

Biogeografische Analyse der Herpetofauna von ausgewählten Hochlandgebieten Nicaraguas

MARTIN JANSEN & GUNTHER KÖHLER

Abstract

Biogeographical analysis of the herpetofauna of selected highland areas of Nicaragua.

We examined the herpetofauna of five montane areas in Nicaragua. Four areas were in the northern highlands (Miraflor, Selva Negra, Cerro Kilambé, Cerro Saslaya), one was an isolated peak in southwestern Nicaragua (Volcán Mombacho). The herpetofauna in the five areas above 1000 meters above sea level consists of 73 species (31 amphibians, 42 reptiles) including 45 genera and 14 families. The number of recorded species per area was eight to 45. The isolated humid Volcán Mombacho within the belt of the Pacific dry climate is the area with the smallest biogeographical similarity to the other areas whereas the sites in northern Nicaragua are very similar to each other. Cerro Saslaya has a high percentage of endemic species (40 %).

Key words: Nicaragua; highland; herpetofauna; biogeography; endemism.

Zusammenfassung

Wir haben die Herpetofauna von fünf Gebieten im Hochland Nicaraguas analysiert. Vier der Untersuchungsgebiete liegen im nördlichen Hochland (Miraflor, Selva Negra, Cerro Kilambé, Cerro Saslaya), während ein Gebiet (Volcán Mombacho) als isolierter Berg innerhalb der pazifischen Trockenregion liegt. Insgesamt setzt sich die Herpetofauna in den fünf Gebieten oberhalb von 1000 m NN aus 73 Arten (31 Amphibien-, 42 Reptilienarten) in 45 Gattungen und 14 Familien zusammen. Pro Hochlandgebiet reicht die bisher nachgewiesene Artenzahl von acht bis 45. Das südlichste Gebiet (Volcán Mombacho) zeichnete sich durch die geringste Ähnlichkeit mit den anderen Gebieten aus, die Gebiete auf den Gebirgszügen sind sich dagegen untereinander sehr ähnlich. Auffällig ist der hohe Endemitenanteil des Cerro Saslaya (40 %).

Schlagwörter: Nicaragua; Hochland; Herpetofauna; Biogeographie; Endemismus.

1 Einleitung

Die Herpetofauna von Nicaragua und seinen Nachbarländern ist Gegenstand zahlreicher herpetologischer Veröffentlichungen in der jüngsten Zeit. Die lange Liste der Neubeschreibungen, Erstnachweise und Wiederentdeckungen scheint nicht abzubrechen (z. B. McCranie et al. 1992, 1993, Köhler 1996, 1999b, 2000a,b, Savage et al. 1996, Köhler & Obermeier 1998, Savage & Guyer 1998, Köhler & McCranie 1999a,b, Campbell & Savage 2000). Heute sind aus Mittelamerika etwa 350 Amphibien- und 500 Reptilienarten bekannt, davon allein in Nicaragua 67 Amphibien- und 162 Reptilienarten (Köhler 2001). Da aus den kleineren Nachbarländern wesentlich größere Artenzahlen bekannt sind, geht man davon aus, dass die Erfassung aller Arten in Nicaragua längst noch nicht abgeschlossen ist.

Die Grundlage für das Verständnis der Geschichte der Herpetofauna Mittelamerikas wurde von Savage (1966, 1982) gegeben. Eine zusammenfassende Darstellung findet sich bei Köhler (2000b). Immer öfter gerät auch die Erforschung der biogeografischen Beziehungen von einzelnen Gebieten oder Ökoregionen Mittelamerikas ins Blickfeld herpetologischer Arbeiten (Duellmann 1966, 1990, Savage 1966, 1982, Stuart 1966, Campbell 1983, Wilson & McCranie 1998). Da bisher keine Untersuchung vorliegt, die sich ausschließlich mit den biogeografischen Zusammenhängen der Herpetofauna Nicaraguas beschäftigt, obwohl es in den letzten Jahren einen enormen Wissenszuwachs über die Herpetofauna dieses Landes gab, ist dies das Thema der vorliegenden Arbeit.

Mehrere Gebirgszüge verlaufen in Nicaragua von Westen nach Osten beziehungsweise Nordosten und teilen das Land in zwei Klimazonen: die Pazifikregion mit einem tropisch wechselfeuchten Klima (geprägt durch Wechsel von Regen- und Trockenzeiten) und das karibische Tiefland mit einem tropisch dauerfeuchten Klima. Dieses Gebirgsland begrenzt die Ausbreitung von Tieflandarten und bietet Ausbreitungswege für Hochlandarten.

2 Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

Die folgenden Höhenangaben beziehen sich auf den Bereich, der von uns insgesamt bearbeitet wurde. Alle in den Hochlandgebieten erfassten Arten wurden bezüglich ihrer geografischen Verbreitung und ihres bevorzugten Lebensraumes beurteilt. Dabei wurden nur solche Arten berücksichtigt, die oberhalb einer Höhe von 1000 m NN nachgewiesen wurden. Dies betrifft auch Arten, die zwar als überwiegende Tieflandbewohner bekannt sind, aber in unseren Untersuchungsgebieten oberhalb der 1000-m-Marke gefunden wurden. Hierzu zählen *Norops humilis* (PETERS, 1863) (z.B. Selva Negra 1350 m NN), *Leptodeira nigrofasciata* GÜNTHER, 1868 (Selva Negra 1250 m NN), und *Leptophis ahaetulla* (LINNEAUS, 1758) (Selva Negra 1300 m NN).

Folgende fünf Gebiete im Hochland Nicaraguas wurden in die biogeografische Analyse einbezogen (siehe Abb. 1).

Cerro Kilambé: Departamento Jinotega; 13°35'N, 85°41'W; 560-1750 m NN; Tafelberg in unmittelbarer Nähe zur Cordillera Isabella. Die ursprüngliche Vegetation ist in den unteren Lagen den Kaffeeplantagen gewichen. In den oberen Lagen Bergregen- und Nebelwald, in windbeeinflussten Lagen kleinräumig so genannter „Elfenwald“, der durch krüppelwüchsige Bäume mit einer Höhe von nicht mehr als acht Meter gekennzeichnet ist (Abb. 2, 3).

