in der relativ langen zur Verfügung

stehenden Zeit in viele Arten auf. Es folgte *Atelopus* und zuletzt ein Vertreter der Gattung *Hyla*, der sich wegen der kurzen Besiedlungszeit bisher nicht in weitere Arten aufspaltete.

Demgegenüber geht die Anhebungs-Hypothese von einer langen Anwesenheit der Anuren aus, die schon vor der Auffaltung der Anden bestand. CEI (1986) meint, daß bereits im Tertiär eine reiche Anurenfauna in den sich auffaltenden Anden lebte, allerdings nur bis zu 2000 m Höhe, weil das damals die höchste Erhebung war.

In den nördlichen Anden hat nur etwa ein Viertel der Froscharten eine Höhenverbreitung von mehr als 1000 m, und nur 19 andine Froscharten haben eine vertikale Verbreitung von 2000 m (LYNCH 1986). In dieser Beziehung ist also *Hyla labialis* mit ihrer ausgedehnten Höhenverbreitung zwischen etwa 1700-3700 m Höhe eine der Ausnahmen und erlaubt einen Vergleich von Populationen, die unterschiedlichen Klimabedingungen ausgesetzt sind. Ihr Studium könnte deshalb Auskunft über das Zustandekommen ihrer heutigen Höhenverteilung geben. Mit diesem Ziel versuchte ich, morpho-physiologische und ethologische Unterschiede zwischen *H. labialis* Populationen verschiedener Höhenlagen mit dem jeweiligen Klima in Beziehung zu setzen und im Rahmen der Auffaltungs- und Klimageschichte der Anden zu deuten.

2 Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden zwischen 1982-1994 an *Hyla labialis* Populationen durchgeführt, die auf Höhenlagen um 2000, 2600 und 3500 m in den kolumbianischen Ostanden im Umkreis von etwa 50 km der Hauptstadt Santafé de Bogotá leben.

Im Labor wurden 194 reziproke Kreuzungsversuche (BLAIR 1973) zwischen Vertretern der drei Populationen unternommen. Dazu wurden jeweils zwei Männchen gleicher Herkunft und ein Weibchen in ein Aquarium (50×30×30 cm, L×B×H) mit etwa 5 cm Wasserstand und spärlichem Pflanzenbesatz gesetzt und dort entweder bis zur Laichabgabe oder bis zum Abbruch der Umklammerung belassen (LÜDDECKE 1995b).

Die Messungen der Temperaturwahl wurden nach LUCAS & REYNOLDS (1967) an insgesamt 233 Larven, 51 Jungfröschen und 212 Adulten im Labor durchgeführt (LÜDDECKE 1995a). Die Versuchstiere wurden am Abend einzeln (Adulte) oder in kleinen Gruppen (Jungfrösche, Larven) in einen Aluminiumkanal (140×5×5 cm, L×B×H) mit 1 cm Wasserstand gesetzt, zwischen dessen Enden sich über Nacht langsam ein Temperaturgradient von 6-39 °C aufbaute und stabilisierte. Am folgenden Tag fanden zwischen 10:00 und 16:00 Uhr in Abständen von 20-30 min Temperaturmessungen am jeweiligen Aufenthaltsort jedes Individuums statt.

Die Temperaturtoleranzen wurden nach BALLINGER & MCKINNEY (1966) an insgesamt 1077 Embryonen, 49 Larven und 18 Adulten durchgeführt. Als kritische Temperaturen für Embryonen galten diejenigen, bei denen die Hälfte der Individuen mit Mißbildungen schlüpfte. Bei Larven und Adulten diente zum Bestimmen der kritischen Temperaturen das Auftreten von Körperhaltungs- und Bewegungsstörungen beim Aufwärmen und Abkühlen.

Der Sauerstoffverbrauch wurde volumetrisch (HOAR & HICKMAN 1975) an insgesamt 361 adulten Fröschen bei Temperaturen von 10, 17 und 24 °C und an weiteren 314 Adulten bei jeweils um 1 Grad voneinander abweichenden Tempe-

aturen zwischen 11-23 °C bestimmt. Die Tiere wurden 45 Minuten vor Beginn der 90-minütigen Meßzeit einzeln in den Versuchsbehälter eingeschlossen. Alle Messungen erfolgten tagsüber an bewegungsarmen Tieren.

Die Larvalentwicklung wurde an 168 einzeln und 240 in Gruppen im Labor bei Zimmertemperatur gehaltenen Larven vom Ei bis zur Metamorphose verfolgt (DASH & HOTA 1980). Jeder Larve standen 200 ml Wasser zur Verfügung, das zweimal wöchentlich gewechselt wurde. Die Larven erhielten Forellenfutter, so daß immer ein kleiner Nahrungsüberschuß bestand. Alle drei Wochen wurden alle einzeln gehaltenen und 30% der in Gruppen gehaltenen Larven gewogen und in einer Petrischale über Millimeterpapier vermessen.

Die Jugendentwicklung von der Metamorphose bis zu einem Postmetamorphosealter von über einem Jahr wurde an 154 Individuen verfolgt, die als Metamorphe im Feld gefangen und ins Labor gebracht wurden, wo einige ohne, andere mit einer Wärmequelle auf acht Terrarien verteilt aufwuchsen (HEMMER & KADEL 1972, LILLYWHITE et al. 1973). Sie wurden hauptsächlich mit Fliegen, mitunter außerdem mit Mehlwürmern, Asseln und Libellenlarven gefüttert. Alle Tiere waren individuell gekennzeichnet und wurden in monatlichen Abständen gewogen und mit einem Lineal vermessen.

Die Fortpflanzungsleistung wurde an 18 über mehrere Jahre hinweg im Labor gehaltenen und dort in unregelmäßigen Abständen verpaarten Weibchen bestimmt (LÜDDECKE 1995b, RICHARDS 1977). Die Eianzahl pro Laich wurde an 194 vorübergehend ins Labor gebrachten, dort verpaarten und ablaichenden Weibchen ausgezählt. Zum Studium des Wachstums und der Fortpflanzungsleistung im Feld wurden etwa 1600 frisch metamorphosierte und etwa 3500 adulte Frösche durch Haftscheibenamputation individuell markiert und anschließend in einem mehrjährigen Wiederfangprogramms beobachtet, gewogen und vermessen (LÜDDECKE, in Vorbereitung, TELFORD 1985).

3 Ergebnisse

3.1 KREUZUNGSVERSUCHE IM LABOR

Die Paarungsversuche mit *Hyla labialis* wurden in allen Kombinationen sowohl zwischen Vertretern derselben als auch verschiedener Populationen angestellt. Wenn es zum Amplexus und zum Ablaiichen kam, ergaben sich lebensfähige Kaulquappen, die sich mit geringer Sterblichkeitsrate bis zur Metamorphose entwickelten.

3.2 KÖRPERGRÖSSEN UND HÖHENLAGE

Mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel nahmen die Körpermaße aller Entwicklungsstadien von *H. labialis* zu (Abb. 3). Diese Tendenz blieb bei der Aufzucht der Frösche im Labor erhalten, aber die Larven, Jungfrösche und Erwachsenen blieben jeweils kleiner als die Wildtiere. In allen Populationen waren die Weibchen größer als die Männchen. Der Koeffizient des Geschlechtsdimorphismus war mit Werten zwischen 1,21-1,25 auf allen Höhenstufen gleich und ergab sich auch bei der Terrarienaufzucht.

Die Nachkommen kleiner Eltern entwickelten sich schneller als die großer Eltern. Das rasche Erreichen der Geschlechtsreife bei den Tieren von 2000 m und 2600 m beruhte darauf, daß die Metamorphosen bereits 64% bzw. 61% der Erwach-

senengröße besaßen, gegenüber von nur 46% bei den Metamorphosen aus 3500 m. Bei im Terrarium aufgezogenen Männchen war die kürzeste Zeitspanne von der Metamorphose bis zur Geschlechtsreife 25 Tage (aus 2000 m), 40 Tage (aus 2600 m) und 90 Tage (aus 3500 m). Die entsprechenden Werte für die Weibchen waren 235, 105 und 250 Tage. Im Feld dauerte dieser Entwicklungsprozeß länger. Auf 2600 m wurden die Männchen in 190 Tagen, die Weibchen in 260 Tagen nach der Metamorphose geschlechtsreif, auf 3500 m erst nach etwa 270 bzw. 1030 Tagen.

