

Bio-akustische Untersuchungen an Leptodactyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru ¹

(Amphibia: Salientia: Leptodactylidae)

ANDREAS SCHLÜTER

Mit 18 Abbildungen

Im tropischen Regenwald von Peru wurden während zweier Aufenthalte (August 1977 bis Dezember 1978; Januar bis März 1980) bio-akustische Untersuchungen an Anuren durchgeführt. Diese Arbeit schließt sich den bisherigen Veröffentlichungen über bio-akustische Untersuchungen an Hyliden, Microhyliden und Dendrobatiden an (SCHLÜTER 1979, 1980a, b). Zur genauen geographischen Lage des Untersuchungsgebietes sowie zu den angewandten Methoden der Tonaufzeichnung und der sonographischen Analyse siehe SCHLÜTER (1979). Die in den Sonagrammen gewählte Abkürzung „S“ steht für „Section-Analyse“.

Die im Untersuchungsgebiet gefundenen Leptodactyliden

Aus Funden von R. AUSSEM, W. HANAGARTH (beide unveröffentlicht), H.-W. und M. KOEPCKE (teilweise veröffentlicht in TOFT & DUELLMAN 1979), C. A. TOFT (veröffentlicht in DUELLMAN 1978; TOFT & DUELLMAN 1979) und aus Funden des Verfassers ergibt sich für das Untersuchungsgebiet vorläufig folgender Artbestand an Leptodactyliden:

Gattung *Adenomera* FITZINGER, 1867

Adenomera andreae (MÜLLER, 1923)

Adenomera hylaedactyla (COPE, 1868)

Gattung *Ceratophrys* WIED, 1824

Ceratophrys cornuta (LINNAEUS, 1758)

¹ Die hier veröffentlichten Ergebnisse sind Teil einer Dissertation im Fachbereich Biologie an der Universität Hamburg.

Gattung *Edalorbina* ESPADA, 1870

Edalorbina perezii ESPADA, 1871

Gattung *Eleutherodactylus* DUMÉRIL & BIBRON, 1841

Eleutherodactylus altamazonicus BARBOUR & DUNN, 1921

Eleutherodactylus carvalhoi LUTZ & KLOSS, 1952

Eleutherodactylus imitatrix DUELLMAN, 1978

Eleutherodactylus lacrimosus (ESPADA, 1875)

Eleutherodactylus mendax DUELLMAN, 1978

Eleutherodactylus ockendeni (BOULENGER, 1912)

Eleutherodactylus peruvianus (MELIN, 1941)

Eleutherodactylus sulcatus (COPE, 1874)

Eleutherodactylus toftae DUELLMAN, 1978

Eleutherodactylus cf. *variabilis* LYNCH, 1968²

Eleutherodactylus ventrimarmoratus (BOULENGER, 1912)

Gattung *Ischnocnema* REINHARDT & LÜTKEN, 1862

Ischnocnema quixensis (ESPADA, 1872)

Gattung *Leptodactylus* FITZINGER, 1826

Leptodactylus pentadactylus (LAURENTI, 1768)

Leptodactylus rhodomystax BOULENGER, 1883

Leptodactylus wagneri (PETERS, 1862)

Gattung *Lithodytes* FITZINGER, 1843

Lithodytes lineatus (SCHNEIDER, 1799)

Gattung *Physalaemus* FITZINGER, 1826

Physalaemus petersi (ESPADA, 1872)

Nicht von allen im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Leptodactyliden-Arten konnten Tonbandaufnahmen angefertigt werden, was unter anderem darauf zurückzuführen ist, daß einige Arten bisher nur in Einzelexemplaren nachgewiesen werden konnten.

² Nach HEYER (briefl. Mitt.) ist nicht auszuschließen, daß es sich bei den von ihm als *Eleutherodactylus* cf. *variabilis* bestimmten Exemplaren ebenfalls um Vertreter der Art *E. toftae* handelt.

Besprechung der Rufe

Adenomera hylaedactyla (COPE, 1868)

(Abb. 1)

Der Ruf von *Adenomera hylaedactyla* ist in Panguana das ganze Jahr über zu hören. Mit Anfang der Dämmerung setzen die Tiere relativ schlagartig ein und beenden ihr gemeinsames Rufen bei Beginn der Morgendämmerung (Abb. 18).

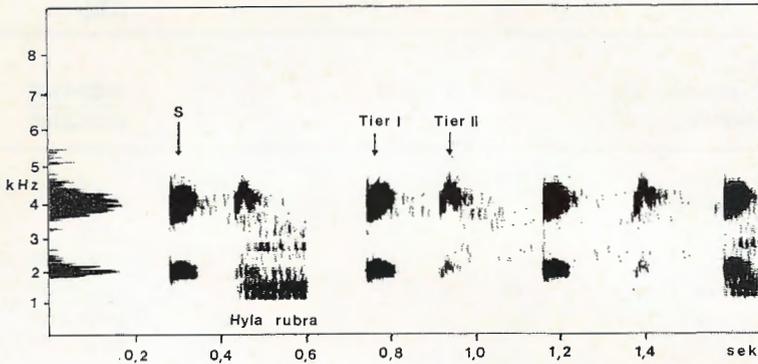


Abb. 1. *Adenomera hylaedactyla*; Sonagramm. T-Luft 26°C. — Die Abkürzung „S“ steht für „Section-Analyse“ und kennzeichnet die jeweilige Rufstelle, an der ein Lautstärkerelief angelegt wurde.

Adenomera hylaedactyla; sonagram. t-air 26°C. — The abbreviation „S“ stands for „Section-Analyse“ and marks its exact point.

Abb. 1 zeigt die alternierenden Rufe zweier Männchen, wobei die schwächere Ausbildung des Rufes von Tier II auf seiner größeren Entfernung zum Aufnahmegerät beruht. Das vorliegende Sonagramm ähnelt in seinem Aufbau sehr den von HEYER (1973) nach Aufnahmen von W. C. A. BOKERMANN angefertigten Sonagrammen dieser Art aus Brasilien, weist aber oberhalb von 5000 Hz keine Obertöne auf (Tab. 1). Der Ruf hat eine Länge von ca. 0,08 sek bei unregelmäßigen Intervallen um ca. 0,4 sek. Er füllt je einen Bereich zwischen ca. 1800 und 2300 Hz und zwischen ca. 3400 und 4500 Hz aus; er ist für das menschliche Gehör gut zu orten.

Das abgebildete Sonagramm enthält zusätzlich einen Ruf von *Hyla rubra* (vgl. SCHLÜTER 1979). Der Ruf von *Adenomera hylaedactyla* klingt wie „trick“. Bevorzugter Rufplatz ist der mit Gräsern und anderen niedrig wachsenden oder niedrig gehaltenen Pflanzen bewachsene Boden gerodeter Flächen. In Bereichen mit reiner Primärvegetation wurde der Ruf von *A. hylaedactyla* im Untersuchungsgebiet nicht gehört, so daß es berechtigt sein dürfte, diese Art als Kulturfolger zu bezeichnen.

Tab. 1. Vergleich von Sonagramm-Werten der Art *Adenomera hylaedactyla* aus Peru und Brasilien.

Comparison of characteristics of sonograms of the species *Adenomera hylaedactyla* from Peru and Brazil.

