

Fortpflanzungsleistung im Terrarium von *Hyla labialis*-Weibchen aus dem tropischen Hochgebirge Kolumbiens

HORST LÜDDECKE

Mit 8 Abbildungen und 2 Tabellen

Abstract

Reproductive potential under terrarium conditions of female Hyla labialis from tropical high mountains in Colombia.

Little is known about individual differences in the reproductive potential of females of tropical frog populations. Since these data cannot be obtained reliably in the field, I carried out a laboratory breeding programme with the tropical tree frog *Hyla labialis*. For that purpose, 18 females were captured in the field at 3500 m altitude and kept in a terrarium, where they were repeatedly measured (body length and body mass) in order to select those individuals with a high body condition index for mating trials with conspecific males. Survival of these females in the terrarium was highly variable, but almost all remained reproductively active until shortly before death, and some survived for several years. Over a period of about four and a half years, these females produced 75 egg clutches which were distributed over all months of the year. The reproductive output varied between females as well as between successive ovipositions of the same female. Some females had a markedly higher reproductive potential than others. The annual number of egg clutches per female varied between zero and seven (mean 2.5), the spawning interval between 33–498 (mean 147) days, the clutch size between 300–1158 (mean 649) eggs, the loss of body mass while spawning between 7–36 % (mean 24 %). This large variation means that the contribution of individual females to maintain their population may be quite different. The validity of these laboratory results concerning the natural conditions are discussed.

Key words: Anura: *Hyla labialis*; female; high mountains; tropics; body condition index; reproductive potential; clutch size; clutch mass; breeding interval.

Zusammenfassung

Über Unterschiede in der Fortpflanzungsleistung einzelner Weibchen innerhalb tropischer Froschpopulationen ist wenig bekannt. Da solche Daten im Freiland nicht zuverlässig zu ermitteln sind, unternahm ich mit der tropischen Laubfroschart *Hyla labialis* vom Hochland Kolumbiens einen Laborversuch. Dazu wurden 18 erwachsene Weibchen gefangen und während ihres anschließenden Terrariumaufenthalts wiederholt gemessen (Körperlänge und Masse), um jeweils diejenigen Tiere mit hohem Konditionsindex zu Paarungsversuchen mit art eigenen Männchen auszuwählen. Die Überlebensdauer der Weibchen im Terrarium war ganz unterschiedlich, aber fast alle blieben bis kurz vor ihrem Tod und einige über mehrere Jahre hinweg reproduktionsfähig. Während einer Laufzeit von etwa viereinhalb Jahren kam es zu 75 Laichabgaben, die über alle Monate des Jahres verteilt waren. Die Fortpflanzungsleistung schwankte sowohl zwischen einzelnen Weibchen, als auch zwischen aufeinanderfolgenden Laichabgaben desselben Tieres. Einige Weibchen

waren deutlich leistungsfähiger als andere. Die Anzahl der jährlichen Laichabgaben pro Tier lag zwischen 0 und 7 ($\bar{x} = 2,5$), der Abweichungsabstand zwischen 33 und 498 ($\bar{x} = 115$) Tagen, die Laichgröße zwischen 300 und 1158 ($\bar{x} = 649$) Eiern pro Laichabgabe, der Körpermasseverlust beim Laichen zwischen 7 und 36 % ($\bar{x} = 24$ %). Die großen Schwankungsbreiten zeigen, daß die Beiträge einzelner Weibchen zum Fortbestehen ihrer Population ganz unterschiedlich sein können. Die Übertragbarkeit dieser Laborergebnisse auf natürliche Bedingungen wird erörtert.

Schlagworte: Anura: *Hyla labialis*; Weibchen; Hochgebirge; Tropen; Konditionsindex; Reproduktionspotential; Gelegegröße; Gelegemasse; Brutperiode.

1 Einleitung

Die meisten der heute lebenden Anurenarten haben die ursprüngliche Fortpflanzungsweise dieser Tiergruppe beibehalten und laichen eine große Anzahl relativ kleiner Eier ins Wasser ab (HÖDL 1990). Die Weibchen vieler Anurenarten pflanzen sich mehrmals im Laufe ihres Lebens fort, womit ein wiederholter hoher Energieaufwand zur Herstellung der Laichmassen verbunden ist (CRUMP & KAPLAN 1979). Für die in gemäßigten Breiten lebenden Froscharten wird gewöhnlich angenommen, daß jedes Weibchen jährlich einmal während einer kurzen Fortpflanzungszeit ablaicht (DUELLMAN & TRUEB 1986). Für die bisher daraufhin untersuchten Discoglossidae finden aber mehrmalige Laichzeiten pro Jahr statt (AKEF 1985, HEINZMANN 1970, KNOEPFFLER 1961, LÖRCHER 1969, READING & CLARKE 1988). Weitere solche Fälle stellen die Weibchen mehrerer Arten der Gattungen *Rana* (HOWARD 1978, MATSUI & KOKURYO 1984, WELLS 1976) und *Hyla* (PERRILL & DANIEL 1983, RITKE & LESSMANN 1994) dar. Auch bei tropischen Arten der Gattungen *Dendrobates* (WEYGOLDT 1984a; ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1982), *Phylllobates* (WEYGOLDT 1980), *Bufo* (WELLS 1979), *Phyllodytes* (WEYGOLDT 1981), *Phyllomedusa* (WEYGOLDT 1984b), *Hyperolius* (GRAFE et al. 1992, TELFORD 1985) und *Hyla* (CRUMP 1974, KLUGE 1981) ist mehrmaliges Ablaichen pro Laichzeit beschrieben worden.

Bei tropischen Froschpopulationen, deren jährliche Laichzeiten sich oft über mehrere Monate erstrecken (WOOLBRIGHT 1983), bestünde durchaus die Möglichkeit, daß jedes Weibchen mehrmals im Jahr ablaicht (TELFORD & DYSON 1990). Dies wäre allerdings im Freiland nur durch langfristiges und arbeitsaufwendiges Verfolgen individuell wiedererkennbarer Tiere zu ermitteln. Wenn etwa die Zeitabstände zwischen den Suchtagen im Feld zu lang sind, würden viele der sich fortpflanzenden Weibchen nicht angetroffen werden, weil sich jedes Tier nur kurzfristig beim Laichgewässer aufhält (CRUMP 1974). Um lückenlose Daten über die Abweichhäufigkeit von Anurenweibchen zu erhalten, ist es deshalb zuverlässiger, diese im Terrarium zu halten und zu verpaaren, falls sie sich unter solchen Bedingungen fortpflanzen. Dabei besteht der Vorbehalt, daß Terrarientiere unter allgemein günstigeren Bedingungen leben, etwa hinsichtlich der verfügbaren Nahrungsmenge, die im Freiland wohl weniger reichlich ist (GRAFE et al. 1992).

