

Zur Hydroakustik von *Pipa carvalhoi* (MIRANDA-RIBEIRO, 1937)

GÜNTER BÜNTE, HUBERT HEUWINKEL & HARTMUT GREVEN

Mit 10 Abbildungen

Abstract

The calls of *Pipa carvalhoi* were recorded with a hydrophone and analysed with a sound level meter, and the data compared with those measured in air. Three types of calls can be differentiated in males (females are not able to produce calls):

- 1) the advertisement call which is composed of clicks followed by a series of rapid identical pulses; this series, called buzz by WEYGOLDT (1976 a), is named trill here;
- 2) the encounter call consisting of short trills, and
- 3) a call which is very similar to the encounter call, but preceded, occasionally, by clicks. It is produced by males in response to amplexus.

The sound pressure level of trills reaches 120 dB, that of clicks 90 dB. Corresponding data for the sound measured in air are 62 dB and 41 dB. Experiments with wall covers suppressing reflexions suggest that the high dB values measured in normal aquaria are unbiased.

Calling activity is high at midnight and in the morning; it increases in the presence of receptive females. In a group, the dominant male calls; however, when a female becomes receptive, other males produce encounter calls.

Key words: Anura: Pipidae: *Pipa carvalhoi*; calling repertoire; hydroacoustics; sound pressure level.

Einleitung

Unter den rein aquatischen Pipidae hat die Gattung *Pipa* von jeher durch ihr Fortpflanzungsverhalten besonderes Interesse erweckt. Vor allem über *Pipa carvalhoi* liegen bereits zahlreiche Berichte über Haltung und Zucht vor.

Die ausführlichsten Beobachtungen zur Biologie dieser Art einschließlich der Beschreibung und Registrierung der Rufe stammen von WEYGOLDT (1976 a, b). WEYGOLDT (1976 a) unterscheidet drei verschiedene Rufe, den Spontan- oder Werberuf — er besteht aus einer Serie von Klicks, die oft mit einem von WEYGOLDT „Summton“ genannten Laut enden —, den Rivalenruf, einen kurzen „Summton“ unterschiedlicher Lautstärke, und einen Ruf, der produziert wird, wenn ein Männchen aus dem Aquarium gefangen wird. Er ähnelt dem Rivalenruf, ist aber wahrscheinlich kein Warnruf. Spontan- und Rivalenruf wurden mit Hilfe eines

Kondensatormikrophons außerhalb des Aquariums, also als Luftschall aufgenommen und als Sonagramme und Oszillogramme abgebildet. Wie jedoch bereits der Autor betont, wären diese Analysen noch zu optimieren.

Im Rahmen von Studien zur Fortpflanzungsbiologie von *Pipa carvalhoi* haben wir noch einmal verschiedene Rufe dieser Art aufgezeichnet und analysiert sowie den Schalldruckpegel der Rufe im Wasser und außerhalb des Beckens bestimmt. Erste Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden anlässlich der Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft mitgeteilt (BÜNTEEN et al. 1989).

Material und Methoden

Die hydroakustischen Untersuchungen wurden an zwei Gruppen (Gruppe I: 2 Männchen, 4 Weibchen; Gruppe II: 5 Männchen, 5 Weibchen) durchgeführt.

Die Versuchstiere befanden sich in unbepflanzten Aquarien (100×40×50 cm) mit einem Untergrund aus feinem Kies. Die Wassertemperatur betrug 25 °C. Die Aquarien wurden mit Hilfe einer Zeitschaltuhr von 7⁰⁰-21⁰⁰ Uhr mit Leuchtstoffröhren (weiß) beleuchtet.

Die Lautäußerungen der Tiere wurden in den frühen Morgenstunden von 4⁰⁰-7⁰⁰ Uhr mit einem Hydrophon (Brüel und Kjaer 8103) und einem Kondensatormikrophon (Brüel und Kjaer 4145) über zwei Schallpegelmeßgeräte (Brüel und Kjaer 2203 für Luftschall und 2209 für Wasserschall) mit einem Tonbandgerät (Revox A77) auf Magnetband aufgezeichnet. Die Kalibrierung der Luftschallmeßkette geschah mit Hilfe eines akustischen Kalibrators (Brüel und Kjaer 4230), die der Wasserschallmeßkette mittels interner Referenzspannung. Zur Auswertung der Aufnahmen wurden Schallpegelschreiber (Brüel und Kjaer 2305), ein Sonagraph (Typ 6061B der Firma Kay Electric Co., Filterbandbreite 150 Hz) und Terzfilter (Brüel und Kjaer 1615) verwendet (Abb. 1). Der Schalldruckpegel (sound pressure level = SPL) wird in Dezibel (dB) angegeben (Effektivwert), wobei 0 dB einem Schalldruck von 2×10^{-4} dyn/cm² (=20 µ Pa) entspricht.

Von den Luftschallaufnahmen wurden 1 132 Klicks und 180 Summtöne (zum Terminus Summtön s. WEYGOLDT 1976 a), von den Wasserschallaufnahmen 1 433 Klicks und 66 Summtöne ausgewertet. Bei den Klicklauten wurden jeweils die Spitzen der Schalldruckpegelkurven, bei den Summtönen der größte und kleinste Wert berücksichtigt.

Um den Einfluß von Schallreflexionen an den Aquarienscheiben auf den Schalldruckpegel zu testen, wurde ein Aquarium (100×40×40 cm) mit reflexionsminderndem Alveolux® (Illbruck, Leverkusen) und einem Noppenschäumstoff (Schäumstoffstudio, Düsseldorf) ausgekleidet. Beide sollen schalldämmend wirken.

