

Neue Daten über die *Mantidactylus*-Untergattung *Spinomantis* (Anura: Ranidae: Mantellinae) aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art

FRANK GLAW & MIGUEL VENCES

Mit 10 Abbildungen und einer Tabelle

Abstract

New data on Mantidactylus (Subgenus Spinomantis; Anura: Ranidae: Mantellinae) from Madagascar, with description of a new species.

Field surveys in the Malagasy rainforests revealed new data on the subgenus *Spinomantis*. *Mantidactylus phantasticus* sp. nov. differs from the related species *M. aglavei*, *M. fimbriatus*, and *M. massi* by the more pronounced dermal fringes, which are present on head, eyes, back, and dorsal parts of the legs. The phylogenetic relationships between these species as well as convergences of skin structure with the Neotropical *Hyla lancasteri* complex are discussed. A female and an egg clutch of *M. fimbriatus* are described for the first time. A diurnal resting posture of *Mantidactylus aglavei* on the bark of a tree is documented photographically. Records of *M. aglavei* and *M. fimbriatus* in the Marojezy-Mountains in northeastern Madagascar provide range extensions for both species several hundreds of kilometers northwards.

Key words: Anura: Ranidae: Mantellinae: *Mantidactylus*: subgenus *Spinomantis*: range extensions; females; reproduction; advertisement calls; *Mantidactylus phantasticus* sp. nov.; phylogeny; convergences; Madagascar.

Zusammenfassung

Freilanduntersuchungen in den Regenwäldern Madagaskars erbrachten neue Informationen über die *Mantidactylus*-Untergattung *Spinomantis*. *Mantidactylus phantasticus* sp. nov. unterscheidet sich durch stark ausgeprägte Hautfransen auf Kopf, Augen, Rücken und der Oberseite der Beine von den verwandten Arten *M. aglavei*, *M. fimbriatus* und *M. massi*, bei denen die Fransen auf die lateralen Bereiche des Tarsus beschränkt sind. Die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen Arten und Konvergenzen in der Hautstruktur zwischen *M. phantasticus* und dem neotropischen *Hyla lancasteri*-Komplex werden diskutiert. Von *M. fimbriatus* werden erstmalig ein Weibchen und ein Gelege beschrieben. Ein *Mantidactylus aglavei* im Tagesversteck wird photographisch dokumentiert. Erstnachweise von *M. aglavei* und *M. fimbriatus* im Marojezy-Gebirge (Nordost-Madagaskar) erweitern die Verbreitungsareale beider Arten um jeweils einige 100 Kilometer nach Norden.

Schlagwörter: Anura: Ranidae: Mantellinae: *Mantidactylus*: Untergattung *Spinomantis*: Arealerweiterungen; Weibchen; Fortpflanzung; Paarungsrufe; *Mantidactylus phantasticus* sp. nov.; Phylogenie; Konvergenzen; Madagaskar.

* Ausgabedatum: 28.2.1997

1 Einleitung

Die auf Madagaskar endemische Anurengattung *Mantidactylus* wurde von BLOMMERS-SCHLÖSSER (1979) in zehn Artengruppen eingeteilt, die sich in Aussehen, Lebensweise und Fortpflanzung zum Teil beträchtlich unterscheiden. Während neun dieser Artengruppen jeweils mehrere Spezies umfaßten, enthielt die *Mantidactylus aglavei*-Gruppe, die von DUBOIS (1992) als Untergattung *Spinomantis* benannt wurde, nur ihren Namensgeber (*M. aglavei*). Erst kürzlich gelang es uns, zwei neue Arten aus dieser Gruppe zu entdecken, die als *Mantidactylus fimbriatus* bzw. *Mantidactylus massi* beschrieben wurden (GLAW & VENCES 1994). Zudem stellten wir fest, daß *M. peraccae* ebenfalls der Untergattung *Spinomantis* zuzuordnen ist, die somit zur Zeit aus vier Arten besteht. Allerdings zeigte sich inzwischen, daß sich unter dem Namen *M. peraccae* mehrere Formen verbergen, deren Beschreibungen an anderer Stelle publiziert werden (ANDREONE et al., in Vorbereitung). In der vorliegenden Arbeit teilen wir neue Daten zu den übrigen *Spinomantis*-Arten mit und beschreiben eine neue Art aus dem Regenwald von An'Ala im zentralen Ostmadagaskar.

2 Material und Methoden

Die Freilanduntersuchungen auf Madagaskar wurden von Dezember 1994 bis April 1995 durchgeführt. Nachträgliche Beobachtungen im März 1996 wurden ebenfalls berücksichtigt. Rufe wurden mit einem Tensai Walkman (Modell RCR-3222) und einem externen Mikrophon (Vivanco EM 238) aufgenommen. Für die Rufanalyse wurde ein MEDAV Computerspektrograph (Spektrum 3.2) verwendet. Morphometrische Messungen wurden mit einer Schieblehre nach den Definitionen in GLAW & VENCES (1994) durchgeführt. Alle morphologischen und bioakustischen Messungen wurden vom Erstautor durchgeführt.

Folgende Museumsakronyme werden verwendet: ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig; TM = Transvaal Museum. Weitere im Text verwendete Abkürzungen sind in der Legende zu Tabelle 1 erklärt.

Tabelle 1. Morphometrische Messungen bei Exemplaren aus der Untergattung *Spinomantis*. Meßdaten in Millimeter. Abkürzungen: KRL = Kopf-Rumpf-Länge, FD = Femoraldrüse (Länge \times Breite), Au = horizontaler Durchmesser des Auges, Tym = horizontaler Durchmesser des Trommelfell, Au-NL = Abstand zwischen Auge und Nasenloch, NL-Sp = Abstand zwischen Nasenloch und Schnauzenspitze, TT = Tibiotarsalgelenk: 1 = erreicht Auge, 2 = erreicht einen Punkt zwischen Auge und Nasenloch, 3 = erreicht Nasenloch, 4 = erreicht Schnauzenspitze, 5 = überragt Schnauzenspitze, HT = Holotypus, PT = Paratypus, W = Weibchen, M = Männchen.

Morphometric measurements of specimens of the subgenus *Spinomantis*.

