

Biologie von *Phyllomedusa iheringii* und Bemerkungen zu dieser Gattung in Rio Grande do Sul, Südbrasilien

AXEL KWET

Abstract

Biology of Phyllomedusa iheringii and comments on the genus in Rio Grande do Sul, southern Brazil (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae).

Field studies in Rio Grande do Sul revealed new data on the biology and distribution of the genus *Phyllomedusa* in southern Brazil. The reproductive behaviour and typical habitats of *P. iheringii* are discussed. Its advertisement call is described for the first time. The sonagram resembles those of the other species of the *burmeisteri* group, differing in a slightly shorter call duration. A new record of a *Phyllomedusa* species from the north of Rio Grande do Sul (Parque Estadual do Turvo) represents the recently described *P. tetraploidea* which is characterized by its tetraploid chromosome set. The taxonomy of the genus *Phyllomedusa* in Rio Grande do Sul is discussed.

Key words: Anura: Hylidae: Phyllomedusinae: *Phyllomedusa iheringii*; *Phyllomedusa tetraploidea*; advertisement call; reproductive behaviour; Rio Grande do Sul, southern Brazil.

Zusammenfassung

Freilanduntersuchungen in Rio Grande do Sul erbrachten neue Daten zur Biologie und Verbreitung der Gattung *Phyllomedusa* in Südbrasilien. Von *Phyllomedusa iheringii* werden Fortpflanzungsbiologie und Habitate sowie erstmals auch die Anzeigerufe beschrieben. Das Sonagramm ähnelt sehr denen der anderen Arten der *burmeisteri*-Gruppe und unterscheidet sich hauptsächlich durch eine etwas kürzere Rufdauer. Im Norden Rio Grande do Suls (Parque Estadual do Turvo) wurde erstmals ein weiterer Vertreter der Gattung *Phyllomedusa* nachgewiesen, bei dem es sich um die unlängst beschriebene Art *P. tetraploidea*, die durch einen tetraploiden Chromosomensatz charakterisiert ist, handelt. Die Taxonomie der Gattung *Phyllomedusa* in Rio Grande do Sul wird diskutiert.

Schlagwörter: Anura: Hylidae: Phyllomedusinae: *Phyllomedusa iheringii*; *Phyllomedusa tetraploidea*; Anzeigeruf; Fortpflanzungsverhalten; Rio Grande do Sul, Südbrasilien.

Resumo

Biologia de Phyllomedusa iheringii e notas sobre este gênero no Rio Grande do Sul, sul do Brasil (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae).

Estudos de campo no estado do Rio Grande do Sul apresentaram novos dados sobre a biologia e a distribuição geográfica do gênero *Phyllomedusa* no sul do Brasil. São descritos o comportamento reprodutivo e o hábitat de *Phyllomedusa iheringii*, e sua vocalização é apresentada pela primeira vez. Os sonogramas são semelhantes aos das outras espécies do grupo *burmeisteri*, distinguindo-se somente pela menor duração do canto. Outra espécie do gênero *Phyllomedusa* foi encontrada pela primeira vez no norte do Rio Grande do Sul (Parque Estadual do Turvo). Essa espécie pertence à recentemente descrita *P. tetraploidea*, que distingue-se das outras espécies do grupo *burmeisteri* pelo número cromossômico tetraplóide. A taxonomia do gênero *Phyllomedusa* no Rio Grande do Sul é discutida.

1 Einleitung

Über die Biologie vieler südbrasilianischer Amphibien ist nur wenig bekannt. 1980 umfaßte eine vorläufige Checkliste des südlichsten brasilianischen Bundeslandes Rio

Grande do Sul 65 Arten und Unterarten aus 24 Gattungen (BRAUN & BRAUN 1980). Eine aktualisierte Fassung dieser Liste befindet sich in Vorbereitung (KWET et al. in prep.), denn neuere Untersuchungen erbrachten nicht nur Erstnachweise und Neubeschreibungen, sondern auch taxonomische Änderungen (KWET 1997b).

Eine Erklärung für die Existenz relativ vieler Arten in der bereits außertropisch liegenden Region Rio Grande do Sul ist die hohe makroökologische Diversität, die zu einem Vorkommen unterschiedlicher Faunen- und Florenelemente auf engstem Raum führt (MÜLLER 1981). Während sich im Norden Rio Grande do Suls das etwa 1000 Meter hohe *Araucaria*-Plateau mit seinen bereits zu über 95% vernichteten Araukarienwäldern erhebt (POR 1993), liegen im nordöstlichen Landesteil die südlichen Ausläufer des Atlantischen Küstengebirges mit seinem immerfeuchten Regenwald und einer weitgehend endemischen Froschfauna (LYNCH 1979). Am Steilabfall der Serra Geral vollzieht sich ein abrupter Wechsel in die gegensätzliche Vegetationsformation trockener Graslandschaften, die einen großen Teil Rio Grande do Suls bedecken. Die Anurenfauna dieser sogenannten Campos weist starke zoogeographische Beziehungen zur offenen Pampa der benachbarten Länder Uruguay und Argentinien auf. Ihre Artenzusammensetzung entspricht weitgehend den für Uruguay bisher bekannten 38 Spezies (LANGONE 1994).

Eine dieser Anurenarten ist ein 1885 von BOULENGER beschriebener Laubfrosch, der in hohem Maße an trockene Habitate angepaßt ist: *Phyllomedusa iheringii*. Während mehrerer Studienaufenthalte in Rio Grande do Sul von 1995–1997 (vgl. KWET 1997a) hatte ich Gelegenheit, Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten dieses südlichsten Vertreters der Hylidenunterfamilie Phyllomedusinae sowie vergleichende Untersuchungen an einer morphologisch abweichenden *Phyllomedusa*-Population im Norden dieses Bundesstaats anzustellen. Es zeigte sich, daß letztere die nah verwandte Art *P. tetraploidea* repräsentiert. Da eine Unterscheidung der Arten der südbrasilianischen *burmeisteri*-Gruppe schwierig ist und in der Vergangenheit oft nomenklatorische Unklarheiten verursachte, soll die Taxonomie der Gattung *Phyllomedusa* in Rio Grande do Sul diskutiert werden.

2 Methoden und Untersuchungsgebiete

Belegexemplare sind an den folgenden Museen hinterlegt: Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre, Brasilien (MCP); Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentinien (MACN); Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS); Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden (MTKD).

Phyllomedusa-Populationen wurden an drei Fundorten in Rio Grande do Sul beobachtet (Abb. 1):

– Fundort 1, während eines Aufenthaltes vom 18.–21.11.95 südlich von Bagé, einer Stadt im Süden an der Grenze zu Uruguay. Die baumarme und flache Graslandschaft ist geprägt von der intensiven Rinderzucht der ansässigen Gaúchos. Das subtropische Klima zeichnet sich durch deutliche Jahreszeiten mit heißen Sommern und kalten Wintern aus, sowie geringen, aber relativ ausgeglichenen Jahresniederschlagsmengen von etwa 1300 mm. Dennoch kommt es im Sommer, vor allem im November und Dezember, regelmäßig zum Ausbleiben von Regenfällen. Belegexemplare: MCP 1781, SMNS 9042-1 bis 9042-4, MTKD 38443-44.

