

Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie des mexikanischen lungenlosen Salamanders *Pseudoeurycea leprosa* (COPE, 1869)

THOMAS BILLE

Abstract

Studies on the reproductive biology of the Mexican lungless salamander Pseudoeurycea leprosa (COPE, 1869).

Based on three collections of *P. leprosa* from the vicinity of the village of Río Frío, Mexico, aspects of the reproductive biology of the species are presented. Males mature at a minimum snout-vent length of 42 mm. The vasa deferens and testes were pigmented in all males in which sperm was present. The presence of the secondary sexual characters, mental gland and cloacal glands, was often associated with spermatogenesis, but this was not consistent. Sperm was found in males in both summer and autumn, and testes volume did not differ between these two seasons (no males were available in spring). This indicates that courtship is either prolonged or continual in its occurrence. Females mature at a standard length of 48-51 mm. Oviposition occurs biennially, probably, in August-October. Based on the number of large ovarian eggs, clutch size is estimated to range from 20-21.

Key words: Amphibia: Caudata: Plethodontidae: *Pseudoeurycea leprosa*; reproductive biology, life history, Mexico.

Zusammenfassung

Aspekte der Fortpflanzungsbiologie von *Pseudoeurycea leprosa* werden präsentiert. Tiere wurden zu drei verschiedenen Jahreszeiten in der Umgebung des Dorfes Río Frío, Mexiko, gesammelt. Männchen erreichen die Geschlechtsreife bei einer KRL von 42 mm. Die Vasa deferens und die Testes waren bei allen Männchen, bei denen Spermien gefunden wurden, pigmentiert. Die sekundären Geschlechtsmerkmale, Kinndrüse und vergrößerte Drüsen in der Kloake, traten oft in Verbindung mit Spermien in den Testes und den Vasa deferens auf. Spermien wurden bei den Männchen sowohl im Sommer als auch im Herbst gefunden. Das Volumen der Testes war im Sommer und im Herbst gleich. Im Frühjahr wurden keine Männchen gefunden. Dies ist ein Indiz dafür, daß *P. leprosa* entweder eine verlängerte oder eine kontinuierliche Balzzeit aufweist. Weibchen erreichen die Geschlechtsreife bei einer KRL von 48-51 mm. Es wird nur jedes zweite Jahr ein Gelege abgesetzt, wahrscheinlich in den Monaten August bis Oktober. Vermutlich umfassen die Gelege 20-21 Eier, wie aus der Anzahl der größten Eier in den Ovarien hervorging.

Schlagwörter: Amphibia: Caudata: Plethodontidae: *Pseudoeurycea leprosa*; Fortpflanzungsbiologie, Lebensgeschichte, Mexiko

1 Einleitung

Mit 114 Arten hat Mexiko eine imponierende Salamanderfauna. Von diesen gehören ungefähr 90 % zur Familie der Plethodontidae, den sogenannten lungenlosen Salamandern. Auf Grund der Osteologie und Studien der Kopfmuskulatur wurde die Familie von WAKE (1966) in zwei Unterfamilien aufgeteilt: Desmognathinae und Plethodontinae. Letztgenannte wurden weiter in drei Tribus aufgeteilt: Plethodontini, Hemidactyliini und Bolitoglossini. Mit Ausnahme der Gattungen *Aneides*, *Batrachoseps* und *Ensatina*, die auf Baja California Norte begrenzt sind, gehören alle mexikanischen lungenlosen Salamander dem Tribus Bolitoglossini an. Repräsentan-



Abb. 1. Adulte *Pseudoeurycea leprosa* ohne rost-rote Zeichnung aus Río Frío, México (Staat), Mexiko.

Adult *Pseudoeurycea leprosa* from Río Frío, México (state), Mexico, lacking a rust-red colour pattern.



Abb. 2. Adulte *Pseudoeurycea leprosa* mit rost-rottem Rückenband aus demselben Fundort wie in Abbildung 1.

Adult *P. leprosa* from the same locality as in Figure 1 with a rust-red dorsal band.



Abb. 3. Schlüpfling von *P. leprosa* (19,4 mm KRL) aus demselben Fundort wie in Abbildung 1.

Hatchling *P. leprosa* (19,4 mm snout-vent length) from the same locality as in Figure 1.



Abb. 4. Typischer Lebensraum von *P. leprosa* in der Umgebung des Dorfes Río Frío, México (Staat), Mexiko.

Typical habitat of *P. leprosa* in the vicinity of the town of Río Frío, México (state), Mexico.

ten dieses Tribus findet man von Oregon, USA, im Norden bis Belem, Brasilien, und dem zentralen Bolivien im Süden. Daneben werden Bolitoglossini in Europa von sieben Arten der Gattung *Speleomantes* repräsentiert (LANZA et al. 1995). In den neuweltlichen Tropen haben diese Salamander eine gewaltige adaptive Radiation durchgemacht und umfassen heute sowohl wühlende als auch kletternde Arten (WAKE & LYNCH 1976).