Cerro Saslaya: Departamento Atlántico Norte; 13°46'N, 85°02'W; 188-1651 m NN. Östlich des nicaraguanischen Zentralgebirges; kegelförmiger Berg umgeben von nahezu unberührtem Tieflandregenwald im Nationalpark Saslaya. In den höheren Lagen geht der Regenwald in Nebelwald und an exponierten Stellen in „Elfenwald“ mit Krüppelwuchs über (KÖHLER 2000a,b, Abb. 4, 5). Von den Hochlandfröschen *Plectrohyla* sp. (Fundort in 800 m NN Höhe), *Ptychohyla hypomykter* McCRAE & WILSON, 1993 (780 m NN) und *Rana maculata* BROCCHI, 1877 (800 m NN) liegen vom Saslaya nur eigene Nachweise von unterhalb 1000 m NN vor. Da sie sonst vorrangig in höher gelegenen Gebieten vorkommen, wurden sie aber dennoch mit in die biogeografische Analyse miteinbezogen.

Reserva Natural Miraflores: Departamento Estelí; 13°16'N, 86°15'W; 755-1350 m NN: In diesem insgesamt stark landwirtschaftlich genutzten Gebiet können zwei klimatische Zonen unterschieden werden: Eine trockenere Zone (mit einem Wechsel von Regen- und Trockenzeit) in Lagen von 755-1050 m NN, mit vereinzelt Resten lichter subhumider Wälder, sowie eine oberhalb davon gelegene feuchtere Zone (ohne ausgeprägte Trockenzeit), mit Resten von ursprünglichem Bergregenwald und lokal auch Eichenwäldern (GÓMEZ GUEVARA 1998, Abb.6, 7). Miraflores war bislang herpetologisch völlig unerforscht. Die eigenen Daten stammen aus anthropogen beeinflussten Flächen der trockenere Zone [1010-1030 m NN: *Leptodactylus melanonotus* (HALLOWELL, 1861), *Rana forreri* BOULENGER, 1883, *Ctenosaura similis* (GRAY, 1831), *Masticophis mentovarius* (DUMÉRIEIL, BIBRON & DUMÉRIEIL, 1854), *Thamnophis proximus*

(SAY, 1823)] sowie aus primären Bergregenwaldfragmenten und Kulturlandflächen der feuchteren Zone (1192-1350 m NN).

Selva Negra/Montaña La Galia: Selva Negra, Departamento Matagalpa; 12°59'N, 85°54'W; 1200-1400 m NN; Montaña La Galia, Departamento Jinotega; 13°02'N; 85°55'W, 890-1500 m NN: Die Gebiete liegen unmittelbar benachbart in der Cordillera Dariense; in beiden Gebieten Bergregenwald, der in höheren Lagen in Nebelwald übergeht und in den unteren Lagen teilweise von Kaffeeplantagen verdrängt wurde (DRESSLER & ZIZKA 1998, KÖHLER 1998, Abb. 8, 9).

Volcán Mombacho: Departamento Granada; 11°49'N, 85°58'W; 420-1345 m NN: Der Vulkan ist das südlichste der Untersuchungsgebiete und liegt inmitten des trockenen Klimas der Pazifikküste. Durch das Abregnen von Verdunstungswasser des Nicaraguasees herrscht in höheren Lagen ein extrem feuchtes Klima. Die Vegetation des Vulkans kann in drei Zonen eingeteilt werden (ATWOOD 1984, DRESSLER & ZIZKA 1998): die Zone des Saisonregenwalds in den unteren Lagen, die immergrüne Nebelwaldzone und in den höheren und windbeeinflussten Lagen der „Elfenwald“ (Abb. 10, 11). In den unteren bis mittleren Lagen mussten die Wälder teilweise Kaffeeplantagen weichen. Die eigenen Nachweise stammen aus 1100-1225 m NN Höhe aus dem Primärwald des Plateaus sowie aus anthropogen beeinflussten Lebensräumen (z. B. entlang des Zufahrtsweges, in Gebäudenähe).

2.2 Tiermaterial und feldherpetologische Methoden

Zum einen liegt dieser Untersuchung Tiermaterial zugrunde, welches während einer dreimonatigen Forschungsreise von M. JANSEN in zwei der fünf aufgelisteten Gebiete (Miraflores und Volcán Mombacho) gesammelt wurde. Zum anderen wurde Tiermaterial aus dem Forschungsinstitut und Museum Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF), in die Auswertung mit einbezogen, das G. KÖHLER während früherer Reisen gesammelt hatte. Auch Material aus anderen Museen (KU = Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence; OMNH = Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, Norman; ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) sowie der Sammlung der Fundación Cocibolca, Managua, wurde einbezogen.

2.3 Biogeografische Analyse

Die geografische Verbreitung der erfassten Arten wurde mit Hilfe von zwei Verbreitungskategorien nach WILSON & McCRANIE (1998) eingeschätzt:

Endemiten: Diese Kategorie beinhaltet Arten, die für ein oder mehrere der untersuchten Gebiete endemisch sind.

Weit verbreitete Arten: In dieser Kategorie befinden sich Arten, die weit verbreitet in Nicaragua beziehungsweise Mittelamerika sind.

Des Weiteren wurden die erfassten Arten einer von vier Herpetofaunengemeinschaften nach WILSON & McCRANIE (1998) zugeordnet. Dabei umfasst eine Herpetofaunengemeinschaft Amphibien- und Reptilienarten, die ähnliche Ansprüche an ihren Lebensraum stellen (DUELLMANN 1966; WILSON & McCRANIE 1998).

1. Generalisten: Arten, die ein breites Habitatspektrum haben und sowohl in mehreren Habitattypen und Vegetationszonen vorkommen, als auch eine große Vertikalverbreitung haben. Auch die hohe Toleranz gegenüber anthropogen beeinflussten Habitaten ist für diese Herpetofaunengemeinschaft charakteristisch [z.B. *Bufo marinus* (LINNAEUS, 1758), *Ninia sebae* (DUMÉRIEIL, BIBRON & DUMÉRIEIL, 1854)].

2. Trockenadaptierte Arten: In diese Herpetofaungemeinschaft werden Arten eingeteilt, die vorwiegend an Halbtrockenwälder eines wechselfeuchten Klimas angepasst sind, das durch eine vier- bis sechsmonatige Trockenzeit charakterisiert ist (z. B. *Bufo luetkenii* BOULENGER, 1891, *Hypopachus variolosus* (COPEI, 1866), *Ctenosaura similis*).