Der Kunststoff Alveolux ist 2 cm dick und grauschwarz eingefärbt. Er hat eine glatte Oberfläche und besteht aus auf kleinstem Raum eng zusammengepreßten luftgefüllten Kunststoffkügelchen (<2 mm). Der aus offenen Schaumstoffbläschen (<2 mm) bestehende schwarz eingefärbte Noppenschäumstoff hat eine Gesamthöhe von 6 cm, wovon 3 cm auf eine durchgehende Grundfläche und 3 cm auf die

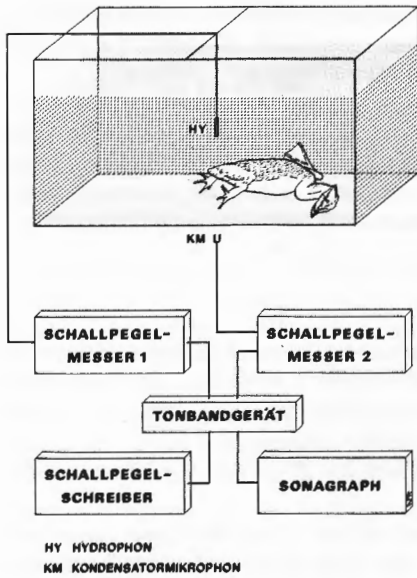


Abb. 1. Aquarium mit *Pipa carvalhoi* und Anordnung der Meßgeräte.
Aquarium with *P. carvalhoi* showing the position of the microphones.

auftragende Noppenfläche entfallen. Dieser Schaumstoff wird in der Raumakustik zur Dämpfung des unteren und mittleren Frequenzbereichs verwendet. Um auch den möglichen Einfluß der Aquariengröße und der Aquarienwände zu überprüfen, wurden die Rufe der Frösche (Gruppe III: 4 Weibchen, 4 Männchen) zusätzlich auch in einem $150 \times 100 \times 100$ cm großen Aquarium mit 2 cm dicken

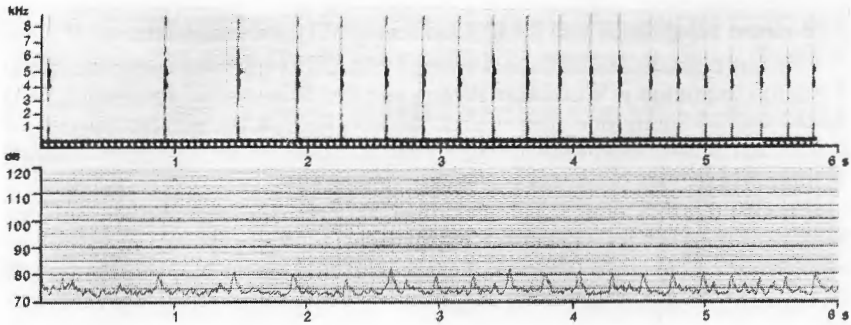


Abb. 2. Beginn eines Spontanrufs. Oben: Sonagramm; unten: Schalldruckpegel. Abszissen: Zeit; obere Ordinate: Frequenz; untere Ordinate: Schalldruckpegel. Am unteren Sonagrammrand (Ordinate) Zeitmarken mit einem Abstand von 0,05 s.

Beginning of an advertisement call. Above: sonagram; below: sound pressure level. Abscissae: time; upper ordinate: frequency; lower ordinate: sound pressure level. Above the ordinate of the sonagram, time marks with a scale of 0.05 s.

schallharten Eternitwänden (VERT 1978) und einer Frontscheibe aus Glas aufgenommen.

Da die Tiere bevorzugt nachts und in den frühen Morgenstunden rufen, wurden zur Abschätzung der Rufaktivität an fünf aufeinanderfolgenden Tagen alle Rufe einer Gruppe etwa ab Mitternacht bis in den frühen Morgen und am Abend protokolliert (vgl. Abb. 9).

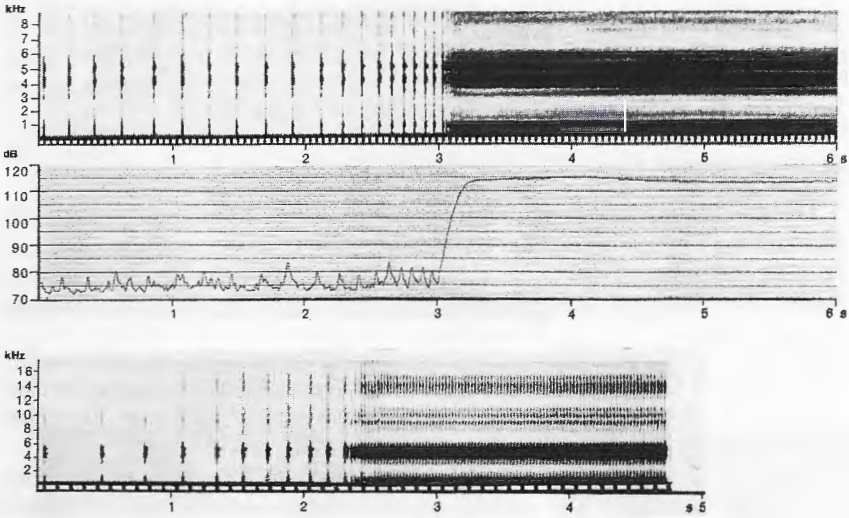


Abb. 3. Ende eines Spontanrufs. Anfangs werden nur 1-2 Klicklaute pro s abgegeben, die sich schnell auf 4-5 pro s steigern. Unten: Sonagramm bis 16 kHz. Auffallend ist der weite Frequenzbereich.

End of the advertisement call. The initial 1-2 clicks per second increase to 4-5 per second. Below: Sonagramm up to 16 kHz. Note the wide range of frequency.

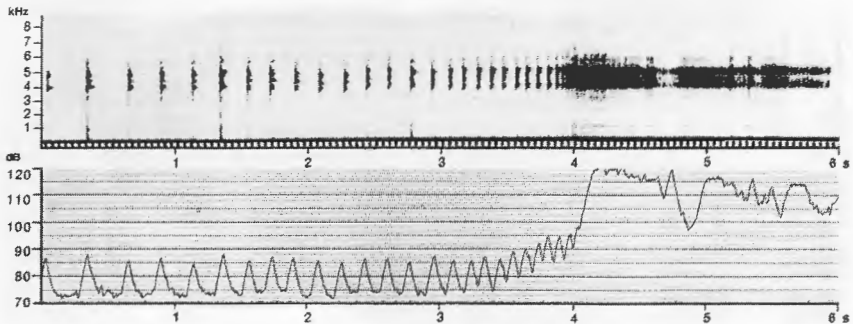


Abb. 4. Spontanruf eines jungen Männchens (ca. 8 Monate alt). Advertisement call of a young male (approx. 8 months old).

