

Saisonale und wasserstandsabhängige Rufplatzverteilung von Froschlurchen der südlichen Beni-Savannen, Bolivien

STEFFEN REICHLÉ & JÖRN KÖHLER

Abstract

Seasonal and water-level dependent calling sites of anuran amphibians of the southern Beni savannas, Bolivia.

An anuran community in the southern moist savannas of Departamento Beni, Bolivia, has been studied from October 1994 to March 1995. We herein report on the calling sites of 21 frog species observed in open habitats close to the biological station of the Beni-Reserve. Measured parameters were: height of calling site above the ground, density of vegetation at calling site, height of the vegetation used, vegetation type, structures at calling site (leaves, stems, etc.), and depth of water below the calling site. The results show that most of the species are restricted to special structures, and only few species used a wide spectrum of different sites for calling. Five and four species could be found calling only at the beginning and at the end of the rainy season, respectively. *Pseudopaludicola boliviana* called only during heavy rain. The change in composition of calling anuran species during the rainy season can be explained by the change of water-level and vegetation, and by the associated changes in the availability of egg laying sites.

Key words: Amphibia: Anura: calling sites; ecology; moist savannas; Beni; Bolivia.

Zusammenfassung

Von Oktober 1994 bis März 1995 wurde eine Anurengemeinschaft in den südlichen Feuchtsavannen des Departamento Beni, Bolivien, untersucht. Wir berichten hier speziell über die Rufplätze von 21 Froscharten, die in offenen Habitaten nahe der biologischen Station des Beni-Reservats beobachtet wurden. Gemessene Parameter der Rufplätze waren: Höhe der Rufposition über dem Boden, Vegetationsdichte am Rufplatz, Gesamthöhe der Vegetation, Art der Vegetation, Struktur am Rufplatz (Blatt, Stengel, etc.) und Wassertiefe unterhalb des Rufplatzes. Die Ergebnisse zeigen, daß viele Arten in ihrer Rufplatzwahl stark eingeschränkt waren, während andere ein größeres Spektrum an verschiedenen Rufplätzen nutzten. Fünf Arten waren nur zu Beginn der Regenperiode rufend zu finden, vier Arten nur an deren Ende. *Pseudopaludicola boliviana* rief ausschließlich während starker Regenfälle. Die unterschiedliche Zusammensetzung rufaktiver Froscharten im Verlauf der Regenzeit lassen sich mit verändertem Wasserstand und dem damit verbundenen Wandel der Vegetationsstrukturen erklären. Diese Charakteränderung des Gewässers resultierte in einer veränderten Verfügbarkeit von Laichplätzen.

Schlagwörter: Amphibia: Anura: Rufplätze; Ökologie; Feuchtsavannen; Beni; Bolivien.

1 Einleitung

Die Rolle von Paarungsrufen bei Froschlurchen als präzygotischer Isolationsmechanismus ist schon seit längerer Zeit bekannt, und Paarungsrufe sind dadurch mittlerweile zu einem wichtigen taxonomischen Merkmal geworden. So wurden in letzter Zeit immer häufiger bioakustische Arbeiten, auch über südamerikanische

Anuren, publiziert. Diese Arbeiten charakterisieren meist die spektralen und zeitlichen Parameter der Rufe, aber nur selten werden Angaben zu den Rufplätzen der Arten gemacht. Ist dies der Fall, so sind die Daten oftmals von sehr allgemeiner Natur (z.B. DE LA RIVA et al. 1994, 1995, MÁRQUEZ et al. 1993, 1995). Es ist anzunehmen, daß durch die genaue Analyse der Rufplätze wesentliche Erkenntnisse zu Fortpflanzungsbiologie und ökologischer Einnischung der Arten erhalten werden können. Außerdem ist bei der Frage nach begrenzten Ressourcen die Verfügbarkeit von Ruf- und Laichplätzen zu berücksichtigen (DUELLMAN 1978). In der Literatur sind nur sehr wenige Arbeiten zu finden, die sich speziell mit Rufplätzen amazonischer Froscharten auseinandersetzen. SCHLÜTER (1984, 1987) macht Angaben über räumlichen Verteilung der Arten an einem Stillgewässer in Panguana, Peru. In den Arbeiten von HÖDL (1977), HOOGMOED (1993) sowie HOOGMOED & GORZULA (1979) sind genauer aufgeschlüsselte Daten zu den Rufplätzen einiger Frösche zu finden. Allerdings zeigt nur HÖDL (1977) eine Bindung verschiedener Arten an bestimmte Vegetationsstrukturen detailliert auf.

Um das Wissen über Rufplatzwahl und Verteilung der Rufarten bei Froschlurchen zu erweitern, wurden im Rahmen eines herpetologischen Forschungsaufenthaltes des Erstautors in Bolivien (1994-1995) Untersuchungen zu den genannten Aspekten in den südlichen Feuchtsavannen des Beni-Tieflandes durchgeführt (siehe auch REICHLÉ 1997). Die hier präsentierten Studien fanden hauptsächlich im Umfeld der Estación Biológica del Beni statt und beschränken sich auf Anurenarten der offenen Vegetationsbereiche dieses Schutzgebietes.