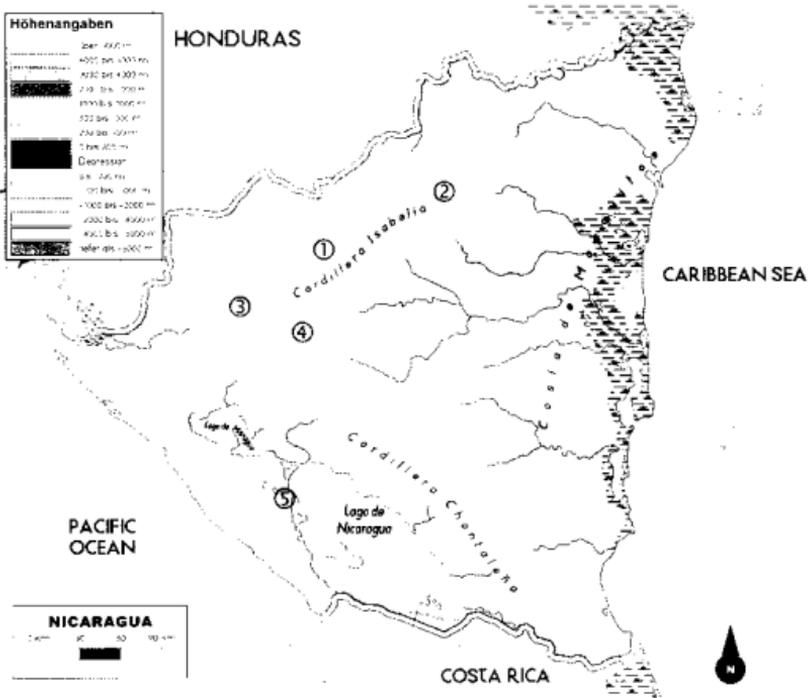


Abb. 1. Karte von Nicaragua mit den Untersuchungsgebieten.

Map of Nicaragua indicating study areas.

1: Cerro Kilambé; 2: Cerro Saslaya; 3: Miraflores; 4: Selva Negra; 5: Volcán Mombacho.



Abb. 2. Blick auf den Nebelwald des Cerro Kilambé.

View of cloud forest at Cerro Kilambé. Foto: G. KÖHLER.

Abb. 3. Regenwald
am Cerro Kilambé.
Rain forest at Cerro
Kilambé. Foto: G.
KÖHLER.



Abb. 4. Blick auf
den Cerro Saslaya.
View of Cerro
Saslaya. Foto: G.
KÖHLER.



Abb. 5. Regenwald
des Cerro Saslaya.
Rain forest at Cerro
Saslaya. Foto: G.
KÖHLER.



3. Arten der humiden Lebensräume: Arten, die an feuchte Lebensräume angepasst sind. Sie sind in Tiefland- aber auch in Bergregenwäldern zu finden, die sich durch das Fehlen einer Trockenzeit auszeichnen. Typische Vertreter dieser Herpetofaunengemeinschaft sind viele Frösche (z. B. *Hyla loquax* GAIGE & STUART, 1934, *Agalychnis callidryas* (COPE, 1862), Arten der Gattung *Eleutherodactylus*), einige Blindwühlen und Salamander, aber auch zahlreiche Echsen- und Schlangenarten [z. B. *Norops biporcatus* (WIEGMANN, 1834), *Tantilla taeniata* (BOCOURT, 1883)]. Die Bindung dieser Arten an Primärhabitats ist sehr hoch.
4. Hochlandarten: Diese Herpetofaunengemeinschaft vereint Arten, die meist nur in höheren Lagen vorkommen (z. B. *Norops wermuthi* KÖHLER & OBERMEIER, 1998).

Um die Herpetofaunen bezüglich ihrer unterschiedlichen beziehungsweise ähnlichen Artenzusammensetzung, also die so genannte β -Diversität, und die Beziehungen der fünf Gebiete untereinander zu vergleichen, wurde der Biogeografische Ähnlichkeitsindex (Coefficient of Biogeographic Resemblance: CBR) nach DUELLMANN (1965, 1990) verwendet. Die Formel lautet

$$CBR = 2C / (N_1 + N_2),$$

wobei C die Anzahl der Taxa ist, die in beiden zu vergleichenden Gebieten vorkommen; N_1 ist die Anzahl der Taxa in Gebiet 1; und N_2 ist die Anzahl der Taxa in Gebiet 2. Man erhält auf diese Weise einen Index (CBR), der die Ähnlichkeit zwischen zwei Gebieten beschreibt. Ein Wert von 0 bedeutet, dass die beiden verglichenen Gebiete über keine gemeinsamen Taxa verfügen, während bei einem Wert von 1 alle Taxa in beiden Gebieten vorkommen. Basierend auf den CBR-Werten wurde ein Ähnlichkeitsnetzwerk erstellt, das die Gebiete verbindet.

Aus folgenden Gründen wurden beim CBR nur die Arten der humiden Lebensräume und die Hochlandarten berücksichtigt: Die Generalisten und trockenadaptierten Arten sind augenscheinlich keine primären Bewohner der mit Bergregen- oder Nebelwald bewachsenen Gebiete beziehungsweise bewohnen ein breites Spektrum an Lebensräumen. Sie liefern deshalb keine Hinweise auf die tatsächlichen biogeografischen Beziehungen der Herpetofaunen der Hochlandgebiete. Die 43 Arten, die dem CBR zugrunde liegen, sind in Tabelle 1 fett markiert.

3 Ergebnisse

3.1 Die Herpetofauna der Untersuchungsgebiete

Insgesamt setzt sich die Herpetofauna in den fünf Gebieten oberhalb 1000 m NN aus 73 Arten, 45 Gattungen und 14 Familien zusammen. Darin enthalten sind eine Blindwühle (1,4 % der gesamten Artenzahl), drei Salamander (4,1 %), 27 Frösche und Kröten (37 %), 12 Echsen (16,4 %) und 30 Schlangen (41,1 %). Tabelle 1 zeigt die Auflistung sämtlicher Art nachweise in den fünf Untersuchungsgebieten. Die Artenzahl reicht von acht bis 45.