Ergebnisse

Der Spontan- oder Werberuf

Der Spontan- oder Werberuf, der nach WEYGOLDT (1976 a) aus Klicks und Summtönen (die Summtöne sollen im folgenden Triller genannt werden; s. Diskussion) zusammengesetzt ist, wird am häufigsten abgegeben. Bei 25 °C sind zu Beginn eines Rufes 2-3 Klicklaute pro s zu hören, die auf 4-5 pro s (Abb. 2, 3, 4) ansteigen können. Bei höheren Temperaturen (>28 °C) betragen die Abstände zwischen den Klicks nur noch 0,1-0,2 s. Bei niedrigen Temperaturen (<20 °C) vergrößert sich der Zeitabstand zwischen den Klicks (etwa 1 s). Darüber hinaus fehlt dem Ruf der abschließende Triller, der bei höheren Temperaturen stets zu hören ist. Ein vollständiger Spontanruf kann 3-18 s dauern.

Der Rivalenruf

Der Rivalenruf besteht nur aus einem Triller von 0,5-1,5 s Dauer (Abb. 5). Bei Männchen <1 Jahr schwankt der Schalldruckpegel des gesamten Rufes (vgl. auch Abb. 4). Solche Schwankungen sind bei Adulten (>2 Jahre) nicht wahrzunehmen. Rivalenrufe werden oft bis zu fünfmal hintereinander in Abständen von wenigen Sekunden erzeugt (Abb. 6). Dominierende Männchen produzieren diesen Ruf am häufigsten, vor allem dann, wenn ein unterlegenes Männchen mit dem Spontanruf (bestehend aus Klicks und Triller) beginnt. Das unterlegene Männchen bricht dann sofort seinen Spontanruf ab und antwortet seinerseits oft mit einem Rivalenruf (Abb. 6). Spontan wird ein Rivalenruf nie produziert.

Allein, mit einem oder mehreren Weibchen gehaltene Männchen antworten mit dem Rivalenruf, wenn man ihnen einen Spontanruf vorspielt oder in seinem Rhythmus an die Scheibe klopft (vgl. WEYGOLDT 1976 a).

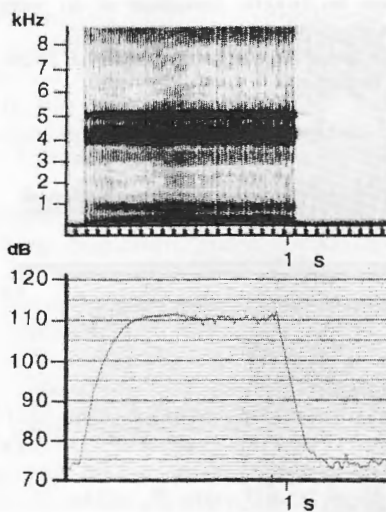


Abb. 5. Rivalenruf von etwa 1 s Dauer.
Encounter call (approx. 1 s).

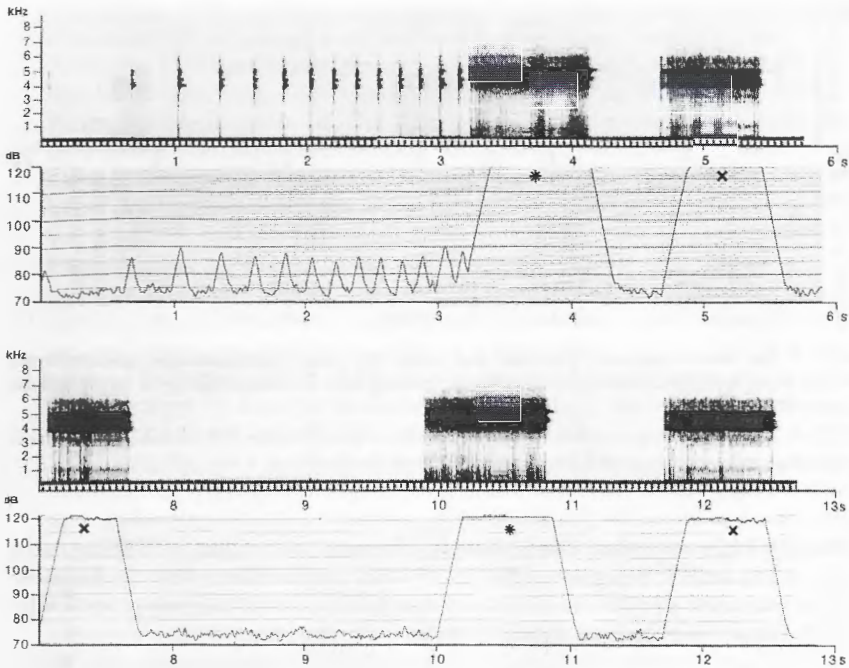


Abb. 6. Spontanrufe eines Männchens (*) gefolgt von Rivalenrufen eines zweiten Männchens (x). Schalldruckpegel >122 dB zum Teil abgeschnitten.

Advertisement calls of a male (*) followed by encounter calls of a second male (x). Sound pressure level >122 dB partly cut off.

Ein dem Rivalenruf ähnlicher Ruf (Befreiungsruf nach dem Verhalten) ist häufig beim Amplexus zu Beginn einer Paarung zu hören oder wenn ein Männchen ein nicht rezeptives Weibchen umklammert oder wenn sich zwei Männchen umklammern. Im Unterschied zu diesem gehen den Trillern jedoch häufig einige Klicklaute voraus (Abb. 7). Werden Gummiatrappen (Abguß von einem toten Männchen) mit einem Ringgummi auf dem Rücken von Weibchen oder Männchen befestigt, sind von Weibchen keine Lautäußerungen zu hören, während geklammerte Männchen rufen (Abb. 7).