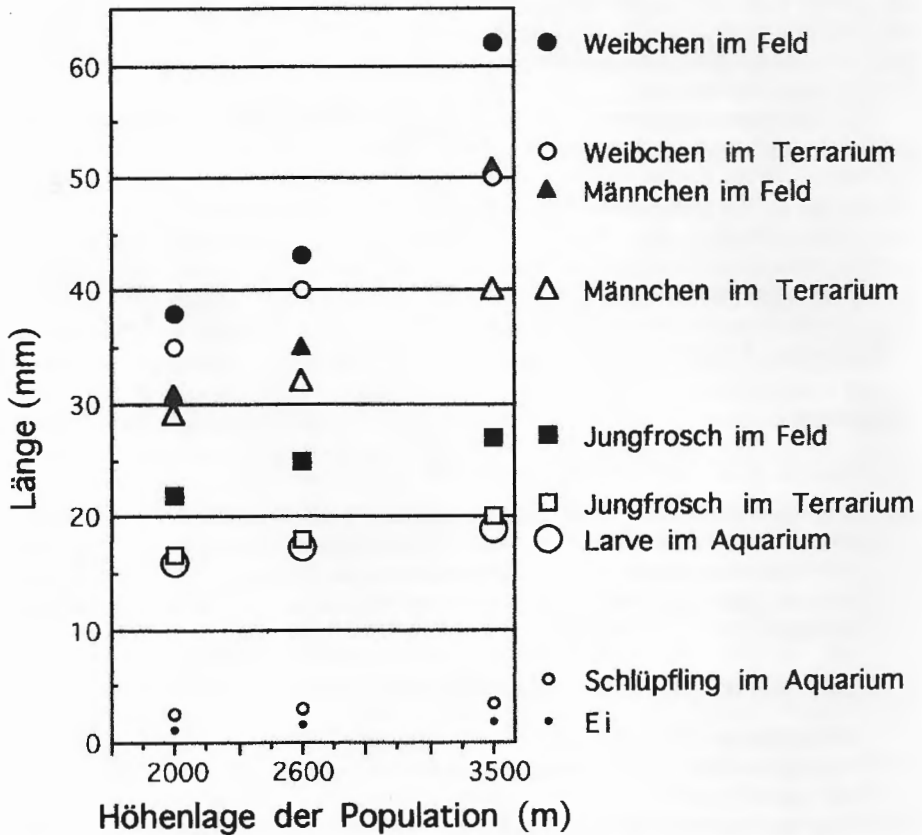


Abb. 3. Größenvergleich verschiedener Entwicklungsstadien zwischen wildlebenden und im Labor aufgezogenen *Hyla labialis* von Populationen auf drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden.

Comparison of the size of different developmental stages between free living and laboratory reared *Hyla labialis* from populations at three different altitudes in the eastern Andes of Colombia.

3.3 TEMPERATURWAHL UND -TOLERANZEN

Die in einem Temperaturgradienten im Labor ermittelten Vorzugstemperaturen der Larven der drei Populationen stimmten weitgehend miteinander überein und ähnelten den maximalen Wassertemperaturen im Gelände (Abb. 4). Die Vorzugstemperaturen erwachsener Tiere der drei Populationen wichen voneinander ab und lagen weit oberhalb der maximalen Lufttemperaturen im Gelände, aber beide

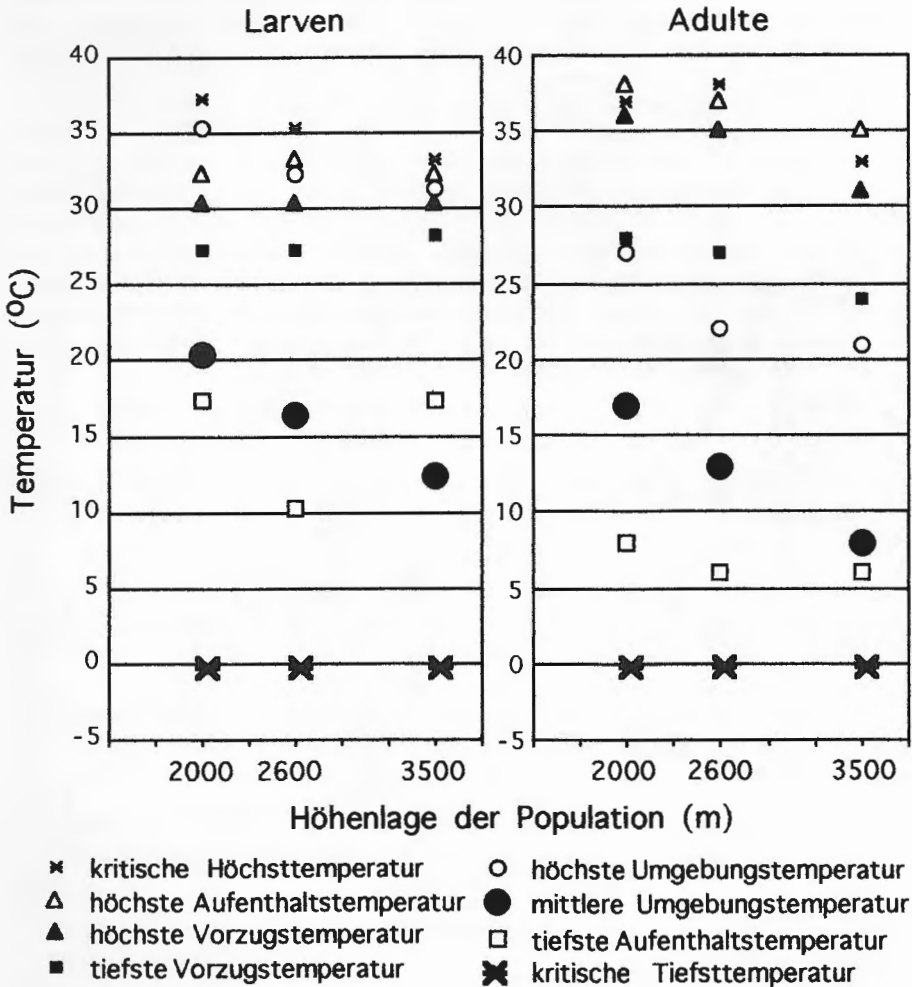


Abb. 4. Vergleich der Temperaturwahl und -toleranz der Larven und Adulten von *Hyla labialis* aus drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden im Verhältnis zu den Umgebungstemperaturen.

Comparison of temperature selection and tolerance of larvae and adults of *Hyla labialis* from three different altitudes in the eastern Andes of Colombia in relation to ambient temperatures.

zeigten eine abnehmende Tendenz mit zunehmender Höhe. Insgesamt waren die Vorzugstemperaturen der drei Populationen einander ähnlicher als die mittleren Temperaturen in den drei natürlichen Lebensräumen. Erwachsene setzten sich oft weit höheren und tieferen Temperaturen aus als Larven, manchmal kurzfristig sogar den kritischen Höchsttemperaturen.

Sowohl Embryonen als auch Larven in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien von allen Höhenlagen widerstanden Temperaturen von 0 °C und überlebten mehrere Stunden Aufenthalt unter einer dünnen Eisschicht auf der Wasseroberfläche. Die Larven aller Populationen führten nach mehreren Stunden bei 0 °C sogar Schwanzbewegungen unter dem Eis aus. Die kritischen Höchsttemperaturen der Hochgebirgstiere lagen etwa 4 °C unter denen der Tiere aus unteren Gebirgslagen. Der wesentliche Populationsunterschied bestand also darin, daß die Hochgebirgstiere weniger resistent gegenüber hohen Temperaturen waren.