3.2 Verbreitungskategorien

Die Kategorie der Endemiten beinhaltet sechs Arten. Dabei handelt es sich in fast allen Fällen um Arten, die ausschließlich im Nebelwald anzutreffen sind: *Bolitoglossa mombachoensis* KÖHLER & McCRANIE, 1999 (Abb. 12), *Nototriton saslaya* KÖHLER, 2002 (Abb. 13), *Plectrohyla* sp. (Abb. 14), *Rhadinaea rogerromani* KÖHLER & McCRANIE, 1999 (Abb. 15), *Geophis dunnii* SCHMIDT, 1932, *Norops wermuthi* (Abb. 16). Tabelle 2

zeigt, in welchen Anteilen die Arten der zwei Verbreitungskategorien in den fünf Gebieten vorkommen. Am Cerro Saslaya kommt nicht nur die größte Anzahl an Endemiten vor (vier Arten), sondern die Endemiten haben in diesem Gebiet auch mit 40 % den größten Anteil an den oberhalb von 1000 m NN vorkommenden Arten. Selva Negra hat mit 4,4 % (2 Arten von insgesamt 45) neben Miraflores mit 4,5 % (1 von 22) den geringsten Endemitenanteil.

3.3 Herpetofaunengemeinschaften

In welchen Anteilen die Herpetofaunengemeinschaften in den fünf Gebieten verteilt sind, zeigt Tabelle 3. Es fällt auf, dass der Cerro Saslaya nur Arten der humiden Lebensräume und Hochlandarten hat, jedoch keine Generalisten oder trockenadaptierte Arten. Der Volcán Mombacho hat den geringsten Anteil an Hochlandarten (4,8 %), aber den größten Anteil an Generalisten und trockenadaptierten Arten (zusammen über 75 %).

3.4 Numerische Analyse der Herpetofauna

Die Ergebnisse der Analyse liefert Tabelle 4. Es fällt auf, dass der Vergleich von Miraflores und Selva Negra den größten CBR-Wert hervorbringt. Bei dem Vergleich von Volcán Mombacho mit Cerro Kilambé beziehungsweise Miraflores ergibt sich jeweils ein CBR-Wert von 0, da diese Gebiete keine Arten mit dem Volcán Mombacho gemeinsam haben. Der Durchschnittswert der CBR-Werte in der Ähnlichkeitstabelle ist 0,17. Wie aus dem Netzwerk (Abb. 17) ersichtlich, sind nur zwischen Cerro Kilambé und Miraflores, Selva Negra und Cerro Saslaya sowie Selva Negra und Miraflores signifikante Ähnlichkeiten vorhanden.

4 Diskussion

4.1 Cerro Kilambé

Hier fällt die geringe Artenzahl auf. Zum Cerro Kilambé führte bisher nur eine herpetologische Expedition, weshalb in diesem Gebiet eine noch wesentlich größere Anzahl an Arten zu vermuten ist. Die Herpetofauna dieses Gebietes setzt sich überwiegend aus Arten der humiden Lebensräume zusammen, was mit dem Einfluss des feuchten Klimas auf der Karibikseite zu begründen ist. Einzige Hochlandart auf dem Cerro Kilambé ist *Norops wermuthi*.

4.2 Cerro Saslaya

Auch dieses östlichste Gebiet zeichnet sich durch eine auffällig geringe Artenzahl aus, da auch dorthin bisher nur zwei herpetologische Expeditionen führten (KÖHLER 2000a, KÖHLER & SCHMIDT 2000). Der auffällig hohe Anteil an Endemiten in diesem mit Nebelwald bedeckten Gebiet war zu erwarten, denn zum einen ist der Anteil an Endemiten im Hochland verglichen mit dem Tiefland generell sehr hoch (DUELLMANN 1966). Zum anderen haben zahlreiche Untersuchungen in der Vergangenheit gezeigt, dass sich gerade Nebelwälder durch enorm hohen Endemismus auszeichnen (TERBORGH & WESKE 1975, GENTRY 1986, MARES 1992, LAWRENCE et al. 1995, LEO 1995). Die Oszillationen des Klimas und der Vegetation im Pleistozän könnten für die hohe Endemismusrate auf dem Saslaya verantwortlich sein (DUELLMANN 1966, STUART 1966, SAVAGE 1982, WILSON & McCRANIE 1998).



Abb. 6. Fragmentierter Bergregenwald in Miraflores (1190 m NN).

Fragmented montane rain forest at Miraflores (1190 m above sea level). Foto: M. JANSEN.



Abb. 7. Eichenwald in Miraflores.

Oak forest at Miraflores. Foto: M. JANSEN.



Abb. 8. Blick auf den Bergregenwald von Selva Negra.

View of montane rain forest of Selva Negra. Foto: G. KÖHLER.



Abb. 9. Regenwald von Selva Negra.
Rain forest of Selva Negra. Foto: G. KÖHLER.



Abb. 10. Blick auf
Krater des Volcán
Mombacho (1100 m
NN).
View of crater of
Volcán Mombacho
(1100 m above sea
level). Foto: M.
JANSSEN.



Abb. 11. „Elfenwald“
auf dem Volcán
Mombacho (1100 m
NN).
„Elfin forest“ of
Volcán Mombacho
(1100 m above sea
level). Foto: M.
JANSSEN.

Art/species	CK	SY	MF	SN	MB
<i>Dermophis mexicanus</i>					X
<i>Bolitoglossa mombachoensis</i>					X
<i>Oedipina cyclocauda</i>	X				
<i>Nototriton saslaya</i>		X			
<i>Bufo coccifer</i>			X		
<i>Bufo coniferus</i>	X				
<i>Bufo luetkenii</i>					X
<i>Bufo marinus</i>			X	X	
<i>Bufo valliceps</i>			X	X	
<i>Centrolene prosoblepon</i>	X				
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>				X	
<i>Agalychnis callidryas</i>				X	X
<i>Hyla loquax</i>			X	X	
<i>Hyla microcephala</i>			X		X
<i>Plectrohyla</i> sp.					
<i>Ptychohyla hypomykter</i>		X	X	X	
<i>Scinax staufferi</i>			X		
<i>Smilisca baudinii</i>			X		X
<i>Eleutherodactylus biporcatus</i>		X			
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	X				
<i>Eleutherodactylus cerasinus</i>		X			
<i>Eleutherodactylus diastema</i>				X	
<i>Eleutherodactylus laevisimus</i>	X			X	X
<i>Eleutherodactylus lauraster</i>				X	
<i>Eleutherodactylus mimus</i>				X	
<i>Eleutherodactylus noblei</i>	X			X	
<i>Eleutherodactylus ridens</i>		X		X	
<i>Leptodactylus melanonotus</i>			X	X	
<i>Hypopachus variolosus</i>			X	X	
<i>Rana forreri</i>			X	X	
<i>Rana maculata</i>			X	X	
<i>Ctenosaura similis</i>			X		1
<i>Norops biporcatus</i>				X	X
<i>Norops capito</i>	X		X	X	
<i>Norops cupreus</i>			X	X	
<i>Norops humilis</i>		X		X	X
<i>Norops laeiventris</i>				X	
<i>Norops limifrons</i>				X	
<i>Norops tropidonotus</i>			X		
<i>Norops wermuthi</i>	X	X	X	X	
<i>Sceloporus malachiticus</i>			X	X	
<i>Sceloporus variabilis</i>					X
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>					X
<i>Ungaliophis continentalis</i>				X	
<i>Coniophanes fissidens</i>				X	
<i>Coniophanes piceivittis</i>					X
<i>Dryadophis dorsalis</i>			X	X	
<i>Dryadophis melanolomus</i>					X