Measurements in millimetres. Abbreviations: KRL = Snout-vent-length, FD = femoral gland (length \times width), Au = horizontal diameter of eye, Tym = horizontal diameter of tympanum, Au-NL = distance between eye and nostril, NL-Sp = distance between nostril and tip of snout, TT = tibio-tarsal-articulation: 1 = reaches eye, 2 = reaches between eye and nostril, 3 = reaches nostril, 4 = reaches tip of snout, 5 = reaches beyond tip of snout, HT = holotype, PT = paratype, W = female, M = male.

Beleg-Nr.	Art	Sex	Fundort	KRL	FD	FD/KRL	Au	Tym	Au-NL	NL-Sp	TT	Tym/Au
TM 10073	<i>M. aglavei</i> (HT)	W	Analamazaotra	43	---	---	5,0	2,1	5,3	3,5	-	0,42
ZFMK 46021	<i>M. aglavei</i>	M	unsicher	47,1	9,4×3,8	0,20	4,6	1,7	5,7	3,4	2	0,37
ZFMK 52727	<i>M. aglavei</i>	M	Nosy Boraha	48,2	10,7×4,7	0,22	---	2,0	---	---	2	---
ZFMK 52728	<i>M. aglavei</i>	W	Nosy Boraha	51,2	---	---	5,9	2,0	5,6	3,6	2	0,34
ZFMK 57439	<i>M. aglavei</i>	M	Ankeniheny	45	9,3×4,0	0,21	5,3	1,9	5,0	3,6	3	0,36
ZFMK 60002	<i>M. aglavei</i>	M	An'Ala	40,5	8,1×3,3	0,20	4,6	1,7	4,2	3,7	3	0,37
ZFMK 57441	<i>M. fimbriatus</i> (HT)	M	Andasibe	38,6	8,3×3,2	0,22	4,5	1,7	3,7	3,3	3	0,38
ZFMK 57440	<i>M. fimbriatus</i> (PT)	M	Andasibe	36,6	8,0×3,4	0,22	4,5	1,9	3,7	3,2	4	0,42
ZFMK 59900	<i>M. fimbriatus</i>	M	Marojezy	33,7	6,0×2,4	0,18	4,6	1,5	3,4	2,5	3	0,33
ZFMK 59926	<i>M. fimbriatus</i>	M	Marojezy	31,3	6,2×2,6	0,20	4,5	1,5	3,2	2,5	5	0,33
ZFMK 59927	<i>M. fimbriatus</i>	W	Marojezy	33,2	---	---	4,9	1,6	3,5	2,7	5	0,33
ZFMK 59928	<i>M. fimbriatus</i>	M	Marojezy	34,3	6,3×2,7	0,18	4,8	1,6	3,7	2,6	2	0,33
ZFMK 57442	<i>M. massi</i> (HT)	M	Benavony	36,7	9,1×3,4	0,25	4,5	1,8	4,1	3,2	2	0,40
ZFMK 57443	<i>M. massi</i> (PT)	M	Benavony	33,5	9,5×3,5	0,28	3,9	1,5	4,1	2,5	2	0,38
ZFMK 60000	<i>M. phantasticus</i> (HT)	M	An'Ala	37,9	10,7×4,1	0,28	4,0	1,4	4,1	2,9	2	0,35
ZFMK 60001	<i>M. phantasticus</i> (PT)	M	An'Ala	35,5	11,3×4,0	0,32	4,3	1,5	3,9	3,0	2	0,35
ZFMK 62208	<i>M. phantasticus</i> (PT)	M	Andasibe	37,7	11,3×4,2	0,30	4,3	1,8	4,0	3,1	2	0,42
ZFMK 57452	<i>M. cf. peraccae</i>	M	Ankeniheny	37,7	10×4	0,27	4,6	2,5	2,9	3,6	2	0,54

3 Merkmale von *Mantidactylus aglavei*, *M. fimbriatus* und *M. massi*

Mit Ausnahme der Exemplare, die gegenwärtig *M. peraccae* zugeordnet werden, zeigen die übrigen drei in der Untergattung *Spinomantis* zusammengefaßten Arten lateral an Tarsus und äußerer Zehe weiche Hautfransen (*M. aglavei*, *M. fimbriatus*) oder zumindest deutliche Ansätze davon (*M. massi*). Diese drei Arten teilen sich weiterhin folgende morphologische Merkmale (s. Tab. 1): Mittelgroße Frösche (31-51 mm Kopf-Rumpf-Länge); kleines Trommelfell (Verhältnis von Trommelfelldurchmesser zu Augendurchmesser 0,33-0,42); Nasenlöcher stark hervortretend und lateral gerichtet; Abstand Auge-Nasenloch größer als Abstand Nasenloch-Schnauzenspitze; Fußlänge kürzer als Tibialänge; deutlich verbreiterte Fingerscheiben; nur rudimentäre Spannhäute zwischen den Fingern; relative Fingerlänge $1 < 2 < 4 < 3$; relative Zehenlänge $1 < 2 < 5 < 3 < 4$; laterale Metatarsalia getrennt; innerer und äußerer Metatarsaltuberkel vorhanden. Die Spannhautformel variiert zwischen $1(0,5-1)$, $2i(1-1,75)$, $2e(0,25-1)$, $3i(1-2)$, $3e(0,25-1)$, $4i(1,5-2)$, $4e(1,5-2)$, $5(1)$; Femoraldrüsen auf der Unterseite der Oberschenkel bei Männchen groß, länglich, deutlich hervorgehoben und ohne zentralen Porus, bei den Weibchen keinerlei Femoraldrüsen erkennbar. Die Kombination dieser Merkmale erlaubt eine Unterscheidung von den übrigen *Mantidactylus*-Untergattungen.

M. aglavei, *M. fimbriatus* und *M. massi* leben im Regenwald in der Umgebung von kleinen Bächen. Nach Einbruch der Dunkelheit lassen die Männchen dort in der Regenzeit ihre lauten, melodios klickenden Rufe erschallen, wobei sie meist 2-5 m über dem Bodengrund in der Vegetation sitzen und daher stellenweise nur sehr schwierig zu fangen sind.