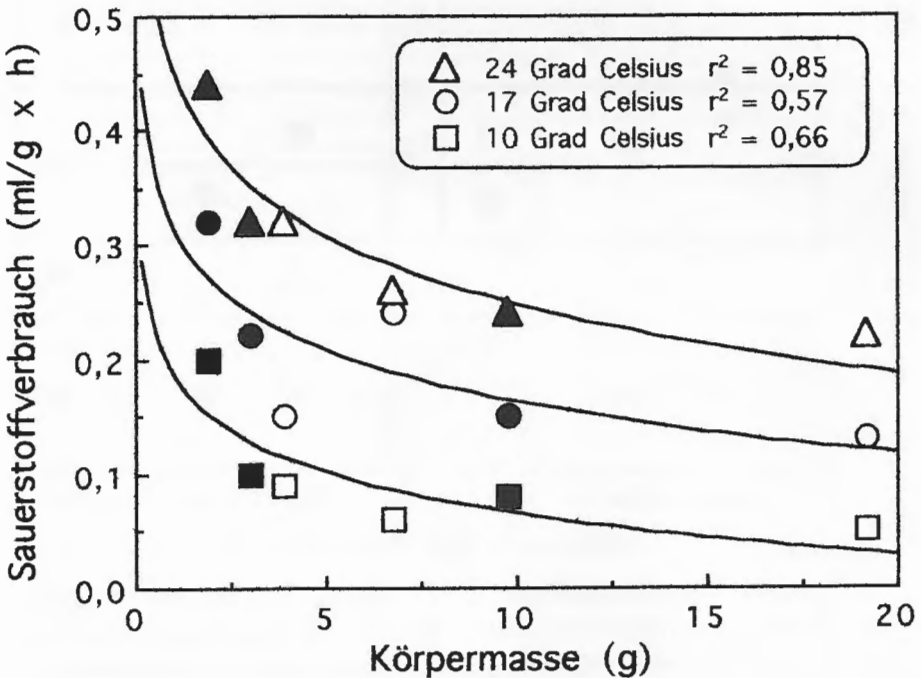


Abb. 5. Logarithmische Beziehung zwischen Körpermasse und Sauerstoffverbrauch adulter *Hyla labialis* von Populationen auf drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden bei verschiedenen Versuchstemperaturen. Weiße Symbole: Weibchen, schwarze Symbole: Männchen.

Logarithmic relationship between body mass and oxygen consumption of adult *Hyla labialis* from populations at three different altitudes in the eastern Andes of Colombia at different experimental temperatures. White symbols: females; black symbols: males.

3.4 ABHÄNGIGKEIT DES ENERGIEVERBRAUCHS VON KÖRPERGRÖSSE UND TEMPERATUR

Der spezifische Energieverbrauch von erwachsenen *H. labialis* stand invers mit der Körpermasse und direkt mit der Temperatur im Zusammenhang (Abb. 5). Je nach Versuchstemperatur verbrauchten die kleinen Männchen von 2000 m etwa 2-4 mal mehr Sauerstoff als die großen Weibchen von 3500 m. Ein Vergleich des Stoffwechsels der Frösche unter dem Einfluß der jeweiligen Durchschnittstemperaturen im natürlichen Lebensraum zeigte große ökophysiologische Unterschiede zugunsten der großen, in einer kalten Umgebung lebenden Hochlandfrösche gegenüber den kleinen, in einer wärmeren Umgebung lebenden Fröschen aus 2000 m Höhe (Abb. 6). Zwischen den Männchen extremer Höhenlagen war der Unterschied etwa vierfach, zwischen den Weibchen etwa neunfach. Bei den jeweiligen Vorzugs-

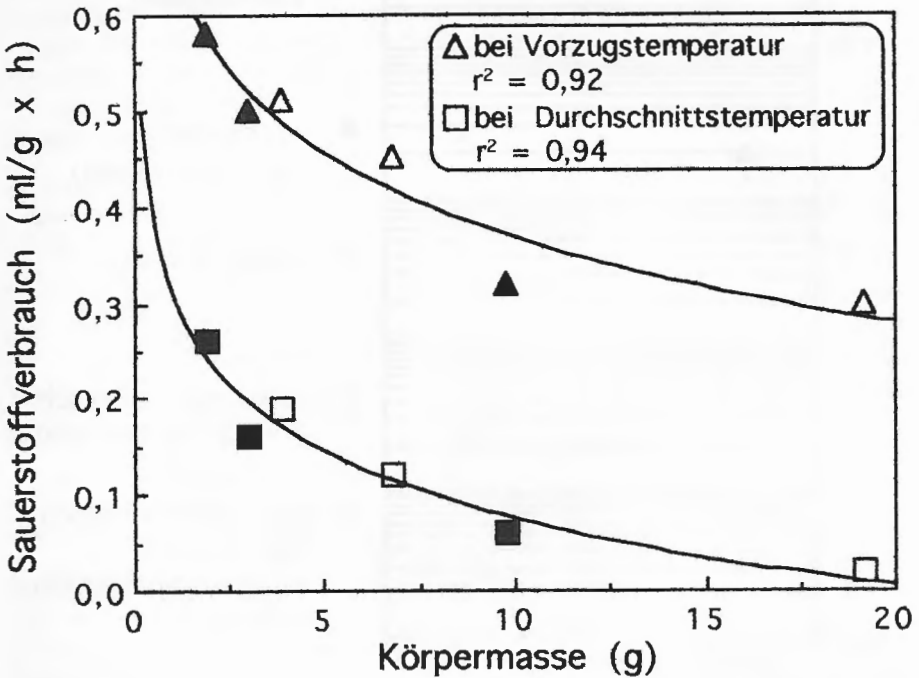


Abb. 6. Logarithmische Beziehung zwischen Körpermasse und Sauerstoffverbrauch adulter *Hyla labialis* von Populationen auf drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden bei mittlerer Umgebungstemperatur und Vorzugstemperatur. Weiße Symbole: Weibchen, schwarze Symbole: Männchen.

Logarithmic relationship between body mass and oxygen consumption of adult *Hyla labialis* from populations at three different altitudes in the eastern Andes of Colombia at mean ambient temperature and preferred temperature. White symbols: females; black symbols: males.

temperaturen stieg der Stoffwechsel der Páramo-Weibchen relativ stärker als der aller anderen Tiere, was sowohl auf ihren besonders geringen Stoffwechsel bei der niedrigen Umgebungstemperatur im Páramo als auch auf ihre hohe Empfindlichkeit gegenüber Temperaturschwankungen zurückzuführen war. Der Temperaturkoeffizient (Q_{10}) des Stoffwechsels war 3,2 für die Páramo-Weibchen, aber nur 1,7 für die Weibchen aus 2000 m. Vergleichsweise bedeutet dies einen fast zehnfachen Rückgang des Energieverbrauchs der Páramo-Frösche zwischen 31 und 8 °C (höchster Vorzugstemperatur bzw. mittlerer Umwelttemperatur), aber einen nur etwa dreifachen Rückgang bei den Fröschen aus 2000 m Höhe zwischen 36 und 17 °C (höchster Vorzugstemperatur bzw. mittlerer Umwelttemperatur).