Untersuchungsort	T-Luft (°C)	Ruflänge (sek)	Wieder- holungsrate (Rufe/min)	Obertonbereiche Grundtonbereich (stärkste Intensität) Untertonbereiche (Hz)
Peru				
Río Yuyapichis (ein Beispiel)	26	0,08	150	3500-4500 1700-2200
Brasilien Nach HEYER (1973)				
Jataí, Goiás	26	0,13	82	8000 5966-6600 3700-4833 1860-2600 unter 500
Sto. Antonio de Leverger, Mato Grosso	29	0,11	82	ca. 8000 5925-7300 3833-5133 unter 500
Chapada dos Guimaraes, Mato Grosso	19	0,08	190	6375-7725 4240-5830 2000-3270 unter 500

Ceratophrys cornuta (LINNAEUS, 1758)

(Abb. 2)

Der Paarungsruf von *Ceratophrys cornuta* kann im Untersuchungsgebiet zwar während der gesamten Regenzeit vereinzelt gehört werden, konzentriert sich aber überwiegend auf bestimmte Tage der Regenzeit, an denen diese Art gemeinsam mit den Microhyliden *Ctenophryne geayi*, *Chiasmocleis ventrimaculata* und *Hamptophryne boliviana* ein Massenkonzert veranstaltet (zu diesem Sachverhalt siehe SCHLÜTER 1980a).

Der Ruf klingt wie ein langgezogenes „eeeeeeee“ oder „ääääääää“ und ist meist vom Einbruch der Dunkelheit an bis kurz nach Mitternacht zu hören (Abb. 18). Nur sehr vereinzelt kann der Ruf auch tags gehört werden. Der hier ab-

gebildete Ruf wurde bei einem der oben erwähnten Massenkonzerte aufgenommen. Er hat eine Länge von ca. 0,8 sek und liegt in einem Frequenzbereich zwischen ca. 1400 und 2200 Hz. Die Rufe werden in sehr unregelmäßigen Intervallen ausgestoßen und sind für das menschliche Gehör schwer zu lokalisieren. Rufplatz dieser Art ist der Waldboden, vorzugsweise am Rande kleinerer Gewässer. Ein typischer Sammelplatz von *C. cornuta* war der in SCHLÜTER (1979, 1980a) abgebildete Waldteich.

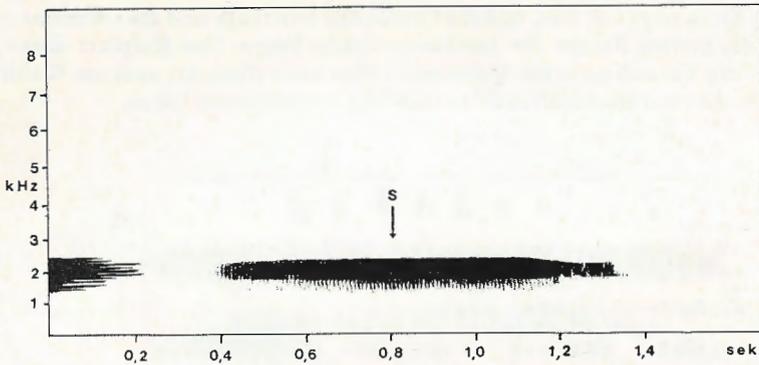


Abb. 2. *Ceratophrys cornuta*; Sonogramm. T-Luft 24,5°C.
Ceratophrys cornuta; sonogram. t-air 24,5°C.

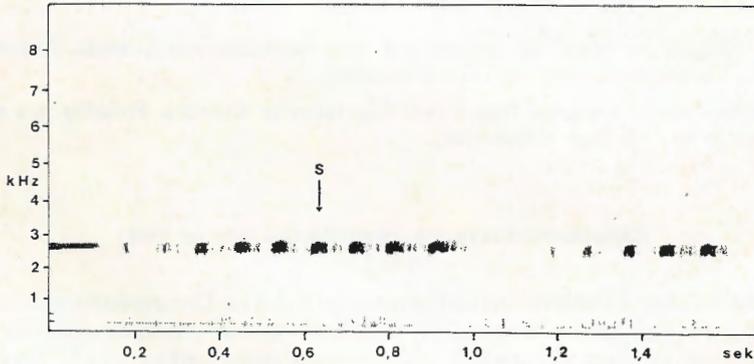


Abb. 3. *Edalorhina perezii*; Sonogramm. T-Luft 28°C.
Edalorhina perezii; sonogram. t-air 28°C.

Edalorbina perezii ESPADA, 1871

(Abb. 3-4)

Der Ruf von *Edalorbina perezii* ist in Panguana nur während der Regenzeit zu hören, und zwar tags (Abb. 18). Er ist ein trillerndes, auf „i“ klingendes „trrrrrrr“ und für das menschliche Gehör sehr schwer zu orten.

Abb. 3 zeigt das Sonagramm einer in den frühen Nachmittagstunden entstandenen Aufnahme. Es besteht aus einer Kette von Einzel-Impulsen. Die hier abgebildete Rufkette hat eine Gesamtlänge von ca. 0,8 sek. *E. perezii* ruft in Intervallen sehr unterschiedlicher Länge, so daß von einer Regelmäßigkeit nicht gesprochen werden kann. Interessant ist eine Aufnahme, die KOEPCKE im selben Untersuchungsgebiet, offensichtlich in geringerem Abstand zum Tier, gelang (Abb. 4); es zeigt sich hier, daß die Grundtöne unterhalb und die Obertöne oberhalb des breiten Bandes der Insektengeräusche liegen. Der Rufplatz dieser Art ist der mit Fallaub bedeckte Waldboden. Man kann diese Art auch am Waldrand in Bereichen mit sekundärem Pflanzenwuchs antreffen und hören.

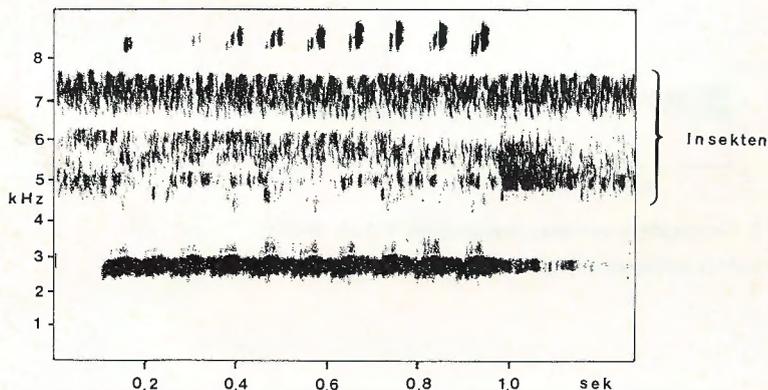


Abb. 4. *Edalorbina perezii*; Sonagramm nach einer Aufnahme von KOEPCKE. Aus offensichtlich näherer Entfernung zum Tier (Obertöne!).

Edalorbina perezii; sonagram from a recording taken by KOEPCKE. Probably in a short distance to the frog (high frequencies!).

Eleutherodactylus peruvianus (MELIN, 1941)

(Abb. 5-6)

Der Ruf von *Eleutherodactylus peruvianus* kann im Untersuchungsgebiet das ganze Jahr über gehört werden, zur Regenzeit jedoch erheblich mehr als zur Trockenzeit. Er klingt wie „tschäck“ (als Einzelruf) oder „tschäckäckäck“ (in einer Rufreihe). Abb. 5 zeigt eine kurze Rufreihe mit anschließendem Einzelruf desselben Tieres. Die größte Rufaktivität liegt in der Abenddämmerung, sie schwächt dann zur Nacht merklich ab und erhöht sich noch einmal während der Morgen-

dämmerung, um dann mit zunehmender Helligkeit recht abrupt abzubrechen (Abb. 18). Am Tage rufen die Tiere nicht.