Rufaktivität und Rufverhalten

Die Rufaktivität (Anzahl der Rufe pro Stunde) wechselt im Laufe eines Tages (Abb. 8) und ist an verschiedenen Tagen unterschiedlich hoch. Von den an 5 Tagen erfaßten 314 Rufen (Spontan- und Rivalenrufe) wurden 26 (8,1 %) zwischen 10⁰⁰ und 17⁰⁰ Uhr, 80 (25,1 %) zwischen 18⁰⁰ und 24⁰⁰ Uhr und 213 (66,8 %) zwischen

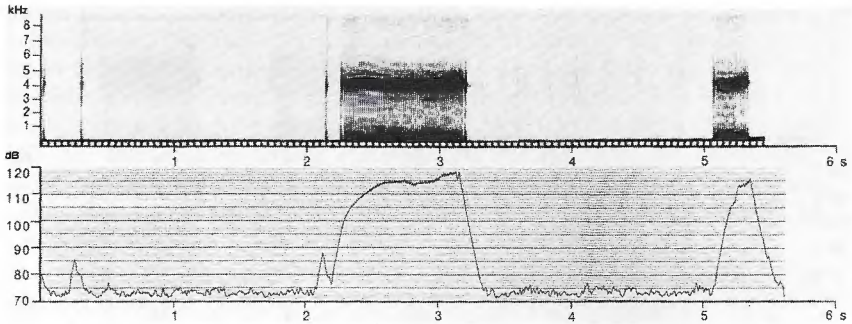


Abb. 7. Ein dem Rivalenruf ähnlicher Ruf eines mit einer Gummiatrappe geklammerten Männchens, dem jedoch unregelmäßige Klicks vorausgehen. Die Klicks erreichen 86 dB und die Triller 118 dB.

Call of a male responding to an amplexus by a dummy. The call reaches 118 dB and is similar to the encounter call but is preceded by irregular clicks of 86 dB.

1⁰⁰ und 9⁰⁰ Uhr registriert. Die höchste Rufaktivität ist vor allem nach Mitternacht und in den frühen Morgenstunden (4-7⁰⁰ Uhr) festzustellen (Abb. 8). Tagsüber liegen zwischen den Rufen (meist einzelne Klicks, denen nur selten ein Triller folgt) Pausen, die Stunden dauern können.

Eine deutlich erhöhte Rufaktivität ist festzustellen, wenn ablaichbereite Weibchen im Aquarium sind; dann rufen Männchen nach Pausen von 5-10 s. Auch hier liegt die höchste Rufaktivität in den frühen Morgenstunden; sie kann aber über den gesamten Vormittag anhalten.

Beim Rufen verlassen die Männchen ihr Versteck, heben den Vorderkörper ab und stützen sich auf die Vorderextremitäten. In Verstecken, zum Beispiel unter Steinen, rufen sie nur selten.

Einzelne Männchen produzieren ihre Rufe oft in exponierter Stellung, zum Beispiel auf großen Steinen. Sie wenden sich nach jedem Ruf in eine andere Richtung, schwimmen vorbeikommende Artgenossen an und betasten oder klammern sie; in Rufpausen schwimmen die Männchen häufig umher.

Befinden sich mehrere Männchen in einem Aquarium, ist nicht sicher auszumachen, welches Männchen ruft (vgl. auch WEYGOLDT 1976 a). In kleineren Aquarien (60×30×30 cm) mit mehreren Männchen ruft immer nur dasselbe. Wir nehmen an, daß es das dominante Männchen ist. In größeren Aquarien scheinen häufiger zwei oder mehrere Männchen zu rufen. Wenn einmal zwei Männchen gleichzeitig zu rufen beginnen, fährt eines mit einem Rivalenruf fort. Darauf hört das andere Männchen auf zu rufen. Eine Rangordnung wird wahrscheinlich meist mit Umklammerungen festgelegt.

Insbesondere während der Anwesenheit von ablaichbereiten Weibchen kommt es häufig zu Rufduellen (Abb. 6); dabei wird ein rufendes Männchen von einem anderen mit bis zu fünf Rivalenrufen hintereinander unterbrochen.

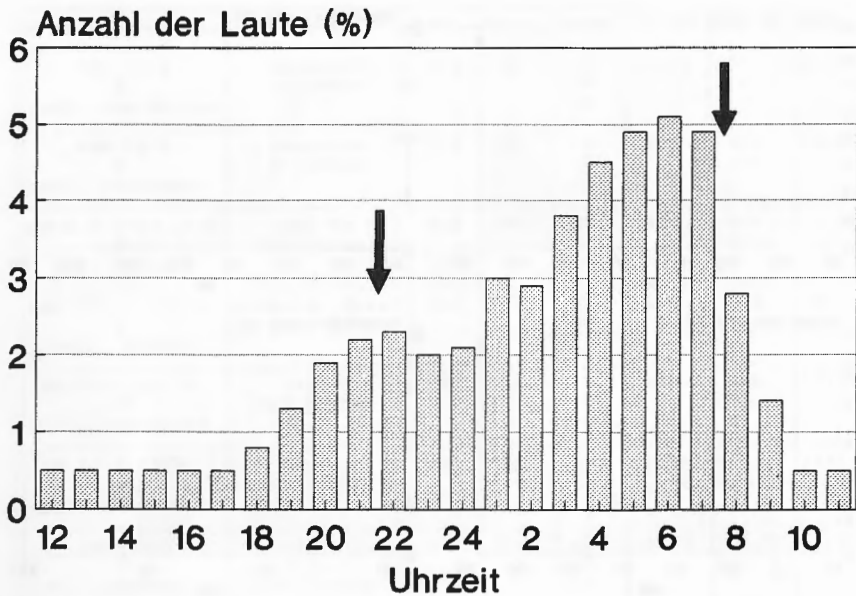


Abb. 8. Rufaktivität von 5 männlichen *P. carvalhoi* an 5 Tagen. Die Pfeile markieren das An- und Abschalten der Aquarienbeleuchtung. Es wurden 319 (= 100%) Lautfolgen ausgewertet.
 Calling activity of 5 male *P. carvalhoi* during 5 days. Arrows mark light off and on. 319 (= 100%) calls are evaluated.