4 *Mantidactylus phantasticus* sp. nov.

D i a g n o s e: Die neue Art teilt die oben aufgeführten morphologischen Merkmale von *M. aglavei*, *M. fimbriatus* und *M. massi* und ist damit eindeutig als Art der Untergattung *Spinomantis* charakterisiert. Sie unterscheidet sich von allen übrigen *Spinomantis*-Arten durch die starke Ausprägung der Hautfransen, die nicht auf Tarsus und äußere Zehe bzw. Unterarm und äußeren Finger beschränkt, sondern auch auf Rücken, Kopf und über den Augen vorhanden sind. Von *M. aglavei* unterscheidet sich *M. phantasticus* zusätzlich durch eine geringere Kopf-Rumpf-Länge (KRL), durch relativ größere Femoraldrüsen (Femoraldrüsenlänge: KRL 0,28-0,32 gegenüber 0,20-0,22) und durch kürzere Hinterbeine, von *M. fimbriatus* durch größere Femoraldrüsen und kürzere Hinterbeine.

H o l o t y p u s: ZFMK 60000, adultes Männchen, aus dem Regenwald bei An'Ala (zur Kolonialzeit Haltestelle „La forêt“ der Eisenbahn), etwa 9 km östlich von Andasibe (= Perinet), 840 m über NN, leg. F. GLAW 11.2.1995.

B e s c h r e i b u n g d e s H o l o t y p u s: Adultes Männchen (zum Zeitpunkt des Fangs rufaktiv). Kopf wenig breiter als Körper, Schnauze in Dorsal- und Lateralansicht rundlich, Nasenlöcher deutlich hervorstehend und lateral gerichtet. Abstand Auge-Nasenloch größer als Abstand Nasenloch-Schnauzenspitze.

Canthus rostralis konkav, mäßig markant, Lorealregion konkav. Tympanum undeutlich, klein und rundlich; distinkte Supratympanalfalte; Schallblase (so weit erkennbar) einfach subgular; Zunge oval, hinten zweizipfelig; Vomerzähne mäßig entwickelt, in zwei kleinen rundlichen Gruppen. Haut auf Rücken, Kopf, Augen, Tibia, Tarsus und Unterarm übersät mit weichen, dornenförmigen Hautzifeln; Bauchhaut fein granuliert; Kehlhaut glatt; Haut um die Kloake stark granuliert. Subartikultuberkel auf Fingern und Zehen einfach, deutlich entwickelt. Haftscheiben der Finger stark verbreitert, die der Zehen mäßig



Abb. 1. *Mantidactylus phantasticus* Bauchseite/ventral view (Holotypus/holotype).



Abb. 2. *Mantidactylus phantasticus* (Paratypus aus An'Ala/paratype from An'Ala).

verbreitert. Vergleichende Fingerlänge $1 < 2 < 4 < 3$; rudimentär entwickelte Spannhäute zwischen den Fingern; innerer Metatarsaltuberkel länglich; äußerer Metatarsaltuberkel klein und rundlich. Relative Zehenlänge $1 < 2 < 5 < 3 < 4$. Spannhautformel 1(1), 2i(1), 2e(0.25), 3i(1.25), 3e(0.75), 4i(2), 4e(2), 5(1). Laterale Metatarsalia durch Spannhaut getrennt. Tibiotarsalgelenk erreicht vorderen Augenrand; Fußlänge kürzer als Tibialänge; Femoraldrüsen auf Unterseite der Oberschenkel groß, länglich, deutlich hervorgehoben, fein granuliert und ohne zentralen Porus. Maße des Holotypus siehe Tabelle 1.

Lebendfärbung: Rücken und Oberseite der Vorder- und Hinterbeine flechtenartig unregelmäßig grün und braun marmoriert; auf dem Rücken zusätzlich eingestreute weiße Flecken, die an den Flanken in eine grün-weiße Marmorierung übergehen. Ein dunkelbrauner Barren zwischen den Augen, eine nach hinten offene Y-artige Zeichnung auf der Rückenmitte und je ein dunkler Fleck oberhalb der Vorder- und Hinterbeinansätze; Iris goldfarben, mit rotbraunen Flecken (besonders ventral und caudal); Kehle und Thorax weiß, caudad zunehmend fein grün-weiß gesprenkelt (Abb. 1). Unterseite der Hände, Füße, Finger- und Zehenspitzen, Arme und Beine grünlich; nur Femoraldrüsen stark kontrastierend ockergelb.

Färbung in Alkohol: Nach mehreren Monaten in Alkohol haben sich alle grünen Farbanteile restlos in ein helles Beige umgewandelt und die dunklen Flecken oberhalb der Beinansätze treten nun besonders deutlich hervor. Die Färbung der Femoraldrüsen hebt sich nicht mehr von der Bein-färbung ab.

Paratypen: ZFMK 60001 (Abb. 2), adultes Männchen (zum Zeitpunkt des Fangs rufaktiv), gleiche Fundort- und Sammlerdaten wie Holotypus. Färbung und Morphologie ähnlich Holotypus; die Hautzipfel auf Kopf und Rücken sind jedoch weniger stark ausgeprägt. Die Spannhautformel lautet 1(1), 2i(1), 2e(0.25), 3i(1.5), 3e(1), 4i(1.75), 4e(2), 5(1). Ein weiterer Paratypus ist ZFMK 62208, adultes Männchen (zum Zeitpunkt des Fangs rufaktiv) aus dem Regenwald bei Andasibe (= Perinet), ca. 900 m über NN, leg. F. GLAW, D. RAKOTOMALALA und F. RANAIVOJAONA 9.3.1996. Maße der Paratypen siehe Tabelle 1.

Derivatio nominis: phantasticus = phantastisch, abgeleitet von Phantasia (griech.) = Phantasie. Der Name bezieht sich auf das außergewöhnliche Erscheinungsbild dieser Art.

Verbreitung: Exemplare von *M. phantasticus* sind bisher nur von An'Ala und Andasibe bekannt.