<i>Drymobius margaritiferus</i>				X	X
<i>Erythrolamprus mimus</i>				X	
<i>Geophis dunni</i>				X	
<i>Hydromorphus concolor</i>				X	
<i>Imantodes venchoa</i>				X	
<i>Lampropeltis triangulum</i>				X	
<i>Leptodeira nigrofasciata</i>				X	
<i>Leptophis ahaetulla</i>				X	
<i>Leptophis mexicanus</i>					X
<i>Masticophis mentovarius</i>	X				
<i>Ninia maculata</i>				X	
<i>Ninia sebae</i>				X	X
<i>Pliocercus euryzonus</i>				X	
<i>Rhadinaea rogerromani</i>		X			
<i>Senticolis triaspis</i>					X
<i>Sibon dimidiatus</i>				X	
<i>Sibon nebulatus</i>					X
<i>Spilotes pullatus</i>				X	
<i>Tantilla alticola</i>				X	
<i>Tantilla taeniata</i>		X			
<i>Thamnophis proximus</i>		X		X	
<i>Xenodon rabdocephalus</i>				X	
<i>Micrurus nigrocinctus</i>				X	X
<i>Leptotyphlops goudotii</i>					X
<i>Bothriechis schlegelii</i>				X	
Artenzahl/number of species	8	10	22	45	21

Tab. 1. Herpetofauna von fünf Hochlandgebieten Nicaraguas. Für fettgedruckte Arten siehe Text. Herpetofauna of five areas in the Nicaraguan highlands. For species in bold see text. CK = Cerro Kilambé; SY = Cerro Saslaya; MF = Miraflores; SN = Selva Negra; MB = Volcán Mombacho; I = M. JANSEN, August 1999; Beobachtung/observation.

Trockenadaptierte Arten und Generalisten können im Zuge einer Degradierung oder Zerstörung feuchter Primärlebensräume weiter vordringen. Das Fehlen dieser Arten auf dem Cerro Saslaya zeigt, wie unberührt das Gebiet ist.

4.3 Miraflores

In Miraflores stellen die Generalisten den größten Teil der Herpetofauna. Dies spiegelt die verschiedenen Habitattypen in diesem sehr heterogenen Gebiet wider. Berücksichtigt werden muss aber, dass die heutige Zusammensetzung der Herpetofauna in Miraflores vor allem das Ergebnis von anthropogenen landschaftlichen Veränderungen ist. Allgemein spiegelt zwar die heutige Zusammensetzung der Herpetofauna in erster Linie klimatische und geografische Einflüsse eines Gebietes wider (DUELLMANN 1966). Sie kann aber auch in vielgestaltiger Art und Weise durch den Eingriff des Menschen in die Natur verändert worden sein. Große Teile von Miraflores werden von der Land- und Viehwirtschaft beeinflusst und besonders in der feuchten Zone ist der ursprüngliche Wald heute nur noch fragmentarisch vorhanden. Tiere der humiden Lebensräume und Hochlandarten wurden nur in solchen Refugien gefunden: „anspruchsvollere“

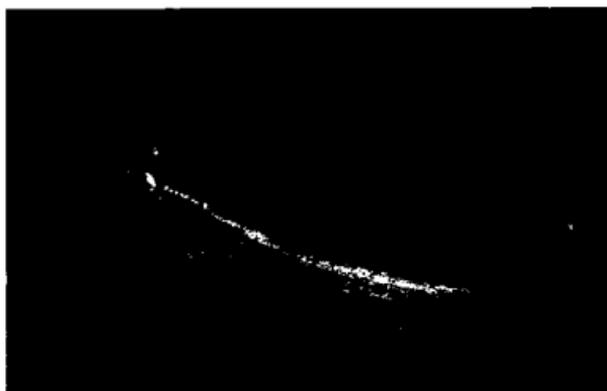


Abb. 12. *Bolitoglossa mombachoensis* ist endemisch für den Volcán Mombacho. *Bolitoglossa mombachoensis* is endemic to Volcán Mombacho. Foto: M. JANSEN.



Abb. 13. Der endemische Salamander *Nototriton saslaya* vom Cerro Saslaya. The endemic salamander *Nototriton saslaya* from Cerro Saslaya. Foto: G. KÖHLER.



Abb. 14. *Plectrohyla* sp., eine endemische Froschart vom Cerro Saslaya. *Plectrohyla* sp., an endemic frog species from Cerro Saslaya. Foto: G. KÖHLER.

Abb. 15. *Rhadinaea rogerromani*,
endemisch für den
Cerro Saslaya.

*Rhadinaea
rogerromani*,
endemic to Cerro
Saslaya. Foto: G.
KÖHLER.



Abb. 16. Die Hoch-
landart *Norops
wermuthi* ist ende-
misch für das
zentrale Hochland
Nicaraguas.

The highland species
Norops wermuthi is
endemic to the central
highlands of Nicara-
gua. Foto: G.
KÖHLER.



Arten wie zum Beispiel *Psychohyla hypomykter* und *Norops capito* (PETERS 1863) weisen auf die ursprüngliche Zusammensetzung der Herpetofauna in der feuchten Zone Miraflores hin.

4.4 Selva Negra

In Selva Negra wurde die größte Anzahl Arten nachgewiesen. Da dieses Gebiet mit Abstand am häufigsten besucht und besammelt wurde (KÖHLER 1998, 1999a), ist hier wahrscheinlich der Erfassungsgrad besonders hoch. Vermutlich erfolgte auch hier eine Einwanderung der zahlreichen Generalisten von den trockenen unteren Lagen über die Kaffeeplantagen oder über die Zufahrtswege. Der geringe Endemitenanteil ist mit der Lage des Gebietes im Zentrum des Gebirgszugs der Cordillera Dariense sowie dem Fehlen von ausgesprochenen Hochlagen zu erklären.