Schalldruckpegel und Verteilung der Pegelhäufigkeit der Rufe

Die Schalldruckpegel-Kurven lassen ebenfalls den zweistufigen Aufbau der Spontan- oder Werberufe (Abb. 2, 3, 4, 6, 10) aus einer anfangs mehr oder weniger schnellen Abfolge von Klicks und dem anschließenden Triller erkennen. Der Übergang von Klicks zum Triller ist relativ abrupt und durch eine schnellere Abfolge der Klicks sowie einer Erhöhung des Schalldruckpegels gekennzeichnet (Abb. 5).

Die Schalldruckpegel-Kurve des Trillers älterer Männchen (>2 Jahre) verläuft auf einem gleichbleibenden Niveau von etwa 120 dB, die jüngerer Tiere (<1 Jahr) jedoch unregelmäßig (Abb. 4).

Die höchsten Schalldruckpegel wurden an Trillern im Wasser gemessen. Hier liegen die Maximalwerte bei 122 dB (z. B. Abb. 6, 9a). Aus Abb. 6 (Männchen*) kann gefolgert werden, daß dominante Männchen höhere Werte erreichen können. Die Dynamik der Triller beträgt 31 dB (91 bis 122 dB). Die Klicks liegen beim Wasserschall im Mittel um 30 dB niedriger als die Triller; sie erreichen Werte von 80 bis 110 dB und weisen eine Dynamik von 30 dB auf (Abb. 9b).

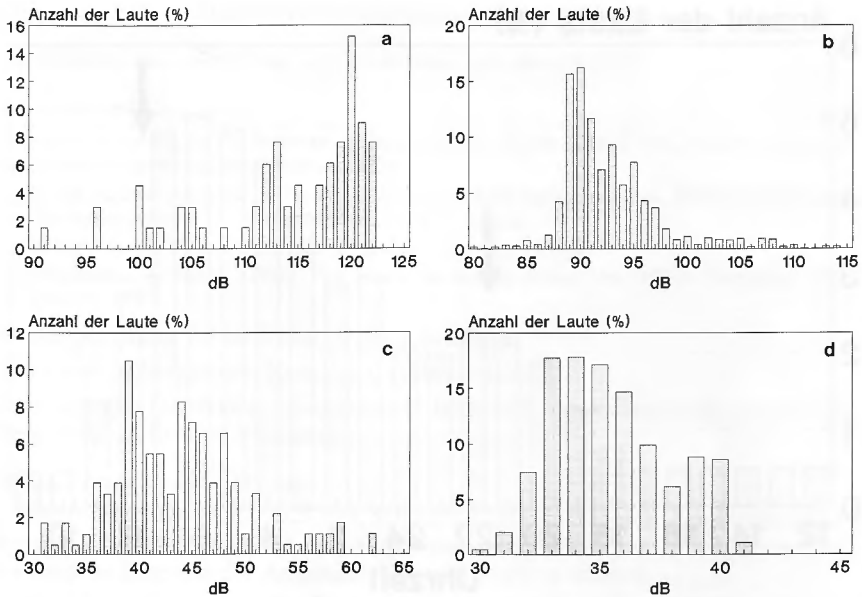


Abb. 9a-d. Häufigkeitsverteilung der Schalldruckpegel, a) Triller (Wasserschall). Mittelwert: 110,5 dB; Anzahl: 66 = 100%. b) Klicks (Wasserschall). Mittelwert: 92,7 dB; Anzahl: 1 433 = 100%. c) Triller (Luftschall): Mittelwert: 43,7 dB; Anzahl: 180 = 100%. d) Klicks (Luftschall), Mittelwert: 34,9 dB; Anzahl: 1 132 = 100%.

Frequency distribution of sound pressure levels. a) Trills (measured in water). Mean value 110.5 dB; number: 66 = 100%. b) Clicks (measured in water). Mean value: 92.7 dB; number: 1 433 = 100%. c) Trills (measured in air): Mean value: 43.7 dB; number: 180 = 100%. d) Clicks (measured in air). Mean value: 34.9 dB; number: 1 132 = 100%.

Die Schalldruckpegel des Luftschalls sind wesentlich niedriger (Abb. 10). Für Triller liegen die Maximalwerte bei 62 dB; die Dynamik beträgt 31 dB und reicht von 31 bis 62 dB (Abb. 9c). Klicks erreichen hier nur Werte von maximal 41 dB; ihre Dynamik beträgt 11 dB und reicht von 30 bis 41 dB (Abb. 9d).

Schallreflexionen

Bei den Aquarien, deren Wände mit Schaumstoffen ausgekleidet waren, konnte im Vergleich zu nicht ausgekleideten Aquarien keine Veränderung der Schalldruckpegel festgestellt werden. Die Maximalwerte lagen für den Wasserschall alle im Bereich von 120 dB. Luftschallmessungen konnten an den mit den Dämmmaterialien ausgekleideten Becken nicht durchgeführt werden.

In den mit Alveolux ausgekleideten Becken fraßen die Tiere wenig. Die Lautfolgen der Spontan- oder Werberufe wurden meist mit kurzem Triller

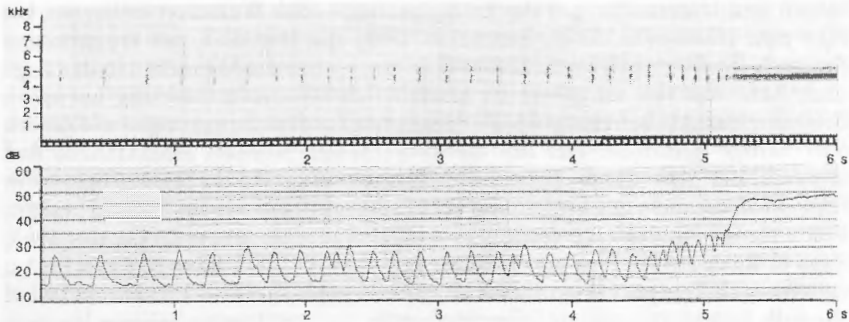


Abb. 10. Spontanruf als Luftschall gemessen. Nur die höchsten Schallenergien (4-5 kHz) werden übertragen. Klicks erreichen 30 dB, Triller nur 50 dB.

Advertisement calls measured in air. Only the higher energies (4-5 kHz) are transferred. Clicks reach 30 dB, trills 50 dB.