Über die Fortpflanzungsleistung einzelner Weibchen neotropischer Froscharten ist wenig bekannt. Die bereits erwähnten Fälle mehrerer jährlicher

Laichabgaben haben mich dazu angeregt, die Abweichhäufigkeit einer weiteren tropischen Froschart zu ermitteln: *Hyla labialis* aus dem Hochgebirge Kolumbiens.



Abb. 1. Erwachsenes *Hyla labialis*-Weibchen beim Sonnen auf einem Moospolster im Hochland.

Adult female of *Hyla labialis* basking on a moss cushion in the highland.

2 Einige Angaben zur Biologie von *Hyla labialis*

Diese häufige Froschart (Abb. 1) hat ihr geographisches Verbreitungsgebiet im nördlichen Teil der kolumbianischen Ostanden (COCHRAN & GOIN 1970) in Höhenlagen zwischen etwa 1800–3700 m ü.NN. Im tieferen Bereich findet man die Tiere in Wiesen und Viehweiden, im höheren Bereich in den menschenleeren, moorähnlichen Gegenden des naßkalten Páramo (Abb. 2). Sie sind vorwiegend Bodenbewohner. Bei mildem Wetter kann man sie tagsüber an windgeschützten Stellen beim Sonnen antreffen. Als Laichplätze dienen permanente Tümpel von mehreren Metern Durchmesser. Die Laichballen werden nachts wenige Zentimeter unterhalb der Wasseroberfläche an Pflanzen geheftet. Die Weibchen suchen die Tümpel nur zur Paarbildung und Eiablage auf. Den weitaus größten Teil ihres Lebens verbringen sie an Land, bis zu viele Hunderte von Metern vom Laichtümpel entfernt (LÜDDECKE 1990).

Zwischen den Populationen gibt es deutliche Unterschiede in der jährlichen Fortpflanzungstätigkeit. Bei der hier untersuchten Population erfolgen im Jahr zwei Laichzeiten, jede von etwa 1–4 Monaten Dauer. Die erste hat ihren Höhepunkt etwa im Februar/März, die zweite etwa im September/Okttober (Abb. 3 unten). Es kann jederzeit zu sporadischen Paarungen kommen, gelegentlich sogar in den trockensten Monaten des Jahres (Dezember–Januar), wenn die Tümpel ihren niedrigsten Wasserstand aufweisen (LÜDDECKE 1990).

Hyla labialis bewohnt Regionen mit einer artenarmen Amphibienfauna und macht dort den Hauptanteil der Amphibien-Biomasse aus, so daß sie eine wichtige Stellung in der Nahrungskette einnimmt. Im Herkunftsgebiet der hier untersuchten Tiere kommen nur drei weitere Anurenarten vor. Alle sind deutlich kleinwüchsiger als *H. labialis*: *Eleutherodactylus bogotensis* und *E. elegans*, die terrestrische Eier mit direkter Entwicklung legen, und *Colostethus subpunctatus*, die aus terrestrischen Eiern schlüpfende Larven in kleinen Tümpeln absetzt, welche nicht von *H. labialis* benutzt werden.



Abb. 2. Lebensraum mit Laichtümpel von *Hyla labialis* im kolumbianischen Hochgebirge.

Habitat with breeding pond of *Hyla labialis* in the Colombian high mountains.

3 Material und Methode

3.1 Beschaffung und Haltung der Tiere

Die Versuchsgruppe bestand aus 18 *H. labialis*-Weibchen, die ich Ende 1988 und im Laufe des Jahres 1989 im Hochland auf etwa 3500 m Höhe fing und nach Bogotá ins Labor mitnahm, wo sie seither verblieben. Sie wurden auf zwei gleichgroße Terrarien (50×30×30 cm, L+B+H) verteilt. Jedes Terrarium war lediglich mit einem kleinen, flachen Behälter ausgestattet, dessen Wasser fast täglich gewechselt wurde. Die Fütterung der Tiere erfolgte etwa zweimal pro Woche. Das abwechslungsreiche Nahrungsangebot (Mehlwürmer, Fliegen, Grillen, Libellenlarven, Asseln, Regenwürmer, Guppies, Frösche, Mäusebabys) war reichlich, aber nicht unbegrenzt. Die Lufttemperatur in den Terrarien schwankte täglich zwischen etwa 14–21°C, stieg aber an sonnigen Tagen stellenweise bis auf 40°C. Die Weibchen setzten sich beim Sonnen vorübergehend diesen hohen Temperaturen aus, bevor sie sich in den Schatten begaben. Beim Sonnen saßen sie auf dem Terrarienboden, den Kopf meist gegen das einfallende Licht gerichtet.

3.2 Auswahlverfahren der Weibchen für die Fortpflanzungsversuche

Jedes Weibchen wurde ab dem Fangtag in unregelmäßigen Zeitabständen vermessen. Aus Körpermasse und -länge wurde nach HEMMER & KADEL (1972) jeweils der Konditionswert (K-Wert) jedes Tieres errechnet. Um die dimensionslosen K-Werte zum Einschätzen der Fortpflanzungsbereitschaft der Versuchstiere benutzen zu können, griff ich auf Daten frisch gefangener und zum Abläichen vorübergehend ins Labor überführter *H. labialis*-Weibchen aus dem

Hochland zurück. Die Auswertung erfolgreicher Paarungsversuche mit 33 solcher Weibchen ergab mittlere K-Werte von 95 ± 7 vor und 71 ± 7 nach dem Ablaichen. Nur eines der 33 laichbereiten Weibchen besaß einen K-Wert unter 80 ($K=76$). Deshalb stellte ich Fortpflanzungsversuche mit Terrarien-Weibchen nur dann an, wenn sie einen K-Wert von mindestens 80 aufwiesen. Die entscheidende Messung erfolgte nach der Kotabgabe einige Tage nach der vorhergehenden Fütterung, um hohe K-Werte aufgrund des Darminhalts zu vermeiden.

3.3 Fortpflanzungsversuche

Jedes für einen Fortpflanzungsversuch geeignet erscheinende Terrarien-Weibchen wurde einzeln in ein Aquarium mit etwa 6 l Wasser (Wassersäule etwa 5 cm) und spärlichem Wasserpflanzenbesatz überführt. Zu jedem Weibchen setzte ich dann zwei erwachsene Männchen, die zu diesem Zweck jeweils frisch im Hochland gefangen und dort einige Tage später wieder freigelassen wurden. Im Aquarium erhielten die Weibchen keine Nahrung. Gewöhnlich dauerte der Aufenthalt dort nur eine Nacht lang. Nur ausnahmsweise verbrachte das eine oder andere Weibchen bis zu zwei Wochen im Aquarium, wenn es sich zwar von einem Männchen umklammern ließ, die Laichabgabe sich aber verzögerte. Nach dem Ablaichen und der folgenden Vermessung wurde jedes Weibchen wieder ins Gemeinschaftsterrarium gesetzt und dort gefüttert. Falls ein zum Versuch ausgewähltes Weibchen am Morgen nach dem Ansatz weder abgelaicht hatte, noch vom einem Männchen umklammert war, betrachtete ich es als nicht fortpflanzungsbereit und brach den Versuch ab.