– Fundort 2, während eines Aufenthaltes vom 30.11.–3.12.96 in den Guaritas, einer menschenleeren, canyonartigen Mittelgebirgslandschaft im südlichen Teil Rio Grande do Suls zwischen Bagé und Caçapava do Sul. Fundort 2 ist als Teil der Serra do Sudeste durch bis zu achzig Meter hohe Zeugenberge aus Sandstein (die sogenannten



Abb. 1. Karte von Südbrasilien, Uruguay und dem angrenzenden Argentinien mit der Verbreitung von *Phyllomedusa iheringii* (nach BRAUN & BRAUN 1980, LANGONE 1992), *P. tetraploidea* (nach CEI 1980, HADDAD et al. 1994) und *P. distincta* (nach HADDAD et al. 1994, GARCIA & VINCIPROVA 1998, eigene Daten).

0 = *P. tetraploidea* (brasilianische Populationen); — = *P. tetraploidea* (argentinische Populationen); + = *P. distincta*; I = *P. iheringii*; 1 = Bagé; 2 = Guaritas; 3 = Parque Estadual do Turvo.

Map of southern Brazil, Uruguay, and the adjacent Argentina showing the distribution of *Phyllomedusa iheringii* (after BRAUN & BRAUN 1980, LANGONE 1992), *P. tetraploidea* (after CEI 1980, HADDAD et al. 1994), and *P. distincta* (after HADDAD et al. 1994, GARCIA & VINCIPROVA 1998, own data).

0 = *P. tetraploidea* (Brazilian populations); — = *P. tetraploidea* (Argentine populations); + = *P. distincta*; I = *P. iheringii*; 1 = Bagé; 2 = Guaritas; 3 = Parque Estadual do Turvo.

Guaritas) geprägt. Die Klimaverhältnisse sind identisch mit Fundort 1. Belegexemplar: MCP 3152.

– Fundort 3, während eines Aufenthaltes vom 9.–13.12.96 im Turvo-Park (Parque Estadual do Turvo). Der Turvo-Park liegt in der Nähe von Tenente Portela im Norden Rio Grande do Suls, direkt an der Grenze zur argentinischen Provinz Misiones. Das Gebiet zeichnet sich im Gegensatz zu den beiden vorigen durch subtropischen Regenwald und ein feuchteres Klima aus (Jahresniederschläge etwa 1700 mm). Belegexemplar: MCP 2575.

Anzeigerufe (advertisement calls) wurden mit einem Sony Walkman WM-D6C und einem Sennheiser Mikrofon K6 aufgenommen. Für die Rufanalyse wurden an einem DSP-Kay Sonographen (Model 5500) Sonagramme angefertigt.

An Fundort 1 wurde ein Gelege gesammelt und die geschlüpften Kaulquappen in einem 10 l Plastikeimer bis zu ihrem Verenden im Gosner-Stadium 28/29 (GOSNER 1960) aufgezogen. Ältere Larven (Stadien 30–39) wurden an Fundort 2 gesammelt und bis zur Metamorphose aufgezogen.

3 Ergebnisse

3.1 Beschreibung und Lebensraum

Phyllomedusa iheringii ist ein dorsal kräftig grün und ventral weißlich gefärbter Laubfrosch, der insbesondere durch die orangefarben und grün gezeichnete Innenseite der Oberschenkel charakterisiert ist (Abb. 2a, b). Er erreicht im männlichen Geschlecht eine Gesamtlänge von etwa 65 mm, im weiblichen bis zu 75 mm. *P. iheringii* besitzt reduzierte Haftscheiben, ein Indiz dafür, daß die Tiere in offenen Habitaten leben. Dennoch ist dieser Froschlurch ein guter Kletterer, der sich in der Regel auf Büschen und hohen Gräsern aufhält. Typische Habitate der Art liegen an den beiden Fundorten 1 und 2, die im Sommer durch große Hitze und oft wochenlange Trockenheit geprägt sind (Abb. 3). Als Laichgewässer dienen hauptsächlich Viehteiche oder Bäche, die sich nach längeren Trockenphasen zu kleinen natürlichen Tümpeln auflösen (Abb. 4). An Fundort 2 wurden 14 weitere Froschlurche sympatrisch beobachtet (Tab. 1).



Abb. 2. Vergleich von *Phyllomedusa iheringii* und *P. tetraploidea*. a) Männchen von *P. iheringii*, Fundort 2 (Guaritas); b) Weibchen von *P. iheringii*, Fundort 1 (Bagé). Beachte die Zeichnung der Oberschenkel; c) Männchen von *P. tetraploidea*, Fundort 3 (Turvo); d) Männchen von *P. tetraploidea*, Fundort 3 (Turvo). Beachte die Zeichnung der Oberschenkel.

Comparison of *Phyllomedusa iheringii* and *P. tetraploidea*. a) Male of *P. iheringii*, locality 2 (Guaritas); b) Female of *P. iheringii*, locality 1 (Bagé). Note the pattern of the thigh; c) Male of *P. tetraploidea*, locality 3 (Turvo); d) Male of *P. tetraploidea*, locality 3 (Turvo). Note the pattern of the thigh.



Abb. 3. Lebensraum von *Phyllomedusa iheringii*, Fundort 2 (Guaritas).
Habitat of *Phyllomedusa iheringii*, locality 2 (Guaritas).

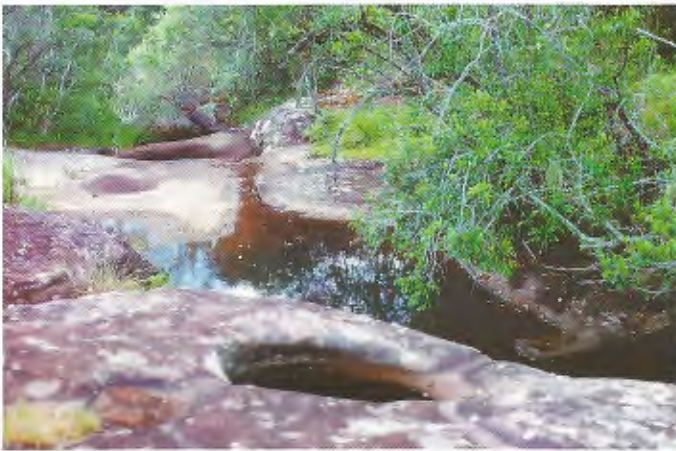


Abb. 4. Austrocknender Bach an Fundort 2 (Guaritas). *Phyllomedusa iheringii* laicht an überhängenden Pflanzen an stehenden Gewässern.

Drying stream at locality 2 (Guaritas). *Phyllomedusa iheringii* spawns at plants above small pools.