(0,5-1 s) abgebrochen, oder es wurden überhaupt nur einzelne Klicks (3-4) abgegeben.

Im Sonogramm ist ein auch vom menschlichen Ohr wahrzunehmender Nachhall an der Schwärzung hinter den Klicks zu erkennen. Dieser ist auf Reflexionen durch den offenbar nicht sehr gut dämmenden Kunststoff zurückzuführen, da er in normalen Aquarien (4-5 mm Scheibendicke) nicht oder nur in ganz unbedeutendem Maße auftrat.

Zu Beginn der Versuche war auch in den mit Noppenschäumstoff ausgekleideten Aquarien das Verhalten der Tiere verändert. Die Tiere mußten sich zunächst an den unterbrochenen Untergrund gewöhnen. Nach einigen Tagen riefen sie wieder im normalen Rhythmus, nach einer Woche paarten sie sich sogar. In diesem Aquarium waren für das menschliche Ohr die Lautfolgen nicht verändert. Auf den Sonogrammen traten keine erkennbaren Reflexionen auf.

In dem großen Eternitaquarium zeigten die Tiere keine Verhaltensänderungen. Auf den Sonogrammen aller Rufe ist nur ein geringer Nachhall zu erkennen. Eine deutliche Änderung des Schalldruckpegels ergab sich im Vergleich zu den kleineren Aquarien nicht.

Diskussion

In Übereinstimmung mit WEYGOLDT (1976a) sind bei *Pipa carvalhoi* stets deutlich ein Spontan- oder Werberuf sowie ein Rivalenruf zu unterscheiden.

Einzelne Rufe, die WEYGOLDT (1976a) als Rivalenrufe bezeichnet, sind auch bei Umklammerungen zu hören, und zwar unabhängig davon, ob ein anderes Männchen oder ein Weibchen geklammert wird. Im ersten Fall ist nicht ganz klar, wer ruft, nach WEYGOLDT (l.c.) überwiegend das klammernde Männchen. Im zweiten Fall ruft jedoch sicher der Klammernde, da nach unseren Attrappenver-

suchen und Untersuchungen des Lautapparates — den Weibchen fehlen wie bei *Pipa pipa* (GRÖNBERG 1894, RIDWOOD 1898) die Fortsätze des arytaenoiden Knorpels (Stellknorpel) im Kehlkopf (Larynx) — nur die Männchen in der Lage sind, Rufe von sich zu geben. Es handelt sich also nicht eindeutig um einen Befreiungsruf. Als Befreiungssignale dienen verschiedene Bewegungen wie Zittern oder heftige Beinstöße. Der nur bei körperlichem Kontakt ausgestoßene Ruf unterscheidet sich durch zusätzliche unregelmäßige Klicks geringfügig vom Rivalenruf, der mehr auf Entfernung verwendet wird und nur aus Trillern besteht. Von anderen Pipiden (*Hymenochirus boettgeri* — ÖSTERDAHL & OLSSON 1963, RABB & RABB 1963 b; *Pipa pipa* — RABB & SNEDIGAR 1960, RABB & RABB 1963 a; verschiedene *Xenopus*-Arten — VIGNY 1979; *Xenopus laevis* — PICKER 1980) sind ebenfalls komplexe Spontan- oder Werberufe und Rivalenrufe bekannt.

Vor allem bei *P. carvalhoi* fällt jedoch auf, daß der Spontan- oder Werberuf aus Klicks, die in größeren Zeitabständen abgegeben werden, und anschließenden sehr schnell produzierten Schallsignalen besteht, die das menschliche Ohr als zusammenhängendes Schallereignis (Triller) wahrnimmt. Solche Rufe werden als „compound advertisement calls“ bezeichnet und gehören bei den Anuren zu den höchstentwickeltesten Lauten (WELLS 1977). Einzelne kurze Triller, die denen des Spontanrufs gleichen, sind als Rivalenruf zu interpretieren.

Bei den zusammengesetzten Rufen von *Eleutherodactylus coqui* (Leptodactylidae) löst zum Beispiel das erste Rufelement „co“ (vergleichbar dem Triller bei *P. carvalhoi*) Reaktionen bei Männchen, das „qui“ (vergleichbar den Klicklauten bei *P. carvalhoi*) dagegen Reaktionen bei Weibchen aus (NARINS & CAPRANICA 1976, 1978). Triller sind von *P. carvalhoi* speziell in Kampfsituationen zu hören und dienen wahrscheinlich der Festlegung der Dominanz (WEYGOLDT 1976 a, WELLS 1977). Der aus zwei Komponenten bestehende Spontan- oder Werberuf dient offenbar der Partnerfindung in den stark mit Pflanzen bewachsenen natürlichen Biotopen; ähnliches vermutet PICKER (1983) für vergleichbare Laute von *Xenopus laevis*.

Die Spontanrufe der Männchen von *P. carvalhoi* veranlassen andere Männchen nicht zum Rufen. Nach WEYGOLDT (1976) bringt das dominante Männchen ein anderes, das mit dem Spontanruf beginnt, mit einem Triller zum Schweigen. Wir konnten jedoch wiederholt registrieren, daß unterlegene Männchen den Spontanruf des dominanten mit Rivalenrufen unterbrechen. Inwieweit es sich auch hier um Auseinandersetzungen um die Rangordnung handelt, bleibt zu untersuchen.

Wie bei anderen Anuren (u. a. LITTLEJOHN 1977, SCHNEIDER 1977) werden auch bei *P. carvalhoi* die Rufe durch unterschiedliche Temperaturen beeinflusst. Niedrige Temperaturen (<20 °C) führen zur Abgabe unregelmäßiger Klicks, denen nur selten Triller folgen. Bei 25 °C folgen auf die Klicks fast immer Triller und bei 30 °C erhöht sich die Anzahl der Klicks pro Zeiteinheit um ein Vielfaches (vgl. auch die Anmerkungen bei WEYGOLDT 1976 a).