4 Ergebnisse und Diskussion

4.1 Überlebensdauer im Terrarium

Die Überlebensdauer der *H. labialis*-Weibchen im Terrarium war ganz unterschiedlich: von etwa zwei Monaten bis zu fast fünf Jahren (Tab. 1). Sechs der 18 Tiere überlebten weniger als ein Jahr und nur zwei Tiere überlebten mehr als drei Jahre. Da alle in die Untersuchung eingeschlossenen Weibchen beim Fang bereits geschlechtsreif waren, ist ihr Lebensalter unbekannt. Einige Daten aus meinen langfristigen Wiederfangversuchen markierter *H. labialis* haben gezeigt, daß Einzeltiere sieben Jahre lang als Erwachsene im Freiland überleben können. Zum Beginn der Laborversuche können die 18 Weibchen also ein recht unterschiedliches Alter gehabt haben. Offensichtliche Krankheiten traten bei den Terrarienweibchen nicht auf. Eine kurze Überlebensdauer im Terrarium ist deshalb möglicherweise auf ein hohes Alter am Fangtag zurückzuführen.

4.2 Zeitliche Verteilung der Laichabgaben

Im Laufe des rund viereinhalb-jährigen Untersuchungszeitraumes haben 17 der Terrarien-Weibchen insgesamt 75 Laichabgaben erzeugt. Es kam in allen Monaten des Jahres zu Laichabgaben (Abb. 3 oben). Die Schwankungen

Merkmal	Mittelwert	s	Min	Max	n
Lebenstage im Terrarium	590	436	78	1768	18
Körperlänge (mm)	62	2	58	66	18
Ablaichabstand (Tage)	115	82	33	498	60
K-Wert vor dem Ablaichen	99	11	76	128	75
K-Wert nach dem Ablaichen	76	8	57	96	75
K-Wert-Senkung nach dem Ablaichen	24	7	2	42	75
Eizahl pro Laichmasse	649	170	300	1158	75
Eizahl pro Gramm Laichmasse	119	43	42	271	75
Eiproduktion pro Terrarientag	5,2	2,2	1,8	9,5	12
Körpermasse vor dem Ablaichen (g)	24	3	17	31	75
Körpermasse nach dem Ablaichen (g)	18	2	13	24	75
Laichmasse (g)	6	2	1	10	75
Laichmasse (in % der Körpermasse)	24	6	7	36	75

Tab. 1. Mittelwert, Standardabweichung (s) und Extremwerte (Min, Max) einiger Merkmale, die zum Ausdruck der Fortpflanzungsleistung von 18 *Hyla labialis*-Weibchen im Terrarium herangezogen wurden (n = Anzahl der Messungen).

Mean, standard deviation (s), and extreme values (Min, Max) of some parameters used to describe the reproductive potential of 18 female *Hyla labialis* in a terrarium (n=number of measurements).

in der monatlichen Anzahl der Laichabgaben beruhten auf mehreren Umständen. Die Häufung der Laichabgaben im März (18,7 %, 14 Fälle) ergab sich, weil viele der Weibchen in diesem Monat gefangen wurden und gleich darauf im Labor ablaichten (9 der 14 Fälle). Die geringe Zahl der Laichabgaben nach Monaten mit hohen Zahlen lag an der begrenzten Anzahl verfügbarer Weibchen. Wenn in einem Monat die Paarungsversuche mit etlichen Weibchen glückten, dann standen im folgenden Monat demzufolge wenige Weibchen für weitere Versuche zur Verfügung.

CRUMP (1974) bemerkte, daß die meisten Weibchen neotropischer Froscharten jederzeit reife Eier tragen, auch wenn die Population sich nicht das ganze Jahr über fortpflanzt. HUNTER & VALDIVIESO (1962) stellten bei wildlebenden *H. labialis*-Weibchen eine ganzjährige physiologische Fortpflanzungsbereitschaft fest. Das Auftreten zweier klar voneinander abgegrenzter Laichzeiten bei der Herkunftspopulation (Abb. 3 unten) beruht wohl auf Umweltbedingungen. Es ist aber nicht offensichtlich, welche Klimafaktoren dabei eine Rolle spielen. Im regenreichsten Monat (Juni) im Herkunftsgebiet der Frösche war deren Fortpflanzungsaktivität am geringsten (Abb. 3 unten). Diese Situation hat JØRGENSEN (1992) auch für andere Froscharten beschrieben.

4.3 Ablaichhäufigkeit und Ablaichabstände

Bezüglich der Ablaichhäufigkeit bestanden große Unterschiede zwischen den Terrarientieren. Eines der Weibchen laichte während seines siebenmona-

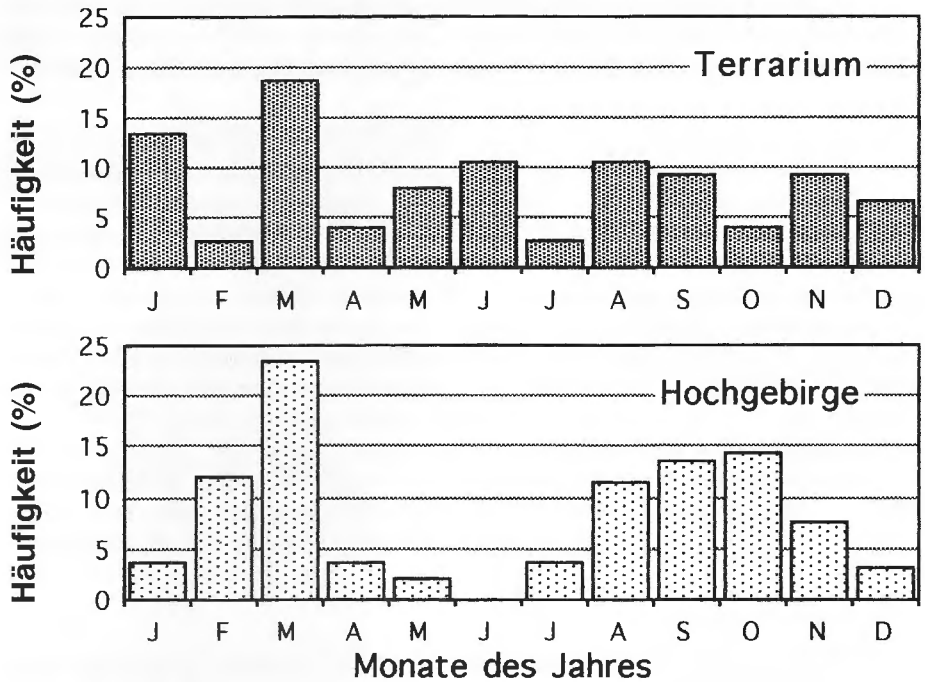


Abb. 3. Relative jahreszeitliche Häufigkeitsverteilung der Laichabgaben von *Hyla labialis*-Weibchen. Oben: für 75 Laichabgaben der Terrarientiere; unten: für 132 Laichabgaben von Wildtieren im Hochgebirge.