Habitat und Lebensweise: Am 11.2.1995 riefen bei An'Ala etwa fünf *M. phantasticus*-Männchen in der Nähe eines kleinen Baches, während gleichzeitig in etwas größerem Abstand (ca. 50 m) mehrere *M. aglavei* zu hören waren. Die beiden gefangenen Typusexemplare saßen etwa zwei Meter hoch auf Blättern. Bei Andasibe waren am 1.1.1994 an einem Bach gleichzeitig mehrere *M. phantasticus* und *M. fimbriatus* rufaktiv, während am 9.3.1996 am gleichen Bach *M. phantasticus*, *M. aglavei* und *M. cf. peraccae* zu hören waren. Die meisten *M. phantasticus*-Männchen an diesem Bach riefen hoch aus den

Bäumen, das gefangene Tier saß allerdings nur etwa 3,5 m hoch. Rufaktivität war in allen drei Fällen erst nach Einbruch der Dunkelheit festzustellen.

R u f b e s c h r e i b u n g: Rufe aus An'Ala (Abb. 8d & 9d), die bei 21°C Lufttemperatur aufgenommen wurden, bestanden aus Serien von 4-5 Doppelklicks. Die beiden Laute eines Doppelklicks dauerten durchschnittlich 24,6 (21-29, n = 8) ms, die Intervalle zwischen den beiden Einzelklicks 50 (45-55, n = 4) ms. Die Gesamtdauer der Doppelklicks lag bei 99,2 (95-101, n = 4) ms, die Intervalle zwischen den Doppelklicks bei 159,3 (154-162) ms. Die Frequenz lag zwischen 1,7-3,1 kHz, die Dominantfrequenz bei 2-2,5 kHz. Rufe aus Andasibe (Abb. 8e & 9e) zeigen eine weitgehend übereinstimmende Struktur.

5 Neue Daten zu *Mantidactylus fimbriatus*

Während einer Expedition in das „Reserve Naturelle Integrale“ Marojezy im Nordosten Madagaskars konnten auf etwa 700 m über NN zahlreiche Exemplare von *M. fimbriatus* nachgewiesen werden. Diese Art war bisher nur durch die beiden Typusexemplare von Andasibe (= Perinet) aus dem zentralen Ostmadagaskar bekannt. Der Nachweis von *M. fimbriatus* (Abb. 3) im Marojezy-Gebirge erweitert das bekannte Areal dieser Art um rund 500 km nach Norden.

Am 26.2.1995 wurde nachts auf einem herunterhängenden Blatt in etwa 2,5 m Höhe ein *M. fimbriatus*-Weibchen (ZFMK 59927) entdeckt, das sich über einem schwach strömenden, sumpfigen Bereich eines Waldbaches befand. Das Tier saß auf einem frischen Gelege, das aus 12 gelblichen Eiern bestand (Abb. 4). Das Gelege ähnelte in Färbung und Größe Gelegen von *Mantidactylus argenteus* (vgl. GLAW & VENCES 1994) und war deutlich kleiner als solche von *M. aglavei*, was auf die geringe Körpergröße des Weibchens (KRL 33,2 mm) zurückgeführt werden kann. Ein Weibchen, das auf einem frischen Gelege saß, hatten GLAW & VENCES (1992) bereits bei *M. aglavei* beobachtet.

Morphometrische Daten von *M. fimbriatus* sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Demnach unterscheidet sich das Weibchen von den Männchen morphologisch nur durch das Fehlen der Femoraldrüsen. Eine große morphologische Ähnlichkeit und geringe Unterschiede in der KRL zwischen den Geschlechtern innerhalb einer Population finden sich auch bei *M. aglavei*. Auffällig sind hingegen die KRL-Unterschiede zwischen den Männchen aus Andasibe (KRL 36,6 und 38,6 mm) und den *fimbriatus*-Exemplaren aus Marojezy (KRL 31,3-34,3 mm), sowie die große Variabilität der Hinterbeinlängen.

Rufe aus Marojezy (Abb. 8c & 9c; aufgenommen am 26.2.95 bei 21,6 °C Lufttemperatur): Es lassen sich zwei Lauttypen unterscheiden, die im folgenden als Laut 1 und Laut 2 bezeichnet werden. Laut 1 ist ein melodioser Klicklaut, von dem meist drei bis fünf hintereinander geschaltet sind. Laut 1 dauert durchschnittlich 45,2 (26-61, n = 12) ms, die Intervalle zwischen zwei solchen Lauten 362,9 (313-399, n = 9) ms. Laut 2 ist ein gepulster, melodioser Triller, der durchschnittlich 238 (192-262, n = 5) ms dauert und aus 6 (5-7, n = 5) deutlich hörbaren Pulsen besteht. Ein Puls dauert durchschnittlich 10,2 (5-17, n = 24) ms, die Intervalle zwischen den Pulsen 34,7 (9-50, n = 20) ms. Laut 2 kann entweder isoliert abgegeben werden oder wird von einer Serie des



Abb. 3. *Mantidactylus fimbriatus* (Marojezy).

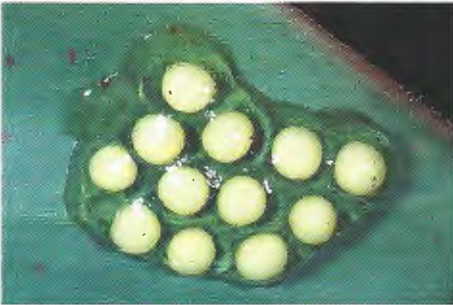


Abb. 4. *Mantidactylus fimbriatus* Gelegeklutch (Marojezy).

Lautes 1 gefolgt. Zwei Intervalle zwischen Laut 2 und der nachfolgenden Serie aus Laut 1 dauerten 448 und 567 ms. Die dominante Frequenz beider Lauttypen liegt zwischen 2,1 und 2,6 kHz, Obertöne bei 4,8-5,0 und 7,2-7,5 kHz.