Die Gattung *Pseudoeurycea* umfaßt 32 Arten, wovon nur *P. expectata* nicht in Mexiko vorkommt. Damit ist *Pseudoeurycea* die artenreichste Salamandergattung Mexikos. Sie besitzt keine Autapomorphien und fungiert daher schon lange als Sammelgattung, deren Arten nach dem Ausschlußverfahren definiert werden (WAKE & ELIAS 1983).

Pseudoeurycea leprosa (Abb. 1 & 2) ist eine mittelgroße Art mit einer Kopfrumpf-Länge (KRL) von circa 50-60 mm. Die Grundfärbung ist schwarz-braun mit einer rost-roten Zeichnung auf dem Rücken. Die Ausdehnung der rost-roten Zeichnung ist sehr variabel. Sie kann fast ganz fehlen (Abb. 1) oder auch ein breites rost-rotes Rückenband bilden (Abb. 2). Ein silber-grauer ventrolateraler Streifen ist charakteristisch. Der Bauch ist schwarz-grau. Schlüpflinge (Abb. 3) sind schwarz-grau mit silber-grauer Zeichnung. Ab und zu kommt ein rostroter Streifen an der Schwanzwurzel vor.

Pseudoeurycea leprosa kommt im zentralen Mexiko vor und ist vom westlichen Destrito Federal und dem nördlichen Morelos durch México (Staat) und Puebla bis Pico de Orizaba, Veracruz, verbreitet (SMITH & TAYLOR 1948). Hier kommt die Art in Tannen- und Kiefernwäldern in 2700-3300 m Höhe vor und ist stellenweise sehr häufig (TAYLOR 1938, TAYLOR & SMITH 1945).

Studien zur Biologie der neotropischen lungenlosen Salamander sind selten. Das gilt auch für Untersuchungen der Lebensgeschichte und Fortpflanzungsbiologie. Hier ist die Gattung *Pseudoeurycea* keine Ausnahme. Das vorliegende Wissen ist noch sehr lückenhaft. Wie alle Repräsentanten des Tribus Bolitoglossini setzt auch *Pseudoeurycea* Eier mit direkter Entwicklung auf dem Lande ab. Das heißt, die ganze Entwicklung läuft innerhalb des Eies ab, und ein aquatisches Larvenstadium fehlt. Gelege von 19-34 Eiern wurden während der Monate Januar, März, April, Juni und Juli gefunden (STUART 1954, DUELLMAN 1961, McDIARMID & WORTHINGTON 1970, MENDOZA QUIJANO & HERNÁNDEZ GARCIA 1995, BILLE 1998). In Guatemala können Balz und Paarung bei den Arten *P. brunnata*, *P. goebeli* und *P. rex* während des ganzen Jahres vorkommen, während eine Eiablage nur im Frühjahr stattfindet. Die einzelnen Weibchen scheinen nur jedes zweite Jahr Gelege absetzen zu können (HOUCK 1977b).

Trotz seiner örtlichen Häufigkeit ist die Lebensgeschichte und Fortpflanzungsbiologie von *P. leprosa* vollständig unbekannt. Als ich im Zusammenhang mit einer anderen Untersuchung in den Besitz einer Serie von *P. leprosa* kam, die 1996-1998 gesammelt wurde, bot es sich an, auch deren reproduktiven Status zu untersuchen, um dadurch einige Aspekte der Fortpflanzungsbiologie der Art zu ermitteln.

2 Material und Methoden

Salamander wurden in der Umgebung des Dorfes Río Frío, Municipio Ixtapaluca, México (Staat), Mexiko, während der Monate Juli/August 1996, Oktober/November 1997 und März/April 1998 gesammelt. Die Landschaft besteht hauptsächlich aus recht trockenem offenem Nadelwald mit einer Vegetation, die von Kiefern (*Pinus*

spp.) und Tannen (*Abies religiosa*) dominiert wird (Abb. 4). Das Unterholz besteht vorwiegend aus verschiedenen Gräsern mit einer Dominanz der Gattungen *Muhlenbergia* und *Festuca*. Salamander wurden in Höhen von 2700-3100 m gefunden. Das Gebiet ist von menschlicher Aktivität stark beeinflusst, was vor allem durch Waldrodungen für die Landwirtschaft und durch zufälliges oder bewußtes regelmäßiges Abbrennen des Unterholzes zum Ausdruck kommt. Im Gebiet kommt *P. leprosa* zusammen mit drei anderen Plethodontiden vor: *Pseudoeurycea belli*, *P. cephalica* und *Chiropterotriton* sp. [Art B laut DARDA (1994)]. Nur letztgenannte Art wurde syntop mit *P. leprosa* gefunden.