2 Untersuchungsgebiet

Die Estación Biológica del Beni (EBB) liegt im Departamento Beni, in den Provinzen Ballivan und Yacuma. Sie wurde 1982 gegründet und umfaßt 135.000 Hektar. 1986 wurde die EBB von der UNESCO zum Biosphärenreservat erklärt. Ihre Verwaltung obliegt der Academia de Ciencias de Bolivia in La Paz. Das eigentliche Operationszentrum des Gebietes ist „El Porvenir“, eine ehemalige Estancia (Rinderfarm), die heute Verwaltungsgebäude und Unterkunft für Wissenschaftler und Touristen ist. „El Porvenir“ (66°18'30" W, 14°38'00" S) befindet sich am südwestlichen Rand des Amazonasbeckens, etwa 50 km östlich der Stadt San Borja auf einer Höhe von 190 m ü. NN.

Die Fläche der EBB umschließt einen Übergangsbereich von Savanne und Regenwald. Etwa 80% des Gebietes sind von Wald bedeckt, welcher fünf verschiedenen Typen zugeordnet werden kann: immergrüner tropischer Hochregenwald, Galeriewald der Flüsse Maniqui, Curiraba und Aguas Negras, Überschwemmungsregenwald, Sumpfrengenwald und Waldinseln. Letztere befinden sich innerhalb der etwa 20% der Fläche bedeckenden offenen Savanne (EBB 1987-1995, unpubl.). Diese Savanne besteht in den leicht erhöhten Bereichen aus typischer Grasvegetation, die von Waldinseln durchsetzt ist. Diese südlichen Savannenbereiche haben enge biogeographische Beziehungen zum Pantanal (HANAGARTH & BECK 1996). In den Geländenerungen finden sich feuchte Senken („bajios“), in denen sogenannte Curichis verlaufen. Sie stellen ehemalige Flußläufe dar und fungieren heute als natürliche Entwässerungsrinnen der Savanne. In diesen Curichis finden sich verschiedene Arten von Sauergräsern (z.B. *Eleocharis acutangula*, *E. intersticta*, *E. elegans*, *Skleria* sp.) und Süßgräsern (z.B. *Hymenachne amplexicaulis*). Auffällig in diesen Rinnen sind große Bestände von *Cyperus giganteus* (Cyperaceae) und

Thalia geniculata (Marantaceae). Am Rande finden sich Wechselwasserzeiger wie *Diodia kuntzei* (Acanthaceae), *Polygonum punctatum* und *P. hydropiperoides* (Polygonaceae). Mit fortschreitender Regenzeit bildet sich eine Schwimmpflanzendecke aus *Pontederia suborata* (Pontederiaceae).

Das Klima der Feuchtsavannen des benianischen Tieflandes weist eine Trockenzeit (Juli, August), eine Regenzeit (Oktober-April) und zwei Übergangsperioden (Mai, Juni sowie September) auf. Die Jahresdurchschnittstemperaturen liegen zwischen 25,4-26,8 °C (BECK 1983). In der Trockenzeit kann die Temperatur durch Surazos (kalte Südwinde) bis auf 6 °C fallen (HANAGARTH 1993). Beachtenswert sind die extremen jährlichen Niederschlagsschwankungen. So wurden in der EBB innerhalb von sieben Jahren Extremwerte von weniger als 1300 mm und über 3000 mm pro Jahr gemessen (EBB 1987-1995, unveröff.).

Der Wasserstand im untersuchten Curichi war nicht unmittelbar von der absoluten Niederschlagsmenge abhängig, sondern von den Wassermengen, die aus der Savanne abfließen. Dieser Abfluß war um so größer, je mehr Regen innerhalb kurzer Zeit fiel. Der Wasserstand war somit indirekt von der Häufigkeit starker Regenfälle abhängig. Im Verlauf der Regenzeit wurden weite Teile der Savanne überschwemmt (Abb. 1). Diese Überschwemmungen setzen in der Regel Ende Dezember, etwa drei Monate nach dem Beginn der Hauptniederschläge, ein und erreichen ihren Höhepunkt zwischen Januar und März. Die Dauer der Überschwemmung ist von geringfügigen Höhenunterschieden des Bodenreliefs abhängig und kann bis Juni andauern. Innerhalb des Untersuchungszeitraums fiel der Curichi mehrfach trocken (Abb. 2). Bedingt durch diese periodischen Schwankungen des Wasserstands unterliegen Größe der freien Wasserfläche, Fließgeschwindigkeit und Dichte des Pflanzenbewuchses im Curichi einer starken Dynamik.

3 Methoden

Die Lufttemperatur wurde mit Min-Max-Thermometern an zwei festgelegten Stellen stets kurz nach Sonnenuntergang gemessen. Niederschlagsmengen wurden mittels elektronischem Regenmesser festgestellt. An physikalisch-chemischen Parametern des Wassers wurden Wasserstand, Temperatur, Leitfähigkeit, pH-Wert, Sauerstoffgehalt sowie diverse Ionen (NH₄, NO₂, Zn, Al, Fe) und Härtegrad bestimmt. Der Wasserstand wurde täglich gemessen, die chemischen Parameter nur an vier Tagen im Untersuchungszeitraum. Da der Sauerstoffgehalt in verschiedenen Bereichen des Gewässers stark schwankte, wurde zweimal (13.1.95, 14.2.95) an 24 unterschiedlichen Stellen des Curichi innerhalb einer Stunde der Sauerstoffgehalt ermittelt. Zweimal (28.2.95, 1.3.95) wurde eine 24-Stunden-Messung des Sauerstoffgehaltes durchgeführt.