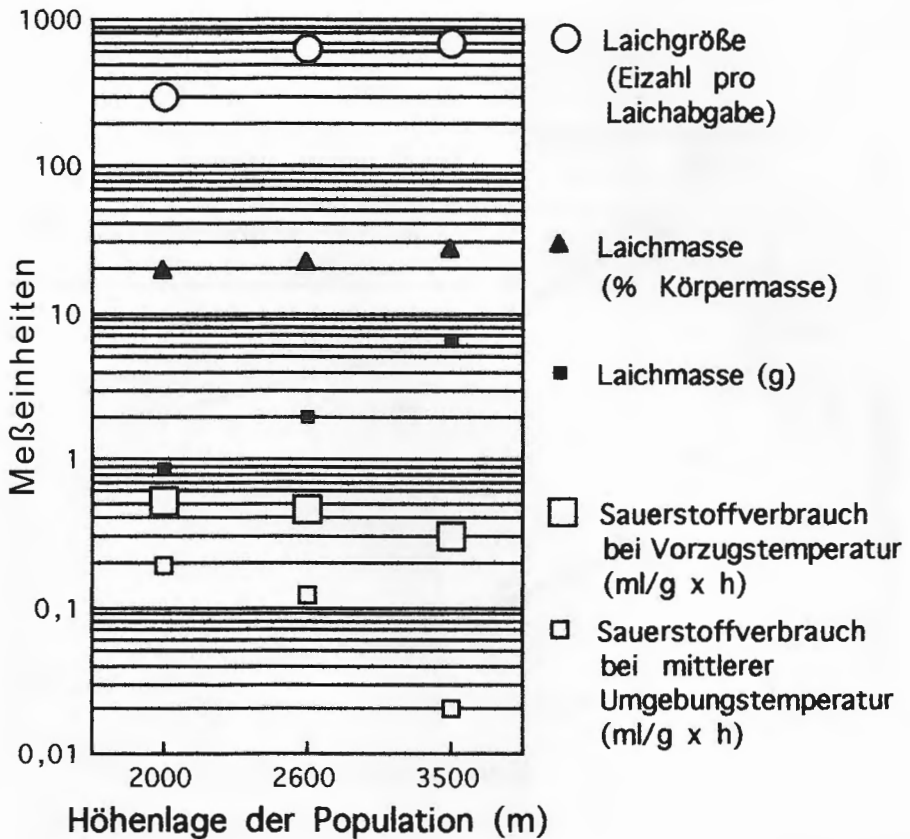


Abb. 7. Vergleich der Mittelwerte für Sauerstoffverbrauch bei mittlerer Umgebungstemperatur, Laichmasse und Laichgröße zwischen *Hyla labialis*-Weibchen von Populationen auf drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden.

Comparison of mean values for oxygen consumption at mean ambient temperature, clutch mass, and clutch size between *Hyla labialis* females from populations at three different altitudes in the eastern Andes of Colombia.

3.5 ENERGIEHAUSHALT UND FORTPFLANZUNGSLEISTUNG

Die Weibchen auf 2000 m Höhe erzeugten wesentlich weniger Eier (etwa 300 pro Laichabgabe) und kleinere absolute (0,9 g) und relative Laichmassen (19% der Körpermasse des Weibchens) als die Hochlandweibchen (680 Eier, 6,6 g bzw. 27%) (Abb. 7). Beim Vergleich des spezifischen Sauerstoffverbrauchs bei der mittleren Umwelttemperatur mit der Fortpflanzungsleistung (absolute und relative Laichmasse, Laichgröße) wird ersichtlich, daß die Hochlandweibchen mit dem geringsten Energieaufwand den größten Effekt erzielten.

4. Diskussion

Ein Frosch wie *Hyla labialis* ist in mehrfacher Hinsicht ein ungewöhnlicher Hochgebirgsbewohner: 1) weil nur wenige *Hyla*-Arten im Hochgebirge leben, 2) weil ausgeprägte, mit der Höhenlage der Population gekoppelte Körpergrößenunterschiede bestehen, 3) weil er tiefe Temperaturen aushält, aber gleichzeitig wärmeliebend ist, 4) wegen seiner unter Gebirgsbewohnern seltenen Fortpflanzungsweise in großen Tümpeln und 5) wegen seiner weiten geographischen Verbreitung und ausgedehnten Höhenverbreitung.

Im Untersuchungsgebiet überschneiden sich die Körpergrößen der Frösche benachbarter Populationen, so daß zwischen Tieren, die unter natürlichen Bedingungen miteinander in Kontakt kommen, keine größenbedingten Fortpflanzungsschranken bestehen. Trotz des hier vorgenommenen Herausgreifens dreier geographisch voneinander getrennter Populationen mit Fröschen deutlich unterschiedlicher Körpergröße waren die Paarungs- und Aufzuchtversuche im Labor erfolgreich. Dies bedeutet, daß sich Individuen geographisch voneinander getrennter Populationen ethologisch (FROST & PLATZ 1983, OLIVEIRA et al. 1991) und genetisch (BLAIR 1973) ähneln. Wie bei *Rana sylvatica* (BERVEN 1982) und anderen Anuren (BALLINGER 1983, GARLAND & ADOLPH 1991, STEARNS 1977) beruht der direkte Zusammenhang zwischen Körpergröße und Höhenlage von *Hyla labialis* sowohl auf Erbanlagen als auch auf Auswirkungen der Haltungsbedingungen, wie Besatzdichte und Umgebungstemperatur, auf die Larval- und Jugendentwicklung. Andere Umwelteinflüsse mögen im Spiel sein, sind bei *H. labialis* bisher aber nicht untersucht worden.

Obwohl subtropische und tropische Hyliden allgemein eine geringere Toleranz gegen tiefe Temperaturen haben als holarktische Arten (JOHN-ALDER et al. 1988), sind alle Entwicklungsstadien der *H. labialis* Populationen resistent gegenüber 0°C, was bei den Tieren auf 2000 m unter heutigen Bedingungen nicht erforderlich wäre. Ebenso fallen die für tropische Arten breiten Temperaturtoleranzspannen (BRATTSTROM 1968) aller *H. labialis* Populationen auf (bis 38°C). Im Hinblick auf die starken täglichen Temperaturschwankungen zwischen etwa 6-28°C, denen die Embryonen und Larven im Hochgebirge ausgesetzt sein können, sind sie sicher nützlich, aber für die heutigen Klimabedingungen übertrieben und möglicherweise Anzeichen einer langen gemeinsamen Vorgeschichte und einer Vergangenheit in einem kälteren Lebensraum.

BALLINGER & MCKINNEY (1966), BROWN (1967, 1969), MILLER & PACKARD (1974, 1977), SNYDER & WEATHERS (1975) und VOLPE (1953) vertraten die Ansicht, daß die gute Übereinstimmung der Temperaturtoleranzen der Frösche mit den jeweiligen Umwelttemperaturschwankungen zum Teil auf Rückbildung struktureller und funktioneller Merkmale beruht, die aufgrund von Umweltänderungen nicht mehr unter natürlicher Auslese stehen. Da die Unterschiede in der Temperaturbiologie

zwischen *H. labialis*-Populationen wesentlich geringer sind als die Unterschiede zwischen den Umwelttemperaturen auf verschiedenen Höhenlagen, besteht keine gute Übereinstimmung mit der Umwelt, insbesondere fand während der derzeitigen Zwischeneiszeit bisher offenbar keine Rückbildung der Toleranz gegen tiefe Temperaturen statt. Schon HERREID & KINNEY (1967) fanden bei *Rana sylvatica* anstelle physiologischer Modifikationen eine Verhaltensanpassung an die Umwelttemperaturen: Populationen von Alaska und New York wiesen trotz der unterschiedlichen Lebensräume gleiche Temperaturtoleranzen auf, jedoch laichten die Nordfrösche später im Jahr als die Südfrosche, so daß die Embryonen an beiden Orten den gleichen Umwelttemperaturen ausgesetzt waren. Der Ausgleich physiologischer Beschränkungen durch Verhaltensanpassungen wäre auch bei *Hyla labialis* denkbar, ist aber bisher nicht bemerkt worden.