Die Salamander wurden während des Tages in ihren Verstecken, das heißt in der Laubschicht, unter Holz und der losen Rinde von gefallenem Baumstämmen, gesammelt, mit einer Chlorobutanol-Lösung abgetötet und in 70 % Ethanol konserviert. Die Kopf-Rumpf-Länge (KRL) Messung erfolgte nach der Konservierung. Um den reproduktive Zustand der einzelnen Salamander zu bestimmen, wurden alle Exemplare seziiert und der Zustand der Gonaden analysiert.

Bei den Weibchen wurden Anzahl und Durchmesser der Eier in den Ovarien, bei den Männchen Länge und Durchmesser der Testes gemessen. Das Volumen der Testes errechnete ich mit folgender Formel: $\text{Volumen} = 4/3\pi(\text{Länge}/2) \times (\text{Durchmesser}/2)^2$. Unter dem Mikroskop erfolgte eine Untersuchung der Vasa deferens auf das Vorhandensein von Spermien. Im Zusammenhang mit dem Vorhandensein von Sperma wurden folgende sekundäre Geschlechtsmerkmale untersucht: Pigmentierung der Testes und der Vasa deferens, Vorhandensein einer Kinndrüse und Entwicklung von Drüsen in der Kloake. Alle Messungen wurden mittels einer Schieblehre mit einer Genauigkeit von 0,1 mm (KRL) und mit einem Uhr-Meßschieber unter einem Stereomikroskop mit einer Genauigkeit von 0,01 mm (restliche Messungen) bestimmt.

Auf eine Analyse des Alters bei der Geschlechtsreife anhand von Histogrammen der Größenklassen wurde verzichtet, da die Abgrenzung der Größenklassen mit zu großer Unsicherheit verbunden war. Der Gebrauch von Größen-Frequenzen zur Bestimmung von Alter und Wachstum wurde auch von anderen Verfassern kritisiert (z.B. VERRELL & FRANCILLON 1986, HALLIDAY & VERRELL 1988).

3 Ergebnisse

1996-1998 wurden 93 *P. leprosa* gesammelt, davon sechs (6,5 %) im Frühjahr, 56 (60,2 %) im Sommer und 31 (33,3 %) im Herbst. Die verschiedenen Stichprobengrößen beruhen nicht auf unterschiedlich intensiver Sammeltätigkeit. Vielmehr spiegeln sie die Schwierigkeit wieder, die mit der Lokalisierung der Salamander im Feld verbunden waren. So wurden weniger Salamander während der trockenen Monate (Frühjahr und Herbst) gefunden, weil die Tiere in dieser Zeit tiefer in den Boden eindringen. Dies war 1998 besonders ausgeprägt, in dem Mexiko ein sehr trockenes Frühjahr erlebte (ANONYMUS 1998). Durch Sektion konnte festgestellt werden, daß die gesammelte Sammlung aus 30 (32,3 %) Männchen, 29 (31,2 %) Weibchen und 34 (36,6 %) Jungtieren bestand.

3.1 Fortpflanzungszyklus der Männchen

Männchen kommen nur in den Sommer- und Herbststichproben vor. Im Frühjahr 1998 wurden keine Männchen gefunden, was aber auf Grund der kleinen Stichprobengröße als Zufall anzusehen ist.

Bei Männchen mit einer Kopf-Rumpf-Länge (KRL) von < 40 mm sind die Testes generell sehr klein, hart und unpigmentiert. Wahrscheinlich waren diese Männchen nicht geschlechtsreif, das heißt, die Spermatogenese fand nicht statt. Dies wurde durch eine Stichprobe (= 5) bestätigt. In keinem Fall konnten Spermien in den Vasa deferens gefunden werden. Mit einer einzigen weiteren Ausnahme wurden deshalb nur Männchen mit einer Kopf-Rumpf-Länge (KRL) von > 40 mm auf das Vorhandensein von Samen in den Vasa deferens untersucht.

Der Zusammenhang zwischen sekundären Geschlechtsmerkmalen und Vorhandensein von Spermien in den Vasa deferens wird in Tabelle 1 dargestellt. Das Auftreten der dort genannten sekundären Geschlechtsmerkmale wird normalerweise als Indiz dafür angesehen, daß die Männchen sexuell aktiv sind. Auch in diesem Fall sieht man eine solche Tendenz. Allerdings wurden bei einigen Männchen mit deutlich ausgeprägten Kinndrüsen und vergrößerten Drüsen in der Kloake keine Spermien in den Vasa deferens gefunden. Daneben hatten einige Männchen weder Kinndrüsen noch vergrößerte Drüsen in der Kloake, aber trotzdem Spermien in den Vasa deferens. Alle Männchen, in den Spermien gefunden wurden, hatten entweder stark pigmentierte Testes oder Vasa deferens, aber dieses Merkmal wurde auch bei Männchen ohne Spermien in den Vasa deferens beobachtet. Wenn sowohl Vasa deferens als auch Testes pigmentiert waren, wurden immer Spermien in den Vasa deferens gefunden.