Die Kartierung der Rufplätze erfolgte nach folgender Methode: Beim Durchwaten des Gewässers wurden Daten dadurch erhalten, daß einige Frösche lediglich verhört wurden, um die Vegetationsstrukturen aus denen sie riefen zu protokollieren. Bei einzeln beobachteten, rufenden Männchen wurden folgende Parameter gemessen: Höhe über dem Boden, in der das rufende Tier saß (Rufhöhe), Dichte der Vegetation, Höhe der Vegetation, Art der Vegetation, Beschaffenheit des Rufplatzes (z.B. Blätter oder Stengel einer Pflanze), Wassertiefe unterhalb des Rufplatzes.

Im Untersuchungszeitraum (26.10.1994-3.3.1995) wurde das Gewässer an 92 Tagen begangen.



Abb. 1. Curichi mit hohem Wasserstand, Mitte Februar 1995.
Curichi with high water-level in mid-February 1995.



Abb. 2. Trocken gefallener Curichi, Mitte Dezember 1994.
Dry Curichi, mid-December 1994.

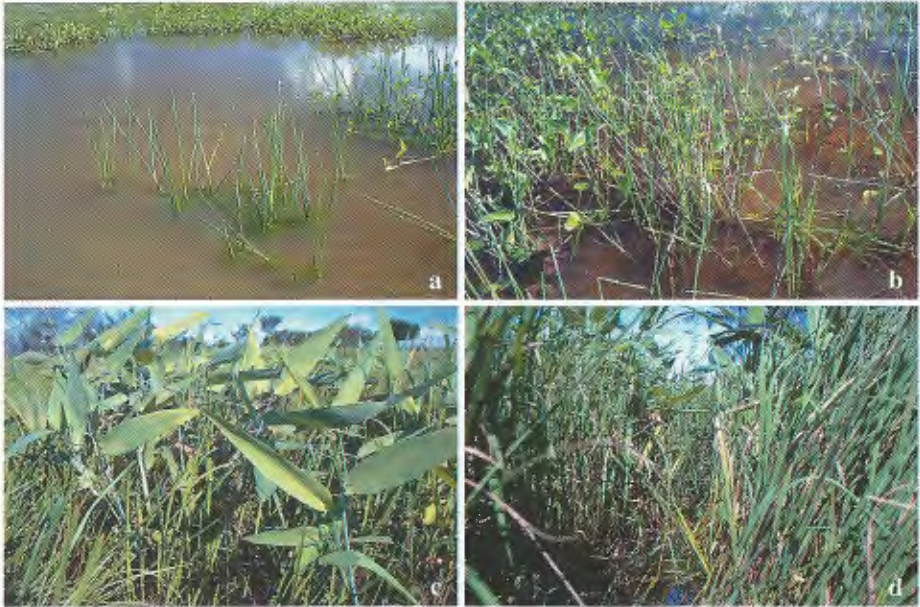


Abb. 3. Verschiedene Dichtegrade der Vegetation im Curichi: **a)** Freie Wasserfläche (Dichte 0) und Sauergräser der Dichte 1; **b)** Sauergräser (*Eleocharis* sp.) der Dichte 2; **c)** Mischvegetation aus verschiedenen Gräsern und *Thalia geniculata*, Dichte 3; **d)** Vegetation der Dichte 4.

Different densities of vegetation within the Curichi: **a)** free water surface (density 0) and vegetation of low density (density 1); **b)** plants of *Eleocharis* sp. (density 2); **c)** mixed vegetation with different types of grasses and *Thalia geniculata* (density 3); **d)** vegetation of highest density (density 4).

Um die Vegetationsdichte des Rufplatzes -objektiv zu bestimmen, wurden folgende Dichtegrade eingeführt:

Dichte 0: freie Wasserflächen oder unbewachsener Boden am Rande des Curichi (Abb. 3a).

Dichte 1: einzelne Pflanzen; nach zügigem Durchwaten dieser Flächen sind keine Spuren sichtbar (Abb. 3a).

Dichte 2: mehrere Pflanzen; nach zügigem Durchwaten dieser Flächen ist ein leichter Pfad zu erkennen, bei vorsichtigem Begehen kann dieser jedoch vermieden werden (Abb. 3b).

Dichte 3: stark bewachsene Fläche; auch nach vorsichtigem Durchwaten ist ein leichter Pfad zu sehen (Abb. 3c).

Dichte 4: sehr dicht bewachsene Fläche; nach vorsichtigem Durchwaten ist ein sehr deutlicher Pfad zu erkennen (Abb. 3d). Dieser Dichtegrad wird im Curichi nur von Süßgräser- und *Cyperus giganteus*-Beständen erreicht.