Da genaue Angaben zu Rufen mit Einzelklicklauten von *M. fimbriatus* aus Andasibe noch nicht veröffentlicht sind, geben wir nachfolgend die exemplarische Beschreibung eines derartigen Rufes aus Andasibe (Abb. 8c & 9c): Der Ruf bestand aus einem Laut 2 mit sechs Pulsen, gefolgt von einer Serie aus vier Einzelklicks (Lauten des Typs 1). Die Dauer von Laut 2 war 209 ms, das Intervall zwischen Laut 2 und der Einzelklickserie betrug 428 ms. Die Dauer von Laut 1 war 44-47 ms ($n = 4$), Intervalle zwischen Laut 1 dauerten 264-280 ($n = 3$) ms. Die Dominantfrequenz lag zwischen 2,3-2,5 kHz.

6 Neue Daten zu *Mantidactylus aglavei*

Anhand seiner Rufe konnte auch *M. aglavei* im Marojezy-Gebirge auf etwa 700 m Höhe über NN nachgewiesen werden, wo er zusammen mit *M. fimbriatus* einen Mischchor bildete. Dieser Nachweis erweitert das Areal von *M. aglavei*



Abb. 5. *Mantidactylus aglavei* (Andasibe).



Abb. 6. *Mantidactylus aglavei* Tagesversteck/diurnal resting posture (An'Ala).

von dem bisher nördlichsten Fundort auf Nosy Boraha um über 250 km nach Norden. Die Rufe stimmten mit denen von anderen Fundorten (Andasibe, Ankeniheny, Nosy Boraha) gut überein (vgl. GLAW & VENCES 1992, 1994). Die Abbildungen 8a & 9a zeigen eine Serie von Lauten des Typs 1.

Es wurde bereits vermutet, daß *M. aglavei* (Abb. 5) den Tag schlafend an Baumstämme geschmiegt verbringt (GLAW & VENCES 1992). Abbildung 6 dokumentiert dieses Verhalten nunmehr auch photographisch. Es zeigt ein Männchen, das einen nichtbemoosten Rindenabschnitt im Regenwald von An'Ala, etwa 200 m entfernt von dem Fundort von *M. phantasticus*, als Schlafplatz ausgewählt hatte.

Ein wahrscheinlich zu *M. aglavei* gehörendes Gelege mit 34 Eiern wurde am 20.12.94 über einem Bach im Wald von An'Ala gefunden. Die bisher dieser Art zugeordneten Gelege (GLAW & VENCES 1992) wurden im Februar und März gefunden. Der neue Fund deutet also darauf hin, daß sich die Fortpflanzung von *M. aglavei* über den größten Teil der Regenzeit (mindestens von Dezember bis März) erstreckt. Regelmäßige Rufaktivität ließ sich in allen Monaten zwischen Dezember und April nachweisen.

7 Diskussion

7.1 Phylogenetische Beziehungen

Obwohl die verfügbaren Daten nicht ausreichen, um endgültige Aussagen über die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den *Spinomantis*-Arten mit Hautfransen zu machen, läßt sich ein erster Stammbaumentwurf skizzieren, der nach den vorliegenden Daten keine Widersprüche aufwirft und deshalb hier dargestellt wird (Abb. 7). Als Außengruppe dient *M. cf. peraccae* aus Ankeniheny, der aufgrund ähnlicher Femoraldrüsen, Lebensweise, Rufe und Färbung als nächstverwandte Art der fransigen *Spinomantis*-Arten einzustufen ist, sich aber (1) durch das Fehlen von Fransen, (2) durch ein relativ großes Trommelfell (Trommelfelldurchmesser: Augendurchmesser größer als 0,5) und (3) durch näher an den Augen liegende Nasenlöcher von den fransigen *Spinomantis* unterscheidet. Die Merkmale 1 und 2 sind bei *M. cf. peraccae* als plesiomorph zu bewerten, da sie bei den meisten *Mantidactylus*-Arten auftreten. Merkmal 3 ist hingegen in der Gattung *Mantidactylus* eine seltene Ausnahme und deshalb als Autapomorphie von *M. cf. peraccae* zu bewerten. *M. cf. peraccae* zeichnet sich weiterhin durch (4) grünliche Färbungsanteile auf der Ventralseite, (5) große (FD/KRL 0,24-0,32) und (6) gelbe Femoraldrüsen aus, so daß diese drei Merkmale in bezug auf die langfransigen Arten auch als plesiomorph betrachtet werden können. Die relative Trommelfellgröße von *M. massi* ist intermediär zwischen der von *M. cf. peraccae* und den langfransigen *Spinomantis*-Arten. Merkmale 4, 5 und 6 teilt *M. cf. peraccae* mit *M. massi* und *M. phantasticus*. *M. phantasticus* teilt mit *M. fimbriatus* und *M. aglavei* deutliche Fransen, *aglavei* und *fimbriatus* teilen sich folgende, als Synapomorphien bewertete Merkmale: Haut auf der gesamten Körperunterseite weiß (ohne grüne Anteile) und relativ kleine Femoraldrüsen (Femoraldrüsenlänge durch KRL 0,18-0,22). Die Hautzipfel von *M. phantasticus* auf Rücken und Kopf sowie die große KRL

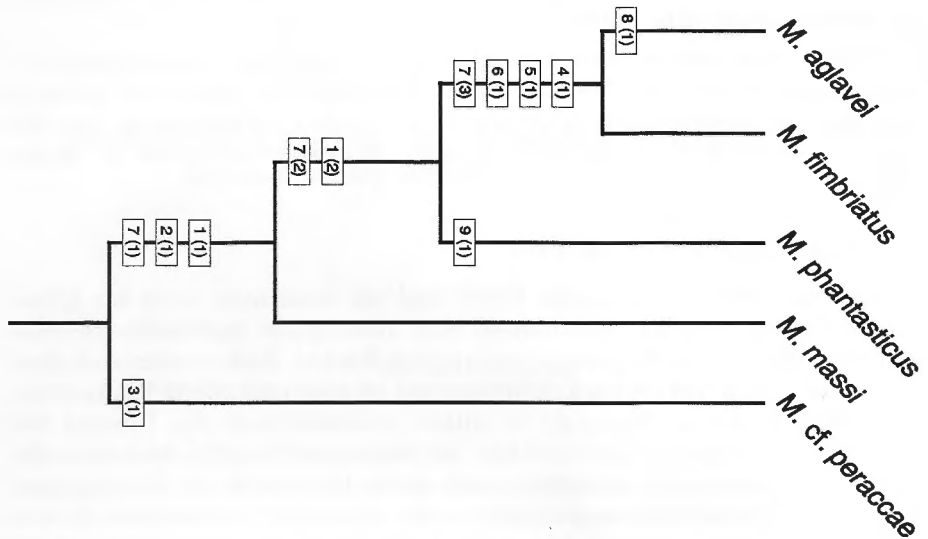


Abb. 7. Kladogramm der *Spinomantis*-Arten mit Hautfransen. Zahlen in Klammern geben die Merkmalsausprägung an. Die angenommene Evolutionsrichtung verläuft von 0->1->2->3. 0 = ursprünglich, 1, 2 und 3 = abgeleitet.