Es besteht ein Zusammenhang zwischen Testesvolumen und Spematogenese-Aktivität. Bei den lungenlosen Salamander der gemäßigten Zone, wo Balz und Paarung an bestimmte Jahreszeiten gebunden sind, wird eine Vergrößerung des Testesvolumen während der Paarungszeit beobachtet (z.B. HIGHTON 1956, PEACOCK &

	Spermien vorhanden	Spermien nicht vorhanden
Kinndrüsen vorhanden	68,8 %	14,3 %
nicht vorhanden	31,3%	85,7 %
Drüsen in der Kloake entwickelt	81,3%	14,3 %
nicht entwickelt	18,8 %	85,7 %
Testes pigmentiert	100,0 %	14,3 %
unpigmentiert	0%	85,7 %
Vasa deferens pigmentiert	100,0 %	14,3 %
unpigmentiert	0%	85,7 %

Tabelle 1. Sekundäre Geschlechtsmerkmale bei 30 Männchen von *Pseudoeurycea leprosa* im Zusammenhang mit dem Vorhandensein von Spermien in den Vasa deferens.

Secondary sexual characters of 30 males of *Pseudoeurycea leprosa* compared to the presence of sperm in the Vasa deferens.

NUSSBAUM 1973, SEMLITSCH & WEST 1983). Bei *P. leprosa* wurde ein exponentieller Zusammenhang zwischen Testesvolumen und KRL festgestellt (Abb. 5). Dieser Zusammenhang unterschied sich bei im Herbst und im Sommer gesammelten Männchen nicht (t-Test nach logarithmische Umwandlung: $t = 1,0069$; $df = 26$; $P = 0,3233$). Das bei fast allen geschlechtsreifen Männchen sowohl im Sommer als auch im Herbst Spermien gefunden wurden, ist ein Indiz dafür, daß *P. leprosa* entweder eine kontinuierliche oder eine verlängerte Paarungszeit hat. Die Dauer der Paarungszeit kann nicht mit Sicherheit festgelegt werden, da im Frühjahr keine Männchen gefunden wurden.

Das kleinste Männchen mit Spermien in den Vasa deferens hatte eine Kopf-Rumpf-Länge von 42,0 mm, was als Minimalgröße bei der Geschlechtsreife angesehen werden muß. Bei einem einzigen Männchen mit einer KRL von 35,3 mm, das im Herbst 1997 gesammelt wurde, waren rechts Testis und Vasa deferens pigmentiert, während die linke Seite völlig unpigmentiert war. Da jedoch weder im linken noch rechten Vasa deferens Spermien gefunden wurden, wurde dieses Exemplar als nicht geschlechtsreif angesehen.

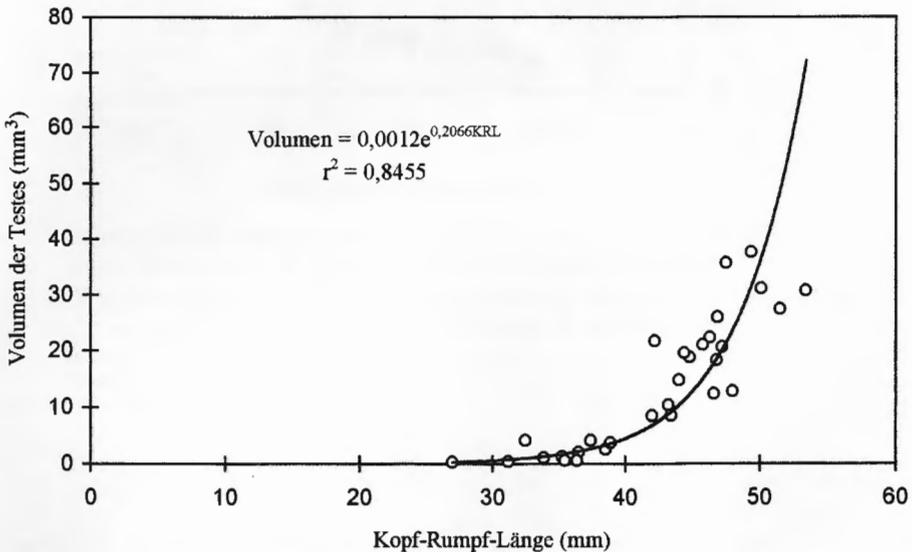


Abb. 5. Zusammenhang zwischen Testesvolumen und Kopf-Rumpf-Länge bei *Pseudoeurycea leprosa*.