Relative frequency of the seasonal distribution of ovipositions of female *Hyla labialis*. Above: of 75 ovipositions of captive animals; below: 132 ovipositions of free living animals from high altitudes.

tigen Terrarienaufenthalts überhaupt nicht ab, aber ein anderes brachte es im Laufe von etwa vier Jahren auf 14 Laichabgaben. Auch die Ablaichabstände unterschieden sich stark (Tab. 1). Selbst die laichbeständigsten Weibchen hielten keine gleichbleibenden Ablaichabstände ein. Die Zeiträume zwischen den 14 Laichabgaben des Weibchens W50 schwankten in unregelmäßiger Weise von 61 – 302 Tagen. Obwohl neun Weibchen durch Ablaichen unmittelbar nach dem Fang etho-physiologisch gleichgeschaltet waren, laichten sie während ihres nachfolgenden Terrarienaufenthalts jedoch nicht synchron. Das synchrone Ablaichen vieler Tiere während eines Fortpflanzungshöhepunkts im natürlichen Lebensraum ist demnach die Folge des Zusammentreffens geeigneter Umweltbedingungen und der etho-physiologischen Bereitschaft einzelner Weibchen.

Bei aller Vielfalt im Laichgeschehen der 18 Tiere waren zwei Tendenzen unterscheidbar (Abb. 4). Die nur kurze Zeit überlebenden Weibchen machten lange Pausen zwischen den wenigen von ihnen erzielten Laichabgaben, und die länger überlebenden Weibchen machten kurze Pausen zwischen den zahlrei-

chen von ihnen erzeugten Laichabgaben. Bei einigen Weibchen wurden die Abweichungen im Laufe des Terrarienaufenthaltes auffallend kürzer. Dies schien auf einer Zunahme der pro Fütterung aufgenommenen Nahrungsmenge zu beruhen.

Der mittlere Abweichungsabstand von 115 Tagen der Weibchen im Terrarium war lang im Verhältnis zur etwa viermonatigen Laichzeit der Hochlandpopulation. Deshalb ist ein mehrmaliges Abweichachen eines Weibchens innerhalb derselben Laichzeit im Freiland nicht wahrscheinlich. Bei Froscharten mit mehrfachen Laichabgaben pro Weibchen und Saison ist der Abweichungsabstand kurz im Verhältnis zur Fortpflanzungsperiode der Population (PERRILL & DANIEL 1983, TELFORD & DYSON 1990, WELLS 1979). Bei von GRAFE et al. (1992) im Terrarium gehaltenen *Hyperolius*-Arten kam es während einer 4–6-monatigen simulierten Regenzeit maximal 12 Laichabgaben pro Weibchen (etwa alle 15 ± 5 Tage), was die Autoren den besseren Ernährungsmöglichkeiten dieser Frösche im Vergleich zu Wildtieren zuschrieben. Ähnliche Werte für *Hyperolius* im Terrarium wurden schon von RICHARDS (1977) gefunden. Die Schwankungsbreite der Abweichungsabstände dieser Labor-*Hyperolius* und der zwei *Hyla*-Arten (PERRILL & DANIEL 1983) war kleiner als die etwa 15-fache bei *H. labialis*.

4.4 Konditionswerte

Ein Vergleich zwischen Laborweibchen und Wildtieren zeigt eine gute Übereinstimmung der K-Mittelwerte (Wildtiere: 95 vor und 71 nach dem Laichen; Labortiere: 99 bzw. 76). Die Labortiere behielten demnach die typischen K-Werte ihrer Stammpopulation nahezu bei, nur gewannen sie mit der Zeit bei fast unveränderter Körperlänge etwas an Körpermasse. Die K-Wert-Senkungen von 24 für Wildtiere und 23 für Terrarientiere entsprechen der jeweiligen Körpermasseninversion der Weibchen in die Laichmasse. Da diese Werte bei beiden Gruppen praktisch gleich sind, war es selbst den reichlicher ernährten Labortieren offenbar nicht möglich, die Laichmasse der Wildtiere zu übertreffen. Da die Laborbedingungen beträchtlich von den natürlichen abweichen, ist anzunehmen, daß die Laichmasse eines Weibchens durch deren Körpermaße begrenzt wird und sein Höchstwert somit festgelegt ist (ROFF 1992). Demnach nutzen auch die Wildtiere den in ihrer Leibeshöhle zur Verfügung stehenden Raum voll zur Eierproduktion aus. Die Folge der besseren Laborbedingungen war deshalb nicht eine Zunahme des K-Werts, der Laichmasse oder der Eizahl pro Laichmasse, sondern eine Verkürzung der Abweichungsabstände.

Sowohl von Tier zu Tier, als auch von Laichabgabe zu Laichabgabe desselben Tieres, bestanden große Unterschiede in den K-Werten. Bei den Terrarienneibchen (aber nicht bei den Wildtieren) ergab sich tatsächlich eine breite Überlagerung der K-Werte vor und nach dem Abweichachen (Abb. 5). In 24 Fällen besaßen die Weibchen sofort nach dem Abweichachen einen K-Wert von 80 oder höher und hätten demnach gleich wieder für Paarungsversuche herangezogen werden müssen. Es handelte sich meistens (in 21 der 24 Fälle) um dieselben vier Weibchen (W50, W92, W105 und W346), und in 20 aus den 24 Fällen um