Der einzelne Ruf hat eine Länge von ca. 0,04 sek bei unterschiedlichen Intervallen. Er ist gekennzeichnet durch zwei voneinander getrennte Bereiche (ca. 1700-2300 und 3000-4500 Hz). Bevorzugte Rufplätze sind herabhängende Blätter und Zweige in ca. ein bis zwei Metern Höhe, auf denen die Tiere mit dem Kopf nach unten gerichtet rufen (Abb. 6).

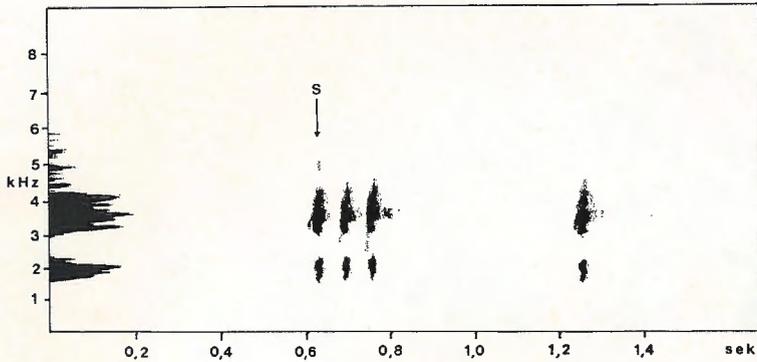


Abb. 5. *Eleutherodactylus peruvianus*; Sonagramm. T-Luft 26,5°C.

Eleutherodactylus peruvianus; sonagram. t-air 26,5°C.

***Eleutherodactylus cf. variabilis* LYNCH, 1968³**

(Abb. 7)

Der abgebildete Ruf ist im Untersuchungsgebiet das ganze Jahr über, verstärkt jedoch zur Regenzeit, zu hören. Er klingt wie „klick“ (gleich den mit einer Metallmembran klickenden Kinderspielzeugen) und kann einzeln oder in Rufreihen (Abb. 7) erzeugt werden. *E. cf. variabilis* ist tagaktiv (Abb. 18). Dabei ist zu beobachten, daß die Rufe besonders dann vermehrt zu hören sind, wenn die Wolkendecke aufreißt.

Der Ruf hat eine Länge von ca. 0,02 sek bei sehr unterschiedlichen Intervallen. Er liegt im Frequenzbereich zwischen ca. 3700 und 4200 Hz. In der vorliegenden Abbildung rufen ein Männchen im Vordergrund und ein zweites im Hintergrund. Bevorzugte Rufplätze sind von der Sonne beschienene dünne Zweige in etwa 1 bis 1,5 m Höhe über dem Boden, auf denen die rufenden Tiere meist quer zur Längsachse des Zweiges sitzen.

³ Siehe Fußnote zur Liste der Arten.

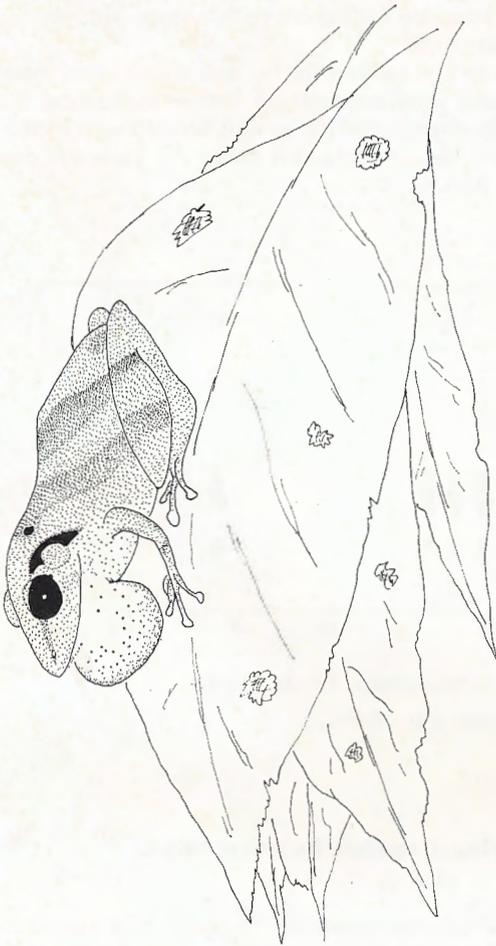


Abb. 6. Männchen von *Eleutherodactylus peruvianus* in typischer Rufstellung.

Male of *Eleutherodactylus peruvianus* in typical calling position.

***Leptodactylus pentadactylus* (LAURENTI, 1768)**

Paarungsruf
(Abb. 8)

Das weit hörbare „hua“ dieser Art, die von den Einheimischen wegen ihres Rufes „Hualo“ genannt wird, ist im Untersuchungsgebiet vom Ende der Trockenzeit an (etwa September) bis zur Mitte der Regenzeit (etwa Januar) zu hören, wobei die Hauptrufzeit noch vor dem Einsetzen der ersten großen Regenfälle liegt. Bevorzugte Rufplätze sind die Flußufer und die Ränder kleinerer Gewässer (siehe Waldteich: SCHLÜTER 1979, 1980a), wo die Tiere von den späten Nachmittagstunden an bis zum Einsetzen der Morgendämmerung rufen (Abb. 18).

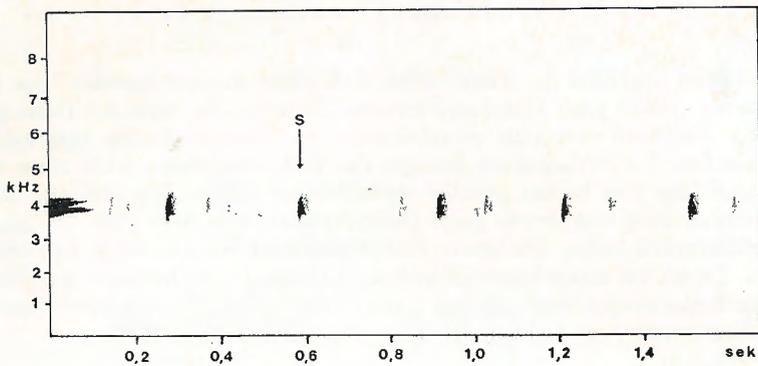


Abb. 7. *Eleutherodactylus cf. variabilis*; Sonogramm. T-Luft 27°C.
Eleutherodactylus cf. variabilis; sonogram. t-air 27°C.

Der einzelne Ruf hat eine Länge von ca. 0,3 bis 0,4 sek, wobei der Nachhall (SCHLÜTER 1980b) eine nicht unerhebliche Rolle spielt. Der Paarungsruf besteht aus einem ansteigenden Band, das bei einer oberen Frequenz von ca. 1000 Hz abbricht, und zahlreichen Obertönen, so daß ein extrem breites Frequenzspektrum angefüllt ist. Bei Vergleichen mit den bereits von anderen Autoren veröffentlichten Paarungsrufen von *L. pentadactylus* ergeben sich die aus Tab. 2 abzulesenden Unterschiede [weiterhin siehe auch LESCURE (1979)].