Die großwüchsigen Weibchen vom Páramo sind energetisch in der günstigsten Lage. Ihnen stehen jederzeit tiefe Temperaturen zur Verfügung, bei denen ihr Stoffwechsel sehr gering ist und ihnen eine anteilig hohe, wenn auch zeitaufwendige Energiezufuhr zur Laichproduktion erlaubt. Ihre die Fortpflanzungsleistung fördernde Energieausnutzung ist ein Anzeichen günstiger Lebensbedingungen (PARSONS 1991, ROLLO 1992). Außerdem ziehen sie den größten Nutzen aus den örtlichen Temperaturschwankungen, indem sie durch gelegentliches Sonnen hohe Körpertemperaturen erreichen (LÜDDECKE 1995b) und es vorübergehend zu einem starken Anstieg des Stoffwechsels kommt, was die Verdauung und Absorption aufgenommener Nahrung fördert (LILLYWHITE et al. 1973). Im natürlichen Lebensraum auf 2600 m können ihre Körpertemperaturen bis auf 28 °C steigen und dann 8 °C höher liegen als die Temperatur der umgebenden Luft (VALDIVIESO & TAMSIIT 1974). Die kleinwüchsigen *H. labialis* auf 2000 m müssen wegen der unvermeidlich hohen Umgebungstemperatur zu ihrem Nachteil jederzeit anteilig viel Energie in den Erhaltungsstoffwechsel einsetzen, so daß weniger für Körperwachstum und Laichproduktion zur Verfügung steht. Diese Weibchen legen wenige kleine Eier pro Laich und die Population hat daher eine geringe Fortpflanzungsleistung, was als Anzeichen schwieriger Lebensbedingungen anzusehen ist (PARSONS 1991, ROLLO 1992). Die beobachtete geringe Individuendichte der Populationen auf 2000 m könnte als weiterer Hinweis auf schwierige Lebensbedingungen betrachtet werden, allerdings können dabei auch Faktoren wie Feinddruck beteiligt sein.

Zahlreiche Vergleiche zwischen Tierarten weisen darauf hin, daß jedes Individuum einer bestimmten Tiergruppe im Laufe seines Lebens eine begrenzte Anzahl physiologischer Prozesse ausführen kann (CALDER 1984). Ein vereinfachtes Beispiel dieser Eigenschaft wäre, daß die maximal ausführbare Anzahl der Herzschläge pro Leben für alle Individuen einer bestimmten taxonomischen Einheit gleich ist. Das Herz kleiner Tiere schlägt schneller als das großer Tiere, deshalb erfüllt ein kleines Tier die begrenzte Anzahl Herzschläge in weniger Zeit und hat daher ein kürzeres Leben. Diese die Lebensdauer eines Individuums bestimmende, begrenzte Anzahl physiologischer Prozesse beruht vermutlich auf der beschränkten Stoffmengenumsatzfähigkeit der Gewebe, wodurch gleichzeitig der Gesamtenergieverbrauch jedes Organismus festgelegt wäre (ROLLO 1994).

Mit den Daten über *Hyla labialis* vom Páramo, den vollständigsten, die mir zur Verfügung stehen, konnte ich diesen maximalen, lebenslangen Energieverbrauch auf 8400 cal/g Körpermasse schätzen. Damit überlebt ein Páramofrosch bei einer Umgebungstemperatur von 8 °C etwa zehn Jahre. Beim Übertragen dieses theoretisch für alle Individuen einer Art übereinstimmenden, höchstmöglichen Energie-

verbrauchs auf die Weibchen anderer *H. labialis*-Populationen, errechnet sich ein Lebensalter von 1,6 Jahren für die Weibchen auf 2600 m bei einer Umgebungstemperatur von 13 °C und eines von einem Jahr für die Weibchen auf 2000 m Höhe bei 17 °C. Weil die Fortpflanzungsleistung der Weibchen eine Folge der kombinierten Auswirkung von Körpergröße und Umgebungstemperatur auf den Energiehaushalt ist, erstellen die Páramo-Weibchen mit geringsten Kosten den größten Laich, setzen bei jährlich einer Laichabgabe etwa ein Zehntel des lebenslänglichen Energieverbrauchs in jede Laichabgabe ein und in die Herstellung jedes Eies etwa 24 cal (Tab. 1). Die Weibchen auf 2000 m erzeugen mit hohen Kosten die geringste Laichgröße. Bei jährlich drei Laichabgaben kostet jeder Laich etwa ein Drittel des lebenslänglichen Energieverbrauchs und die Herstellung jedes Eies etwa 36 cal. Die Werte für Weibchen auf 2600 m Höhe liegen dazwischen.

Die Fortpflanzungsweise in weit voneinander entfernten und aus geologischer Sicht kurzlebigen Tümpeln im sich auffaltenden Gebirge zwang *H. labialis* vermutlich während seines gesamten Bestehens zu ständigen horizontalen und vertikalen Wanderungen, wie sie auch gegenwärtig ausgeführt werden (LÜDDECKE, im Druck). An den jeweils bestehenden Tümpeln versammelten und verpaarten sich folglich Tiere aus einem weiträumigen Einzugsgebiet. Wegen der großen Höhenverbreitung hielten die Populationen auf diese Weise trotz der wechselhaften Bedingungen zueinander Verbindung, während Arten mit anderen Fortpflanzungsweisen (z.B. *Eleutherodactylus*-Arten mit sich direkt entwickelnden terrestrischen Eiern) bei der Andenauffaltung aufgesplittert wurden, sich jeweils in

Höhenlage der Population (Meter über NN)	2000	2600	3500
Lebensenergieverbrauch pro Gramm Körpermasse (cal/g)	8400	8400	8400
Spezifischer Energieverbrauch (cal/g × h) bei mittlerer Umgebungstemperatur	0,91	0,58	0,097
Körpermasse (g)	3,9	6,8	19,2
Lebenserwartung (Jahre)	1,0	1,6	9,9
Laichabgaben pro Jahr	3	2	1
Laichgröße (Eier/Laich)	300	620	680
Eiproduktion pro Jahr	900	1240	680
Gesamtenergieverbrauch (cal/Leben)	32.760	57.120	161.280
Jahresenergieverbrauch (cal/Jahr)	32.760	35.700	16.219
Energieaufwand pro Laichabgabe (cal)	10.920	17.850	16.219
Energieaufwand pro Ei (cal)	36,4	28,8	23,8

Tab. 1. Energiehaushalt, Fortpflanzungsleistung und Kosten von *Hyla labialis* Weibchen aus drei verschiedenen Höhenlagen in den kolumbianischen Ostanden. Das Abschätzen des Energieverbrauchs beruht auf Fortpflanzungsdaten und den in Abbildung 5 gezeigten Beziehungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Körpermasse und Versuchstemperatur.

Energy budget, reproductive potential, and costs of *Hyla labialis* females from three different altitudes in the eastern Andes of Colombia. Energy consumption was estimated from data on reproduction and the relationships between oxygen consumption, body mass, and experimental temperature shown in Figure 5.

kleinen, voneinander getrennten Fortpflanzungsgemeinschaften verpaarten und folglich lokale Veränderungen erfuhren, die schließlich zur Artbildung führten.

Innerhalb der Hyliden sollte die Brutpflegende Gattung *Gastrotheca* wegen ihrer weniger wasserabhängigen Fortpflanzungsweise (DUELLMAN & TRUEB 1986) eigentlich erfolgreicher als *Hyla* beim Besiedeln des Hochgebirges gewesen sein (GOIN & GOIN 1962). Aber obwohl 91% der *Gastrotheca*-Arten andin sind (LYNCH 1986), leben in Kolumbien nur zwei von 16 Arten in Höhen über 3000 m, von denen nur eine, *Gastrotheca helenae*, eine direkte Entwicklung hat (DUELLMAN 1989). Die meisten *Gastrotheca*-Arten mit direkter Entwicklung bewohnen Bergwälder südlich des im Grenzbereich Ecuador-Perú gelegenen Huancabamba-Beckens (DUELLMAN et al. 1988). Unter den Anuren in den östlichen Hochanden Kolumbiens ist auch keine lebendgebährende Art bekannt, wie es eigentlich als Anpassung an die tiefen Temperaturen zu erwarten wäre (DUELLMAN & TRUEB 1986). THIESMEIER & HARKER (1990) beschreiben jedoch anhand von Salamandern anschaulich, daß es zum erfolgreichen Besiedeln extremer Lebensräume verschiedene Anpassungswege gibt, wobei das Klima und die Fortpflanzungsweise lediglich zwei von vielen Selektionsfaktoren sind.