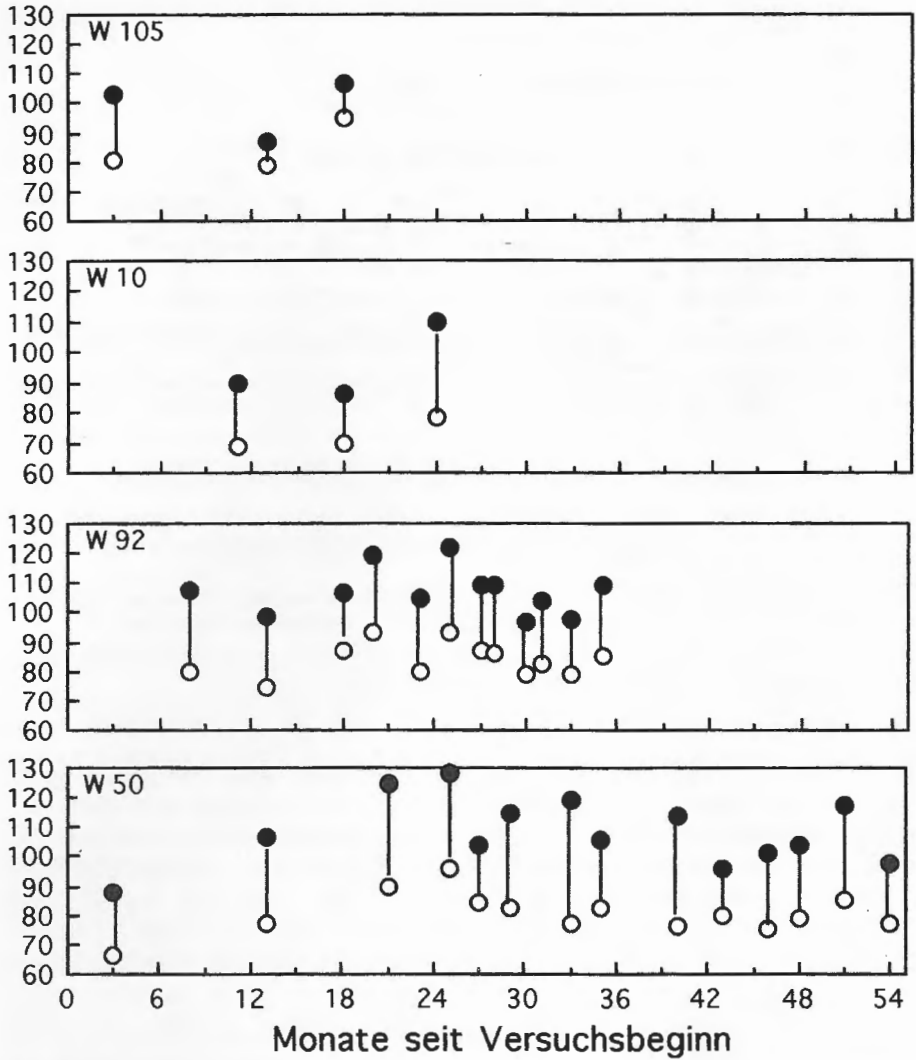


Abb. 4. Fortpflanzungsleistung von 4 *Hyla labialis*-Weibchen (W105, W10, W92 und W50) im Laufe ihres Terrarienaufenthalts. Schwarze Kreise: K-Wert vor dem Ablaichen; weiße Kreise: K-Wert nach dem Ablaichen. Jede diese Kreise senkrecht verbindende Linie kennzeichnet eine Laichabgabe. Links: K-Werte.

Reproductive output of 4 *Hyla labialis* females (W105, W10, W92, and W50) during their captive life. Black circles: body condition index before oviposition; white circles: body condition index after oviposition. Left hand scales: Body condition index.

Laichabgaben nach mehr als einem Jahr Aufenthalt im Terrarium, in dem die Weibchen etwas schwerer geworden waren (Abb. 5). Der von mir gewählte Grenzwert von 80 zur Auswahl der Weibchen für Paarungsversuche lag deshalb für Terrarientiere langfristig etwas zu tief. Das machte sich auch darin bemerkbar, daß Paarungsversuche manchmal scheiterten, obwohl die Weib-

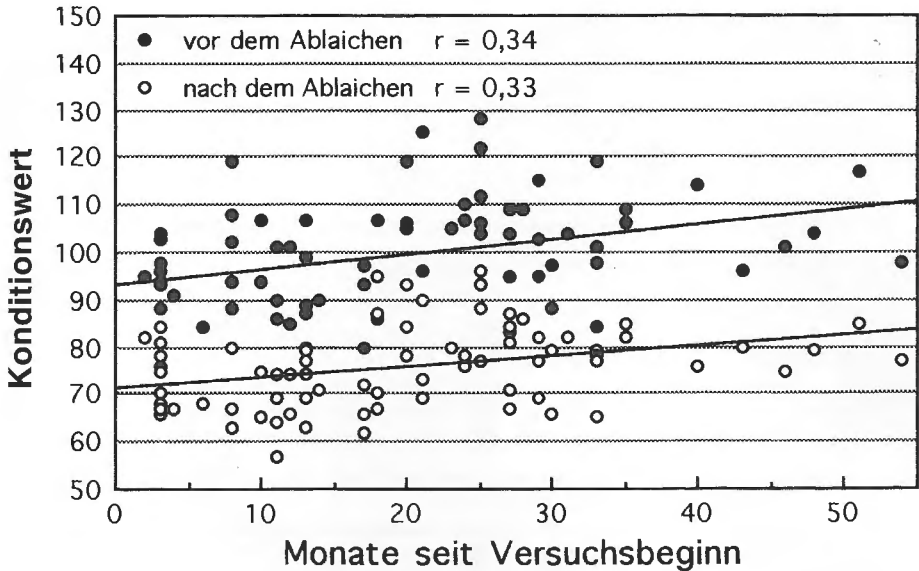


Abb. 5. Zunahme der K-Werte vor und nach dem Ablaichen von 18 *Hyla labialis*-Weibchen während ihres mehrjährigen Terrarienaufenthalts (r = Korrelationskoeffizient).

Increase of body condition index before and after oviposition of 18 *Hyla labialis* during several years of captive life (r = correlation coefficient).

chen hohe K-Werte aufwiesen. Bei den Wildtieren kam eine solch breite Überlagerung nicht vor, hauptsächlich weil die K-Werte nach dem Ablaichen nicht hoch waren und nur in Einzelfällen über 80 lagen. Für *H. labialis* ist der K-Wert ein durchaus brauchbares Maß zum Unterscheiden zwischen paarungsbereiten und nicht paarungsbereiten Weibchen. Der Grenzwert muß aber den jeweiligen Bedingungen entsprechend festgelegt werden. Nach den vorliegenden Erfahrungen ist für *H. labialis* im Terrarium ein Wert von 90 zu empfehlen.

Zweimal laichten Weibchen mit einem K-Wert unter 80 ab. Einer dieser Fälle betraf die erste Laichabgabe von W70 zwei Tage nach dem Fang, der andere Fall betraf W100, das auf dem trockenen Terrarienboden ablaichte, ohne für Paarungsversuche ausgesucht gewesen zu sein, während in benachbarten Aquarien Paarungsversuche angesetzt waren und frisch gefangene Männchen anhaltend im Labor riefen. Diese Beobachtung deutet an, daß unter natürlichen Bedingungen die Rufaktivität der Männchen einen starken Einfluß auf das Fortpflanzungsverhalten der Weibchen haben kann.