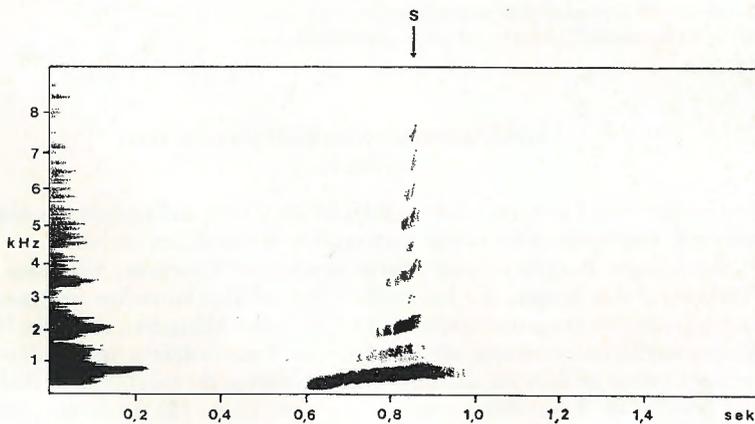


Abb. 8. Paarungsruf von *Leptodactylus pentadactylus*. T-Luft 26°C.
 Mating call of *Leptodactylus pentadactylus*. t-air 26°C.

„Schreckruf“ (distress call)
(Abb. 9)

Beim Ergreifen der Tiere stoßen diese einen durchdringenden Laut aus, der an das „miau“ einer Hauskatze erinnert. Dabei ist das Maul des Tieres geöffnet. Der Ruf wird mehrmals hintereinander in unterschiedlichen Intervallen ausgestoßen. Im vorliegenden Sonagramm sind zwei dieser Rufe einer Rufserie abgebildet. Die beiden parallel verlaufenden Bänder (parallel zur Zeitachse) gehören zu *Ctenophryne geayi* (Microhylidae; vgl. SCHLÜTER 1980a), die im Hintergrund riefen. Die beiden hier abgebildeten Rufe haben je eine Länge von ca. 0,4 sek bei einem Intervall von ca. 0,32 sek. [Siehe hierzu in der Diskussion die Bemerkungen über „diffuge Lautsysteme“ und „Thanatosematismus“! Zum „distress call“ von *L. pentadactylus* siehe auch LESCURE (1979).]

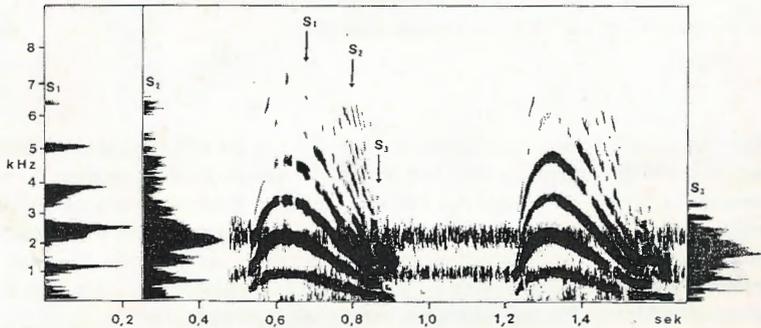


Abb. 9. Todesschrei von *Leptodactylus pentadactylus*. T-Luft 24,5°C.
Im Hintergrund *Ctenophryne geayi* (Microhylidae).

Death-cry of *Leptodactylus pentadactylus*. t-air 24,5°C.
In the background *Ctenophryne geayi* (Microhylidae).

Leptodactylus wagneri (PETERS, 1862)
(Abb. 10-13)

Der Ruf von *Leptodactylus wagneri* ist im Untersuchungsgebiet während der gesamten Regenzeit unmittelbar nach starken Regenfällen zu hören.

Bevorzugte Rufplätze sind kleine temporäre Gewässer, wie zum Beispiel Pfützen auf den Wegen, die bei starken Regenfällen entstehen und meist schon nach kurzer Zeit ausgetrocknet sind. Die rufenden Männchen sitzen in Höhe der Wasseroberfläche, versteckt im Gewirr von Baumwurzeln und Fallaub. Eine genaue Ortung ist dort für das menschliche Gehör nicht möglich. Der Ruf ist nach den erwähnten Regenfällen tags und nachts (Abb. 18) zu hören (SCHLÜTER 1980b). Dabei ist zu beobachten, daß sich häufig kleine Rufgruppen, bestehend aus zwei bis drei (und mehr) Tieren bilden, deren Rufe sich rhythmisch ineinanderfügen.

Tab. 2. Vergleich von Sonagramm-Werten der Art *Leptodactylus pentadactylus* aus Peru, Panama, Costa Rica und Ecuador.

Comparison of characteristics of sonagrams of the species *Leptodactylus pentadactylus* from Peru, Panama, Costa Rica, and Ecuador.

Untersuchungsort Autor	T-Luft (°C)	Ruflänge (sek)	Wieder- holungsrate (Rufe/min)	Hauptfrequenz- bereich (Hz)
P e r u				
Río Yuyapichis (ein Beispiel)	26	0,3	26	ca. 100-1000
P a n a m a				
FOUQUETTE (1960)	23	0,27	31	200-450
Barro Colorado Island HEYER (1979)		0,22-0,33		250-500
C o s t a R i c a				
Rincón de Osa STRAUGHAN & HEYER (1976)	25 ± 1	0,26-0,28	unterschied- lich, höchstens 35	200-600
E c u a d o r				
Sta. Cecilia FOUQUETTE (1960)	23,5			425-800

Die Abb. 10 veranschaulicht den nach einer Rufpause erfolgenden sukzessiven Aufbau von einzelnen Schlägen zweier Exemplare bis zum gleichmäßigen „Duett“, wie es in Abb. 11 in vollendeter Form wiedergegeben ist. Der Ruf von *L. wagneri* liegt hier in einem Frequenzbereich zwischen ca. 500 und 1400 Hz und somit tiefer als die von STRAUGHAN & HEYER (1976) und HÖDL (1977) beschriebenen Rufe (Tab. 3).

Wenn eines der Tiere kurzzeitig in eine langsamere Ruffolge übergeht, dann ist das häufig auch mit einer klanglichen Veränderung verbunden. Der „klapp“-Ruf geht in einen Laut über, der dem Reiben eines Lederlappens auf einer Glas-scheibe ähnelt (etwa wie „wu“). In Abb. 12 ist beim Übergang zu diesem Laut ein deutlicher Wechsel in der Gestaltung des Sonagramms zu verzeichnen. Der Ruf „teilt“ sich in einen tiefer liegenden Grundton und einen Oberton. Er soll hier als „Klangtyp B“ bezeichnet werden (im Unterschied zu Klangtyp A = „klapp“).

Während in Abb. 13 ein Exemplar (Tier II) ungestört seinen Ruf vom Klangtyp A erzeugt, setzt ein zweites Männchen (Tier I) zunächst mit zwei langgezogenen Rufen vom Klangtyp B ein, die noch keine Obertöne erkennen lassen. Es folgt ein Ruf desselben Klangtyps mit schwach angedeutetem Oberton, bis schließlich ein Ruf entstanden ist, der den in Abb. 12 wiedergegebenen Rufen des