Regression of testes volume on snout-vent length of *Pseudoeurycea leprosa*.

3.2 Fortpflanzungszyklus der Weibchen

Die Weibchen können nach dem Durchmesser der größten Eier im Ovar in zwei Gruppen eingeteilt werden (Abb. 6). Die Gruppe A umfaßt die subadulten Weibchen (KRL = 31-51 mm). Die Gruppe B umfaßt die erwachsenen geschlechtsreifen

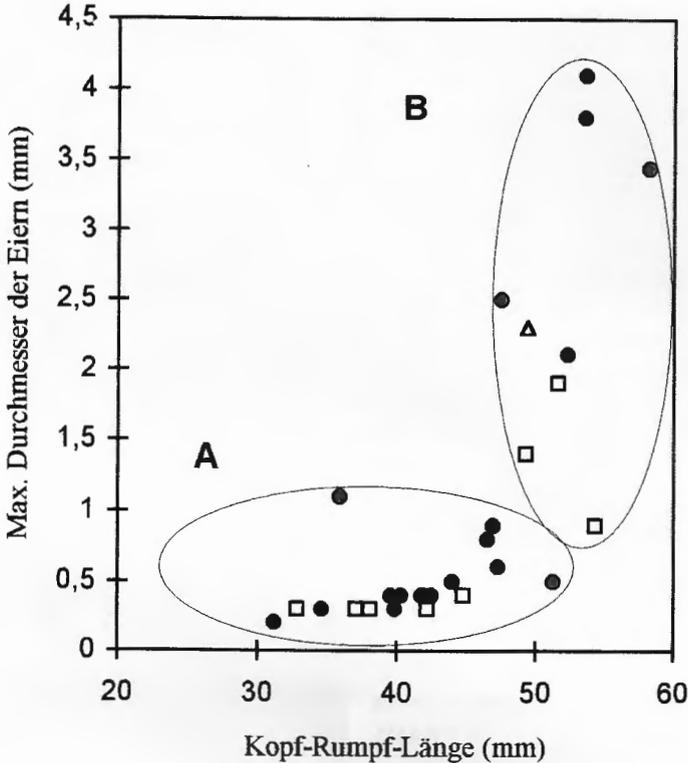


Abb. 6. Größevariation der Eier in den Ovarien im Vergleich zur KRL bei subadulten (A) und geschlechtsreifen (B) Weibchen von *P. leprosa*. Δ: Frühjahr, ●: Sommer, □: Herbst.
 Size variation of ovarian eggs to snout-vent length in subadult (A) and sexually mature (B) females of *P. leprosa*. Δ: Spring, ●: Summer, □: Autumn.

Weibchen (KRL = 48-59 mm). Die letztgenannte Gruppe kann weiter in zwei Untergruppen unterteilt werden. Die erste besteht aus Weibchen mit mittelgroßen Eier (0,9-2,5 mm Durchmesser) in den Ovarien. Ich vermute, daß diese Weibchen ihre Eier ein Jahr, nachdem sie gesammelt wurden, abgesetzt hätten. Die zweite Untergruppe besteht aus Weibchen mit sehr großen Eier (3,4-4,1 mm Durchmesser) in den Ovarien. Diese Weibchen hätten wahrscheinlich ihre Eier im selben Jahr, in dem sie gesammelt wurden, abgesetzt. In der Sommer-Stichprobe sind alle Eigrößen repräsentiert. In der Herbst-Stichprobe variiert die Eigröße von klein bis mittelgroß. Da die Verteilung der Eigrößen bimodal ist, könnte der Zyklus der Fortpflanzung der Weibchen möglicherweise zweijährig sein, das heißt ein Weibchen setzt jedes zweite Jahr ein Gelege ab. Die Bildung von relativ diskreten Gruppen deutet darauf hin, daß die Eiablage auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt ist.

Weibchen mit grossen Eiern in den Ovarien wurden alle während des Sommers gefunden. Daraus kann man folgern, daß die Eiablage in den Monaten August bis

Oktober stattfindet. Bei diesen Weibchen variierte die Anzahl der Eier von 20-21, was wahrscheinlich identisch mit der Gelegegröße ist. Ein Zusammenhang zwischen KRL und Anzahl der Eier in den Ovarien (Abb. 7) konnte nicht festgestellt werden (Pearsons Korrelation; $r = 0,1025$; $\alpha > 0,05$). Die Gelege werden offensichtlich gut versteckt abgesetzt, möglicherweise tief im Boden. Dies schützt sie vor Prädatoren, Austrocknung und größeren Temperaturschwankungen. Versteckte und tiefliegende Eiablageplätze würden auch erklären, warum keine Gelege während der Feldarbeit gefunden wurden. Die Weibchen bleiben wahrscheinlich bis zum Schlüpfen der Jungen bei den Eiern, was erklärt, warum im Herbst keine „entleerten“ Weibchen gefunden wurden.