4.5 Laichgröße (Eizahl pro Laichabgabe)

Die Terrarientiere erlitten keine Einbuße der Fortpflanzungsleistung (Abb. 6), sondern bei einigen Weibchen erfolgte im Laufe des Terrarienaufenthalts wegen der kürzer werdenden Ablaichabstände etwa eine Verdoppelung der jährlichen Eierproduktion (Tab. 2). Ein Vergleich zwischen den Terrarien-

Weibchen und den anfangs erwähnten Wildtieren zeigt eine gute Übereinstimmung sowohl der mittleren Laichgrößen (649 bzw. 666 Eier) als auch der Extremwerte (Labortiere: 300–1158 Eier, Wildtiere: 341–1125 Eier). Für die Laichgröße einzelner Terrarientiere war die Spanne allerdings geringer und entsprach einem Faktor von etwa zwei zwischen den Extremwerten, wobei eine nachfolgende Laichgröße unregelmäßig höher oder niedriger lag als die vorhergehende. Große Laichgrößenschwankungen sind auch bei anderen Froscharten beobachtet worden. CRUMP (1974) listete Freilanddaten für 66 Arten auf, darunter 23 Arten der Gattung *Hyla*, unter denen innerartlich wie bei *H. labialis* bis zu vierfache Unterschiede in der Laichgröße vorkamen. Bis zu siebenfache Schwankungen fanden RICHARDS (1977) und GRAFE et al. (1992) für *Hyperolius*-Arten.

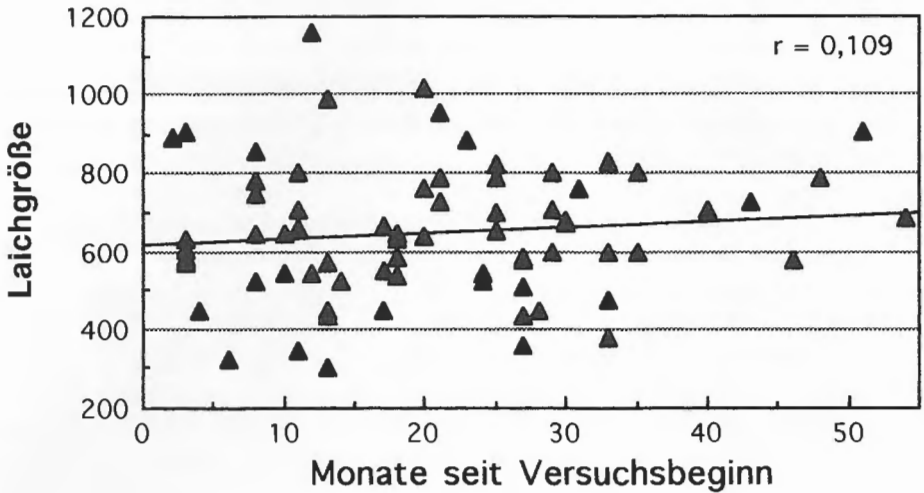


Abb. 6. Laichgröße aufeinanderfolgender Laichabgaben von 18 *Hyla labialis*-Weibchen während ihres mehrjährigen Terrariumaufenthalts (r = Korrelationskoeffizient).
Clutch size of successive ovipositions of 18 female *Hyla labialis* during several years of captive life (r = correlation coefficient).

Auch in der hypothetischen Eianzahl pro Produktionstag (Tage zwischen der ersten und letzten Laichabgabe jedes Weibchen im Labor) bestanden große individuelle Unterschiede (Tab. 1). Das leistungsschwächste Tier brachte es auf weniger als zwei Eier pro Tag gegenüber fast zehn Eier pro Tag beim leistungsstärksten Tier. Aufgrund meiner langfristigen Wiederfangdaten markierter *H. labialis*-Weibchen im Feld nehme ich an, daß sich jedes bestenfalls jährlich zweimal fortpflanzt und bei einer mittleren Laichgröße von 666 Eiern etwa 1330 Eier legt (LÜDDECKE 1990). Dies entspräche einer hypothetischen täglichen Produktion von 3,6 Eiern, gegenüber dem Mittelwert von 5,2 Eiern pro Tag der Terrarien-Weibchen. Der *H. labialis*-Maximalwert von 9,5 Eiern pro Tag ist gering im Vergleich zu 23 Eiern pro Tag, erzeugt während eines Jahres von einem *Hyperolius*-Weibchen (RICHARDS 1977). Der Unterschied

Weibchen Nr.	Jahre des Terrarienaufenthalts			
	1.	2.	3.	4.
W50	1010	2172	2432	2804
W92	1847	3182	3669	
W91	1236	2736		
W80	2095	3647		

Tab. 2. Jährliche Eierproduktion von vier *Hyla labialis*-Weibchen im Laufe ihres Terrarienaufenthaltes.

Yearly egg production of four *Hyla labialis* females during their captive life.

wird noch deutlicher, wenn man in Erwägung zieht, daß die 9,5 *Hyla*-Eier nur etwa 1,5 %, aber die 23 *Hyperolius*-Eier etwa 6 % einer durchschnittlichen Laichabgabe ausmachen.

4.6 Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsleistung und einigen Körpermaßen der Terrarien-Weibchen

Die Körperlänge der erwachsenen Tier wird häufig als Bezugsgröße zur Bewertung verschiedener Leistungsdaten benutzt (ROFF 1992). Im Falle von *H. labialis* hatten nur zwei Maße der Fortpflanzungsleistung (Laichmasse und Anzahl der Eier pro Gramm Laichmasse) eine statistisch signifikante Beziehung zur Körperlänge (Abb. 7). Bezüglich der nicht signifikanten Beziehung zwischen Körperlänge und Laichgröße ($r = -0,21$, $\alpha > 0,05$) stimmte *H. labialis* mit der Mehrheit der daraufhin untersuchten *Hyla*-Arten überein (CRUMP 1974). Die negative Korrelation beruht darauf, daß große Weibchen große Eier legten, und ihr Laich deshalb weniger Eier pro Masseinheit und somit auch insgesamt weniger Eier enthielt.

Der K-Wert eines *H. labialis*-Weibchens vor dem Laichen ist ein besserer Anhaltspunkt für seine Fortpflanzungsleistung (Abb. 7): Laichgröße, Laichmasse und relative Laichmasse stehen in statistisch hoch signifikanter Weise mit dem K-Wert vor dem Ablachen in Beziehung (Spearman-Rang-Korrelation). Die Streuung der Daten um die Regressionsgerade ist allerdings groß, so daß die K-Werte wenig Genauigkeit als Anzeiger der Laichgröße und -masse besitzen.

Die Körpermasse eines *H. labialis*-Weibchens vor der Laichabgabe gibt die genaueste und umfangreichste Auskunft über seine Fortpflanzungsleistung. Alle vier Maße waren signifikant mit der Körpermasse korreliert (Abb. 7). Diesbezüglich stimmt *H. labialis* gut mit den Verhältnissen bei mehreren japanischen Froscharten überein, einschließlich *H. japonica* (KURAMOTO 1978).