Bei allen von uns aufgenommenen Rufen sind die höchsten Schallintensitäten im Bereich von 4 000 bis 5 500 Hz nachzuweisen. *P. carvalhoi* benutzt damit einen Frequenzbereich, der von fast allen, auch terrestrischen Anuren, bevorzugt wird (DUELLMAN & TRUEB 1986). Nach Terzanalysen der Rufe von *P. carvalhoi* konnten

wir die höchsten frequenzspektralen Anteile in diesem Bereich feststellen (vgl. BÜNTEN et al. 1989). Im Gegensatz zum Luftschall lassen sich beim Unterwasserschall auch ein deutlicher Grundtonbereich von 100 bis 1 000 Hz sowie Obertonbänder im Bereich von 9 000 bis 11 000 und 13 500 bis 14 500 Hz nachweisen. Die Schallintensitäten dieser Frequenzbänder sind gering. Bei terrestrischen Anuren fällt der Frequenzbereich von Rufen für eine Kommunikation über weite Entfernungen auf einen Bereich von 400-4 000 Hz (LOFTUS-HILLS & JOHNSTONE 1970, LITTLEJOHN 1977).

Die Paarungsrufe verschiedener *Xenopus*-Arten erreichen Frequenzen bis 16 kHz, die von *X. laevis* 80 kHz und die von *X. ruwenzoriensis* sogar bis 150 kHz (VIGNY 1979). Diese hohen Frequenzbereiche (> 10 kHz) scheinen besonders für eine Ausbreitung im Wasser (TAVOLGA 1964, ROGERS & COX 1988), speziell in stark bewachsenen Gewässern (VIGNY 1979) geeignet zu sein. In diesem Zusammenhang ist auch der hohe Schalldruckpegel der Triller mit durchschnittlich 120 dB zu sehen.

Bei aquatischen Anuren sind so hohe Schalldruckpegel bisher nur von *Xenopus borealis* bekannt, dessen Rufe etwa 115 dB erreichen (YAGER 1982). Legt man bei Lauten von 500 Hz im Süßwasser eine Abnahme des Schalldruckpegels im Idealfall um nur 1 dB auf 10 000 km zugrunde (ROGERS & COX 1988), so sind männliche *P. carvalhoi* selbst unter ungünstigen Verhältnissen (vgl. auch WELLS & SCHWARTZ 1982), zum Beispiel in den von ihnen bewohnten stark bewachsenen (MYERS & CARVALHO 1945) Gräben und Teichen (SCHUBART 1938) unter Wasser weit zu hören. Das Auffinden der Männchen durch die möglicherweise aktiv suchenden, paarungsbereiten Weibchen dürfte dadurch erleichtert werden (vgl. auch WEYGOLDT 1976 a).

Vergleicht man bei *P. carvalhoi* die Schalldruckpegel von Luft- und Wasserschall, so ergibt sich in 15 cm Abstand zum Aquarium ein Unterschied von 60 dB; das ist ein beim Übergang vom Medium Wasser zum Medium Luft zu erwartender Wert (VEIT 1979).

Die Rufe mancher Ranidae, Bufonidae und Microhylidae erreichen ebenfalls Schalldruckpegel (Luftschall) zwischen 90 und 120 dB (u. a. GERHARDT 1975, PASSMORE 1981, BRZOSZKA 1982). Beim Luftschall ist allerdings die Abnahme der Lautstärke (dB) mit zunehmender Entfernung von der Schallquelle wesentlich höher; sie nimmt bei Verdopplung der Entfernung um etwa 6 dB im freien Schallfeld ab (VEIT 1978), wobei jedoch Einflüsse (Reflexionen und Dämpfungen), zum Beispiel durch die Vegetation, nicht berücksichtigt sind (WELLS & SCHWARTZ 1982). In welchem Maße solche Einflüsse im Wasser eine Rolle spielen, ist uns nicht bekannt. Vergleicht man die bei *Pipa carvalhoi* gemessenen Werte für den Luftschall mit denen von nicht ausschließlich ans Wasser gebundenen Anuren, so kann die Kommunikation durch Luftschall bei *P. carvalhoi* nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Die von uns gemessenen hohen Schalldruckpegel, vor allem der Triller, entsprechen sehr wahrscheinlich den tatsächlichen Verhältnissen, obwohl nicht ganz die Möglichkeit auszuschließen ist, daß die Rufe in den relativ kleinen

Aquarien durch Reflexionen an den Scheiben verstärkt werden. Ein Einfluß der Aquarienscheiben auf den absoluten Schalldruckpegel konnten wir allerdings mit der hier verwendeten Meßtechnik nicht nachweisen. Nur bei Verwendung des Kunststoffes Alveolux (angeblich besonders zur Schalldämmung geeignet, Firma Illbruck, mdl. Mitteilung) als Wandauskleidung der Aquarien war ein starker Nachhall festzustellen.

Wir danken Herrn Prof. Dr. W. SACHSSE, Mainz, der die Tiere zur Verfügung stellte, und Herrn Prof. Dr. J. REINERT, Münster, in dessen Labor ein Teil der Analysen durchgeführt wurde.

Zusammenfassung

Die Rufe der Wabenkröte *Pipa carvalhoi* wurden mit Hilfe eines Hydrophons und zweier Schalldruckmeßgeräte analysiert und mit Daten für den Luftschall verglichen. Es lassen sich drei Rufe der Männchen unterscheiden (Weibchen sind nicht in der Lage zu rufen):

1) der Spontan- oder Werberuf, der sich aus Klicks und einer Serie rasch aufeinander folgender identischer Schallsignale (Summton nach WEYGOLDT 1976a, hier Triller genannt) zusammensetzt,

2) der Rivalenruf, der aus einem kurzen Triller besteht, und

3) ein dem Rivalenruf ähnlicher, bei Umklammerungen (meist vom Klammernden) ausgestoßener Ruf, der aus einem Triller besteht, dem häufig unregelmäßige Klicks vorausgehen.

Der Schalldruckpegel von Trillern erreicht etwa 120 dB, der der Klicks etwa 90 dB; die entsprechenden Werte für Luftschall betragen 62 dB und 41 dB. Versuche mit reflexionsmindernden Auskleidungen der Aquarien lassen vermuten, daß auch die in den normalen Aquarien gemessenen Werte etwa den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen.