Trotz geringer Kenntnisse über die Biologie der Hochandenfrösche gibt es einige Anzeichen für das Vorhandensein physiologischer (RUIZ 1993, WEBER & JENSEN 1988) und ethologischer (SINSCH 1990) Anpassungen ans Hochgebirge. DUELLMAN (1988) stellt fest, daß die Mehrzahl der heutigen Andenanuren spezialisierte Fortpflanzungsweisen besitzt. Dem steht aber STURMS (1994) Auffassung gegenüber, daß im heutigen Páramo keine besonders angepaßte Anurenfauna besteht; falls diese in einzelnen Fällen aber doch angetroffen werden sollte, sei an Präadaptationen zu denken, weil für solche Anpassungen vor Ort nicht genügend Zeit bestanden habe.

Die mit molekularbiologischen Methoden gewonnenen Ergebnisse über Verbreitungsgeschichte und Alter von Anuren (MAXSON 1992) weichen von denen mit morphologischen Methoden (TRUEB & TAYLOR 1974) erzielten ab und erlauben neue Deutungen der Andenbesiedlung durch Anuren. Nach biochemischen Daten erfolgten die meisten Artbildungsprozesse von heute lebenden Anuren lange vor dem Pleistozän, nämlich im Miozän oder Oligozän, also vor etwa 20-30 Millionen Jahren, einige sogar im frühen Eozän oder späten Paleozän, also vor etwa 50-60 Millionen Jahren. Beispiele dafür sind *Hyla*-Arten (MAXSON 1978), *Rana*-Arten (UZZELL 1982), *Gastrotheca*-Arten (DUELLMAN et al. 1988), und die heute im Tiefland Südamerikas lebenden Arten der Gattung *Leptodactylus*, die mindestens seit dem Miozän existieren (MAXSON 1992). Da die Zeiträume seit dem Auftreten der Unterfamilien der Hylidae noch weit länger sind (DUELLMAN et al. 1988), ist die Evolution der verschiedenen Fortpflanzungsweisen wahrscheinlich auch alt, und die Vorstellung einer raschen Anpassung solch komplexer Eigenschaften an Klimaschwankungen im Pliozän und Pleistozän wäre somit abwegig.

Gemäß dieser Erkenntnisse hatten die im Pleistozän während der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten erfolgenden Klimaschwankungen und vertikalen Verschiebungen der Verbreitungsgebiete der Frösche keinen Artbildungseffekt (ROBERTS & MAXSON 1985), und die damaligen Klimaschwankungen sind deshalb wahrscheinlich auch keine haltbare Erklärung für die Temperaturbiologie heutiger Andenanuren. Unter diesen Voraussetzungen hätten die damals wirkenden Kräfte auch wenig mit dem heutigen makrogeographischen Verbreitungsmuster der Andenfrösche zu tun, sondern es wäre angebrachter, dieses mittels der Vikarianztheorie (WILEY 1988) zu

erklären, wonach viele rezente Arten Überbleibsel einst weit verbreiteter, aber heute zersplitterter Stammpopulationen wären (LYNCH 1988), die trotz enger Verwandtschaft getrennte und oft weit voneinander entfernte Orte bewohnen können (PREGILL & OLSON 1981).

Die heutige Artenarmut in den Anden ist deshalb wohl hauptsächlich auf das Aussterben zahlreicher Arten zurückzuführen. Bei so wenigen im Untersuchungsgebiet lebenden Arten ist die Verteilung der Hochlandgattungen auf ebensoviele verschiedene Fortpflanzungsweisen bemerkenswert und kann als Hinweis auf eine Sättigung des Hochlands mit Fröschen angesehen werden. Auch die Sympatrie weniger, aber individuenreicher Anurenarten der Hochanden südlich des Huanca-

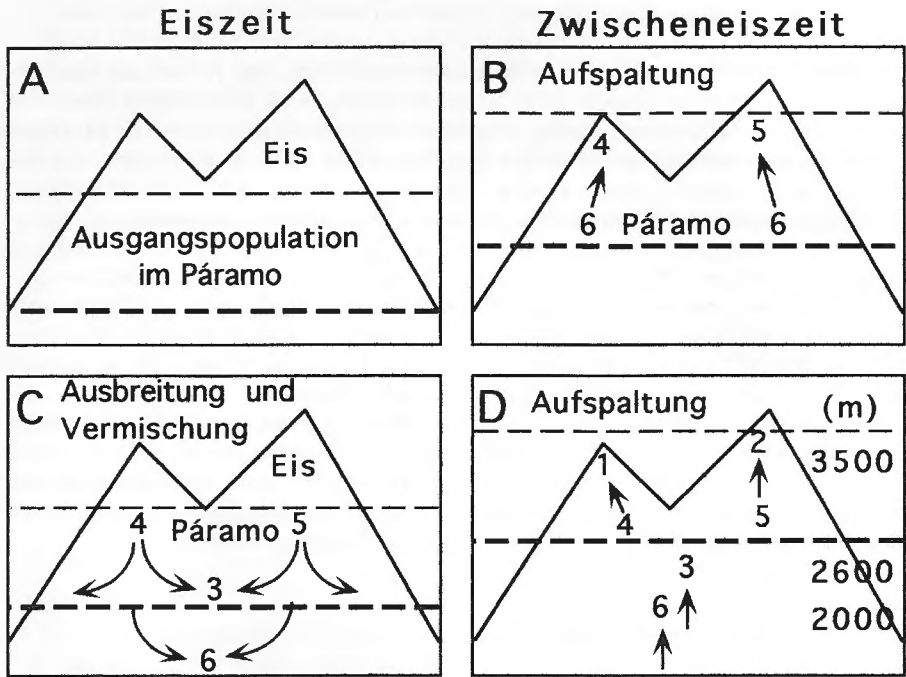


Abb. 8. Vereinfachtes Schema zum möglichen Entstehen der Höhenverbreitung von *Hyla labialis* in den kolumbianischen Ostanden, ausgehend von einer einstigen einheitlichen Páramo Population (A) bis zur heutigen Situation (D). Die gestrichelten Linien geben die untere und obere Páramogrenze an. Die Ziffern 6-1 beziehen sich auf Teilpopulationen, deren erstes Auftreten und Höhenverbreitung mit dem Wechsel von Eiszeiten und Zwischeneiszeiten einhergeht. Die Nummern unter (m) im Block D sind Höhenangaben. Die Pfeile geben Ausbreitungsrichtungen an.

Simplified diagram suggesting a history of the altitudinal distribution of *Hyla labialis* in the eastern Andes of Colombia, from a remote uniform páramo population (A) until the present situation (D). The broken lines indicate lower and upper páramo boundaries. Figures 6-1 refer to subpopulations, whose first appearance and altitudinal distribution relate to alternating glacial and interglacial periods. The numbers below (m) in block D refer to altitudes. Arrows indicate directions of dispersal.

bamba-Beckens, deren wasserlebende Larven jedoch weitgehend unterschiedliche Habitate bewohnen und somit keine interspezifische Konkurrenz erleiden (SINSCH 1990), könnte in diesem Sinne gedeutet werden.

Die heutige Höhenverteilung von *Hyla labialis* kann als Klimaauswirkung der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten und damit einhergehender, höhenmäßiger Verschiebungen der Lebensräume seit dem Miozän verstanden werden (Abb. 8). Während der Zwischeneiszeiten erfolgte eine Aufwärtswanderung und Aufspaltung, so daß die Hochlandpopulationen benachbarter Berge wie auf Inseln voneinander getrennt waren (Abb. 8 B, D). Während der nachfolgenden Eiszeiten kamen die aus den Höhen nach unten verdrängten Populationen miteinander in Berührung und hatten Gelegenheit, sich in andere Richtungen auszubreiten und zu vermischen (Abb. 8 C), denn tiefer gelegene Gebiete hatten Páramo-Eigenschaften und waren weiträumig miteinander verbunden (VAN DER HAMMEN & CLEEF 1986). Die mehrmalige Wiederholung dieser Vorgänge führte zu immer komplexeren Verbreitungsmustern.