Vom praktischen Gesichtspunkt her sind Kopf-Rumpf-Länge, Körpermasse und K-Wert eines Frosches im Feld leicht zu ermitteln. Die verlässlichsten

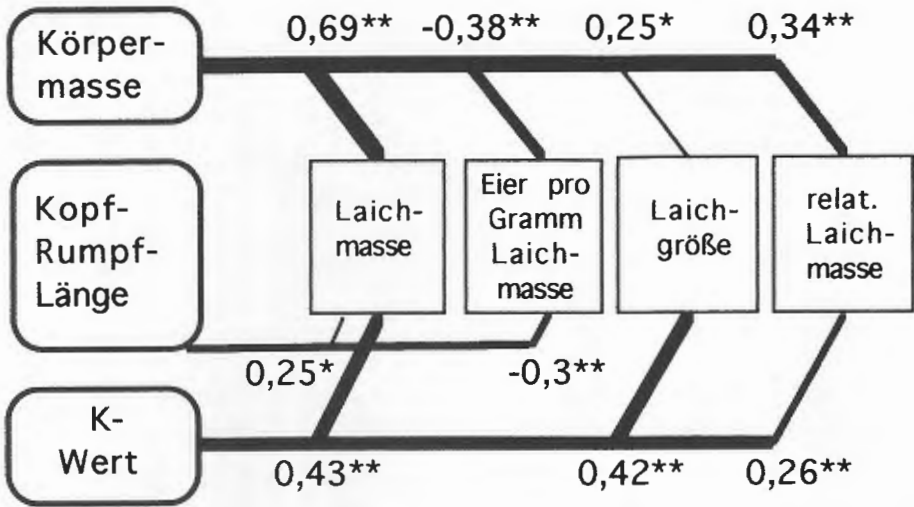


Abb. 7. Statistisch signifikante Beziehungen zwischen drei Körpermerkmalen und vier Maßen der Fortpflanzungsleistung von 18 *Hyla labialis*-Weibchen im Terrarium. Die Strichdicke bezieht sich auf die Größe des jeweiligen Korrelationskoeffizienten r , bzw. Spearman's rho (für K-Werte); *signifikant, **hoch signifikant.

Statistically significant relationships between three body characteristics and four measures the reproductive potential of 18 female *Hyla labialis* in the terrarium. The line width indicates the magnitude of the corresponding correlation coefficient, r or Spearman's rho (for body condition index); *significant, **highly significant.

Abschätzungen der Fortpflanzungsleistung von *H. labialis*-Weibchen erhält man, wenn alle drei Merkmale verfügbar sind.

4.7 Vergleich zwischen Terrarientieren und Wildtieren

Bei einer Gegenüberstellung der Mittelwerte samt Standardabweichung für die drei Körpermerkmale und die vier Maße der Fortpflanzungsleistung sind keine signifikanten Unterschiede zwischen Terrarientieren und Wildtieren festzustellen (Abb. 8). Die 18 Terrarientiere scheinen die natürliche Situation (dargestellt durch 33 Wildtiere) gut widerzuspiegeln. Demnach hatten die Laborbedingungen keinen Einfluß auf die durchschnittliche Fortpflanzungsleistung der Weibchen. Zusätzlich lagen auch die Schwankungsbreiten aller Körpermerkmale und Maße der Fortpflanzungsleistung für Terrarientiere und Wildtiere innerhalb ähnlicher Grenzen. Da die Daten der Terrarienweibchen keinen Zusammenhang zwischen Lebensalter und Fortpflanzungsleistung andeuten, nehme ich an, daß auch unter wildlebenden Weibchen starke individuelle Schwankungen der Fortpflanzungsleistung von Laichzeit zu Laichzeit auftreten.

Die unstete Fortpflanzungsleistung jedes Weibchens hängt wahrscheinlich mit dem zufallhaften Zusammenspiel seines physiologischen Zustands und den ihm von der Umwelt gebotenen Fortpflanzungsbedingungen zusammen. Die

Meßwert

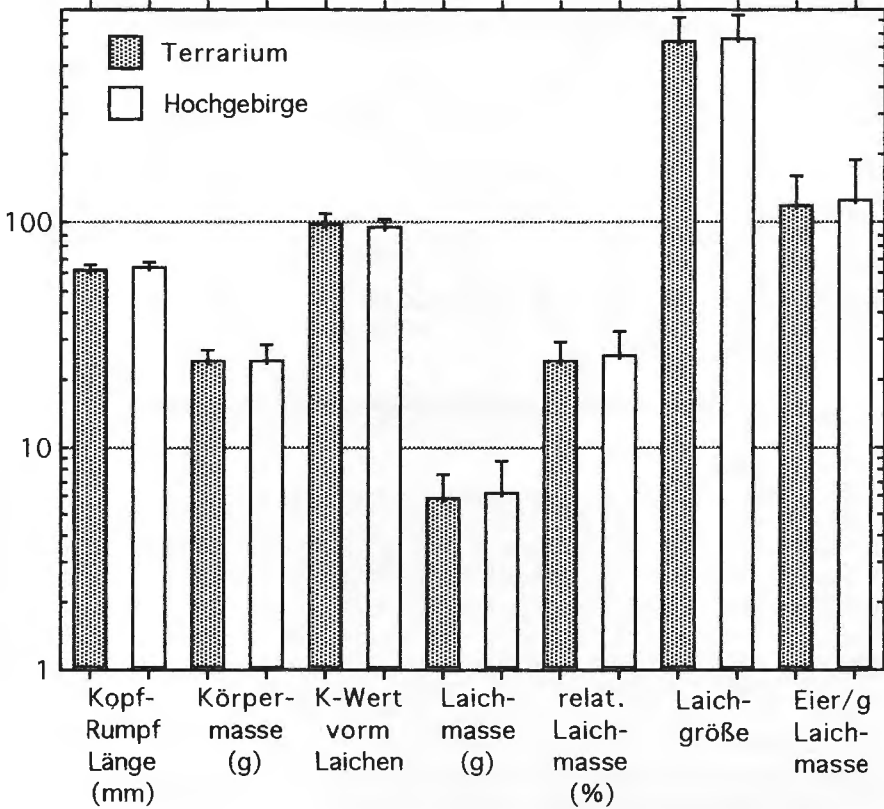


Abb. 8. Vergleich der Mittelwerte samt Standardabweichung für drei Körpermerkmale und vier Maße der Fortpflanzungsleistung von *Hyla labialis*-Weibchen zwischen 75 mehrmaligen Laichabgaben von 18 Terrarientieren und einmaligen Laichabgaben von 33 Wildtieren aus dem Hochgebirge.

Comparison of means and standard deviations of three body characteristics and four measures of reproductive potential of *Hyla labialis* females between 75 repeated ovipositions of 18 terrarium animals and 33 single ovipositions of free-ranging high altitude animals.

Ablaichbereitschaft eines Weibchens beruht wohl nicht nur auf der angesammelten Gelegemasse, sondern sicher auch auf der Eireifung, die womöglich durch die zeitweilig im Labor rufenden Männchen gefördert wurde. Auch im Hochgebirge könnten rufende Männchen einen Einfluß wechselnder Stärke auf die Weibchen haben, abhängig vom Standort jedes Frosches im Gelände. Je nach seinem physiologischen Zustand und den Gegebenheiten hätte deshalb jedes Weibchen seine eigene Fortpflanzungsgeschichte.