Merkmale:

1. laterale Hautfransen auf Tarsus: nicht vorhanden (0), kurze Tuberkel (1), deutliche Hautfransen, z.T. mindestens 1 mm lang (2);
2. Relation Trommelfelddurchmesser/Augendurchmesser: > 0,5 (0), < 0,5 (1);
3. Nasenloch näher an Schnauzenspitze (0), näher an Auge (1);
4. grünliche Färbungsanteile auf der Ventralseite (0), weißliche Ventralseite (1);
5. große Femoraldrüse (FD) (FD/KRL 0,24-0,32) (0), kleine FD (FD/KRL 0,18-0,22) (1);
6. gelbliche FD (0), weißliche FD (1);
7. Ruf: einfacher explosiver Laut (0), einfacher Doppelclick (1), Serie von Doppelclicks (2); zwei deutlich verschiedene Lauttypen (geräuschhafter Laut sowie Serie von melodiosen Einfachclicks) (3);
8. KRL: < 40 mm (0); > 40 mm (1);
9. deutliche Hautzipfel auf Kopf und Rücken: nicht vorhanden (0), vorhanden (1);

Cladogram of the *Spinomantis* species with dermal fringes. Numbers in parenthesis indicate character state: 0 = primitive, 1, 2, and 3 = derived.

Characters:

1. lateral dermal fringes on tarsus: not present (0), short tubercles (1), distinct fringes, some of them at least 1 mm long (2);
2. ratio tympanum diameter/eye diameter: > 0,5 (0), < 0,5 (1);
3. nostril closer to tip of snout (0), closer to eye (1);
4. greenish colour on ventral surface (0), whitish ventral surface (1);
5. large femoral glands (ratio of femoral gland length to snout-vent-length [FD/KRL] 0,24-0,32) (0), small femoral glands (FD/KRL 0,18-0,22) (1);
7. call: single explosive note (0), single double-click-note (1), series of double-click-notes (2); two different note types (unharmonious note and series of single melodious notes) (3);
8. Snout-vent-length < 40 mm (0); > 40 mm (1);
9. distinct dermal fringes on head and dorsum: not present (0), present (1).

von *M. aglavei* werden jeweils als Autapomorphie betrachtet. Zur Bewertung der Rufmerkmale siehe unten.

Um den hier präsentierten Stammbaum zu testen, dürften biochemische, molekulargenetische und besonders auch karyologische Datensätze geeignet sein, da *M. aglavei* ($2n = 24$) gegenüber *M. peraccae* aus Tampoketsa ($2n = 26$) einen abgeleiteten Karyotyp aufweist (vgl. BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC 1991).

7.2 Hautfransen als Tarnung

Nach den bisher vorliegenden Daten sind alle bekannten Arten der *Spinomantis*-Untergattung mit Hautfransen oder Hautzipfeln nachtaktiv-arborikol und leben im primären Regenwald entlang von Bächen. Zudem teilen sich diese Arten eine flechtenartige Rückenfärbung und oft eine retikulierte Rückenhaut. Die Funktion dieser Merkmale ist allem Anschein nach die Tarnung vor Freßfeinden, vermutlich insbesondere vor tagaktiven Vögeln. *Mantidactylus aglavei* verbringt – wie vermutlich auch die anderen Arten der Untergattung *Spinomantis* – den Tag bewegungslos an die Rinde von flechtenbewachsenen Bäumen angeschmiegt (siehe Abb. 6). Seine Tarnung wird offensichtlich durch die körperumrißauflösende Wirkung der an den Körperseiten liegenden Hautfransen erhöht, ein Phänomen, das auch bei den großen Arten der madagassischen Gecko-Gattung *Uroplatus* (*U. fimbriatus*, *U. henkeli* und *U. sikorae*) zu beobachten ist. Die unterschiedliche Ausprägung der Hautfransen bei *M. aglavei*, *M. fimbriatus* und *M. massi* könnte darauf hindeuten, daß diese Arten unterschiedliche Tages- bzw. Schlafhabitats, also Bäume mit unterschiedlicher Rindenstruktur, bevorzugen, die jeweils andere Fransenslängen und -formen für eine optimale Tarnung selektiv begünstigen. Die Hautfransen von *M. phantasticus* weisen neben den lateral gerichteten Fransens an Unterarm und Tarsus breite, dornartige Zipfel auf allen dorsal exponierten Hautflächen auf. Zudem war der Grünanteil der Typusexemplare im Leben deutlich größer und leuchtender als bei allen bisher beobachteten Individuen von *M. aglavei* und *M. fimbriatus*. Diese Merkmale stellen auf bemoosten Ästen eine besonders gute Tarnung dar. Es liegt also die Vermutung nahe, daß die Schlafhabitats von *M. phantasticus* durchschnittlich stärker bemoost sind als die der übrigen Arten der Untergattung *Spinomantis*. Tatsächlich ist der Regenwald an den beiden Fundstellen von *M. phantasticus* besonders feucht und das Holz ist stark bemoost.