Die größte Rufaktivität ist vor allem um Mitternacht und in den frühen Morgenstunden zu registrieren; sie wird durch die Anwesenheit paarungsbereiter Weibchen deutlich gesteigert. In einer Gruppe ruft normalerweise nur das dominante Männchen; jedoch beginnen andere Männchen den Paarungsruf zu stören, wenn ein Weibchen der Gruppe paarungsbereit wird.

Schriften

- BÜNTE, G., H. HEUWINKEL & H. GREVEN (1989): Hydroakustische Untersuchungen an der Wabenkröte *Pipa carvalhoi* Mir. Rib. (Anura, Pipidae). — Verh. Dtsch. Ges. Zool., Stuttgart, **82**: 316-317.
- BRZOSKA, J. (1982): Vocal response of male European water frogs (*Rana esculenta*) to mating and territorial calls. — Behav. Proc., Amsterdam, **7**: 37-47.
- DUELLMAN, E. & L. TRUEB (1986): Biology of amphibians. — New York, (McGraw-Hill), 670 S.
- GERHARDT, H. C. (1975): Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalisations of some North American frogs and toads. — J. comp. Physiol., Berlin, **102**: 1-12.
- GRÖNBERG, G. (1894): Zur Anatomie der *Pipa americana*. — Zool. Jb. Anat., Jena, **7**: 629-646.
- LITTLEJOHN, M. J. (1977): Long range acoustic communication in anurans; an integrated and evolutionary approach. — In: D. H. TAYLOR & S. I. GUTTMAN (Hrsg.): The reproductive biology of amphibians: 263-294, New York (Plenum Press).
- LOFTUS-HILLS, J. J. & B. M. JOHNSTONE (1970): Auditory function, communication, and brain evoked response in anuran amphibians. — J. acoust. Soc. Am., New York, **47**: 1131-1138.
- MYERS, S. G. & A. CARVALHO (1945): Notes on some new or little-known Brazilian amphibians, with an examination of the history of the Plata salamander, *Ensatina platensis*. — Bolm Mus. nac. Zool., Rio de Janeiro, **35**: 1-39.

- NARINS, P. M. & R. R. CAPRANICA (1976): Sexual difference in the auditory system of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. — Science, Washington, **192**: 378-380.
- (1978): Communicative significance of the two-note call of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. — J. comp. Physiol., Berlin, **127**: 1-9.
- ÖSTERDAHL, L. & R. OLSSON (1963): The sexual behaviour of *Hymenochirus boettgeri*. — Oikos, Copenhagen, **14**: 35-43.
- PASSMORE, N. I. (1981): Sound levels of mating calls of some African frogs. — Herpetologica, Chicago, **37**: 166-171.
- PICKER, M. D. (1980): *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae) mating systems, a preliminary synthesis with some data on the female phonoreponse. — S. Afr. J. Zool., Marshalltown, **15**: 150-158.
- (1983): Hormonal induction of the aquatic phonotactic response of *Xenopus*. — Behaviour, Leiden, **84**: 73-90.
- RABB, G. B. & M. S. RABB (1963 a): Additional observations on breeding behavior of the Surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia, New York, **1963**: 636-642.
- (1963 b): On the behavior and breeding biology of the African pipid frog *Hymenochirus boettgeri*. — Z. Tierpsychol., Hamburg, **20**: 215-241.
- RABB, G. B. & S. SNEDIGAR (1960): Observations on breeding and development of the Surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia, New York, **1960**: 40-44.
- RIDEWOOD, W. G. (1898): On the structure and development of the hyobranchial skeleton and larynx in *Xenopus* and *Pipa*. — J. Linn. Soc. Zool., London, **26**: 53-128.
- ROGERS, P. H. & M. COX (1988): Underwater sound as a biological stimulus. — In: J. ATEMA, R. R. FAY, A. N. POPPER & W. N. TAVOLGA (eds.): Sensory biology of aquatic animals: 131-149, New York (Springer).
- SCHNEIDER, H. (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the European tree frog *Hyla arborea* (L.). — In: D. H. TAYLOR & S. I. GUTTMAN (eds.): The reproductive biology of amphibians: 295-335, New York (Plenum Press).
- SCHUBART, O. (1938): Pernambuco, Ökologische Skizze eines der brasilianischen Nordost-Staaten. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, Berlin **1**: 31-68.
- TAVOLGA, W. N. (1964): Marine bio-acoustics. — New York (Pergamon Press), 413 S.
- VEIT, I. (1978): Technische Akustik. — Würzburg (Vogel), 172 S.
- (1979): Flüssigkeitsschall. — Würzburg (Vogel), 100 S.
- VIGNY, C. (1979): The mating calls of 12 species and subspecies of the genus *Xenopus* (Amphibia: Anura). — J. Zool., London, **182**: 103-122.
- WELLS, K. D. (1977): The courtship of frogs. — In: D. H. TAYLOR & S. I. GUTTMAN (eds.): The reproductive biology of amphibians: 233-262, New York (Plenum Press).
- WELLS, K. D. & J. J. SCHWARTZ (1982): The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. — Herpetologica, Chicago, **38**: 449-455.
- WEYGOLDT, P. (1976 a): Beobachtungen zur Biologie und Ethologie von *Pipa* (*Hemipipa*) *carvalhoi* (MIR.-RIB., Anura, Pipidae). — Z. Tierpsychol., Hamburg, **40**: 80-99.
- (1976 b): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie der Wabenkröte. — Z. Köln. Zool. Garten, **19**: 77-84.
- YAGER, D. (1982): A novel mechanism for underwater sound production in *Xenopus borealis*. — Amer. Zool., Lawrence, **22**: 887.

Eingangdatum: 23. August 1990

Verfasser: GÜNTER H. BÜNTEN, Prof. Dr. HARTMUT GREVEN, Institut für Zoologie (Morphologie und Zellbiologie) der Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1, D (W)-4000 Düsseldorf 1 (Sonderdruckanforderung); Dr. HUBERT HEUWINKEL, Naturkundliches Heimatmuseum Benrath, Schloß Benrath, Benrather Schloßallee 102, D (W)-4000 Düsseldorf 13.