Fundort 3 liegt in der Zone subtropischen Regenwaldes, und unterscheidet sich durch den baumreichen, feuchtwarmen Lebensraum stark von den beiden anderen Fundorten. Als Laichgewässer dienen stehende Gewässer im Wald beziehungsweise am Waldrand. Sympatrisch wurden 12 weitere Arten beobachtet (Tab. 1), unter anderem der aus Nordamerika eingeschleppte Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*), der als Proteinlieferant in vielen Gegenden Brasiliens gezüchtet wird und bereits zahlreiche Gewässer innerhalb und außerhalb des Turvo-Parks besiedelt. Der Neunachweis

Art	A	B	C	D	E	F	G
Bufonidae							
<i>Bufo ictericus</i>		x		x			
Hylidae							
<i>Hyla faber</i>				x	x		x
<i>Hyla minuta</i>		x			x	x	x
<i>Hyla pulchella</i>		x					
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	x			x	x		x
<i>Scinax perereca</i>							x
<i>Scinax fuscovarius</i>	x	x		x	x	x	x
<i>Scinax eringiophilus</i>		x					
Microhylidae							
<i>Elachistocleis bicolor</i>					x	x	
Leptodactylidae							
<i>Leptodactylus fuscus</i>						x	
<i>Leptodactylus gracilis</i>			x				
<i>Leptodactylus latinasus</i>			x				
<i>Leptodactylus mystacinus</i>			x			x	x
<i>Leptodactylus ocellatus</i>		x		x	x		x
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	x						
<i>Physalaemus biligonigerus</i>		x					
<i>Physalaemus cuvieri</i>		x			x	x	
<i>Physalaemus gracilis</i>	x				x	x	
Pseudidae							
<i>Pseudis minutus</i>	x	x					
Ranidae							
<i>Rana catesbeiana</i>				x			x
Artenzahl	5	9	3	6	8	7	8

Tab. 1. Syntop an den *Phyllomedusa*-Fundorten 2 (Guaritas) und 3 (Turvo) beobachtete Anuren und ihre Laichhabitate.

A = Guaritas, Bäche; B = Guaritas, Teiche; C = Guaritas, Temporärgewässer; D = Turvo, große Fischteiche am Waldrand; E = Turvo, kleine Teiche ohne Fischbesatz am Waldrand; F = Turvo, Temporärgewässer am Waldrand; G = Turvo, Waldteiche.

Anurans syntopically observed at the *Phyllomedusa*-localities 2 (Guaritas) and 3 (Turvo).

A = Guaritas, streams; B = Guaritas, ponds; C = Guaritas, temporary ponds; D = Turvo, large ponds with fish at the forest edge; E = Turvo, small ponds without fish at the forest edge; F = Turvo, temporary ponds at the forest edge; G = Turvo, forest ponds.

einer *Phyllomedusa*-Art aus diesem Gebiet (MCP 2575) ist das nördlichste publizierte Vorkommen der Gattung in Rio Grande do Sul. Tiere dieser nördlichen Populationen (Abb. 2c, d) unterscheiden sich von *P. iheringii* (Abb. 2a, b) nicht nur durch das andere Habitat, sondern auch in farblichen Details, vor allem der dunkleren, rötlich gefleckten Bauchseite und den teilweise rot gefärbten Fingern und Zehen. Ein Vergleich des Turvo-Exemplars (MCP 2575) mit Exemplaren von *Phyllomedusa*

tetraploidea aus der benachbarten argentinischen Provinz Misiones (MACN 35056-35061) ergab, daß es sich um dieselbe Art handelt. Damit ist *P. tetraploidea* erstmals für Rio Grande do Sul nachgewiesen.

3.2 Aktivität und Rufverhalten

Phyllomedusa iheringii ist überwiegend nachtaktiv und bewegt sich auf Nahrungssuche mit langsamen, zeitlupenhaften Bewegungen im Geäst (Abb. 5). Die opponierbaren Daumen erlauben ein Umgreifen von Halmen und kleineren Ästen. Während der Paarungszeit rufen die Männchen nachts von erhöhten Sitzwarten auf Zweigen und niedriger Buschvegetation. Lediglich während der Eiablage, die ich am späten Vormittag beobachten konnte, ist die Art auch tagaktiv. An Fundort 2 beobachtete ich am 2. Dezember um 1.15 Uhr bei 22,5 °C Lufttemperatur drei Männchen, die trotz einer vorangegangenen, längeren Trockenperiode noch rufaktiv waren. Allerdings riefen die Tiere nur zögernd und in größeren Zeitabständen. Die Rufwarten befanden sich auf den Zweigen von Büschen, die den stehenden Restwassertümpel eines ansonsten ausgetrockneten Baches säumten. Sie lagen jeweils 1–2 m auseinander, auf einer Höhe von etwa 30–50 cm direkt über dem Wasserspiegel. Obwohl ich an anderen Gewässern in der Umgebung weitere 14 Anurenarten beobachtete (vgl. Tab. 1), waren am Bach selbst nur die drei *Phyllomedusa*-Männchen versammelt. Im Wasser fanden sich zahlreiche große, kurz vor der Metamorphose stehende Larven dieser Art, was auf eine Laichzeit im Oktober und November zurückschließen läßt. Exemplare der nördlichen *tetraploidea*-Population (Fundort 3) beobachtete ich am 11. Dezember um 1.30 Uhr bei 21 °C Lufttemperatur. Mehrere Männchen riefen nach vorangegangenen Regenfällen auf 1–2 m hohen Büschen am Ufer eines großen Viehteichs, während ich an dieser Stelle keine Weibchen nachweisen konnte.

Tagsüber ruht *P. iheringii* auf der Oberseite von Blättern, die oft der vollen Sonne ausgesetzt sind. Häufig sitzen die Tiere in den stachelbewehrten Blattrosetten der zahlreichen *Eryngium*-Stauden, die potentiellen Prädatoren einen Fang erschweren, und auch für Herpetologen unangenehm werden können (Abb. 6). Im Schlaf nehmen die Tiere eine Kauerstellung ein, die Wasserverluste durch Verdunstung verringert und den Kopf in Relation zum übrigen Körper sehr breit erscheinen läßt (Abb. 7). Sie sind dann kaum zu stören, selbst leichte Berührungen mit der Hand werden ignoriert. Bemerkenswert ist die aufgrund von Lipidausscheidungen der Haut wachsartig erscheinende, hellgrüne Körperfarbe, die *P. iheringii* in der Sonne annimmt und ihr ein plastikartiges Aussehen verleiht. Nachts dagegen sind die Tiere dunkelgrün gefärbt (Abb. 2b).

3.3 Eiablage

An Fundort 1 beobachtete ich am späten Vormittag des 20. November an einer im Durchmesser 5 m großen und etwa 50 cm tiefen Viehtränke außer sieben auf ihren Blättern schlafenden *P. iheringii* auch ein Pärchen im Amplexus. Während das Männchen bewegungslos auf dem Rücken des Weibchens ruhte, kletterte dieses auf der Suche nach einem geeigneten Laichplatz an den breiten Blättern von Gräsern entlang, die das Ufer säumten (Abb. 8). Das Weibchen hatte große Schwierigkeiten, auf den unter der Masse der Tiere immer wieder abknickenden Halmen das Gleichgewicht zu wahren. Nach zwei größeren „Abstürzen“ war jeweils ein kurzer, einsilbiger Ruf zu vernehmen. Leider war nicht erkennbar, ob er vom Männchen oder Weibchen abgegeben wurde. Aus Zeitmangel mußte ich die Beobachtung nach einer



Abb. 5. Charakteristische Fortbewegungsweise von *Phyllomedusa iheringii*, Fundort 2 (Guaritas).