4.5 Volcán Mombacho

Der Volcán Mombacho ist ebenfalls schon mehrfach besucht worden (KÖHLER 1998), und die erfasste Artenzahl dürfte auch hier an die tatsächliche heranreichen. Die geringe Anzahl Arten humider Lebensräume kann aus unterschiedlichen Gründen zustande kommen. So genannte „Inseleffekte“ können einen wichtigen Einfluss auf die Artenvielfalt eines Gebietes haben: Wie man weiß, beheimaten Inseln weniger Arten als vergleichbar große Festlandgebiete (COCKBURN 1995, BEGON et al. 1998). Dabei bedeutet „Insel“ in diesem Zusammenhang nicht unbedingt eine von Wasser umgebene Landfläche, sondern kann auch zum Beispiel Waldflächen in einer Kulturlandschaft oder Berggebiete innerhalb einer Ebene bedeuten. Im vorliegenden Fall sind als Merkmale einer Inselsituation zu nennen: Der Mombacho ist eine Erhebung inmitten einer Ebene. Zudem bildet das nebelwaldbedeckte Plateau des Vulkans eine perhumide Insel inmitten des trockenen Klimas auf der Pazifikseite Nicaraguas. Des weiteren ist auch die geringe Fläche des Gebietes ein Inselmerkmal („Artenzahl-Flächen-Beziehung“; COCKBURN 1995, BEGON et al. 1998).

Angesichts des vorherrschenden Habitats Nebelwald war der große Anteil (70 %) von Generalisten und Arten der trockenen Lebensräume nicht zu erwarten. Dies ist wahrscheinlich auf Einwanderungen in der jüngeren Zeit zurückzuführen. Der Nebelwald wurde von den unteren Lagen her in den letzten Jahren immer weiter von Kaffeeplantagen zurückgedrängt und auch entlang des Zufahrtswegs macht sich der Einfluss des Menschen immer mehr bemerkbar (z.B. durch das invasive Ingwergewächs *Hedygium coronum*, siehe DRESSLER & ZIZKA 1998). Die Generalisten und trockenadaptierten Arten wurden oberhalb 1000 m NN ausschließlich in anthropogen beeinflussten Lebensräumen gefunden (z.B. entlang der Straße, in der Nähe von Gebäuden). Als einziges der Untersuchungsgebiete hat dieses Gebiet nur eine Hochlandart, den endemischen Mombacho-Salamander (*Bolitoglossa mombachoensis*; siehe auch JANSEN & KÖHLER 2001). Das Fehlen anderer Hochlandarten ist damit zu begründen, dass der Vulkan aufgrund seiner geografischen Lage nicht auf den Ausbreitungswegen der Hochlandarten liegt.

Die Zusammensetzung der Herpetofauna dieses Gebiets lässt sich also wie folgt umschreiben: Viele Arten auf dem Plateau des Vulkans haben sich während feuchterer pleistozäner Perioden von der Karibikseite kommend ausgebreitet (*Agalychnis callidryas*, *Norops biporcatus*) beziehungsweise haben dort ihre Vorfahren (*Bolitoglossa mombachoensis*). Die trockenadaptierten Arten auf dem Plateau sind dagegen typische Vertreter der Pazifikseite und in jüngerer Zeit in Folge von Habitatdegradierungen eingewandert.

4.6 Biogeografische Beziehungen

Aus der Errechnung des Biogeografischen Ähnlichkeitsindex (CBR) wird deutlich, dass der Volcán Mombacho die geringste Ähnlichkeit mit den anderen Gebieten besitzt. Miraflores und Selva Negra zeichnen sich dagegen durch die höchsten Ähnlichkeiten mit den anderen Gebieten aus. Miraflores, Selva Negra, Cerro Kilambé und Cerro Saslaya liegen alle auf den Gebirgszügen Cordillera Dariense und Cordillera Isabella und deren Ausläufern. Auch die große Ähnlichkeit von Miraflores und Selva Negra kommt durch die zentrale und benachbarte Lage zustande, denn ein Faunenaustausch zwischen diesen beiden Gebieten war sehr leicht möglich. Der Volcán Mombacho ist dagegen von diesen Gebirgen in Zentral-Nicaragua durch eine Klimabarriere getrennt, und ein Faunenaustausch zwischen den anderen Gebieten konnte deshalb nicht erfolgen. An dieser Stelle ist noch einmal darauf hinzuweisen, dass gerade in den

	Insgesamt / total	E	W
Cerro Kilambé	8	1 (12,5)	7 (87,5)
Cerro Saslaya	10	4 (40)	6 (60)
Miraflor	22	1 (4,5)	21 (95,5)
Selva Negra	45	2 (4,4)	43 (95,6)
Volcán Mombacho	21	1 (4,8)	20 (95,2)
Insgesamt / total	73	6	67

Tab. 2. Amphibien und Reptilien in den fünf Gebieten (oberhalb 1000 m NN), aufgeschlüsselt nach Verbreitungskategorien (Anzahl in einem Gebiet – Anteil der Gesamtartenzahl eines Gebietes in %).

Herpetofauna in five areas of the Nicaraguan highlands above 1000 m above sea level after distributional categories (number of species – % of total number).

E = Endemiten/endemics; W = weitverbreitete Arten/widespread species

Gebiet/area	Insgesamt/ total	G	T	H	HL
Cerro Kilambé	8	1 (12,5)	–	6 (75)	1 (12,5)
Cerro Saslaya	10	–	–	4 (40)	6 (60)
Miraflor	22	9 (40,9)	3 (13,6)	5 (22,7)	5 (22,7)
Selva Negra	45	11 (24,4)	3 (6,7)	23 (51,11)	8 (17,8)
Volcán Mombacho	21	9 (42,9)	7 (33,3)	4 (19)	1 (4,8)
Insgesamt/total	73	19	11	31	12

Tab. 3. Amphibien und Reptilien in den fünf Gebieten (über 1000 m NN), aufgeschlüsselt nach Herpetofaunengemeinschaften (Anzahl in einem Gebiet – Anteil der Gesamtartenzahl eines Gebietes in %).

Amphibians and reptiles of five areas in the Nicaraguan highlands above 1000 m above sea level (number of species – % of total).

G = Generalisten/generalists; T = Trockenadaptierte Arten/species adapted to aridity; H = Arten der humiden Lebensräumen/species adapted to humid areas; HL = Hochlandarten/highland species.