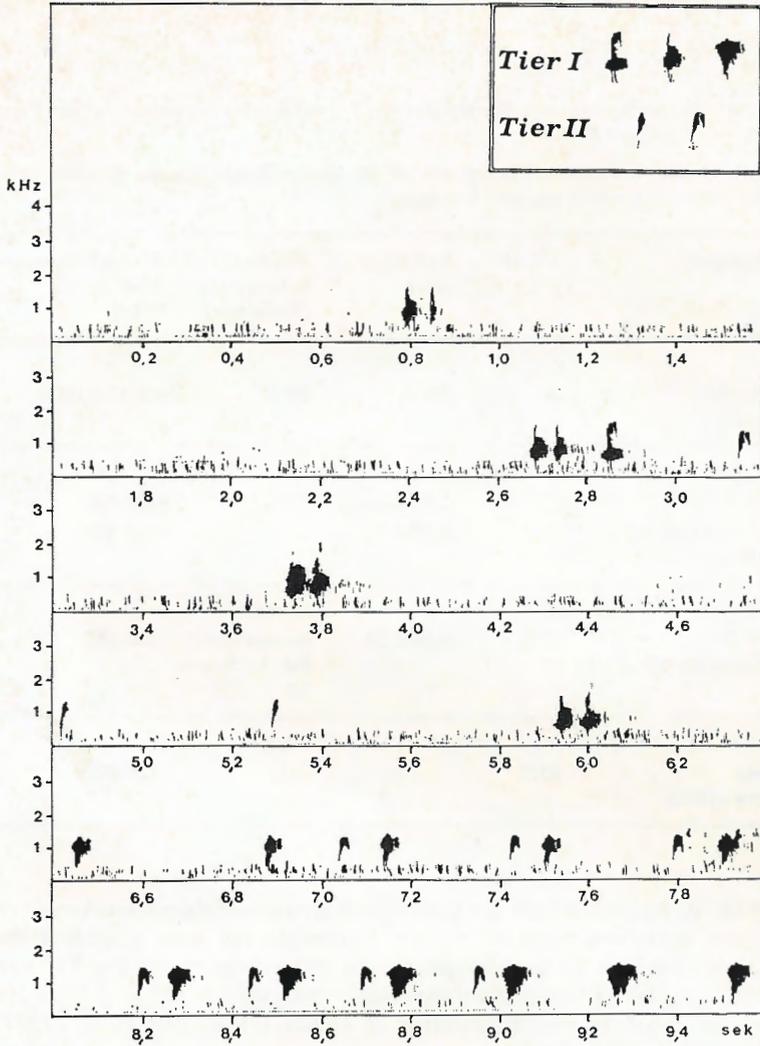


Abb. 10. *Leptodactylus wagneri*. Allmählicher Aufbau von Einzelrufen zweier Exemplare bis zum gleichmäßigen Duett.

Leptodactylus wagneri. Formation of a constant duet.

Abb. 13. *Leptodactylus wagneri*. Während Tier II seinen Klangtyp A unverändert beibehält, setzt nach einer Unterbrechung Tier I ein, wobei es zunächst den Klangtyp B aufbaut und schließlich in Klangtyp A übergeht. Tier II paßt sich dem Rhythmus von Tier I an.

Leptodactylus wagneri. While specimen II maintains its sound type A, specimen I starts calling by building up sound type B. Afterwards it changes over to sound type A. Specimen II adapts to the rhythm of specimen I.

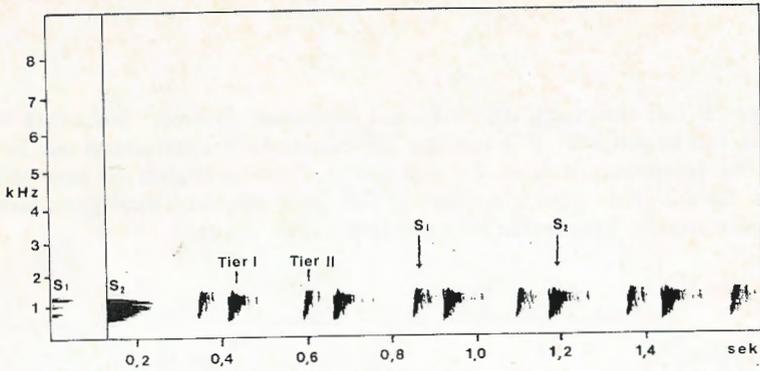


Abb. 11. *Leptodactylus wagneri*. Gleichmäßiges Duett. T-Luft 25,5°C.
Leptodactylus wagneri. A constant duet. t-air 25,5°C.

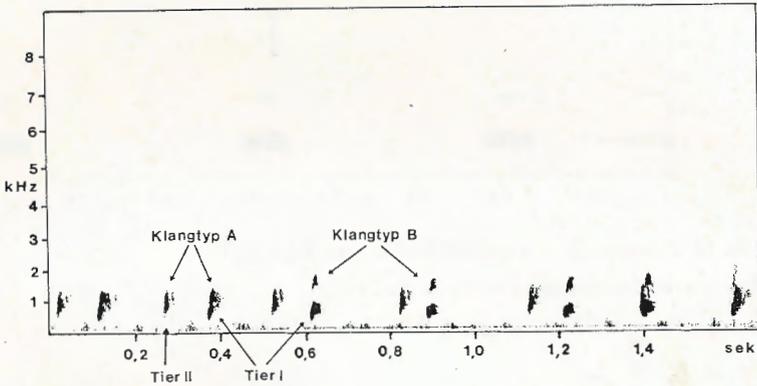
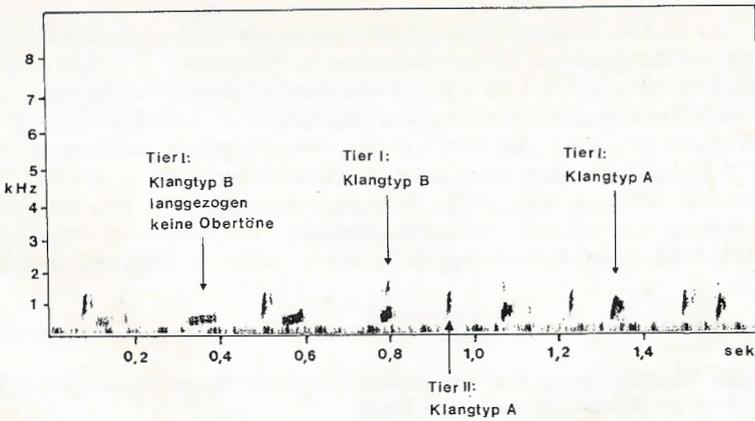


Abb. 12. *Leptodactylus wagneri*. Während Tier II den Klangtyp A beibehält, geht Tier I in Klangtyp B über.
Leptodactylus wagneri. While specimen II maintains its sound type A, specimen I is changing over to sound type B.



Typs B voll entspricht, das heißt, mit deutlichem Oberton. Schließlich wechselt das Tier in den Ruftyp A („klapp“) über, um dann alternierend mit Tier II zu rufen. Interessant ist dabei, daß sich Tier II, das ursprünglich mit Intervallen von ca. 0,4 sek (nicht ganz gleichmäßig) rief, jetzt der Geschwindigkeit von Tier I genau anpaßt. Beide rufen jetzt mit Intervallen von ca. 0,25 sek.

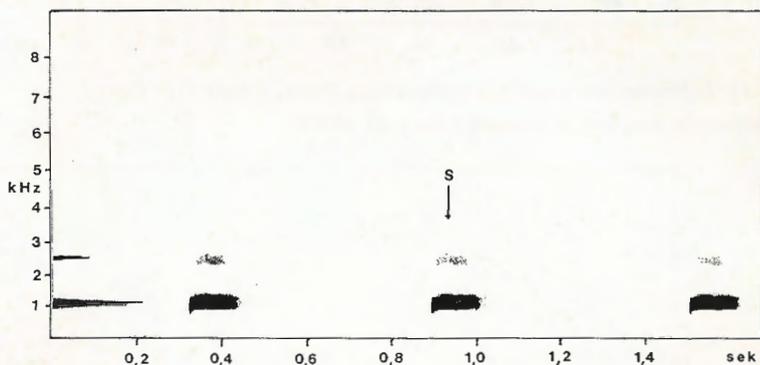


Abb. 14. Paarungsruf von *Lithodytes lineatus*. T-Luft 28°C.