Characteristic movement of *Phyllomedusa iheringii*, locality 2 (Guaritas).



Abb. 6. Schlafplatz von *Phyllomedusa iheringii* auf *Eryngium*, Fundort 1 (Bagé).

Diurnal resting posture of *Phyllomedusa iheringii* in *Eryngium*, locality 1 (Bagé).



Abb. 7. Schlafende *Phyllomedusa iheringii*, Fundort 1 (Bagé).

Resting *Phyllomedusa iheringii*, locality 1 (Bagé).

Stunde abbrechen und nahm das Paar und zwei weitere Männchen in Plastiksäcken mit. Die massive Belästigung beim Fang führte zu einer baldigen Trennung des Paares, bei einer Kontrolle drei Stunden später stellte ich dann aber fest, daß das Weibchen bereits ovuliert und die unbefruchteten Eier im Transportbehälter zerstreut hatte.

Am Teich fanden sich mehrere vollständige *Phyllomedusa*-Gelege, die zum überwiegenden Teil zwischen jeweils zwei durch klebrige Eisekrete aneinandergelagerten Cyperaceenblättern versteckt lagen und auf diese Weise Schutz gegen Prädatoren und Sonneneinstrahlung hatten. Als Laichplatz dienten außerdem die Blätter

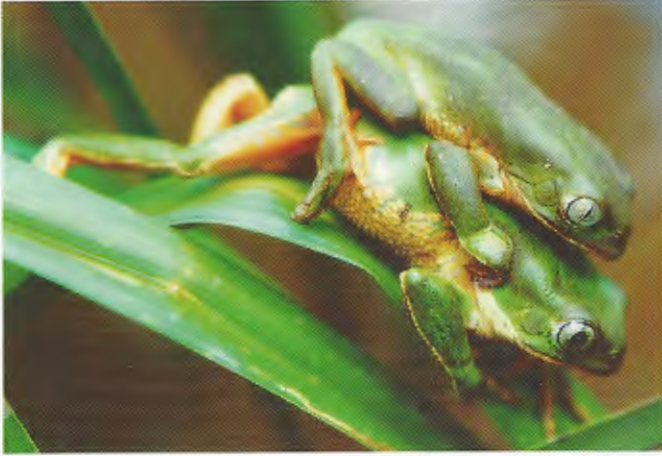


Abb. 8. Paar von *Phyllomedusa iheringii* im Amplexus, Fundort 1 (Bagé).
Pair of *Phyllomedusa iheringii* in amplexus, locality 1 (Bagé).

der Distel *Eryngium* sp., die zwar zusätzlichen Schutz durch die Dornen boten, andererseits aber durch ihre starre Blattstruktur Probleme mit der Anlage und Stabilität des Nestes bereiteten. Zwei Gelege sah ich jeweils ohne Sicht- oder Sonnenschutz direkt auf der Oberseite eines einzelnen *Eryngium*-Blatts. Alle Gelege befanden sich an über das Wasser ragenden Pflanzenteilen, so daß eine anschließende Weiterentwicklung der geschlüpften Larven im Gewässer gewährleistet war.

3.4 Ei- und Larvalentwicklung

Das gelblich-durchsichtige, gelatineartige Gelege besteht aus 100–200 dicht nebeneinander liegenden und stark haftenden Eiern. Genaue Angaben über die Entwick-



Abb. 9. Gelege von *Phyllomedusa iheringii* mit schlupfbereiten Larven; beachte deren durchscheinenden Augen. Blattnest geöffnet, Fundort 1 (Bagé).

Clutch of *Phyllomedusa iheringii* with tadpoles before hatching. Note the eyes of the larvae. Leaf nest opened, locality 1 (Bagé).

lungsdauer sind leider nicht möglich, doch schlüpften aus einem mitgenommenen, frisch abgelegt erscheinenden Gelege bereits nach sechs Tagen Larven. Einige Zeit vor dem Schlupf waren durch die Eihülle bereits die pigmentierten Augen zu sehen (Abb. 9).

Die etwa 80–100 Schlüpflinge zeigten das für Phyllomedusenlarven typische Verhalten, indem sie mit der Schwanzspitze undulierend im schrägen Winkel zur Wasseroberfläche standen und das Wasser filtrierte oder die Oberfläche absehten. Der Eindruck ihrer fischähnlichen Gestalt (Abb. 10) verstärkte sich noch bei Dunkelheit, wenn sich die ansonsten transparenten Flossensäume dunkel färbten. Insbeson-

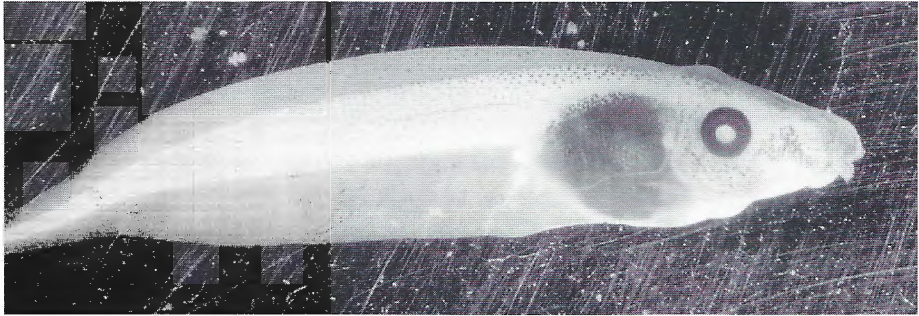


Abb. 10. Kaulquappe von *Phyllomedusa iheringii* im GOSNER-Stadium 28/29, Fundort 1 (Bagé).

Tadpole of *Phyllomedusa iheringii* at GOSNER-stage 28/29, locality 1 (Bagé).

dere große Larven, die ich nachts im Gewässer mit der Taschenlampe beobachten konnte, erinnerten an Fische.

Da nach etwa einem Monat der Aufzucht plötzlich alle Kaulquappen aus ungeklärter Ursache im Gosnerstadium 28/29 verendeten, konnte die Dauer der Larvalphase nicht ermittelt werden. Sie dürfte allerdings drei Monate nicht überschreiten, da die Eiablage frühestens im September beginnt, und die Anfang Dezember gefangenen Larven bereits ein bis zwei Wochen später metamorphosierten. Ein weiteres Aufzuchtproblem ist die Tatsache, daß die Larven während der Metamorphose sehr schnell das Wasser verlassen müssen, um nicht zu ertrinken. Einige frischmetamorphosierte Jungfrösche starben im Aquarium trotz guter Ausstiegsmöglichkeiten, noch bevor sie ihren Schwanz vollständig resorbiert hatten.

