

## Zur Bioakustik, Biologie und Systematik der Gattung *Heterixalus* aus Madagaskar (Anura: Hyperoliidae)

FRANK GLAW & MIGUEL VENCES

Mit 14 Abbildungen

### Abstract

*On bioacoustics, biology, and taxonomy of the genus Heterixalus from Madagascar (Anura: Hyperoliidae)*

Examination of museum material and field observations yielded the following taxonomic results:

*Heterixalus nossibeensis* (AHL, 1930) is retransferred to *Hyperolius* and synonymized with *H. marmoratus*. It is not a Malagasy species; the correct type locality is probably Ethiopian Africa. This means that the genus *Hyperolius* is not represented on Madagascar.

*H. tricolor* is restricted to the island Nosy Be. The Malagasy (east coast) specimens hitherto regarded as *H. tricolor* and *H. madagascariensis* are tentatively united under the name *H. madagascariensis*, pending further study.

The types of *Hyperolius renifer* BOETTGER, 1881, and *H. rutenbergi* BOETTGER, 1881, are probably lost. The types of *Megalixalus variabilis* AHL, 1930, and *Hyperolius friedrichsi* AHL, 1930, have been rediscovered. *H. „variabilis“* (AHL, 1930) is used in a preliminary way for *Heterixalus* specimens from Ambanja and Ambilobe. *H. friedrichsi* is regarded as a junior synonym of *H. betsileo*. A lectotype of *Megalixalus boettgeri luteostriata* ANDERSSON, 1910, is designated.

During three visits to Madagascar, 6 out of 8 *Heterixalus* species have been found. Tadpoles of *H. boettgeri* as well as advertisement calls of *H. tricolor*, *H. „variabilis“* and *H. boettgeri* are described for the first time. The known calls of *Heterixalus* species display a closely related structure, consisting of two different note types arranged in species-specific sequences. Using similarities of advertisement calls, species groups are suggested.

Key words: Anura: Hyperoliidae: *Heterixalus*; vocalisations; biology; taxonomy.

### Einleitung

Die auf Madagaskar endemische Anurengattung *Heterixalus* LAURENT, 1944 ist eine Gruppe kleiner, bunter und nachtaktiver Riedfrösche, die im Erscheinungsbild den in Afrika weit verbreiteten *Hyperolius*-Arten entsprechen (DREWES 1984). Gemeinsames Merkmal der Männchen beider Gattungen ist eine auffällige, verdickte Kehlscheibe. Tagsüber finden sie sich meist in Blattachsen oder ähnlichen Verstecken in der Nähe sonnenexponierter Sümpfe und Reisfelder, in denen sich auch ihre Kaulquappen entwickeln. Im Gegensatz zu den

meisten anderen madagassischen Froschlurchen meiden sie strikt geschlossene Waldflächen.

Die Gattung besteht nach BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) aus den folgenden, morphologisch wenig differenzierten Arten:

*Heterixalus nossibeensis* (AHL, 1930), Terra typica: Nosy Be;

*Heterixalus tricolor* (BOETTGER, 1881), Terra typica: Nosy Be (Abb. 1);

*Heterixalus madagascariensis* (DUMERIL & BIBRON, 1841), Terra typica: Madagascar (Abb. 2);

*Heterixalus betsileo* (GRANDIDIER, 1872), Terra typica: Betsileo (Abb. 3 und 4);

*Heterixalus boettgeri* (MOCQUARD, 1902), Terra typica: Isaka (Abb. 5);

*Heterixalus alboguttatus* (BOULENGER, 1882), Terra typica: SO-Betsileo;

*Heterixalus rutenbergi* (BOETTGER, 1881), Terra typica: Imerina.

Eine weitere Art, *Heterixalus andrakata* GLAW & VENCES, 1991 (Abb. 6) mit der Terra typica Andrakata (NO-Madagaskar) wurde kürzlich von uns beschrieben.