Mating call of *Lithodytes lineatus*. t-air 28°C.

Lithodytes lineatus (SCHNEIDER, 1799)

Paarungsruf

(Abb. 14)

Die in Abb. 14 dargestellten Paarungsrufe von *Lithodytes lineatus* konnten während der gesamten Untersuchungszeit in Panguana nur einmal gehört werden. Das rufende Tier hielt sich in einem Nest der Blattschneiderameise auf⁴.

Der Ruf klingt wie das melodiose „üü-üü-üü . . .“ einer Blockflöte. Er besteht aus einem Grundton, der zunächst den Frequenzbereich zwischen ca. 700 und 1200 Hz ausfüllt, dann ansteigt bis zum Bereich zwischen ca. 900 und 1400 Hz und dort verbleibt. Die größte Amplitude liegt bei 1100 Hz. Die Einzelrufe dauern ca. 0,12 sek und werden unterbrochen von Intervallen zwischen ca. 0,4 und 0,5 sek. Der Oberton liegt im Bereich zwischen ca. 2300 und 2600 Hz.

⁴ Eine Veröffentlichung über die genauen Umstände dieser Tatsache sowie über die Methode der Tonaufzeichnung ist im Druck.

Tab. 3. Vergleich von Sonagramm-Werten der Art *Leptodactylus wagneri* aus Peru, Venezuela, Ecuador und Brasilien.

Comparison of characteristics of sonagrams of the species *Leptodactylus wagneri* from Peru, Venezuela, Ecuador, and Brazil.

Untersuchungsort	T-Luft (°C)	Ruflänge (sek)	Wiederholungsrate (Rufe/min)	Intervalle (sek)
Río Yuyapichis, Peru (ein Beispiel)	25	0,06	270	0,25
Rancho Grande Research Station, Aragua, Venezuela (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	23	0,13	54	
Santa Cecilia, Napo, Ecuador (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	23	0,09	54	
Limoncocha, Napo, Ecuador (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	24-25	0,03	96	
Belém, Pará, Brasilien (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	29	0,09		
Manaus, Brasilien (nach HÖDL 1977)	22,5-25,3	0,024 (0,018-0,032)	199	0,27 (0,19-0,39)

Untersuchungsort	Hauptfrequenzbereich (Hz)	Größte Amplitudenstärke (Hz)	Obertonbereiche (Hz)
Río Yuyapichis, Peru (ein Beispiel)	500-1400	ca. 1000-1200	
Rancho Grande Research Station, Aragua, Venezuela (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	1175-3450	2800-3100	4900-5500 7000-7750
Santa Cecilia, Napo, Ecuador (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	925-3175	1900-2600	3700-4700 5200-6500
Limoncocha, Napo, Ecuador (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	1097-1676		1900-2100 2600-3000
Belém, Pará, Brasilien (nach STRAUGHAN & HEYER 1976)	1000-3400	2900-3200	5300-5900 7700-8300
Manaus, Brasilien (nach HÖDL 1977)	2800-3600 1700-2200	3162	

Befreiungsruf

(Abb. 15)

Das hier abgebildete Sonogramm entstammt einem gefangenen Männchen. Der Ruf wurde durch leichten Fingerdruck in die Seiten des Tieres animiert. Dieser Ruf ist leiser als der oben beschriebene Paarungsruf und wurde bei geschlossenem Maul erzeugt.

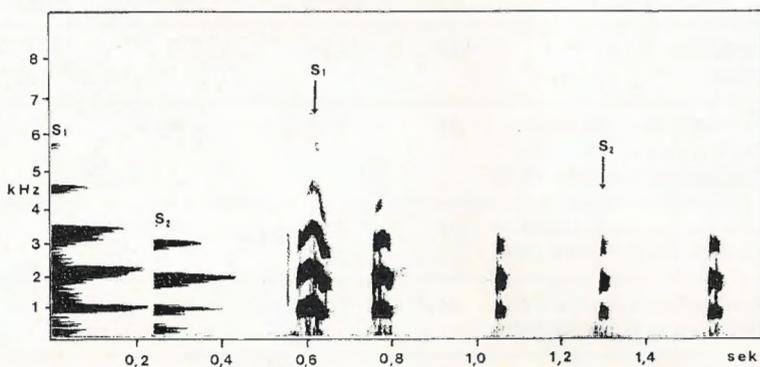


Abb. 15. Befreiungsruf von *Lithodytes lineatus*. Sonogramm. T-Luft 25°C.

Release call of *Lithodytes lineatus*. Sonagram. t-air 25°C.

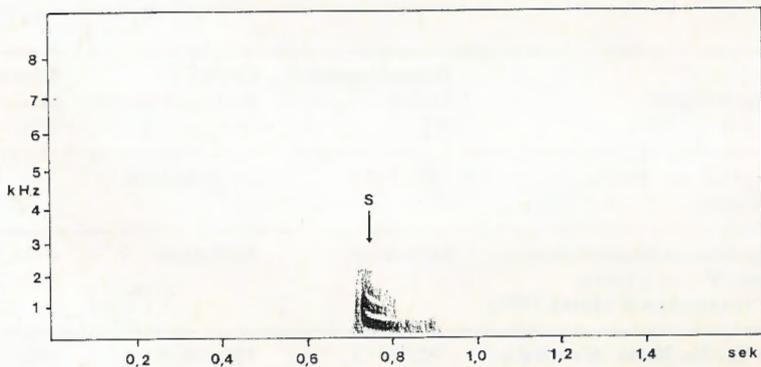


Abb. 16. *Physalaemus petersi*. Sonogramm nach einer Aufnahme von KOEPCKE.

Physalaemus petersi. Sonogram from a recording taken by KOEPCKE.

Physalaemus petersi (ESPADA, 1872)

(Abb. 16-17)

Der Paarungsruf von *Physalaemus petersi* konnte während der gesamten Untersuchungszeit im Freiland nur in einer einzigen Nacht während der Regen-

zeit an einem kleinen Bach gehört werden, obwohl von dieser Art Männchen und Weibchen in relativ großer Stückzahl gefangen wurden (Bodenfallen).

Der Ruf ist relativ leise und klingt wie „ung“. Die beiden abgebildeten Sonagramme entstammen Aufnahmen von KOEPCKE. Die Länge eines einzelnen Rufes beträgt ca. 0,1 sek. Er wird in unterschiedlichen Intervallen erzeugt. Der Ruf von *P. petersi* ist für das menschliche Gehör leicht zu orten.

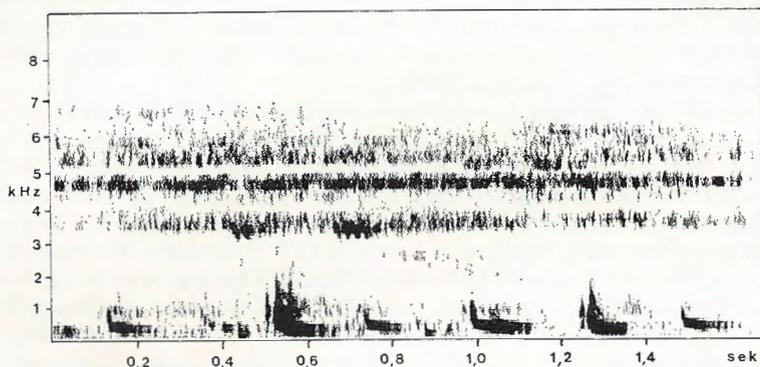


Abb. 17. *Physalaemus petersi*, in einer Gruppe rufend, darüber Insektenlaute. Sonagramm nach einer Aufnahme von KOEPCKE.