Gestützt auf die verschiedenen Befunde vermute ich, daß *H. labialis* eine alte Art ist und schon im Tertiär eine große geographische Verbreitung hatte. Sie machte die Auffaltung der Anden langfristig mit, wurde über mehrere Millionen Jahre hinweg kältefest und überlebte den kritischen Anstieg der Anden auf ihre heutige Höhe. Wegen ihrer großen Höhenverbreitung und wasserabhängigen Fortpflanzungsweise hielten die Populationen Verbindung zueinander, so daß es nicht zur Artspaltung kam. Während die Hochlandpopulationen ständig in einem kalten Klima lebten, wurden die tiefer liegenden Populationen während der Vereisungen am weitesten nach unten verdrängt, in ein wärmeres und trockeneres Klima, wo die für ihren Energiehaushalt ungünstigen Bedingungen ihr Wachstum und ihre Fortpflanzungsleistung beeinträchtigten. Das Vorkommen von *H. labialis* auf 2000 m sehe ich nicht als Hinweis auf das Besiedeln der Anden aus dem Tiefland an. Ihre Toleranz gegenüber tiefen Temperaturen, geringe Lebenserwartung und schwache Fortpflanzungsleistung spricht nicht zu ihren Gunsten als einstige Pioniere der Hochlandbesiedlung. Aus dieser Sicht sind die heute auf 2000 m Höhe lebenden Frösche abwärtsgedrängte Hochlandtiere mit Merkmalen einer unter schwierigen Bedingungen lebenden Randpopulation.

Danksagung

Für ihre Mitarbeit möchte ich meinen Studenten MARTHA LUCÍA BOHÓRQUEZ, CÉSAR AUGUSTO MONJE, CARLOS ARTURO NAVAS und ADOLFO AMÉZQUITA danken, deren Magisterarbeiten diese Publikation bereichert haben. Herr Dr. KLAUS HENLE gab mir redaktionelle Hilfe und nützliche Hinweise auf die Anurenfauna der südlichen Anden. Der Universidad de los Andes und der Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología danke ich für die finanzielle Unterstützung der Untersuchungen und zur Teilnahme an der 15. Arbeitstagung der AG-Anuren in Heidenheim, wo ich Gelegenheit hatte, die hier dargestellten Ideen vorzutragen.

Schriften

- BALLINGER, R.E. & C.O. MCKINNEY (1966): Developmental temperature tolerance of certain anuran species. – J. Exp. Zool., New York, **161**: 21-28.
- BERVEN, K.A. (1982): The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. – Evolution, Lawrence, **36**(5): 962-983.

- (1987): The heritable basis of variation in larval developmental patterns within populations of the wood frog (*Rana sylvatica*). – *Evolution*, Lawrence, **41**(5): 1088-1097.
- BLAIR, W.F. (1973): Hybridization as a technique of biological evolution. – *Caldasia*, Bogotá, **XI**(52): 63-71.
- BRATTSTROM, B.H. (1968): Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. – *Comp. Biochem. Physiol.*, Tarrytown, N.Y., **24**: 93-111.
- BROWN, H.A. (1967): Embryonic temperature adaptations and genetic compatibility in two allopatric populations of the spadefoot toad, *Scaphiopus hammondi*. – *Evolution*, Lawrence, **21**: 742-761.
- (1969): The heat resistance of some anuran tadpoles (Hylidae and Pelobatidae). – *Copeia*, Washington D.C., **1969**: 138-147.
- BRUNDIN, L.Z. (1988): Phylogenetic biogeography. – Pp. 343-369 in MYERS, A.A. & P.S. GILLER (eds.): *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. – London (Chapman & Hall).
- CALDER, W.A. (1984): *Size, Function, and Life History*. – Cambridge, MA (Harvard University Press), 431 S.
- CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptive radiation in Andean *Telmatobius* frogs. – Pp. 374-386 in VIULLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*. – Oxford (Univ. Press).
- COX, C.B. & P.D. MOORE (1993): *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. – Oxford (Blackwell Scientific Publications).
- DASH, M.C. & A.K. HOTA (1980): Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. – *Ecology*, Brooklyn, **61**(5): 1025-1028.
- DAUGHERTY, C.H. & L.R. MAXSON (1982): A biochemical assessment of the evolution of myobatrachine frogs. – *Herpetologica*, Chicago, **38**(3): 341-348.
- DUELLMAN, W.E. (1979): The herpetofauna of the Andes: Patterns of distribution, origin, differentiation, and community structure. – Pp. 371-459 in DUELLMAN, W.E. (ed.): *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. – Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, 7.
- (1986): Plate tectonic, phylogenetic systematics, and vicariance biogeography of anurans: Methodology for unresolved problems. – Pp. 59-62 in ROCEK, Z. (ed.): *Studies in Herpetology*. – Proc. 3rd Ord. Gen. Meeting, Soc. Europea Herpetol.; Charles University, Prague 1985.
- (1988): Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. – *Ann. Missouri Bot. Gard.*, St. Louis, **75**: 79-104.
- (1989): Lista anotada y clave de los sapos marsupiales (Anura: Hylidae: *Gastrotheca*) de Colombia. – *Caldasia*, Bogotá, **16**: 105-111.
- DUELLMAN, W.E., L.R. MAXSON & C.A. JESIOLOWSKI (1988): Evolution of marsupial frogs (Hylidae: Hemiphraetinae): Immunological evidence. – *Copeia*, Lawrence, **1988**: 527-543.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. – New York (McGraw-Hill Book Co.), 610 S.
- FROST, J.S., J.E. PLATZ (1983): Comparative assessment of modes of reproductive isolation among four species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex). – *Evolution*, Lawrence, **37**(1): 66-78.
- GARLAND, T. & S.C. ADOLPH (1991): Physiological differentiation of vertebrate populations. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, **22**: 193-228.
- GARLAND, T. & P.A. CARTER (1994): Evolutionary physiology. – *Annu. Rev. Physiol.*, Palo