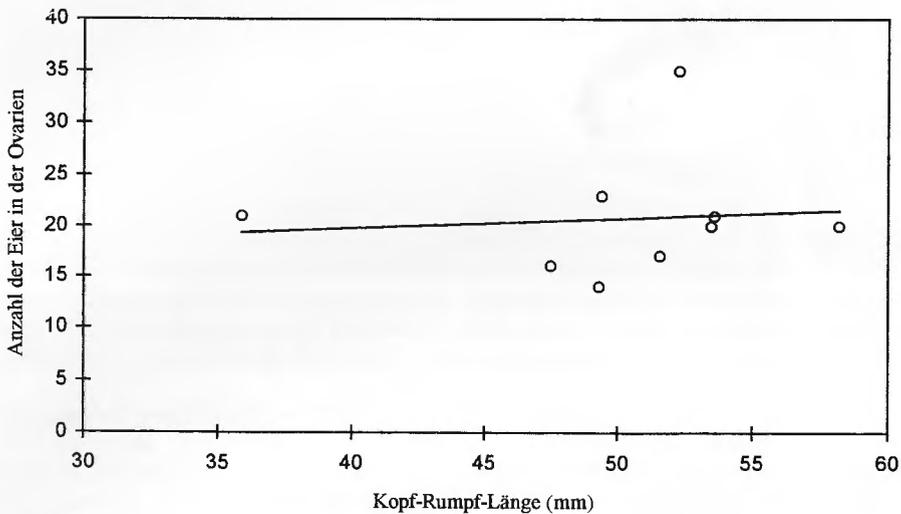


Abb. 7. Zusammenhang zwischen KRL und Anzahl der Eier in den Ovarien. Nur Weibchen mit Eiern > 1 mm Durchmesser wurden betrachtet.

Lack of relationship of snout-vent length and number of ovarian eggs. Only females containing eggs with a diameter > 1 mm were considered.

4 Diskussion

Die hier dargestellten Ergebnisse deuten nicht darauf hin, daß die Fortpflanzung von *P. leprosa* wesentlich von der anderer neotropischer lungenloser Salamander mit derselber Höhenverbreitung abweicht. Es gibt jedoch einige, wahrscheinlich geographisch bedingte Unterschiede, deren nähere Betrachtung wertvoll erscheint.

Für Arten aus den gemäßigten Zonen sind Balz und Eiablage stark von den Jahreszeiten bestimmt, wohingegen in Guatemala die Balz bei vier Arten der Gattung *Bolitoglossa* und zwei Arten von *Pseudoeurycea* kontinuierlich ist, das heißt, sie kann während des ganzen Jahres stattfinden, die Eiablage aber nur zu bestimmten Jahreszeiten erfolgt. Bei einer einzigen Art, *Dendrotriton bromeliacia*, scheint weder Balz

noch Eiablage von der Jahreszeit bestimmt zu werden (HOUCK 1977b). Weiter südlich, in Costa Rica, hängen bei den Arten *B. colonnea* und *B. pesrubra* (als *B. subpalmata* in der zitierten Literatur) weder Balz noch Eiablage von der Jahreszeit ab (VIAL 1968, BRUCE 1997). Bei *B. adspersa* aus Kolumbien können Balz und Eiablage das ganze Jahr über stattfinden (VALDIVIESO & TAMSITT 1965). Trotz der niedrigen Anzahl untersuchter Arten scheint es wahrscheinlich, daß bei den neuweltlichen Plethodontiden ein Nord-Süd-Klin von saisonaler bis hin zu einer asaisonalen Fortpflanzung existiert. Studien der Lebensgeschichte von lungenlosen Salamandern Mexikos scheinen erstaunlicherweise nicht vorhanden zu sein. Wenn angenommen wird, daß ein Klin im Fortpflanzungsmuster bei diesen Salamandern vorkommt, muß der Übergang von saisonaler zu kontinuierlicher Balz in Mexiko gesucht werden. Studien der Lebensgeschichte von Salamandern aus dieser Region sind deshalb wünschenswert.