Frösche mit *Spinomantis*-artiger Färbung, Morphologie und Lebensweise finden sich auch in anderen Verwandtschaftsgruppen und anderen biogeographischen Regionen. Unter den regenwaldbewohnenden Hyliiden der Neotropis ähnelt besonders die mit Hautzipfeln reichlich ausgestattete Hochlandform von *Hyla lancasteri* (sensu TRUEB 1968), die kürzlich von LIPS (1996) als *Hyla calypsa* beschrieben wurde, in auffälliger Weise *Mantidactylus phantasticus*. Wie aus den Abbildungen in TRUEB (1968) und LIPS (1996) hervorgeht, stimmen Form und Verteilung der Hautzipfel von beiden Arten im wesentlichen überein. Die Parallelen zwischen *H. calypsa* und *M. phantasticus* betreffen jedoch nicht nur Färbung und Morphologie, sondern auch die Lebensweise und Fortpflan-

zung. Männchen von *H. calypsa* aus über 900 m Höhe in Panama rufen nachts aus der Vegetation 3-5 m über Bächen und auf 1450 m und 1920 m wurden Gelege mit 20-23 Eiern 2 m über dem Bachlauf gefunden (TRUEB 1968). Demgegenüber rufen Männchen aus Tieflandpopulationen (*H. lancasteri*) aus niedriger Vegetation, vom Boden oder von Steinen in und entlang der Bäche (TRUEB 1968). In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß eine noch unbeschriebene *M. peraccae*-ähnliche Art aus Andohahela (560 m über NN) im Gegensatz zu den übrigen Arten der Untergattung *Spinomantis* in Felsspalten am Bach rufend beobachtet wurde (ANDREONE et al., in Vorb.). Die genannten Parallelen sind zweifellos als Konvergenz zu interpretieren und weisen auf prinzipielle Übereinstimmungen der Lebens- und Selektionsbedingungen in den Regenwäldern Madagaskars und Mittelamerikas hin.

7.3 Rufe

GLAW & VENCES (1994) beschrieben drei verschiedene Möglichkeiten der Lautanordnung von *M. fimbriatus* aus Andasibe. Nur eine davon (Laut 2 gefolgt von einer Einzelklickserie des Lautes 1) wurde auch in Marojezy gehört. Bezüglich dieser Lautanordnung stimmten die Rufe von Andasibe und Marojezy weitgehend überein, was auf die Artgleichheit beider Populationen hindeutet.

Andererseits ähnelte der Ruf von *M. phantasticus* aus An'Ala stark den für *M. fimbriatus* aus Andasibe beschriebenen Serien von Doppelklicklauten. Eine Überprüfung unserer Rufaufnahmen ergab, daß wir die Typusexemplare von *M. fimbriatus* lediglich bei der Abgabe von Laut 2 und Serien von Laut 1 (Einzelklicks) direkt beobachtet hatten. Die gleichzeitig aufgenommenen – und von ihrem Höreindruck, ihrer Struktur und ihrer Frequenz sehr ähnlichen – Rufe mit Doppelklicklauten ordneten wir *M. fimbriatus* indirekt zu, da ein Ruf (Laut 2 gefolgt von einer Serie von Doppelklicks, siehe GLAW & VENCES 1994: Osc. 532) beide Lauttypen verband. Ein genaues Abhören des Originalbandes ergab jedoch, daß in diesem Fall wahrscheinlich ein *M. fimbriatus* und ein *M. phantasticus* nahe zusammen gesessen und zufällig nacheinander gerufen hatten. Diese Hypothese wurde 1996 durch den gezielten Nachweis von *M. phantasticus* am Typusfundort von *M. fimbriatus* bei Andasibe eindeutig bestätigt. Demnach sind die Doppelklickserien nicht *M. fimbriatus*, sondern *M. phantasticus* zuzuordnen.

Die Rufe der verschiedenen Arten der Untergattung *Spinomantis* stehen mit dem oben entworfenen Kladogramm im Einklang: Die übereinstimmende Rufstruktur von *M. aglavei* und *M. fimbriatus* (Laut 2 und Serien von Einzelklicks) ist demnach als eine weitere Synapomorphie dieser beiden Arten zu werten. Demgegenüber besteht der Ruf von *M. phantasticus* aus einer Serie von Doppelklicks, der von *M. massi* aus einem einzelnen Doppelklick und der von *M. cf. peraccae* aus einem einzelnen einfachen Laut. Ein zweiter Lauttyp ist bei den drei letztgenannten Arten bisher nicht nachgewiesen, obwohl vor einigen Doppelklickserien von *M. phantasticus* undeutliche Laute zu beobachten waren (Abb. 8d). Unter der Voraussetzung, daß die Ruftypen der Arten der Untergattung *Spinomantis* vollständig erfaßt sind, ergibt sich also eine Komplexitäts-

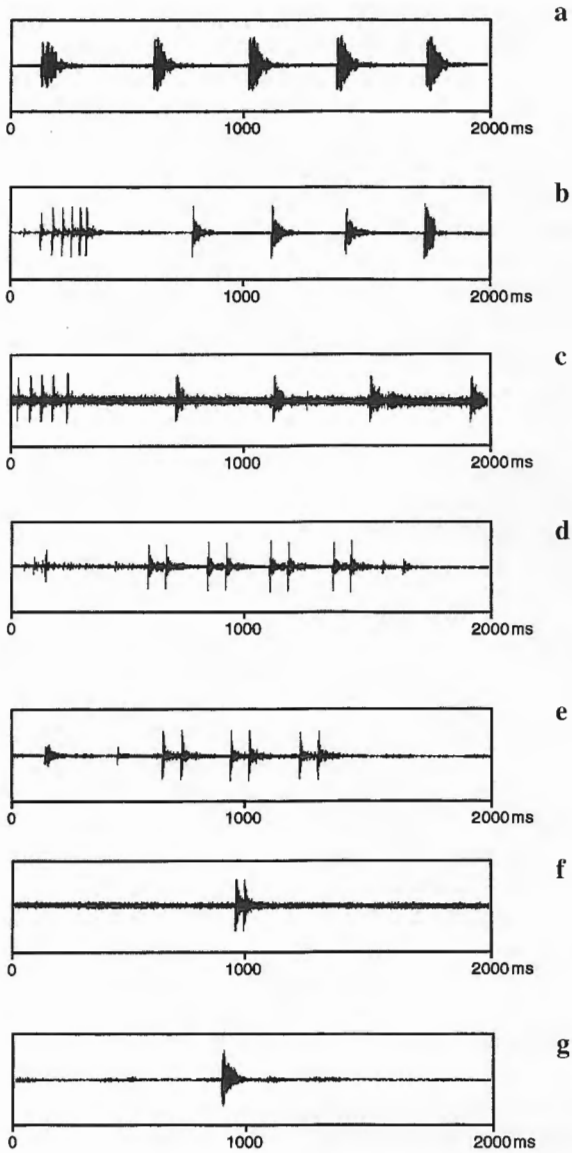


Abb. 8. Oszillogramme von/oscillograms of
 a) *Mantidactylus aglavei* (Ankeniheny)
 b) *Mantidactylus fimbriatus* (Andasibe)
 c) *Mantidactylus fimbriatus* (Marojezy)
 d) *Mantidactylus phantasticus* (An'Ala)
 e) *Mantidactylus phantasticus* (Andasibe)
 f) *Mantidactylus massi* (Benavony)
 g) *Mantidactylus cf. peraccae* (Ankeniheny).