3.5 Rufe

Die bisher nicht publizierten Anzeigerufe von *Phyllomedusa iheringii* (Abb. 11, Fundort 2, Lufttemperatur 22,5 °C) bestehen aus einer kurzen Folge einfacher Pulse, die meist als Doppelpulse, am Ende des Rufes aber auch einzeln oder zu dritt gruppiert sind. Der je nach Temperatur variierende zeitliche Abstand zwischen zwei Doppelpulsen beträgt etwa 30–40 ms, der innerhalb eines Doppelpulses 10–20 ms. Die Hauptfrequenz liegt zwischen 1100–1900 Hz, wobei das gesamte Frequenzband von 800–2500 Hz reicht. Ein einzelner Ruf besteht aus 10–11 Pulsen und dauert in der Regel 200–250 ms.

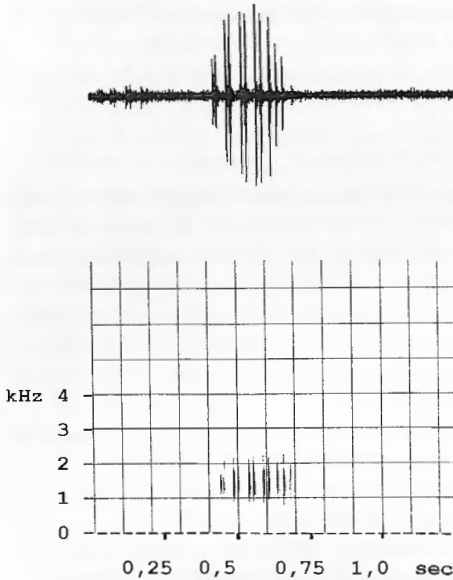


Abb. 11. Oszillogramm (oben) und Sonagramm (unten) eines Rufes von *Phyllomedusa iheringii* (Fundort 2, Guaritas), 1.12.96, 1.15 Uhr, 22,5 °C Lufttemperatur.

Oscillogram (above) and sonagram (below) of a call of *Phyllomedusa iheringii* (locality 2, Guaritas), 1.12.96, 1.15 a.m., 22.5 °C air temperature.

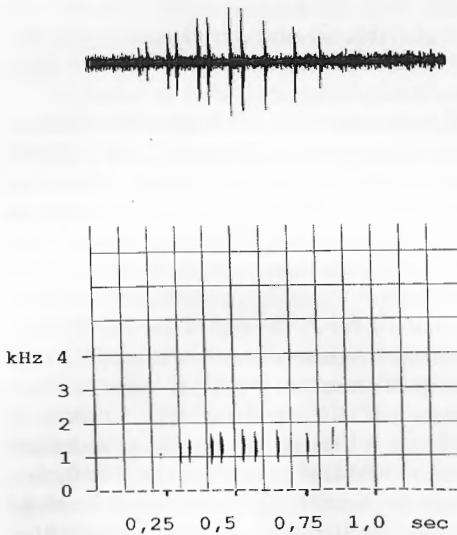


Abb. 12. Oszillogramm und Sonagramm eines Rufes von *Phyllomedusa tetraploidea* (Fundort 3, Turvo), 1.12.96, 1.30 Uhr, 21 °C Lufttemperatur.

Oscillogram and sonagram of a call of *Phyllomedusa tetraploidea* (locality 3, Turvo), 1.12.96, 1.30 a.m., 21 °C air temperature.

Die Rufe von *Phyllomedusa tetraploidea* (Abb. 12, Fundort 3, Lufttemperatur 21 °C) sind strukturell den Rufen von *P. iheringii* sehr ähnlich und unterscheiden sich lediglich tendenziell durch eine etwas längere Dauer von 350–600 ms und die etwas tiefere Frequenz von 700–2500 Hz (Hauptfrequenz 900–1800 Hz). Die längere Rufdauer ist bedingt durch die etwas höhere Anzahl der Pulse pro Ruf (11–14), sowie dem generell größeren zeitlichen Abstand zwischen zwei Doppelpulsen (30–70 ms) und innerhalb eines Doppelpulses (10–40 ms). Allerdings ist die Ähnlichkeit beider

Rufe bemerkenswert, und eine breite Überlappung der genannten Parameter ist festzustellen.

4 Diskussion

4.1 Biologie von *Phyllomedusa iheringii*

Im Gegensatz zu den übrigen Mitgliedern der *burmeisteri*-Gruppe, die in den feuchtwarmen Regionen Südostbrasilien leben, ist *Phyllomedusa iheringii* an trockenere, winterkalte Lebensräume angepaßt. Sie lebt in den offenen, pampaähnlichen Graslandschaften des südöstlichen Rio Grande do Sul und Uruguays, wo die Tagestemperaturen im Sommer auf 40 °C ansteigen und Niederschläge unregelmäßig fallen. Anuren, die in solchen Lebensräumen existieren, zeichnen sich in der Regel durch besondere Überlebensstrategien aus (z.B. McCLANAHAN et al. 1994, SPIELER 1997).

In Anpassung an die trockene Umgebung besitzen argentinische *Phyllomedusa*-Arten, wie z.B. *P. sauvagai*, zahlreiche kleine Hautdrüsen. Deren wachsartige Sekrete werden mit Händen und Füßen verteilt, um die Tiere vor zu großen Wasserverlusten durch Verdunstung zu schützen, ein Verhalten, das als „wiping behaviour“ bekannt ist (BLAYLOCK et al. 1976). Zwar fanden BLAYLOCK et al. (1976) diese Drüsen auch bei *P. iheringii* (von den Autoren fälschlicherweise als *P. iherengi* zitiert), doch liegen der Untersuchung Exemplare aus dem argentinischen Misiones zugrunde, die vermutlich die Art *P. tetraploidea* repräsentieren (vgl. Diskussion 4.4). Dennoch ist aufgrund der äußeren Struktur der Haut (vgl. Abb. 7) und der Beschreibung des „Wischverhaltens“ an uruguayischen Exemplaren (LANGONE et al. 1985) anzunehmen, daß die „echte“ *P. iheringii* ebenfalls Wachsdrüsen besitzt.

Eine weitere Anpassung an Trockenstreß ist die uricotelische Stickstoff-Exkretion vieler *Phyllomedusa*-Arten. Zahlreiche Arten produzieren anstatt Harnstoff, der in Form stark wasserhaltiger Exkrete ausgeschieden werden muß, schwerlösliche Harnsäure und reduzieren auf diese Weise ihre Wasserverluste (SHOEMAKER & McCLANAHAN 1975). Unter anderem wurde dies von den Autoren auch bei *P. iheringii* nachgewiesen. Die von ihnen untersuchten (wiederum fälschlicherweise als *P. iherengi* zitierten) Exemplare stammen allerdings ebenfalls aus Argentinien, repräsentieren also vermutlich *P. tetraploidea*. Damit ist die Uricotolie für *P. iheringii* zwar bisher nicht nachgewiesen, aufgrund der trockenen Habitatbedingungen aber naheliegend.