Physalaemus petersi calling in a group, sounds of insects above. Sonagram from a recording taken by KOEPCKE.

Diskussion

Bei der bisherigen Besprechung der im Untersuchungsgebiet registrierten Anuren-Laute wurde die genauere Verflechtung der Signale mit dem jeweiligen Verhalten der Tiere weitgehend vernachlässigt. Die Tatsache, daß ein Individuum je nach Situation zu unterschiedlichen Lautäußerungen befähigt sein kann, wie es sich in der vorliegenden Arbeit deutlich an den Beispielen *Leptodactylus pentadactylus* (Abb. 8-9) und *Lithodytes lineatus* (Abb. 14-15) zeigt, macht die Aufdeckung der Beziehungen zwischen dem jeweiligen Verhaltensstatus und der adäquaten Lautäußerung erforderlich.

TEMBROCK (1968) geht davon aus, daß bei der Übertragung von Informationen zwischen dem Signalsender (Expedient) und dem Signalempfänger (Perzipient) primär nur zwei Grundprinzipien wirksam sind: Distanzvergrößerung und Distanzverminderung. Er trifft zunächst eine Unterscheidung zwischen diffusem und affinem Kommunikationssystem. Das diffuse System beruht darauf, daß „Tier B für A eine Störgröße ist und Tier A ein Verhalten vollzieht, das distanzvergrößernd wirkt“ (Zitat). Diffuse Signale haben nach TEMBROCK eine „releaser-Wirkung“. Im Unterschied dazu haben rein affine Laute die Aufgabe der Einleitung oder des Abschließens einer Annäherungsten-

denz (Rux 1980). Nach TEMBROCK dienen sie (a) der Regulation einer Nahdistanz (Kontaktlaute) und (b) der Verminderung einer Ferndistanz (Distanzlaute oder affine Ruf-laute).

Zu den diffusen Lautsystemen sind die Befreiungsrufe zu zählen, wie in Abb. 14 am Beispiel *Lithodytes lineatus* dargestellt. Sie dienen dazu, begattungsreife Männchen, die meist wahllos versuchen sich bewegende Objekte zu umklammern (SCHNEIDER 1966), abzuwehren und spielen eine wichtige Rolle bei der Erkennung der Geschlechter. Diesem Lautsystem sind auch die Warn- oder Alarmrufe zuzuordnen, die von den Männchen mancher Anuren-Arten beim Herannahen einer drohenden Gefahr unmittelbar vor dem Wegtauchen ausgestoßen werden (vgl. SCHLÜTER 1980a).

Ebenfalls den diffusen Lautsystemen zuzurechnen sind die „distress-calls“, wie sie in Abb. 9 am Beispiel von *Leptodactylus pentadactylus* dargestellt sind. Das Tier wurde vom Verfasser gegriffen und stieß den abgebildeten durchdringenden Ruf aus. Da Schlangen als die Hauptfeinde der Anuren im Untersuchungsgebiet anzusehen sind, bei denen ein Ablassen vom Opfer durch einen Ruf nicht ausgelöst werden kann, ist die von KOEPCKE (1973) gewählte Bezeichnung als *Todesschrei* angebracht. Er führt den Begriff *Thanatosematismus* ein und definiert: „Ein Todessignal ist eine Information, die allein für den Empfänger eine ökologische Bedeutung zu haben pflegt, weil sie normalerweise erst gegeben wird, wenn die Vernichtung des Absenders durch einen Feind so gut wie eine vollzogene Tatsache ist.“ Diese Todesschreie bewirken nach KOEPCKE „eilige Flucht- oder Versteckreaktionen der Artgenossen des Opfers und meistens auch das Meiden des betreffenden Ortes für eine längere Zeit“. HÖDL (1978) hält es für denkbar, daß die von juvenilen Brillenkaimanen (*Caiman crocodilus*) nach dem Ergreifen ausgestoßenen Rufe unter anderem eine Warnfunktion für juvenile Artgenossen haben.

Als höher differenziertes System, das sowohl diffuse als auch affine Elemente enthält, nennt TEMBROCK (1968) das *ambivalente* Lautsystem. Lautäußerungen dieses Systems wirken sich auf bestimmte Individuen distanzvergrößernd aus (Rivalen), auf andere distanzvermindernd (Weibchen). Rux (1980) teilt das ambivalente Lautsystem in drei Gruppen auf:

- (1) Ambivalente Einzellaute im Paarungsverhalten, die für den Sexualpartner affinen, für den Sexualrivalen diffusen Charakter haben.
- (2) Rufreihen im Zeitraum der Fortpflanzung (Brunft-Rufreihen), die der Anzeige des Sexualstatus, gleichzeitig aber auch der vorübergehenden Kennzeichnung eines Territorialstatus dienen.
- (3) Rufreihen im Territorialstatus.

Der in Abb. 8 dargestellte Paarungsruf von *Leptodactylus pentadactylus* ist in dieser Aufstellung der unter Punkt (2) beschriebenen Rufgruppe zuzuordnen.

Bei der Isolierung der Arten spielt neben den sonographischen Charakteristika der Laute und der Wahl der Rufplätze auch die artspezifische Tageszeit der Rufaktivität eine Rolle. Abb. 18 stellt den Versuch dar, die im Untersuchungsgebiet beobachtete zeitliche Abgrenzung der Rufaktivität der Leptodactyliden-Arten eines Gebietes übersichtlich darzustellen. Dazu muß betont werden, daß es sich hierbei um einen fiktiven Tag handelt, der jeder Art die für sie optimalen Bedin-

gungen bietet. Ferner ist bei der Betrachtung der Abbildung zu berücksichtigen, daß die Länge der Dämmerungsphasen aus Gründen der besseren Veranschaulichung übertrieben dargestellt ist und die in der Realität sehr kurzen Dämmerungszeiten nicht originalgetreu wiedergibt.

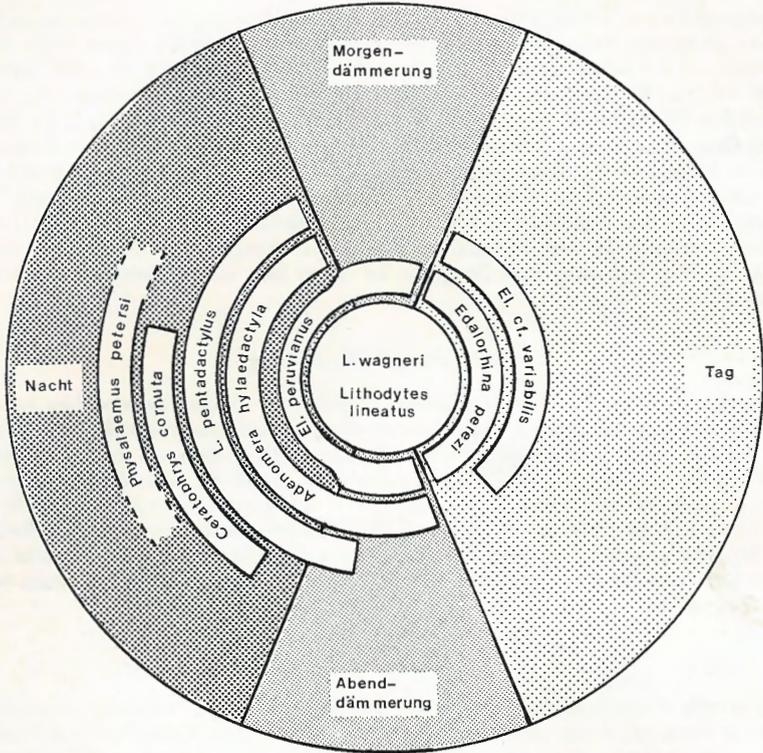


Abb. 18. Versuch einer schematischen Darstellung der bevorzugten Rufzeiten der beobachteten Leptodactyliden-Arten im Verlaufe eines Tages. Dämmerungsphasen übertrieben breit dargestellt (siehe dazu Diskussion). Abkürzungen: L. = *Leptodactylus*; El. = *Eleutherodactylus*.