CBR / N	Cerro Kilambé	Cerro Saslaya	Miraflor	Selva Negra	Volcán Mombacho
Cerro Kilambé	7	1	2	3	0
Cerro Saslaya	0,12	10	3	5	1
Miraflor	0,24	0,3	10	9	0
Selva Negra	0,16	0,24	0,44	31	2
Volcán Mombacho	0	0,13	0	0,11	5

Tab. 4. Die Herpetofauna der fünf Hochlandgebiete und ihre Beziehungen nach dem Biogeografischen Ähnlichkeitsindex (CBR).

Herpetofauna of five areas in the Nicaraguan highlands and their relations based on the Coefficient of Biogeographic Resemblance (CBR). \bar{N} = Anzahl der Arten in jedem Gebiet / number of species in each area; N = Anzahl der gemeinsamen Arten/number of shared species; $N = CBR$.

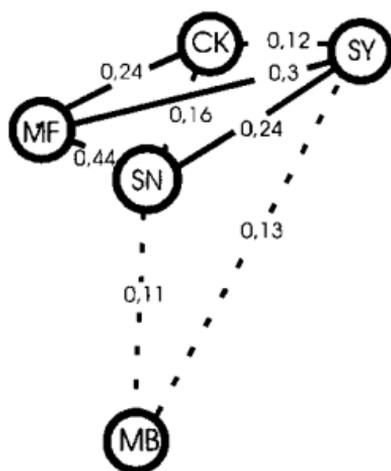


Abb. 17. Netzwerk, das die fünf Gebiete aufgrund der Ähnlichkeit nach dem Biogeographischen Ähnlichkeitsindex (CBR) miteinander verbindet. Die gestrichelten Verbindungen sind die mit einem CBR-Wert unter dem Signifikanzniveau.

Network connecting five areas in the Nicaraguan highlands based on the "Coefficient of Biogeographic Resemblance" (CBR). Spotted lines are connections below the level of significance.

CK = Cerro Kilambé; SY = Cerro Saslaya; MF = Miraflores; SN = Selva Negra; MB = Volcán Mombacho.

Gebieten Cerro Saslaya und Cerro Kilambé die Erfassung aller Arten noch längst nicht abgeschlossen ist. Die hier diskutierten Ergebnisse der biogeographischen Beziehungen können insofern nur ein grobes Bild der Zusammenhänge liefern.

Resumen

Analisis biogeografico de la herpetofauna de tierras elevadas en Nicaragua

La herpetofauna de cinco areas montañosas de Nicaragua fue estudiada. Cuatro de ellas al norte del país (Miraflores, Selva Negra, Cerro Kilambé, y Cerro Saslaya) y una en el sur occidente (Volcán Mombacho). La herpetofauna de estas cinco areas con elevacion mayor a los 1000 metros sobre el nivel del mar consiste de 73 especies (31 anfibios y 42 reptiles) distribuidas en 45 géneros y 14 familias. El número de especies documentadas por area fue de ocho a 45. El húmedo Volcán Mombacho, el cual se encuentra aislado del resto de las areas estudiadas por el cordón calido del Pacifico, es el area de menos similitud biogeografica al resto de las areas. En cambio las demas areas son muy similares entre si. El Cerro Saslaya posee un porcentaje alto de especies endémicas (40 %).

Palabras Clave: Nicaragua, zonas elevadas, herpetofauna, biogeografía, endemismo.

Danksagung

Wir danken Frau M. ZEAS und den Herren J.C. MARTINEZ SANCHEZ und J.M. ZOLOTOFF PALAIS (Fundación COCIBOLCA, Managua) für die Erlaubnis, diese Untersuchung auf dem Volcán Mombacho durchführen zu dürfen. Den Parkrängern vor Ort sei für die logistische Unterstützung gedankt. Die Herren M. FONSECA, J. VILLA und M. CAMACHO (MARENA, Managua) erstellten die Forschungsgenehmigungen. Frau S. TUERISO erteilte die Exportgenehmigungen. Die Herren J. C. GÓMEZ GUEVARA (Estelí) und R. RAMÍREZ (Managua) stellten die Logistik bereit und vermittelten Unterkünfte. M. JANSEN dankt herzlich seinen Eltern, S. und G. JANSEN, ohne deren finanzielle Unterstützung die Expedition 1999 nicht durchführbar gewesen wäre, sowie den Parkrängern in Miraflores, insbesondere Herrn F. JOSÉ MUÑOZ für seine ausdauernde Unterstützung bei der Feldarbeit. Dank gebührt auch Herrn C. R. HASBEN, der die Zusammenfassung ins Spanische übersetzte, sowie Frau T. HEGER und Herrn M. FRANZEN für zahlreiche nützliche Hinweise bei der Erstellung des Manuskriptes.