Die Laichzeit von *P. iheringii* liegt ausschließlich in den Frühjahrs- und Sommermonaten, hauptsächlich von Oktober bis Dezember (KLAPPENBACH 1961, LANGONE et al. 1985). IHERING (1886), der bereits ein Jahr nach Erscheinen der ihm gewidmeten Erstbeschreibung einen kurzen Bericht über die Eiablage dieser Art veröffentlichte, beschrieb zum ersten Mal für südamerikanische Anuren den Modus der Eiablage außerhalb des Wassers. Er fand mehrere Gelege, die sich stets an Pflanzenteilen über stehendem Wasser befanden. LANGONE (1992) dagegen fand Blattnester auch in 10–60 cm Entfernung vom Gewässerrand und vermutete, daß die Larven terrestrische Lokomotion zeigen, wie OLDHAM (1977) für zwei afrikanische Anuren beschrieb.

Die Anzahl der für das Nest genutzten Blätter beträgt meist zwei oder drei (IHERING 1886), kann aber je nach Habitat zwischen einem und sieben variieren und ist nicht mit der Größe des Geleges korreliert (LANGONE 1992). Das Laichverhalten ist ausführlich bei LANGONE et al. (1985) beschrieben. Die Laichablage, bei der das Weibchen, unterstützt vom Männchen, die Blätter mit den Hinterbeinen zusammenfaltet und gleichzeitig die im Durchmesser etwa 2 mm großen Eier abgibt, fand in

dieser Studie ebenfalls vormittags statt. KLAPPENBACH (1961) zählte in einem Gelege 162 Eier mit einem Durchmesser von annähernd 3 mm.

Eine Beschreibung der Larven und ihres Verhaltens ist bei SÁ & GEHRAU (1983) zu finden. Die Autoren beobachteten bei Dunkelheit ebenfalls eine Dunkelfärbung der Schwanzregion, eine Reaktion, die BAGNARA (1974) als „tail darkening reaction“ beschrieb, und konvergent auch bei afrikanischen Krallenfröschen (Gattung *Xenopus*) vorkommt. Die Kaulquappen von *Phyllomedusa iheringii* scheinen allgemein empfindlich zu sein, denn über Probleme bei der Aufzucht berichten auch LANGONE et al. (1985), deren Larven im Alter von maximal drei Monaten starben. Bei SÁ & GEHRAU (1983) erreichten die Quappen zwar die Metamorphose, erwiesen sich aber als Frischmetamorphosierte als hinfällig und ertranken selbst in kleinsten Wassergefäßen.

4.2 Verbreitung von *Phyllomedusa iheringii*

Phyllomedusa iheringii ist der südlichste Vertreter seiner Gattung. CONTRERAS & CONTRERAS (1982) rechnen die Art zoogeographisch dem Uruguayzentrum zu. Das bekannte Verbreitungsgebiet (vgl. Abb. 1) war lange Zeit auf die Typuslokalität São Lourenço do Sul am südlichen Ende der Lagoa dos Patos in Rio Grande do Sul beschränkt (BOULENGER 1885). 1961 wurde *P. iheringii* das erste Mal für Uruguay



Abb. 13. Männchen von *P. distincta*. Beachte die Zeichnung der Oberschenkel.
Male of *P. distincta*. Note the pattern of the thigh.

nachgewiesen (KLAPPENBACH 1961), wo auch das bisher südlichste Vorkommen der Gattung liegt (Punto Negra, Depto. Maldonado, LANGONE 1992). Weitere Untersuchungen ergaben ein Verbreitungsareal in der gesamten südöstlichen Hälfte Rio Grande do Suls (BRAUN & BRAUN 1980). Die Fundorte 1 und 2 liegen also innerhalb des bekannten Verbreitungsgebietes, während der Neunachweis einer *Phyllomedusa*-Art im nordwestlichen Rio Grande do Sul (Fundort 3, Turvo-Park) *P. tetraploidea* zuzurechnen ist.

4.3 Systematik der Gattung *Phyllomedusa*

Die in den Neotropen endemische Laubfroschunterfamilie Phyllomedusinae umfaßt derzeit 48 Arten (DUELLMAN 1993, WALLS 1997). Ihre Angehörigen zeichnen sich durch eine vertikale Pupille und die mehr oder weniger stark ausgeprägte Fähigkeit aus, Daumen und erste Zehe den anderen Fingern, beziehungsweise Zehen gegenüberzustellen. Sie werden auf deutsch deshalb auch Makifrösche genannt (z.B. WEYGOLDT 1991). Als deutsche Bezeichnung für *Phyllomedusa iheringii* wurde in Anlehnung an den englischen Trivialnamen „southern walking leaf frog“ (FRANK & RAMUS 1995) „Südlicher Makifrosch“ vorgeschlagen (WALLS 1997).

Während MIRANDA-RIBEIRO (1926) die Phyllomedusinae in vier Gattungen unterteilte, konnte FUNKHOUSER (1957) trotz morphologischer Unterschiede aufgrund zahlreicher intermediärer Formen keine klaren Grenzen ziehen und stellte alle Arten in eine große Gattung *Phyllomedusa*. Spätere Untersuchungen ergaben jedoch, daß dies die natürlichen Verwandtschaftsgrade nicht ausreichend berücksichtigt. DUELLMAN (1968) unterschied daher wieder drei Gattungen (*Phyllomedusa*, *Pachymedusa* und *Agalychnis*). Neuerdings revalidierte CRUZ (1990) die älteren Gattungen *Hylo-mantis* und *Phrynomedusa* und beschrieb *Phasmahyla* neu, so daß die Unterfamilie Phyllomedusinae derzeit sechs Gattungen umfaßt. Innerhalb der noch immer aus 28 Arten bestehenden Sammelgattung *Phyllomedusa* sind allerdings zukünftig weitere Änderungen zu erwarten. Eine eigene monophyletische Linie bilden mit Sicherheit die vier morphologisch nur schwierig zu unterscheidenden Arten der *burmeisteri*-Gruppe, zu der neben der Nominatform *Phyllomedusa burmeisteri* mit den beiden Unterarten *P. b. burmeisteri* und *P. b. bahiana*, *P. distincta*, *P. tetraploidea* und auch *P. iheringii* zählen (POMBAL & HADDAD 1992).

4.4 Taxonomie der Phyllomedusen Rio Grande do Suls

Größere Schwierigkeiten bereitet die artliche Zuordnung der Phyllomedusen Rio Grande do Suls. Während BRAUN & BRAUN (1980) in ihrer Checkliste nur eine Art aufführen, nämlich *P. iheringii*, zeigten Untersuchungen der letzten Jahre, daß im nordöstlichen Landesteil bei Terra de Areia und Torres auch *P. distincta* vorkommt (GARCIA & VINCIPROVA 1998; eigene Belege: MCP 3307-3308, vgl. Abb. 1). Diese morphologisch sehr ähnliche Art wurde ursprünglich als Unterart von *P. burmeisteri* aus dem benachbarten Bundesstaat Santa Catarina beschrieben (LUTZ 1950) und später von FUNKHOUSER (1957) mit *P. iheringii* synonymisiert. Untersuchungen von KLAPPENBACH (1961) und in neuerer Zeit LANGONE (1992) und POMBAL & HADDAD (1992) zeigten allerdings, daß *P. distincta* (Abb. 13) eine valide Art darstellt (vgl. auch FROST 1985), die sich durch eine Reihe von Merkmalen klar von *P. iheringii* unterscheidet.