Der wesentliche Leistungsunterschied zwischen Terrarientieren und Wildtieren liegt in der Fortpflanzungshäufigkeit. Während die langfristig überlebenden Terrarientiere etwa alle 2–3 Monate ablaichten, beträgt der Ablaichabstand

der Wildtiere etwa sechs Monate (LÜDDECKE 1990). Daher scheint es angebracht, bei Aussagen über die Fortpflanzungsbiologie von Fröschen nicht nur die Beziehungen zwischen metrischen Körpermerkmalen und der Laichmasse oder -größe der Weibchen heranziehen, sondern auch deren Ablauchabstände zu berücksichtigen.

Danksagung

Ich danke meinen Studenten MARTHA LUCIA BOHORQUEZ und ADOLFO AMEZQUITA für ihre unermüdliche Mithilfe bei der wöchentlichen Suche nach Fröschen im kalten Páramo und für das Zählen der von den Terrarienweibchen abgelegten Eier. Herrn Prof. Dr. HANS SCHNEIDER danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die Beschaffung von Literatur. Die Universidad de los Andes leistete finanzielle Unterstützung für die Untersuchung.

Schriften

- AKEF, M.A.S. (1985): Vocalization, courtship, and territoriality in the Chinese fire-bellied toad *Bombina orientalis* (Anura, Discoglossidae). – Zool. Jahrb. Physiol., Jena, **89**: 119-136.
- COCHRAN, D.M. & C.J. GOIN (1970): Frogs of Colombia. – United States National Museum Bulletin, Washington, **288**.
- CRUMP, M.L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. – Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ., Lawrence, **61**: 1-68.
- & R.H. KAPLAN (1979): Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). – Copeia, Washington, **1979**: 626-635.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB. (1986). Biology of Amphibians. – New York (McGraw-Hill).
- GRAFE, T.U., R. SCHMUCK & K.E. LINSENMAIR (1992): Reproductive energetics of the African reed frogs, *Hyperolius viridiflavus* and *Hyperolius marmoratus*. – Physiol. Zool., Chicago, **65**: 153-171.
- HEINZMANN, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte *Alytes o. obstetricans* (LAUR.). – Oecologia, Berlin, **5**: 19-55.
- HEMMER, H. & K. KADEL (1972): Gewichtsstatus und Wachstumsverlauf bei der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.). – Forma et Functio, Braunschweig, **5**: 113-120.
- HÖDL, W. (1990): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. – Fortschr. Zool., Stuttgart, **38**: 41-60.
- HOWARD, R.D. (1978): The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. – Ecology, Brooklyn, **59**: 789-798.
- HUNTER, A.S. & B. VALDIVIESO (1962): La reproducción de la rana, *Hyla labialis*. – Caldasia, Bogota, **8**: 573-583.
- JØRGENSEN, C.B. (1992): Growth and reproduction. – In: Feder, M.E. & W.W. BURGGREN (eds.): Environmental Physiology of the Amphibians: 439-466. – Chicago (The University of Chicago Press).
- KLUGE, A.G. (1981): The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* BOULENGER, a nest-building gladiator frog. – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, Ann Arbor, **160**: 1-170.
- KNOEPFFLER, L.-P. (1961): Contribution à l'étude du genre *Discoglossus* (Amphibiens, Anoures). – Thèses présentées à la Faculté de Science de l'Université de Paris, Ser. A, No. **932**: 1-96.

- KURAMOTO, M. (1978): Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. – *Evolution*, Lawrence, **32**: 287-296.
- LÖRCHER, K. (1969): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). – *Oecologia*, Berlin, **3**: 8-124.
- LÜDDECKE, H. (1990): El potencial reproductivo de *Hyla labialis* (Amphibia: Anura) del páramo. – Abstracts, II. Congreso Latinoamericano de Herpetología, Mérida, Venezuela.
- MATSUI, M. & Y. KOKURYO (1984): Die Fortpflanzungsstrategie weiblicher Japanischer Teichfrösche *Rana porosa brevipoda* Ito, 1941 in Kyoto, Japan (Salientia: Ranidae). – *Salamandra*, Bonn, **20**: 233-247.
- PERRILL, S.A. & R.E. DANIEL (1983): Multiple egg clutches in *Hyla regilla*, *H. cinerea* and *H. gratiosa*. – *Copeia*, Washington, **1983**: 513-516.
- READING, C.J. & R.T. CLARKE (1988): Multiple clutches, egg mortality and mate choice in the mid-wife toad, *Alytes obstetricans*. – *Amphibia-Reptilia*, Leiden, **9**: 357-364.
- RICHARDS, C.M. (1977): Reproductive potential under laboratory conditions of *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae), a Kenyan reed frog. – *J. Herpetol.*, Oxford/Ohio, **11**: 426-428.
- RITKE, M.E. & C.A. LESSMAN (1994): Longitudinal study of ovarian dynamics in female grey tree frogs (*Hyla chrysoscelis*). – *Copeia*, Washington, **1994**: 1014-1022.
- ROFF, D.A. (1992): *The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis.* – London (CHAPMAN & HALL).
- TELFORD, S.R. (1985): Double egg clutch production by female painted reed frogs during a single breeding season. – *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap*, Pretoria. S. A., **81**: 209.
- TELFORD, S.R. & M.L. DYSON (1990): The effect of rainfall on interclutch interval in painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). – *Copeia*, Washington, **1990**: 644-648.
- WELLS, K.D. (1976): Multiple egg clutches in the green frog (*Rana clamitans*). – *Herpetologica*, Chicago, **32**: 85-87.
- (1979): Reproductive behavior and male mating success in a Neotropical toad, *Bufo typhonius*. – *Biotropica*, Washington, **11**: 301-307.
- WEYGOLDT, P. (1980): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium (Amphibia: Salientia: Hylidae). – *Salamandra*, Bonn, **16**: 215-226.
- (1981): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllodytes luteolus* (WIED, 1824) im Terrarium (Amphibia: Salientia: Hylidae). – *Salamandra*, Bonn, **17**: 1-11.
- (1984a): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Dendrobates pumilio* SCHMIDT, 1857 im Terrarium (Salientia: Dendrobatidae). – *Salamandra*, Bonn, **20**: 112-120.
- (1984b): Die Eiablage von *Phyllomedusa marginata* IZECKSOHN & DA CRUZ, 1976 (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) im Terrarium. – *Salamandra*, Bonn, **20**: 248-251.
- WOOLBRIGHT, L.L. (1983): Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. – *Am. Nat.*, Lancaster, PA, **121**: 11-119.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1981): Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. – *Z. Kölner Zoo*, Köln, **24**: 83-99.
- ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN (1982): Soziale Interaktionen, Brutpflege und Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates histrionicus*. – *Salamandra*, Bonn, **18**: 150-167.

Eingangsdatum: 24. Dezember 1994

Verfasser: Dr. HORST LÜDDECKE, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, A. A. 4976, Santafé de Bogota, Kolumbien.