- Alto, **56**: 579-621.
- GOIN, O.B. & C.J. GOIN (1962): Amphibian eggs and the montane environment. – *Evolution*, Lawrence, **26**(3): 364-371.
- HEMMER, H. & K. KADEL (1972): Gewichtszustand und Wachstumsverlauf bei der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.). – *Forma et Functio*, Braunschweig, **5**: 113-120.
- HERREID, C.F. & S. KINNEY (1967): Temperature and development of the wood frog, *Rana sylvatica*, in Alaska. – *Ecology*, Brooklyn, **48**: 579-590.
- HEYER, W.R. & L.R. MAXSON (1982): Distribution, relationships, and zoogeography of lowland frogs: The *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. – Pp. 375-388 in PRANCE, G.T. (ed.): *Biological Diversification in the Tropics*. – New York (Columbia Univ. Press).
- HOAR, W.S. & C.P. HICKMAN (1978): *Manual de Laboratorio para Fisiología General y Comparada*. – Barcelona (Edic. Omega), 283 S.
- JOHN-ALDER, H.B., P.J. MORIN & S. LAWLER (1988): Thermal physiology, phenology, and distribution of tree frogs. – *Am. Nat.*, Lancaster, **132**: 506-520.
- LILLYWHITE, H.B., P. LICHT & P. CHELGREN (1973): The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. – *Ecology*, Brooklyn, **54**(2): 375-383.
- LUCAS, E.A. & W.A. REYNOLDS (1967): Temperature selection by amphibian larvae. – *Physiol. Zool.*, Chicago, **40**(2): 159-171.
- LÜDDECKE, H. (1990): El potencial reproductivo de *Hyla labialis* (Amphibia: Anura) del páramo. – II Congreso Latinoamericano de Herpetología, 22-27 de octubre, Mérida, Venezuela.
- (1995a): Intra- and interpopulational comparison of temperatures selected by *Hyla labialis* (Anura). – Pp. 192-196 in LLORENTE, G.A., A. MONTORI, X. SANTOS & M.A. CARRETERO (eds.): *Scientia Herpetologica* – Barcelona, España.
- (1995b): Fortpflanzungsleistung im Terrarium von *Hyla labialis*-Weibchen aus dem tropischen Hochgebirge Kolumbiens. – *Salamandra*, Rheinbach, **31**(4): 193-208.
- (1996): Site fidelity and homing ability in *Hyla labialis* (Anura, Hylidae). – *Alytes*, Paris, **13**(4): 167-178.
- (im Druck): Field reproductive potential of tropical high mountain *Hyla labialis* females: direct and indirect evidence from mark-recapture data. – *Amphibia-Reptilia*.
- LYNCH, J.D. (1986): Origins of the high Andean herpetological fauna. – Pp. 478-499 in VIULLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*. – Oxford (Univ. Press).
- (1988): Refugia. – Pp. 311-342 in MYERS, A.A. & P.S. GILLER (eds.): *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. – London (Chapman & Hall).
- MARQUEZ, R., I. DE LA RIVA & J. BOSCH (1993): Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). – *Biotropica*, New Orleans, **25**(4): 428-443.
- MAXSON, L.R. (1978): Immunological evidence pertaining to relationships between Old World *Hyla arborea* (Amphibia, Anura, Hylidae) and North American *Hyla*. – *J. Herpetol.*, Oxford, Florida, **12**(1): 98-100.
- (1992): Tempo and pattern in anuran speciation and phylogeny: An albumin perspective. – Pp. 41-57 in ADLER, K. (ed.): *Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles*. – Proc. First World Congr. Herpet. Oxford, Ohio (Society for the Study of Amphibians and Reptiles).
- MILLER, K. & G.C. PACKARD (1974): Critical thermal maxima: Ecotopic variation between mountain and piedmont chorus frogs (*Pseudacris triseriata*, Hylidae). – *Experientia*, Basel, **30**: 355-356.

- (1977): An altitudinal cline in critical thermal maxima of chorus frogs (*Pseudacris triseriata*). – Am. Nat., Lancaster, **111**: 267-277.
- OLIVEIRA, M.E., M. PAILLETTE, H.D. ROSA & E.G. CRESPO (1991): A natural hybrid between *Hyla arborea* and *Hyla meridionalis* detected by mating calls. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **12**(1): 15-20.
- PARSONS, P.A. (1991): Evolutionary rates: Stress and species boundaries. – Annu. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, **22**: 1-18.
- PÉFAUR, J.E. & W.E. DUELLMAN (1980): Community structure in high Andean herpetofaunas. – Trans. Kansas Acad. Sci., Lawrence, **83**: 45-65.
- PÉREZ PRECIADO, A. (1983): Algunos aspectos del clima. – Pp. 38-47 in VAN DER HAMMEN, T., A. PÉREZ PRECIADO & P. PINTO E. (eds.): Studies on Tropical Andean Ecosystems. Vol. 1. La Cordillera Central Colombiana. Transecto Parque Los Nevados (Introducción y Datos Generales). – Vaduz (A.R. Gantner Verl.).
- PREGILL, G.K. & S.L. OLSON (1981): Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to pleistocene climatic cycles. – Ann. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, **12**: 75-98.
- RICHARDS, C.M. (1977): Reproductive potential under laboratory conditions of *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae), a Kenyan reed frog. – J. Herpetol., Oxford, Florida, **11**(4): 426-428.
- RIVERO, J.A. (1979): Sobre el origen de la fauna paramera de anfibios venezolanos. – Pp. 165-175 in SALGADO-LABOURIAU, M.L. (ed.): El Medio Ambiente Páramo. – Actas del Seminario de Mérida, Mérida, Venezuela.
- ROBERTS, J.D. & L.R. MAXSON (1985): Tertiary speciation models in Australian anurans: Molecular data challenge pleistocene scenario. – Evolution, Lawrence, **39**: 325-334.
- ROLLO, C.D. (1994): Phenotypes. Their Epigenetics, Ecology and Evolution. – London (Chapman & Hall), 463 S.
- RUIZ, G. & M. ROSENMANN (1993): Anfibios y reptiles chilenos; distribución altitudinal y hematología comparada. – III Congreso Latino-Americano de Herpetología, 3-10 de Diciembre de 1993, Sao Paulo, Brasil.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1986): Late quaternary paleoecology of Venezuelan high mountains. – Pp. 202-217 in VUILLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (eds.): High Altitude Tropical Biogeography. – Oxford (Univ. Press).
- SAVAGE, J.M. (1982): The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance? – Ann. Missouri Bot. Gard., St. Louis, **69**: 464-547.
- SINSCH, U. (1990): Froschlurche (Anura) der zentral-peruanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verhaltensökologie. – Salamandra, Bonn, **26**: 177-214.
- SITES, J.W. & K.M. REED (1994): Chromosomal evolution, speciation, and systematics: Some relevant issues. – Herpetologica, Chicago, **50**: 237-249.
- SNYDER, G.K. & W.W. WEATHERS (1975): Temperature adaptations in amphibians. – Am. Nat., Lancaster, **109**: 93-101.
- STEARNS, S.C. (1989): The evolutionary significance of phenotypic plasticity. – BioScience, Washington, D.C., **39**: 436-445.
- STURM, H. (1994): Fauna. – Pp. 71-87 in MORA-OSEJO, L.E. & H. STURM (eds.): Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. – Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá (Colección Jorge Alvarez Lleras No. 6).
- TELFORD, S.R. (1985): Double egg clutch production by female painted reed frogs during a single breeding season. – Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap, **81**: 209.

- THIESMEIER, B. & K. HAKER (1990): *Salamandra salamandra bernardezi* WOLTERSTORFF, 1928, aus Oviedo, Spanien, nebst Bemerkungen zur Viviparie in der Gattung *Salamandra*. – *Salamandra*, Bonn, **26**(2/3): 140-154.
- TRUEB, L. & M.J. TAYLOR (1974): Systematics and evolution of the greater Antillean hylid frogs. – *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, Lawrence*, **24**: 1-60.
- UZZELL, T. (1982): Immunological relationship of western Palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). – *Amphibia-Reptilia, Leiden*, **3**(2/3): 135-144.
- VALDIVIESO, D. & J.R. TAMSITT (1974): Thermal relations of the Neotropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). – *Royal Ontario Mus. Life Sci. Occ. Pap., Toronto*, No. 26: 1-10.
- VAN DER HAMMEN, T. & A.M. CLEEF (1986): Development of the high Andean páramo flora and vegetation. – Pp. 153-200 in VUILLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*. – Oxford (Univ. Press).
- VOLPE, E.P. (1953): Embryonic temperature adaptations and relationships in toads. – *Physiol. Zool., Chicago*, **26**: 344-354.
- WEBER, R.E. & F.B. JENSEN (1988): Functional adaptations in hemoglobins from ectothermic vertebrates. – *Ann. Rev. Physiol., Palo Alto*, **50**: 161-179.
- WEBB, T. & P.J. BARTLEIN (1992): Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. – *Annu. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto*, **23**: 141-173.
- WEST-EBERHARDT, M.J. (1989): Phenotypic plasticity and the origin of diversity. – *Annu. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto*, **20**: 249-278.
- WILEY, E.O. (1988): Vicariance biogeography. – *Annu. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto*, **19**: 513-542.

Eingangsdatum: 11. September 1995

Verfasser: HORST LÜDDECKE, Universidad de los Andes, Departamento de Ciencias Biológicas, Apartado Aéreo 4976, Santafé de Bogotá, Kolumbien.