Attempt of a diagram showing the different times of calling activities of the examined leptodactylid species in the course of a day. The phases of dawn and dusk are drawn exaggerated (see discussion). Abbreviations: L. = *Leptodactylus*; El. = *Eleutherodactylus*.

Die zentrale Einordnung der beiden Arten *Leptodactylus wagneri* und *Lithodytes lineatus* in das Schaubild soll zum Ausdruck bringen, daß im Falle optimaler Wetterbedingungen beide Arten 24 Stunden, das heißt, ohne deutliche Präferenz einer bestimmten Tageszeit, zu hören sind. Dabei ist allerdings zu beden-

ken, daß sich die Angaben zu *Lithodytes lineatus* auf Beobachtungen an einem einzigen Tier stützen und weitere Studien notwendig sind, um für diese Art generelle Aussagen über bevorzugte Rufzeiten machen zu können.

B e d a n k u n g

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. H.-W. KOEPECKE (Hamburg), danke ich für die Möglichkeit zu meinen Aufenthalten auf seiner biologischen Station Panguana sowie für die Anregung zu der Bearbeitung dieses Themas. Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Dr. W. R. HEYER (Washington) für die Bestimmung eines Teils meiner gesammelten Leptodactyliden. Herrn H.-K. NETTMANN (Bremen) danke ich für die schnelle Hilfe bei der Beschaffung von Literatur. Für die Finanzierung meines ersten Aufenthaltes in Peru danke ich dem Referat für Graduiertenförderung der Universität Hamburg. Besonders möchte ich auch dem peruanischen Ministerio de Agricultura sowie dem Museo de Historia Natural der Universität San Marcos, Lima, für die unbürokratische Unterstützung danken. Meiner Kommilitonin ASSI THIESSEN möchte ich auf diesem Wege noch einmal meinen Dank für ihre Begleitung nach Panguana im ersten Jahr meines dortigen Aufenthaltes aussprechen.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Rufe von neun in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru beobachteten Leptodactyliden-Arten werden sonographisch analysiert. Dabei handelt es sich um die Arten *Adenomera hylaedactyla*, *Ceratophrys cornuta*, *Edalorbina perezii*, *Eleutherodactylus peruvianus*, *Eleutherodactylus* cf. *variabilis*, *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus wagneri*, *Lithodytes lineatus* und *Physalaemus petersi*. Am Beispiel der Arten *Leptodactylus pentadactylus* und *Lithodytes lineatus* wird die Verflechtung von Signalen mit dem jeweiligen Verhaltensstatus der Tiere diskutiert. Die unterschiedlichen Rufzeiten der untersuchten Arten im Verlaufe eines Tages werden an einem Schaubild dargestellt.

S u m m a r y

The calls of nine leptodactylid species, observed in a limited area of the tropical rain-forest in Peru, are sonographically analysed. The species are *Adenomera hylaedactyla*, *Ceratophrys cornuta*, *Edalorbina perezii*, *Eleutherodactylus peruvianus*, *Eleutherodactylus* cf. *variabilis*, *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus wagneri*, *Lithodytes lineatus* and *Physalaemus petersi*. The interlacing of signals and behaviour of the frogs is discussed in the species *Leptodactylus pentadactylus* and *Lithodytes lineatus*. The different times of calling activities of the investigated species are skeletonized in a diagram.

R e s u m e n

Las voces de nueve especies de leptodactylidos, observadas en un territorio limitado de la Selva del Perú, son analizadas sonográficamente. Se trata de las especies *Adenomera hylaedactyla*, *Ceratophrys cornuta*, *Edalorbina perezii*, *Eleutherodactylus peruvianus*, *Eleutherodactylus* cf. *variabilis*, *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus wagneri*, *Lithodytes lineatus* y *Physalaemus petersi*. Se discute el entrelazamiento entre señal y comportamiento correspondiente a *Leptodactylus pentadactylus* y *Lithodytes lineatus*. También se representa en un gráfico las diferentes actividades vocales de las especies observadas en el ritmo diario.

Schriften

- DUELLMAN, W. E. (1978): Three new species of *Eleutherodactylus* from Amazonian Peru (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). — *Herpetologica*, 34 (3): 264-270. Lawrence, Kansas.
- FOUQUETTE, M. J., Jr. (1960): Call structure in frogs of the family Leptodactylidae. — *Texas J. Sci.*, 12: 201-215.
- HEYER, W. R. (1973): Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). — *Contr. Sci. Los Angeles County Mus.*, 251: 1-50. Los Angeles.
- — — (1979): Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). — *Smithsonian Contr. Zool.*, 301: 1-43. Washington, D. C.
- HÖDL, W. (1977): Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. — *Oecologia*, 28: 351-363. Berlin.
- — — (1978): Schreckrufe von *Caiman crocodylus* (Alligatoridae) [sic]. — *Ann. naturhistor. Mus. Wien*, 81: 305-306. Wien.
- KOEPCKE, H.-W. (1973): Die Lebensformen (Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie), 2. 3. Teil: Die Arterhaltung. — Krefeld (Goecke & Evers).
- LESCURE, J. (1979): Étude taxinomique et éco-éthologique d'un Amphibien des petites Antilles: *Leptodactylus fallax* MÜLLER, 1926 (Leptodactylidae). — *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, (4) 1: 757-774. Paris.
- RUX, D. (1980): Untersuchungen zur akustischen Kommunikation der Säugetiere im Raum-Zeit-System. — *Zool. Anz.*, 204 (5/6): 295-318. Jena.
- SCHLÜTER, A. (1979): Bio-akustische Untersuchungen an Hyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). — *Salamandra*, 15 (4): 211-236. Frankfurt am Main.
- — — (1980a): Bio-akustische Untersuchungen an Microhyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Microhylidae). — *Salamandra*, 16 (2): 114-131. Frankfurt am Main.
- — — (1980b): Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — *Salamandra*, 16 (3): 149-161. Frankfurt am Main.
- SCHNEIDER, H. (1966): Bio-Akustik der Froschlurche. Ein Bericht über den gegenwärtigen Stand der Forschung. — *Stuttg. Beitr. Naturkde.*, 152: 1-16. Stuttgart.
- STRAUGHAN, J. R. & HEYER, W. R. (1976): A functional analysis of the mating calls of the neotropical frog genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae). — *Pap. Avulsos Zool.*, 29 (23): 221-245. S. Paulo.
- TEMBROCK, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. — Stuttgart (G. Fischer).
- TOFT, C. A. & DUELLMAN, W. E. (1979): Anurans of the lower Río Llullapichis, Amazonian Perú: A preliminary analysis of community structure. — *Herpetologica*, 35 (1): 71-77. Lawrence, Kansas.

Verfasser: ANDREAS SCHLÜTER, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, 2000 Hamburg 13.