Bei entsprechenden Verhältnissen wurden auch Zwischenwerte vergeben.

Art/ species	n	Rufplatz- höhe/ height of calling site	Vegetations- höhe/ height of vegetation	Art der Struktur/ type of structure	Vegetations- dichte/ density of vegetation	Wasser- tiefe/ depth of water	Ruf- aktivität/ calling activity
<i>Bufo</i>							
<i>granulosus mini</i>	>50	0/B	–	R, W	0	–	Nov
<i>Lysapsus limellus</i>	63	2	–	<u>P</u> , S	<u>0</u> , 1	28 (16-59)	permanent
<i>Pseudis paradoxa</i>	6	4	57	S, C	2, 3	28 (20-42)	Nov-Jan
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	3	0/B	20	R	3	–	Nov
<i>Leptodactylus fuscus</i>	>50	0/B	–	R	0	–	Dez
<i>Leptodactylus petersii</i>	>50	0/B	–	R	4	0-2	Jan-Feb
<i>Leptodactylus leptodactyloides</i>	>25	0/B	30-160	R	4	0-4	Nov
<i>Physalaemus sp.</i>	4	0/B	28	S	2, 3, 4	0-2	permanent
<i>Pseudopaludicola boliviana</i>	>50	0/B	25-70	R	2, 3, 4	0-2	permanent
<i>Hyla leali</i>	>25	100-150	Baum/ tree	Baum/ tree	2, 3	?	permanent
<i>Hyla leucophyllata</i>	53	59,6	126	<u>C</u> , <u>E</u> , T, S	2, <u>3</u> , <u>4</u>	31	permanent
<i>Hyla nana</i> (in Dichte/ density 3 + 4)	57	52,0	80	<u>S</u> , <u>A</u> , T, E	3, 4	28	permanent
<i>Hyla nana</i> (in Dichte/ density 1 + 2)	47	13,8	44	S, A, Ei	1, 2	28	permanent
<i>Hyla punctata</i>	5	11,2	75	S	3, 4	19	Nov-Jan
<i>Hyla raniceps</i>	41	95,0	153	<u>T</u> , <u>S</u> , Pa	2, 3, 4	28	permanent
<i>Hyla riveroi</i>	18	104,2	151	<u>C</u> , T	3, <u>4</u>	28	Jan-Feb
<i>Hyla tritaeniata</i>	7	46,3	64	S, A	1, 2	8	Jan-Feb
<i>Phrynohyas venulosa</i>	5	0/W	–	W	0	25	Nov
<i>Scinax cf. parkeri</i> (in Dichte/ density 3 + 4)	79	32,2	72	<u>S</u> , <u>A</u> , <u>T</u> , E, C	3, 4	38	permanent
<i>Scinax cf. parkeri</i> (in Dichte/ density 1 + 2)	50	11,4	51	S, A, Ei	1, 2	39	permanent
<i>Scinax ruber</i>	14	38,2	104	<u>S</u> , <u>C</u> , T	2, 3, <u>4</u>	49	Nov-Jan
<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>	97	16,7	49	<u>P</u> , Ei, T	<u>0</u> - 3	27	Jan-Feb
<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	2	–	W	0, 1	49	22.12.94

Tab. 1. Rufplatzparameter der beobachteten Froscharten. Alle Höhenangaben als Durchschnitt in cm, Extremwerte in Klammern. Unterstreichungen kennzeichnen häufiger genutzte Dichten und Strukturen. [n: Anzahl der vermessenen Tiere, A: Sauergräser, B: Boden, C: *Cyperus giganteus*, E: *Echinodorus grandiflorus*, Ei: *Eichhornia* spp., P: *Pontederia suborata*, Pa: Palmen, R: Gewässerrand, S: Süßgräser, T: *Thalia geniculata*, W: Wasser]

Calling site parameters of the observed anuran species. All heights are averages in cm, extremes in parentheses. Underlined parameters mark more frequently used densities and structures. [n: number of specimens measured, A: ieed grasses, B: ground, C: *Cyperus giganteus*, E: *Echinodorus grandiflorus*, Ei: *Eichhornia* spp., P: *Pontederia suborata*, Pa: palms, R: edge of water-body, S: grasses, T: *Thalia geniculata*, W: water]

4 Ergebnisse

Eine Übersicht der im Curichi beobachteten Froscharten und ihrer Rufplätze findet sich in Tabelle 1. Insgesamt wurden 21 Arten nachgewiesen, von denen acht (*Bufo granulosus mini*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. fuscus*, *L. leptodactyloides*, *Phrynohyas venulosa*, *Scinax ruber*¹, *Elachistocleis bicolor*², *Pseudis paradoxa*) nur zu Beginn der Regenzeit rufend gefunden wurden. Allerdings wurden bis auf *P. paradoxa* alle diese Arten auch gegen Ende der Regenzeit nach starken Regenfällen an temporären Gewässern nachgewiesen. Rufende Männchen von *Sphaenorhynchus lacteus* wurden dagegen ausschließlich am Ende der Regenzeit nach Ausbildung einer Schwimmpflanzendecke beobachtet. Nahezu die Hälfte der Arten war über den gesamten Untersuchungszeitraum rufaktiv. Im Verlauf der Regenzeit, mit prinzipiell zunehmendem Wasserstand, änderte sich die Zönose der am Gewässer rufenden Froschlurche. In den Abbildungen 4 und 5 ist die räumliche Verteilung der spezifischen Rufplätze bei niedrigem beziehungsweise hohem Wasserstand dargestellt. Anhand dieser Abbildungen, sowie der Daten in Tabelle 1, ist zu sehen, daß einige Arten nur ganz spezielle Rufplätze nutzten, während andere in ihrer Rufplatzwahl offenbar weniger von den hier betrachteten Parametern beeinflusst waren.