Das Hauptproblem betrifft die neu nachgewiesene *Phyllomedusa*-Population aus dem Turvo-Park im nordwestlichen Rio Grande do Sul. Während die südlichen

Phyllomedusa-Populationen eindeutig *P. iheringii* und die nordöstlichen *P. distincta* repräsentieren, sind die nordwestlichen identisch mit einer aus der benachbarten argentinischen Provinz Misiones bekannten und in der Vergangenheit meist als *P. burmeisteri* bezeichneten Art (z.B. BERG 1896, FREIBERG 1942). ROIG & CEI (1961) belegten Tiere dieser Region aufgrund der großen Ähnlichkeit erstmals mit dem Namen *iheringii*. Obwohl BARRIO (1976) nach Untersuchungen an argentinischen *Phyllomedusa* die Misiones-Tiere weiterhin als *P. burmeisteri* bezeichnete, blieben CEI (1980, 1987) und die meisten folgenden Autoren (z.B. CONTRERAS & CONTRERAS 1982, GALLARDO 1987) bei dem Namen *P. iheringii*.

Neuere Untersuchungen (LANGONE 1992, POMBAL & HADDAD 1992, HADDAD et al. 1994) und die eigenen Ergebnisse, die Unterschiede im Lebensraum, aber teilweise auch in der Färbung und Rufstruktur zeigen, machen allerdings deutlich, daß es sich bei den argentinischen Tieren und den Exemplaren des nordwestlichen Rio Grande do Suls weder um *P. iheringii* noch um *P. burmeisteri* handelt. Sie sind vielmehr mit der unlängst aus dem Bundesland São Paulo beschriebenen *Phyllomedusa tetraploidea* (POMBAL & HADDAD 1992) identisch, die sich hauptsächlich durch den tetraploiden Chromosomensatz von ihren diploiden Schwesterarten *P. distincta* und *P. iheringii* unterscheidet. Nach BARRIO (1976) zeichnen sich auch die (von ihm noch als *P. burmeisteri* bezeichneten) argentinischen Misiones-Tiere durch einen tetraploiden Chromosomensatz aus. Diese Besonderheit ist innerhalb der *burmeisteri*-Gruppe ansonsten nur bei *P. tetraploidea* zu finden und spricht dafür, daß es sich um ein und dieselbe Art handelt (vgl. auch HADDAD et al. 1994).

Aufgrund der großen Ähnlichkeit, hohen Variabilität und nahen Verwandtschaft innerhalb der *burmeisteri*-Gruppe ist eine sichere Bestimmung der Arten nicht einfach. Auch die bei Anuren in der Regel klärende Analyse der Anzeigerufe hilft in diesem Fall kaum weiter. HADDAD et al. (1994) zeigten, daß *P. tetraploidea* und *P. distincta* sowie deren in sympatrischen Gebieten auftretende, wenig fertile Hybriden praktisch identische Paarungsrufe besitzen. *P. tetraploidea* zeichnet sich lediglich tendenziell durch einen etwas längeren Ruf aus. BARRIO (1976) gibt für argentinische (als *P. burmeisteri* bezeichnete) Tiere eine mittlere Rufdauer von 500 ms an. Dies stimmt überein mit den von mir ermittelten Werten der Turvo-Exemplare von 350–600 ms und spricht ebenfalls für eine gemeinsame Identität beider Formen mit *P. tetraploidea*. Die Rufe von *P. iheringii* sind zwar im Durchschnitt etwas kürzer, unterscheiden sich ansonsten aber kaum von den *distincta*- und *tetraploidea*-Rufen.

POMBAL & HADDAD (1992) geben als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal innerhalb der *burmeisteri*-Gruppe das Farbmuster der Oberschenkelinnenseite an. Während *P. distincta* (Abb. 13) dort einfarbig rot ist und *P. iheringii* sich durch ein kräftiges Linienmuster auf orangefarbenem Grund auszeichnet (Abb. 2b), weist *P. tetraploidea* eine schwächere Strichzeichnung auf ebenfalls orangefarbenem Grund auf. Das Belegexemplar aus dem Turvo-Park (MCP 2575) weist eine Oberschenkelzeichnung auf, die diesem *tetraploidea*-Typ entspricht (vgl. Abb. 2d) und unterscheidet sich auch durch Färbungsdetails, wie die dunklere, leicht rötlich gefleckte Bauchseite und die teilweise roten Finger und Zehen von *P. iheringii* aus dem Süden Rio Grande do Suls. Daß die Turvo-Tiere außerdem in einem ökologisch anders gestalteten Lebensraum vorkommen und räumlich klar von den südlichen *iheringii*-Populationen separiert sind, spricht ebenfalls dafür, daß es sich um *P. tetraploidea* handelt. Zudem liegt der nächstgelegene bekannte Fundort dieser Art (in Bituruna, Bundesland Paraná, HADDAD et al. 1994) nur etwa 150 km entfernt, wohingegen sich die nächstgelegenen *iheringii*-Populationen erst in über 300 km Entfernung finden

(BRAUN & BRAUN 1980). Eine weitere Bestätigung in neuester Zeit ist eine kurze Publikation von LANGONE & CARRIZO (1996). Die Autoren verglichen Sammlungsmaterial aus der argentinischen Provinz Misiones mit Originalexemplaren von *P. tetraploidea* und bestätigten, daß es sich bei den argentinischen Tieren um eben diese Art handelt. Mein anschließender Vergleich des Turvo-Exemplars mit dem argentinischen Material im Dezember 1997 ergab, daß es sich ebenfalls um *P. tetraploidea* handelt, die somit erstmals für Rio Grande do Sul nachgewiesen ist.

Danksagung

Dank gilt W. MAIER und W. ENGELS (beide Universität Tübingen), die meine Arbeit in Südbrasilien ermöglichten. Für zahlreiche Hilfestellungen vor Ort und die überaus herzliche Aufnahme danke ich vor allem M. DI-BERNARDO, M.C. SANTOS-COSTA und G.F. PONTES (alle Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre). Für das Anfertigen der Sonagramme, fachliche Diskussionen und freundschaftlichen Rat danke ich A. SCHLÜTER (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Schriften