Weibchen von nearktischen terrestrischen Plethodontiden setzen ihre Eier zu bestimmten Jahreszeiten ab und bewachen sie für mehrere Monate bis zum Schlüpfen. Obwohl HOUCK (1977b) Anzeichen dafür fand, daß *Dendrotriton bromeliacia* aus Guatemala das ganze Jahr über Eier absetzen kann, ist es nicht sicher, daß dies generell für alle Arten gilt, die auch nördlich von Costa Rica vorkommen. Es ist aufgrund des sehr begrenzten zur Verfügung stehenden Datenmaterials unmöglich vorauszusagen, ob eine jahreszeitbedingte Eiablage bei einigen Arten Costa Ricas vorkommt. Da jedoch die Eiablage sowohl einer Tieflandart (*Bolitoglossa colonnea*) als auch einer Hochlandart (*B. pesrubra*) nicht jahreszeitlich bedingt ist, ist es naheliegend, davon auszugehen, daß diese Form der Eiablage in diesem Breitengrad eher die Regel als die Ausnahme darstellt. Daß *P. leprosa* in Mexiko eine jahreszeitbedingte Eiablage hat, wurde wegen seiner nördlichen Verbreitung erwartet und paßt in die Hypothese vom Vorhandensein eines Klin von saisonaler bis asaisionaler Eiablage bei terrestrischen Plethodontiden hinein.

Der größte Teil der wenigen untersuchten neotropischen lungenlosen Salamander scheint die Gelege mit einem zweijährigen Intervall abzusetzen. BRUCE (1997) dagegen hat dargestellt, daß *B. colonnea* möglicherweise mehrmals im Jahr Gelege absetzen kann. Dies scheint aber die Ausnahme zu sein. Weil *B. colonnea* ein Tieflandart ist, könnten die Höhenlage zusammen mit dem Auftreten kleiner Gelege und, vielleicht, dem Fehlen von Brutpflege die entscheidenden Faktoren für die kurze Länge der Eiablage-Intervalle bei dieser Art sein. Ein Absetzen von Gelegen in jedem zweiten Jahr ist auch bei lungenlosen Salamandern aus der gemäßigten Zone die Regel, aber es gibt Ausnahmen. So findet man innerhalb der Gattung *Plethodon* sowohl Arten, die jährlich Gelege absetzen können, als auch Arten, die nur jedes zweite Jahres Gelege produzieren (MARVIN 1996). Es wird angenommen, daß die meisten *Pseudoeurycea* jedes zweite Jahr Eier legen, aber die wenigen Tieflandarten der Gattung sowie der höhlenbewohnende *P. scandens* könnten sich vielleicht jährlich fortpflanzen. Arten aus großen Höhen, wie *P. gadovii*, könnten ihre Gelege sogar noch seltener als jede zweite Jahr absetzen.

Die etwas widersprüchlichen Verhältnisse bei den sekundären Geschlechtsmerkmale im Vergleich zur Fortpflanzungsaktivität von *P. leprosa*, gewertet am Vorhandensein von Spermien in den Vasa deferens, sind überraschend. Beschreibungen des Balzverhaltens bei neotropischen Plethodontiden sind äußerst selten; aber bei allen Arten mit Kinndrüsen muß angenommen werden, daß diese Drüse eine wichtige Rolle bei der Balz spielt (HOUCK & SEVER 1994). Alle fortpflanzungsaktiven Männchen sollten deshalb eine deutliche Kinndrüse besitzen. Dies scheint bei *P. leprosa*

aber nicht immer der Fall zu sein. Bisher konnte bei fortpflanzungsaktiven Männchen von *P. leprosa* ein Fehlen sowohl von Kinndrüsen als auch von vergrößerten Drüsen in der Kloake beobachtet werden. HOUCK (1977a) stellte deutliche Kinndrüsen bei fortpflanzungsinaktiven *Bolitoglossa rostrata* fest, eine Situation, die auch bei *P. leprosa* beobachtet wurde. Allerdings fand sie bei allen fortpflanzungsaktiven Männchen sowohl Kinndrüsen als auch vergrößerte Drüsen in den Kloaken. Da alle Männchen von *P. leprosa* mit sehr großen Testes sowohl deutliche Kinndrüsen wie auch vergrößerte Drüsen in der Kloake haben, könnte das Vorhandensein dieser Merkmalskombination vielleicht so gedeutet werden, daß nur diese Männchen zur Balz und zur Paarung bereit sind, obwohl auch bei anderen Männchen Spermien in den Vasa deferens festgestellt werden konnte.

Danksagung

Dank gilt besonders den Herren E. AMTHAUER und R. FONOLL, die mich auf einer der drei Mexiko-Exkursionen begleiteten. E. AMTHAUER danke ich außerdem für sprachliche Korrektur des Manuskriptes. Das Department of Population Biology, Zoological Institute, University of Copenhagen, hat mir einen Labor-Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt. Becket-Fonden und Center for Nord-Syd Studier (University of Copenhagen) danke ich für die finanzielle Unterstützung meiner Untersuchung.