Die über den gesamten Untersuchungszeitraum aktive Art *Lysapsus limellus* rief stets nahe der Wasseroberfläche, sowohl in der Nacht als auch am Tag (bei über 35 °C Lufttemperatur). Rufe von *Pseudis paradoxa* waren ebenfalls am Tag und in der Nacht zu hören, wobei die Hauptaktivitätszeit in der Abenddämmerung lag. Mit steigendem Wasserstand im Curichi wurde eine Abwanderung von *Leptodactylus fuscus* zu rein temporären Gewässern beobachtet. *L. chaquensis* laichte in Gruppen von mehr als zehn Tieren, so daß sich sehr große gemeinschaftliche Schaumnester bildeten, die die Gelege mehrerer Elternpaare enthielten. Die Arten *L. petersii* und *L. leptodactyloides* riefen stets aus Verstecken am Boden und waren durch die starken Schallreflexionen schwer zu orten (vgl. SCHLÜTER 1984). Männchen von *Pseudopaludicola boliviana* riefen ausschließlich am Rande von frisch überfluteten Bereichen während starker Regenfälle. Rufende *Hyla leali*-Männchen waren offenbar auf eine Waldinsel im Curichi beschränkt, während die nah verwandte Art *H. nana* bis auf die horstartigen Bestände von *Cyperus giganteus* überall zu finden war (Tab. 1). Auffallend war, daß in dichter Vegetation (Dichte 3 und 4) die Männchen dieser Art wesentlich höher saßen als in lichter Vegetation (Dichte 1 und 2). Rufende Männchen von *H. leucophyllata* und *H. raniceps* waren permanent zu finden, solange der Curichi nicht trocken fiel. Die Rufplätze von *H. leucophyllata* lagen immer in der Nähe der horstartigen Bestände von *C. giganteus*, allerdings nur dann, wenn in oder an diesen Beständen einzelne Pflanzen von *Echinodorus grandiflorus* standen. Wir vermuten, daß *H. leucophyllata* aufgrund seines Laichmodus (siehe CRUMP 1974) immer in Nähe von relativ großblättrigen Pflanzen ruft. Dichtere Vegetationsbereiche in näherer Umgebung

¹ Wir übernehmen hier und bei folgenden *Scinax*-Arten die Nomenklatur von KÖHLER & BÖHME (1996).

² Bezüglich der Zuordnung der Artnamen *bicolor* und *ovalis* zu den innerhalb der Gattung *Elachistocleis* bekannten Morphen besteht in der Literatur einige Konfusion (siehe FROST 1985). Wir bezeichnen hier die Art mit einheitlich gelb gefärbter Bauchseite als *E. bicolor* und folgen damit DE LA RIVA et al. (1996).



Nur zu Beginn der Regenzeit:

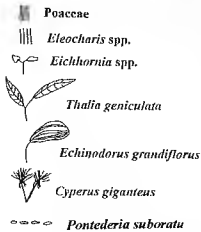
- A *Bufo granulatus mini*
- B *Leptodactylus chaquensis*
- C *Leptodactylus fuscus*
- D *Leptodactylus leptodactyloides*
- E *Phrynokyas venulosa*
- F *Scinax ruber*
- G *Elachistocleis bicolor*
- H *Pseudis paradoxa*

Permanent:

- I *Physalaemus sp.*
- J *Hyla nana*
- K *Scinax cf. parkeri*
- L *Hyla nana* + *Scinax cf. parkeri*
- M *Hyla leali*
- N *Hyla leucophyllata*
- O *Hyla punctata*
- P *Hyla raniceps*
- Q *Lysapsus limellus*

Nur während starker Regenfälle:

- R *Pseudopaludicola boliviana*



Permanent:

- I *Physalaemus sp.*
- J *Hyla nana*
- K *Scinax cf. parkeri*
- L *Hyla nana* + *Scinax cf. parkeri*
- M *Hyla leali*
- N *Hyla leucophyllata*
- O *Hyla punctata*
- P *Hyla raniceps*
- Q *Lysapsus limellus*

Nur zu Ende der Regenzeit:

- S *Leptodactylus petersii*
- T *Hyla riveroi*
- U *Hyla tritaeniata*
- V *Sphaenorhynchus lacteus*

Nur während starker Regenfälle:

- R *Pseudopaludicola boliviana*

wurden als Ruheplätze am Tag genutzt. *H. raniceps* rief aus mehreren Strukturen, bevorzugte jedoch höhere Rufplätze. Sehr oft waren Männchen auf Palmen am Rande des Curichi und in horstartigen Beständen von *T. geniculata*, jedoch vereinzelt auch am Boden zu hören. Rufende *H. riveroi* wurden erstmals am 1.1.95 beobachtet. *H. tritaeniata* war nur an einer Stelle im Curichi zu finden. Diese Stelle war mit einem Gemisch aus Süß- und Sauergräsern der Dichten 2 und 3 bewachsen. Von *Scinax* cf. *parkeri* wurden sämtliche Bereiche, mit Ausnahme der Schwimmpflanzendecke, als Rufplatz genutzt. Nur an einem einzigen Tag (22.12.94) waren rufende *Elachistocleis bicolor* nachzuweisen. Die Männchen riefen von in Wasser liegender Vegetation, indem sie sich mit den Vorderbeinen auf dieser abstützten.

5 Diskussion

Allgemein ist bei den meisten der im Curichi rufenden Arten anzunehmen, daß sich Rufplatz und Laichplatz in etwa entsprechen oder sich der Laichplatz zumindest in unmittelbarer Nähe des Rufplatzes befindet. Die Paarfindung erfolgte bei allen Arten, bei denen sie beobachtet werden konnte, am Rufplatz, worauf stets ein Amplexus erfolgte. Da ein Paar in Amplexus unbeweglicher und damit angreifbarer für Prädatoren ist als ein Einzeltier, erscheint eine unmittelbare Nähe von Ruf- und Laichplatz von Vorteil. Gegenbeispiele, bei denen von Paaren größere Strecken zum Laichgewässer zurückgelegt werden, lassen sich jedoch aus gemäßigten Breiten häufig und in Einzelfällen auch in den Tropen finden (z.B. *Osteocephalus elkejungingerae*, HENLE 1992).

Ein Grund für den Wechsel der Zusammensetzung rufender Anuren (Abb. 4 & 5) könnte darin bestehen, daß mit zunehmenden Niederschlägen im Laufe der Regenzeit der Curichi nicht mehr trocken fiel und sich somit der Charakter des Gewässers von temporär zu semipermanent veränderte. Auch wuchsen freie

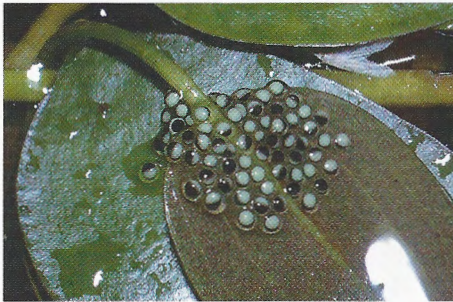


Abb. 6. Gelege von *Sphaenorhynchus lacteus* unter einem Blatt von *Pontaderia suborata*.

Egg clutch of *Sphaenorhynchus lacteus* under a leaf of *Pontaderia suborata*.

Abb. 4. Schematischer Querschnitt durch den Curichi bei niedrigem Wasserstand mit den Rufplätzen der beobachteten Froscharten.

Schematic cross-section of the Curichi at low water-level and calling sites of the anuran species observed.

Abb. 5. Schematischer Querschnitt durch den Curichi bei hohem Wasserstand mit den Rufplätzen der beobachteten Froscharten.

Schematic cross-section of the Curichi at high water-level and calling sites of the anuran species observed.

Wasserflächen im späteren Untersuchungszeitraum mit einer Schwimmpflanzen-
decke zu, so daß Arten, die auf freie Wasserflächen zum Abblähen angewiesen
sind (Oberflächenlächer wie *Phrynohyas venulosa* und *Elachistocleis bicolor*)
keine Möglichkeiten mehr gehabt hätten, überhaupt noch ein Gelege im Gewässer
zu plazieren. Dagegen spricht allerdings, daß gerade diese Arten nur nach extrem
starken Regenfällen rufen. Nach solchen Starkregen stieg der Wasserstand im
Curichi so stark, daß relativ niedrige Vegetationsteile komplett überflutet wurden
und sich somit wieder freie Wasserflächen bildeten. Allerdings war dann auch
immer eine leichte Strömung im Curichi zu bemerken. Trotzdem scheint der
Charakterwechsel des Curichi im Verlauf der Regenzeit ein Faktor für den
Gewässerwechsel zu sein, zumindest für einen Teil der Arten. Warum keine
rufenden *Pseudis paradoxa* in vorangeschrittener Regenzeit mehr zu finden waren,
läßt sich aufgrund der vorhandenen Daten nicht klären.

Ein gutes Beispiel für eine Art, die besondere Strukturen zum Abblähen
benötigt, ist *Sphaenorhynchus lacteus*. Diese Art konnte bereits Anfang Dezember
im Curichi nachgewiesen werden, rufende Männchen wurden jedoch erst nach der
Ausbildung einer Schwimmpflanzendecke von *Pontederia suborata* gefunden, auf
die die Art zur Fortpflanzung angewiesen ist. Das Paar im Amplexus schiebt sich
rückwärts unter ein *P. suborata*-Blatt, an dessen Unterseite die Eier angeheftet
werden. Da diese Blätter in mehreren Schichten übereinander liegen, ist das Gelege
(Abb. 6) beidseitig von Blättern bedeckt und so vor Freßfeinden geschützt.