Schriften

- ATWOOD, J.F. (1984): A floristic study of Volcán Mombacho, Department of Granada, Nicaragua. – *Ann. Miss. Bot. Gard., St. Louis*, **71**: 191-209.
- BIGON, M.E., C.R. TOWNSEND & J.L. HARPER (1998): Ökologie. – Heidelberg (Spektrum Akad. Verlag), 790 S.
- CAMPBELL, J.A. (1983): The biogeography of the cloud forests of Middle America. With special reference to the Sierra de las Minas of Guatemala. – *Univ. Kans. Ann. Arbor., Kansas (University Microfilms International)*
- & J.M. SAVAGE (2000): Taxonomic reconsideration of Middle American frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group (Anura: Leptodactylidae): a reconnaissance of subtle nuances among frogs. – *Herp. Monogr., San Diego*, **14**: 186-292.
- COCKBURN, A. (1995): Evolutionsökologie. – Stuttgart (Gustav Fischer Verlag), 357 S.
- DRESSLER, S. & G. ZIZKA (1998): Zwei Nebelwaldstandorte in Nicaragua. Ein botanischer Reisebericht. – *Natur und Museum, Frankfurt/M.*, **128**(6): 175-187.
- DELLMANN, W.E. (1965): A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, Mexico. – *Univ. Kans. Publ., Mus. Nat. Hist., Lawrence* **15**(14): 627-709.
- (1966): The Central American herpetofauna: an ecological perspective. – *Copeia, Washington*, **1966**(4): 700-719.
- (1990): Herpetofaunas in Neotropical rainforests: comparative composition, history and resource utilization. – S. 455-505 in: GENTRY, A. H. (ed.): Four Neotropical rainforests. – New Haven, Connecticut (Yale Univ. Press).
- GENTRY, A. (1986): Endemism in tropical versus temperate plant communities. – S. 153-181 in: SOUL, M. (Hrsg.): *Conservation Biology*, **8**. Sunderland, MA (Sinauer Press).
- GOMEZ GUEVARA, J.C. (1998): Informe de la Reserva Natural Miraflores, Estelí. – Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales (MARENA), Estelí.
- HEYER, W.R., M.A. DONNELLY, R.W. McDIARMID, L.A.C. HAYEK & M.S. FOSTER (Hrsg.) (1994): Measuring and monitoring biological biodiversity. Standard methods for amphibians. – Washington & London (Smithsonian Institution Press), 364 S.
- JANSEN, M. & G. KÖHLER (2001): Ökologie des Mombacho-Salamanders, *Bolitoglossa mombachoensis* KÖHLER & McCRANIE, 1999, am Volcán Mombacho, Nicaragua (Caudata: Plethodontidae). – *Salamandra, Rheinbach*, **37**(2):83-98.
- KÖHLER, G. (1996): Notes on a collection of reptiles from El Salvador collected between 1951 and 1956. – *Senckenbergiana biol., Frankfurt/M.*, **76**(1/2): 29-38.
- (1998): Herpetologische Beobachtungen in Nicaragua. – *Natur und Museum, Frankfurt/Main*, **128**(6): 163-170.
- (1999a): Amphibien und Reptilien im Hochland von Nicaragua. – *DATZ*, **52**(4): 48-54.
- (1999b): Eine neue Saumfingerart der Gattung *Norops* von der Pazifikküste des nördlichen Mittelamerika. – *Salamandra, Rheinbach*, **35**(1): 37-52.
- (2000a): Erste herpetologische Expedition zum Cerro Saslaya, Nicaragua. – *Natur und Museum, Frankfurt/M.*, **130**(3): 61-68.
- (2000b): Reptilien und Amphibien Mittelamerikas. Bd. 1: Krokodile, Schildkröten, Echsen. – Offenbach (Herpeton, Verlag Elke Köhler), 159 S.
- (2001): Anfíbios y Reptiles de Nicaragua. – Offenbach (Herpeton, Verlag Elke Köhler), 208 S.
- & J.R. McCRANIE (1999a): A new species of colubrid snake of the *Rhadinaea godmani* group from Cerro Saslaya, Nicaragua. – *Senckenbergiana biol., Frankfurt/M.*, **77**(2): 127-137.
- & — (1999b): A new salamander from Volcán Mombacho, Nicaragua, formerly referred to *Bolitoglossa striatula* (Amphibia, Caudata, Plethodontidae). – *Senckenbergiana biol., Frankfurt/M.*, **79**(1): 89-93.

- & M. OBERMEIER (1998): A new species of anole of the *Norops crassulus* group from central Nicaragua (Reptilia: Sauria: Iguanidae). – *Senckenbergiana biol., Frankfurt/M.*, **77**(2): 127-137.
- & F. SCHMIDT (2000): Zweite herpetologische Expedition zum Cerro Saslaya, Nicaragua. – *Natur und Museum, Frankfurt/M.*, **130**(3): 69-74.
- LAWRENCE, S.H., JAMES O.J. & F.N. SCATENA (1989): The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: Introduction and workshop synthesis. – S. 1-23 in: LAWRENCE, S. H., O. J. JAMES, & F.N. SCATENA (Hrsg.): *Tropical montane cloud forests*. – *Ecological Studies* **110**, New York, Heidelberg (Springer-Verlag).
- LEO, M. (1989): The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: the Río Abiseo National Park as a case study. – S. 198-211 in: LAWRENCE, S.H., O.J. JAMES & F.N. SCATENA (Hrsg.): *Tropical montane cloud forests*. *Ecological Studies* **110**. New York, Heidelberg (Springer-Verlag).
- MARES, M. (1992): Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. – *Science, Washington*, **225**: 967-979.
- MCCRANIE, J.R., L.D. WILSON & K.L. WILLIAMS (1992): A new species of anole of the *Norops crassulus* group (Sauria: Polychridae) from northwestern Honduras. – *Caribbean J. Sci., Mayagüez*, **28**(3-4): 208-215.
- (1993): Another new species of the *Norops schiedei* group (Sauria: Polychrotidae) from Northern Honduras. – *J. Herpetol., Athens*, **27**(4): 393-399.
- SAVAGE, J.M. (1966): The origins and history of the Central American herpetofauna. – *Copeia, Washington*, **1966**(4): 719-766.
- (1982): The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance? – *Ann. Miss. Bot. Gard., St. Louis, Missouri*, **69**(3): 464-547.
- & C. GUYER (1998): A new species of anole lizard, genus *Norops* (Squamata: Polychrotidae) from the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. – *Rev. Biol. Trop.*, **46**(3): 805-809.
- , J.R. McCRANIE & M. ESPINAL (1996): A new species of *Eleutherodactylus* from Honduras related to *Eleutherodactylus bransfordii* (Anura: Leptodactylidae). – *Proc. Biol. Soc., Washington*, **109**(2): 366-372.
- SIMMONS, J.E. (1987): Herpetological collecting and collections management. – *Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Herpetological Circular*, **16**: 1-70.
- STUART, L.C. (1966): The environment of the Central American cold-blooded vertebrate fauna. – *Copeia, Washington*, **1966**(4): 684-699.
- TERBORGH, J. & J. WESKE (1975): The role of competition in the distribution of Andean birds. – *Ecology*, **52**(1): 23-40.
- VENCES, M. & R. SCHMIDT (1991): Herpetologische Beobachtungen in Nicaragua. Die Amphibien. – *Herpetofauna, Weinstadt*, **13**(75): 21-26.
- & R. SCHMIDT (1992): Herpetologische Beobachtungen in Nicaragua. Die Amphibien (Fortsetzung). – *Herpetofauna, Weinstadt*, **14**(76): 21-26.
- WILSON, L.D. & J.R. McCRANIE (1998): The biogeography of the herpetofauna of the subhumid forests of Middle America (Isthmus of Tehuantepec to northwestern Costa Rica). – *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum, Toronto*, **163**, 50 S.

Eingangsdatum: 18. Februar 2002

Verfasser: MARTIN JANSEN, Große Spillingsgasse 50, D-60385 Frankfurt am Main, Deutschland, E-Mail: martin.jansen@gmx.net; GUNTHER KÖHLER, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Deutschland.