Schriften

- ANONYMUS (1998): Fires continue wrath across Mexico. – The News, Mexico City, **48**(307): 12.
- BILLE, T. (1998): Eggs and hatchlings of the Mexican salamander *Pseudoeurycea cephalica* (Caudata: Plethodontidae). – Rev. Biol. Trop., San José, **46**(2): 447-452.
- BRUCE, R.C. (1997): Life history attributes of the salamander *Bolitoglossa colonnea*. – J. Herpetol., St. Louis, **31**(4): 592-594.
- DARDA, D.M. (1994): Allozyme variation and morphological evolution among Mexican salamanders of the genus *Chiropterotriton* (Caudata: Plethodontidae). – Herpetologica, Lawrence, **50**(2): 164-187.
- DUELLMAN, W.E. (1961): The amphibians and reptiles of Michoacán, México. – Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., Lawrence, **15**(1): 1-148.
- HALLIDAY, T.R. & P.A. VERRELL (1988): Body size and age in amphibians and reptiles. – J. Herpetol., St. Louis, **22**: 253-265.
- HIGHTON, R. (1956): The life history of the slimy salamander, *Plethodon glutinosus*, in Florida. – Copeia, Washington, **1956**(2): 75-93.
- HOUCK, L.D. (1977a): Reproductive biology of a neotropical salamander, *Bolitoglossa rostrata*. – Copeia, Washington, **1977**(1): 70-83.
- (1977b): Life history patterns and reproductive biology of neotropical salamanders. – S. 43-71 in TAYLOR, D.H. & S.I. GUTTMAN (Hrsg.): The Reproductive Biology of Amphibians. – New York (Plenum).
- & D.M. SEVER (1994): Role of the skin in reproduction and behaviour. – S. 351-381 in HEATWOLE, H. (Hrsg.): Amphibian Biology, Volume 1, The Integument. – Sydney (Surrey Beatty & Sons).
- LANZA, B., V. CAPUTO, G. NASCETTI & L. BULLINI (1995): Morphologic and genetic studies of the European plethodontid salamanders: Taxonomic inferences (genus *Hydromantes*). – Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monogr. **16**: 1-366.
- MARVIN, G.A. (1996): Life history and population characteristics of the salamander *Plethodon kentucki* with a review of *Plethodon* life histories. – Amer. Midl. Nat., **136**: 385-400.

- McDIARMID, R.W. & R.D. WORTHINGTON (1970): Concerning the reproductive habits of tropical plethodontid salamander. – *Herpetologica*, Lawrence, **26**: 57-70.
- MENDOZA QUIJANO, F. & E. HERNÁNDEZ GARCIA (1995): *Pseudoeurycea cephalica manni* (NCN). Reproduction. – *Herpetol. Rev.*, St. Louis, **26**(4): 199-200.
- PEACOCK, R.L. & R.A. NUSSBAUM (1973): Reproductive biology and population structure of the western red-backed salamander, *Plethodon vehiculum* (COOPER). – *J. Herpetol.*, St. Louis, **7**(3): 215-224.
- SEMLITSCH, R.D. & C.A. WEST (1983): Aspects of the life history and ecology of Webster's salamander, *Plethodon websteri*. – *Copeia*, Lawrence, **1983**(2): 339-346.
- SMITH, H.M. & E.H. TAYLOR (1948): An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. – *Bull. U.S. Natl. Mus.*, Washington, **194**: 1-118.
- STUART, L.C. (1954): Descriptions of some new amphibians and reptiles from Guatemala. – *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **67**: 159-178.
- TAYLOR, E.H. (1938): Concerning Mexican salamanders. – *Univ. Kansas Sci. Bull.*, Lawrence, **25**(14): 259-313.
- TAYLOR, E.H. & H.M. SMITH (1945): Summary of the collections of amphibians made in México under the WALTER RATHBONE BACON traveling scholarship. – *Proc. U.S. Natl. Mus.*, Washington, **95**(3185): 521-613.
- VALDIVIESO, D. & J.R. TAMSITT (1965): Reproduction in a neotropical salamander, *Bolitoglossa adspersa* (PETERS). – *Herpetologica*, Lawrence, **21**(3): 228-236.
- VERREL, P.A. & H. FRANCILLON (1986): Body size, age, and reproduction in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. – *J. Zool.*, London (A), **210**: 89-100.
- VIAL, J.L. (1968): The ecology of the tropical salamander, *Bolitoglossa subpalmata*, in Costa Rica. – *Rev. Biol. Trop.*, San José, **15**(1): 13-115.
- WAKE, D.B. (1966): Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. – *Mem., So. Calif. Acad. Sci.*, **4**: 1-111.
- WAKE, D.B. & P. ELIAS (1983): New genera and a new species of Central American salamanders, with a review of the tropical genera (*Amphibia*, *Caudata*, *Plethodontidae*). – *Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.*, **345**: 1-19.
- WAKE, D.B. & J.F. LYNCH (1976): The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. – *Sci. Bull., Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.*, **25**: 1-65.

Eingangsdatum: 3. Januar 2000

Verfasser: THOMAS BILLE, Bellmansgade 40 st. tv., DK – 2100 Kopenhagen Ø, Dänemark.