- BAGNARA, J.T. (1974): The tail darkening reaction of phyllomedusine tadpoles (1). – J. exp. Zool., Philadelphia, **187**(1): 149-153.
- BARRIO, A. (1976): Estudio cariotipico y analisis audioespectrografico de los cantos de las especies de *Phyllomedusa* (Anura, Hylidae) que habitan en la Argentina. – Physis (secc. C), Buenos Aires, **35**(90): 65-74.
- BERG, C. (1896): Batracios argentinos. Enumeración sistemática, sinonímica y bibliográfica de los batracios de la Republica Argentina (con un cuadro sinóptico de clasificación). – An. Mus. Nac. Buenos Aires, Ser. 2, **5**: 147-226.
- BLAYLOCK, L.A., RUIBAL, R. & K. PLATT-ALOIA (1976): Skin structure and wiping behavior of phyllomedusine frogs. – Copeia, Washington, **1976**(2): 283-295.
- BOULENGER, G.A. (1885): Second list of reptiles and batrachians from the province Rio Grande do Sul, Brazil, sent to the Natural-History Museum by Dr. H. von IHERING. – Ann. Mag. Nat. Hist., London, Ser. 5, **16**(92): 85-88.
- BRAUN, P.C. & C.A.S. BRAUN (1980): Lista prévia dos anfíbios do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. – Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre **56**: 121-146.
- CEI, J.M. (1980). Amphibians of Argentina. – Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr., Firenze, **2**: 1-609.
- (1987): Additional notes to "Amphibians of Argentina": An update, 1980-1986. – Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr., Firenze, **21**(3): 209-272.
- CONTRERAS, J.R. & A.N.C. CONTRERAS (1982): Características ecológicas y biogeográficas de la batracofauna del noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina. – Ecosur, Argentina, **9**(17): 29-66.
- COPE, E.D. (1866): On the structures and distribution of the genera of arciferous anura. – J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Ser. 2, **6**: 67-112.
- CRUZ, C.A.G. (1990): Sobre as relações intergenéricas de Phyllomedusinae de floresta Atlântica (Amphibia, Anura, Hylidae). – Rev. Brasil. Biol., Rio de Janeiro, **50**(3): 709-726.
- DUELLMAN, W.E. (1968): The genera of phyllomedusine frogs (Anura: Hylidae). – Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., Lawrence **18**(1): 1-10.
- (1993): Amphibian Species of the World: Additions and Corrections. – Lawrence (Univ. Kansas), 372 S.

- FRANK, N. & E. RAMUS (1995): A Complete Guide to Scientific and Common Names of Reptiles and Amphibians of the World. – Pottsville (NG Publishing), 377 S.
- FREIBERG, M.A. (1942): Enumeración sistemática y distribución geográfica de los batracios argentinos. – *Physis*, Buenos Aires, **19**: 219-240.
- FROST, D.R. (1985): Amphibian Species of the World – A Taxonomic and Geographical Reference. – Lawrence, Kansas (Allen Press), 732 S.
- FUNKHOUSER, A. (1957): A review of the Neotropical tree-frogs of the genus *Phyllomedusa*. – *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ.* **5**: 1-90.
- GALLARDO, J.M. (1987): Anfíbios Argentinos. Guía para su identificación. – Buenos Aires (Librería Agropecuaria), 98 S.
- GARCIA, P.C.A. & G. VINCIROVA (1998): Range extensions of some anuran species for Santa Catarina and Rio Grande do Sul states, Brazil. – *Herpetol. Rev.* **29**(2): 117-118.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – *Herpetologica*, New York, **16**: 183-190.
- KLAPPENBACH, M.A. (1961): Notas herpetológicas. II. Hallazgo de *Trachycephalus siemersi* (MERTENS) y *Phyllomedusa iheringi* BOULENGER, (Amphibia, Salientia) en el Uruguay. – *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, **5**(86): 1-8.
- KWET, A. (1997a): Pró-Mata, ein Forschungsprojekt im südbrasilianischen Araukarienwald und seine Laubfroschfauna. – *elaphe N.F.*, Rheinbach, **5**(4): 61-69.
- (1997b): Erstnachweis von *Hyla microps*, *Phrynohyas imitatrix* und der Gattung *Adenomera* für Rio Grande do Sul (Südbrasilien). – *herpetofauna*, Weinstadt, **19**(111): 19-22.
- LANGONE, J.A. (1994): Ranas y sapos del Uruguay (reconocimiento y aspectos biológicos). – *Mus. Damaso Antonio Larrañaga, Serie de Divulgación*, Montevideo, **5**: 1-123.
- LANGONE, J.A. & G.R. CARRIZO (1996): Confirmación de la presencia en la República Argentina de *Phyllomedusa tetraploidea* POMBAL JR & HADDAD, 1992 (Amphibia, Anura, Hylidae). – *Cuad. Herp.*, Tucumán, **10**(1-2): 59-61.
- LANGONE, J.A., C.M. PRIGIONI & L. VENTURINO (1985): Informe preliminar sobre el comportamiento reproductor y otros aspectos de la biología de *Phyllomedusa iheringi*, BOULENGER, 1885 (Anura, Hylidae). – *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, **11**(152): 1-11.
- LUTZ, B. (1950): Hylidae in the ADOLPHO LUTZ Collection of the Instituto Oswaldo Cruz. V. Mode of locomotion and structure of hand and foot. Va. *Phyllomedusa (Pithecopus) burmeisteri distincta* A. LUTZ. Vb. *Aplastodiscus perviridis* A. LUTZ. – *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **48**: 617-637.
- LYNCH, J.D. (1979): The amphibians of the lowland tropical forests. – Pp 189-216 in DUELLMAN, W.E. (ed.): *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. – *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, Lawrence, **7**.
- MCCLANAHAN, L.L., R. RUIBAL & V.H. SHOEMAKER (1994): Frösche und Kröten in der Wüste. – *Spektrum der Wissenschaft*, Wiesbaden, **1994**(5): 72-79.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. (1926): Notas para servirem ao estudo dos gymnobatrachios (Anura) brasileiros. – *Rio de Janeiro (Pimenta de Mello)*, 227 S.
- MÜLLER, P. (1981): Arealssysteme und Biogeographie. – Stuttgart (Ulmer), 704 S.
- POR, F.D. (1992): Sooretama – The Atlantic Rain Forest of Brasil. – The Hague, the Netherlands (SPB Academic Publishing), 117 S.
- OLDHAM, R.S. (1977): Terrestrial locomotion in two species of amphibian larvae. – *J. Zool.*, London, **181**: 285-295.
- POMBAL, J.P. & C.F.B. HADDAD (1992): Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil oriental, com descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). – *Rev. Brasil. Biol.*, Rio de Janeiro, **52**(2): 217-229.

- ROIG, V.G. & J.M. CEI (1961): Relaciones biogeográficas entre Misiones y el sistema de la Serra Geral. – Bol. Estud. Geogr., Mendoza, **8**(31): 35-85.
- SÁ, R. & A. GERHAU (1983): Observaciones sobre la biología de *Phyllomedusa iheringi* BOULENGER, 1885, (Anura, Hylidae). – Bol. Soc. Zool. Uruguay (2.a época), Montevideo, **1**: 44-49.
- SPIELER, M. (1997): Anpassungen ausgewählter Froschlurche an Trockenstreß und Räuberdruck in einer westafrikanischen Savanne. – Salamandra, Rheinbach, **33**(2): 133-152.
- WALLS, J.G. (1997): Rotaugen- und andere Laubfrösche im Terrarium. – Ruhmannsfelden (bede-Verlag), 64 S.
- WEYGOLDT, P. (1991): Zur Biologie und zum Verhalten von *Phyllomedusa marginata* IZECKSOHN & DA CRUZ, 1976 im Terrarium. – Salamandra, Frankfurt/M., **27**(1): 83-96.

Eingangsdatum: 18. September 1997

Verfasser: AXEL KWET, Zoologisches Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Spezielle Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen; E-Mail: axel.kwet@uni-tuebingen.de