Leptodactylus fuscus ist in der Fortpflanzungsweise auf einen Anstieg des
Wasserspiegels angewiesen (MARTINS 1988, HÖDL 1990). Da bei hohem Wasser-
stand nahezu alle flachen Uferbereiche des Curichi überflutet waren, wick *L.*
fuscus auf kleine temporäre Gewässer aus.

Einen besonderen Fall stellt *Hyla raniceps* dar, der nach CEI (1980) direkt ins
Wasser abbläht. Im Untersuchungsgebiet wurde *H. raniceps* sowohl rufend auf
Palmen bis in 5 m Höhe als auch am Boden am Rande des Curichi gefunden. HÖDL
(1977) fand diese Art nur in relativ hohen Rufpositionen auf *Paspalum*-Gräsern.
MARTEN et al. (1977) zeigten für Vögel, daß Laute mit Frequenzen unterhalb von
2 kHz mit zunehmender Entfernung stärker abgeschwächt werden als höhere
Frequenzen, wenn sich die Schallquelle unterhalb von einem Meter über dem
Boden befindet. Zwar bezieht sich die Arbeit von MARTEN et al. (1977) auf
Waldgebiete, doch zeigen auch MARTEN & MARLER (1977), daß die Höhe der
Schallquelle und die Laufrequenz die Schallausbreitung wesentlich stärker beein-
flussen als Habitatstrukturen (z.B. Vegetation). Die hohen Rufplätze von *H.*
raniceps könnten also eine Folge der relativ niedrigen Hauptfrequenz (0,8 kHz) des
Rufes sein. Allerdings wurden im Untersuchungsgebiet auch Arten gefunden,
deren Hauptfrequenz deutlich unter der von MARTEN et al. (1977) angegebenen 2
kHz Grenze lag und die dennoch durchschnittlich weit unterhalb von 1 m Höhe
riefen (*Leptodactylus chaquensis* [beide Lauttypen < 1 kHz, Boden], *L. petersii* [1.
Lauttyp 0,8 und 1,6 kHz, Boden], *Physalaemus* sp. [1,66 kHz, Boden], *Hyla*
punctata [1,32 kHz, 11,2 cm], *Scinax ruber* [1,3 kHz, 38,2 cm]). Zwar sind kleine
Arten in offenen Habitaten Amazoniens wesentlich häufiger als in Waldgebieten
(ZIMMERMAN 1983) und die Frequenz ist in erster Linie von der Körpergröße des
Rufers abhängig, doch lassen sich die von MARTEN & MARLER (1977) gezeigten
Beziehungen nicht unmittelbar für die beobachteten Frösche im Curichi bestäti-
gen. Zudem kann ein Frosch, der aus dichter Vegetation vom Boden eines
grundsätzlich offenen Habitates ruft, äquivalenten Bedingungen ausgesetzt sein,
wie einer, der von erhöhter Position in dichtem Wald ruft. Dem Rufen einiger

Arten aus sehr dichten Strukturen in Bodennähe (z.B. *Hyla punctata*) kann eventuell eine Feindvermeidungsfunktion zugesprochen werden (durch Schallreflexionen bedingte schlechte Ortbarkeit).

Da die beiden Arten *Hyla nana* und *H. riveroi* sehr ähnlich rufen (siehe MÁRQUEZ et al. 1993), können die beobachteten Unterschiede in der Wahl des Rufplatzes (Tab. 1) als wichtiger Einnischungsfaktor gedeutet werden. *H. nana* war mit Ausnahme der horstartigen Bestände von *Cyperus giganteus* in allen Bereichen innerhalb des Curichi zu finden, während *H. riveroi* fast ausschließlich auf diese *Cyperus*-Bestände beschränkt war.

Unsere Daten im Vergleich mit denen, die HÖDL (1977) für gemeinsam vorkommende Arten angibt, stimmen in Bezug auf die Rufhöhen im Wesentlichen überein. Auch die Rufpositionen der gemeinsamen Arten von EBB und El Manteco (HOOGMOED & GORZULA 1979) stimmen überein. Allerdings sind die Angaben letzterer Autoren eher von allgemeiner Natur, so daß hier ein Vergleich nur bedingt zulässig ist.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Rufplätze der meisten Arten auf wenige oder sogar einzelne Strukturen beschränkt sind. Von einigen Arten wird ein breiteres Spektrum an Rufplätzen genutzt. In allen Fällen scheint die Wahl des Rufplatzes von mehreren Faktoren abhängig zu sein. Besonders wichtig sind aber offenbar die Veränderungen des Wasserstandes und die damit zusammenhängenden Vegetationsveränderungen im Curichi. Es kann vermutet werden, daß ein vorübergehendes Verschwinden notwendiger Abtaichplätze bei vielen Arten zum Wechsel beziehungsweise zur Aufgabe des Rufplatzes führt.