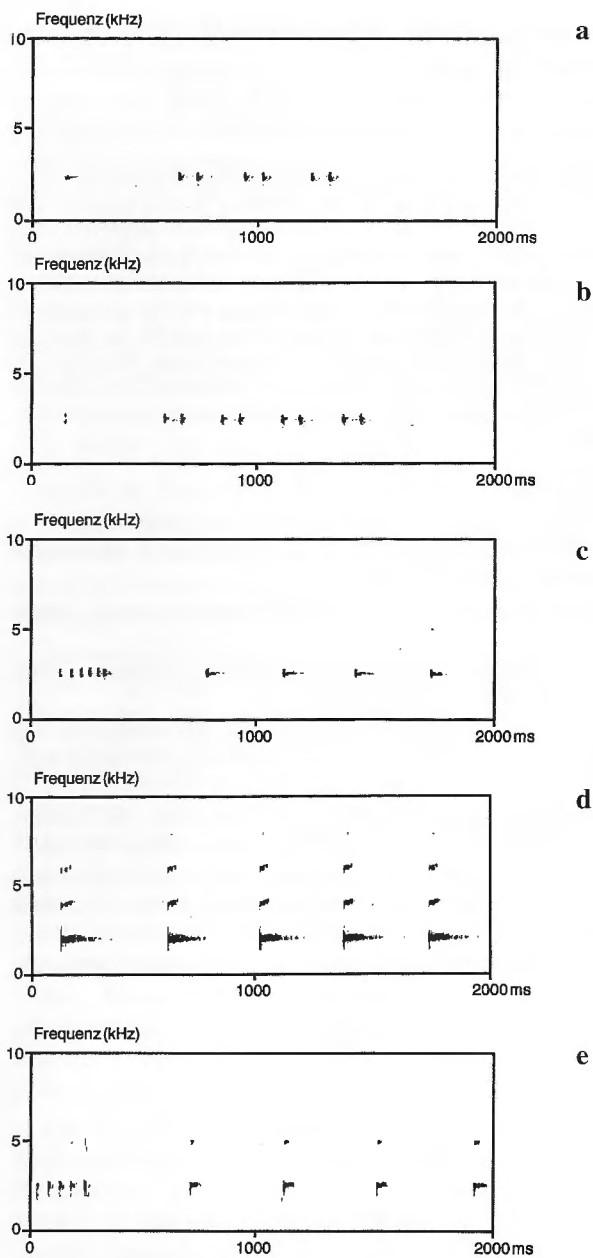


Abb. 9. Sonogramme von/sonograms of
 a) *Mantidactylus aglavei* (Ankeniheny)
 b) *Mantidactylus fimbriatus* (Andasibe)
 c) *Mantidactylus fimbriatus* (Marojezy)
 d) *Mantidactylus phantasticus* (An'Ala)
 e) *Mantidactylus phantasticus* (Andasibe).

zunahme des Rufes von *M. cf. peraccae* über *M. massi* und *M. phantasticus* zu *M. aglavei* und *M. fimbriatus* (Abb. 8).

Danksagung

Der Erstautor dankt dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für finanzielle Unterstützung der Madagaskar-Expeditionen, sowie DOMOINA RAKOTOMALALA und FARA RANAIVOJAONA (beide Antananarivo) für ihre Unterstützung und Begleitung im Freiland. MARTINA und WOLFGANG THELEN (Antananarivo) sei für ihre große Gastfreundschaft gedankt, GUSTAV PETERS (ZFMK, Bonn) für die Bereitstellung der technischen Geräte zur Auswertung der Rufe. WOLFGANG BÖHME (ZFMK, Bonn) danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, WULF HAACKE (Transvaal Museum, Pretoria) für die Ausleihe des Holotypus von *M. aglavei*. Die Forschungen über die Herpetofauna Madagaskars wurden ermöglicht durch ein „accord de cooperation scientifique“ zwischen dem Zoologischen Institut der Universität Antananarivo und dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (Bonn).

Schriften

- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. (1979): Biosystematics of the Malagasy frogs. I. Mantellinae (Ranidae). – Beaufortia, Amsterdam, **29**(352): 1-77.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. & C.P. BLANC (1991): Amphibiens (première partie). – Faune de Madagascar, Paris, **75**(1): 1-379.
- DUBOIS, A. (1992): Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). – Bull. mens. Soc. linn. Lyon, **61**(10): 305-352.
- GLAW, F. & M. VENCES (1992): Zur Kenntnis der Gattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus* aus Madagaskar (Amphibia: Anura), mit Beschreibung einer neuen Art. – Bonn. zool. Beitr. **43**(1): 45-77.
- (1994): A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. 2nd edition, Including Mammals and Freshwater Fish. – Vences & Glaw Verlag, Köln, 480 pp.
- LIPS, K. (1996): New Treefrog from the Cordillera de Talamanca of Central America with a discussion of systematic relationships in the *Hyla lancasteri* group. – Copeia, Carbondale, **1996**(3): 615-626.
- TRUEB, L. (1968): Variation in the Tree Frog *Hyla lancasteri*. – Copeia, Carbondale, **1968**(2): 285-299.

Eingangsdatum: 5. Februar 1996

Verfasser: Dipl.-Biol. FRANK GLAW und MIGUEL VENCES, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.