Danksagung

Wir danken W. BÖHME (Bonn), K.-H. JUNGFER (Fichtenberg), H. RAHMANN (Stuttgart) und A. SCHLÜTER (Stuttgart) für ihre vielseitige Unterstützung. F. GLAW, T. GONSER und H. SCHNEIDER (alle Bonn), sowie K. HENLE (Leipzig) sei für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt. W.R. HEYER (Washington) bestimmte Arten aus der *Leptodactylus podicipinus-wagneri*-Gruppe. G. PETERS (Bonn) war bei der Rufanalyse behilflich. Der Direktorin der EBB, Frau C. MIRANDA (La Paz) danken wir für die Unterstützung der Arbeiten in Bolivien, und der wissenschaftlichen Direktorin der EBB vor Ort, Frau S. STAB, für die Bestimmung der Pflanzen im Curichi. Der Colección Boliviana de Fauna (CBF) in La Paz danken wir für Kooperation sowie die erforderlichen Sammel- und Ausfuhrgenehmigungen. Herr J.C.M. QUIROGA (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente, La Paz) erteilte dem Erstautor unbürokratisch die Arbeitsgenehmigung.

Schriften

- BECK, S. (1983): Vegetationsökologische Grundlagen der Viehwirtschaft in den Überschwemmungs-Savannen des Río Yucuma (Departamento Beni, Bolivien). – Diss. Botanicæ, Vaduz, **80**: 1-185.
- CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. – Monogr. Monit. Zool. Ital., Firenze, **2**: 1-609.
- CRUMP, M.L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. – Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ., Lawrence, **61**: 1-68.
- DE LA RIVA, I., R. MÁRQUEZ & J. BOSCH (1994): Advertisement calls of Bolivian species of *Scinax* (Amphibia, Anura, Hylidae). – Bijdr. Dierk., Amsterdam, **64**(2): 75-85.
- (1995): Advertisement calls of eight Bolivian hylids (Amphibia: Anura). – J. Herpetol., Athens, **29**(1): 113-118.
- (1996): Advertisement calls of four microhylid frogs from Bolivia (Amphibia, Anura). – Am. Midl. Nat., Notre Dame, USA, **136**: 418-422.

- DUELLMAN, W.E. (1978): The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. – Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ., Lawrence, **65**: 1-352.
- FROST, D.R. (1985): Amphibian Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference. – Lawrence (Allen Press), 732 S.
- HANAGARTH, W. (1993): Acerca de la geocoología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. – La Paz (Instituto de Ecología), 186 S.
- HANAGARTH, W. & S.G. BECK (1996): Biogeographie der Beni-Savannen (Bolivien). – Geogr. Rundschau, Braunschweig, **11**: 662-668.
- HENLE, K. (1992): Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleuthero-dactylus* (Leptodactylidae). – Bonn. zool. Beitr. **43**: 79-129.
- HÖDL, W. (1977): Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. – Oecologia, Berlin, **28**: 351-363.
- (1990): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. – S. 41-60 in HANKE, W.: Biology and Physiology of Amphibians. – Stuttgart, New York, (G. Fischer: Fortschritte der Zoologie **38**).
- HOOGMOED, M.S. (1993): The herpetofauna of floating meadows. – S. 199-213 in OUBOTER, P.E.: Freshwater Ecosystems of Suriname. – Dordrecht (Kluwer Acad. Publ.).
- HOOGMOED, M.S. & S.J. GORZULA (1979): Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). – Zool. Meded., Leiden, **54**(13): 183-216.
- KÖHLER, J. & W. BÖHME (1996): Anuran amphibians from the region of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in northeastern Bolivia, with a note on the gender of *Scinax* WAGLER, 1830 (Hylidae). – Revue fr. Aquariol., Nancy, **23**(3/4): 133-140.
- MÁRQUEZ, R., I. DE LA RIVA & J. BOSCH (1993): Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). – Biotropica, Washington, **25**(4): 426-443.
- (1995): Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura). – J. Zool., London, **237**: 313-336.
- MARTEN, K. & P. MARLER (1977): Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. – Behav. Ecol. Sociobiol., Berlin, **2**: 271-290.
- MARTEN, K., D. QUINE & P. MARLER (1977): Sound transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. – Behav. Ecol. Sociobiol., Berlin, **2**: 291-301.
- MARTINS, M. (1988): Biología reproductiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). – Rev. Brasil. Biol., Rio de Janeiro, **48**: 969-977.
- REICHLE, S. (1997): Frösche des Savannengebietes der Estación Biológica del Beni (EBB), Bolivien. Teil I. – Herpetofauna, Weinstadt, **19**(106): 5-11.
- SCHLÜTER, A. (1984): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. – Unpubl. Diss., Univ. Hamburg, 300 S.
- (1987): Die Froschlurche an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru. II. Ökologische Betrachtungen. – Herpetofauna, Weinstadt, **9**(50): 17-24.
- ZIMMERMAN, B.L. (1983): A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the Central Amazon. – Herpetologica, Chicago, **39**(3): 235-246.

Eingangsdatum: 17. April 1996

Verfasser: STEFFEN REICHLE, Langwiesenstraße 26, D-70771 Leinfelden-Echterdingen; JÖRN KÖHLER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.