## Material und Methoden

Die Rufe wurden mit einem Sony M 550-V-Dictaphon bzw. einem Tensai-Walkman mit externem Elektrett-Kondensator-Mikrofon aufgezeichnet und über einen Oszillographen in einen AT-kompatiblen Computer eingelesen. Sonagramme wurden mit dem Programm Sound Analyzer, Oszillogramme mit dem Programm Dscope erstellt (beide entwickelt von WOLFGANG WALKOWIAK, Univ. Köln). Die meisten der von uns verwendeten Definitionen von Ruf (= call) und Laut (= note) sind in GLAW & VENCES (1992) erläutert. In der Praxis stellte sich das Problem, eindeutig zu definieren, welche Lautäußerungen als Ruf bezeichnet werden sollen. Als Beispiel für dieses Problem sei auf *H. „variabilis“* verwiesen. Diese Form reiht die beiden Lauttypen „1“ und „2“ am häufigsten in „1-2“- und „1-2-1-2“-Serien hintereinander. Letzteres Muster könnte entweder als ein Ruf oder als eine Serie von zwei „1-2“-Rufen aufgefaßt werden. Wir betrachten hier die Serie aller zusammenhängend abgegebenen Laute als einen Ruf – im Beispiel wäre damit „1-2“ ebenso wie „1-2-1-2“ ein Ruf.

Folgende Museumsakronyme werden verwendet: ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn; SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt; ZMB = Zoologisches Museum der Universität Berlin; NRM = Swedish Museum of Natural History, Stockholm.

Die Zahnformel für die Kaulquappen wird nach BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) angegeben.

Bisher unbekante Fundorte sind mit „\*“ versehen.

## Ergebnisse

Während dreier Aufenthalte auf Madagaskar zwischen 1987 und 1992 konnten wir insgesamt 6 *Heterixalus*-Arten finden. Messungen verschiedener morphologischer Parameter bei einigen *Heterixalus*-Exemplaren sind in Tabelle 1



Abb. 1. *Heterixalus tricolor*, Nosy Be.

Abb. 2. *Heterixalus madagascariensis*, Nosy Boraha (= Ste. Marie).

Abb. 3. *Heterixalus betsileo*, Antananarivo.

Abb. 4. *Heterixalus betsileo*, Andasibe (= Perinet).

Abb. 5. *Heterixalus boettgeri*, Tolagnaro (= Fort Dauphin).

Abb. 6. *Heterixalus andrakata*, Andrakata.

Tab. 1. Morphometrische Messungen einiger *Heterixalus*-Exemplare. Alle Meßdaten in mm. Abkürzungen: M/W/Juv.: Männchen/Weibchen/Juvenile; KRL: Kopf-Rumpf-Länge; FG: Fersengelenk (EA: erreicht Auge; ÜA: überragt Auge); TF: Trommelfelldurchmesser; Auge: Augendurchmesser; Au-NL: Abstand Auge-Nasenloch; Abs. NL: Abstand zwischen den Nasenlöchern; NL-SP: Abstand Nasenloch Schnauzenspitze; KB: Kopfbreite; FL: Fußlänge (einschließlich Tarsus); HL: Handlänge. Das Weibchen der *luteostriata*-Form ist der designierte Lectotypus.

Morphometric measurements of some *Heterixalus*-specimens. All data in mm. Abbreviations: M/W/Juv.: male/female/juvenile; KRL: body length; FG: tibio-tarsal-articulation (EA:

Mus.-Nr	Art	Fundort	MAV	KRL	FG	TF	Auge	Au-NL	Abs. NL	NL-SP	KB	FL	HL
ZFMK 52556	<i>H. andrakata</i> (Holotyp)	Andrakata	W	31,1	ÜA	1,2	3,3	2,6	2,1	1,7	10,5	21,2	9,3
ZFMK 52557	<i>H. andrakata</i> (Paratyp)	Andrakata	?	26,7	ÜA	1,0	3,5	2,1	2,0	1,5	8,4	18,7	7,7
ZFMK 52558	<i>H. andrakata</i> (Paratyp)	Sambava	M	27,2	—	—	3,0	2,4	2,4	1,7	8,4	18,4	7,7
ZFMK 52559	<i>H. andrakata</i> (Paratyp)	Sambava	M	29,2	—	0,9	3,2	2,6	2,5	1,4	9,3	19,4	8,0
ZFMK 52560	<i>H. andrakata</i> (Paratyp)	Sambava	W	28,1	ÜA	1,0	3,3	2,8	2,4	1,8	9,4	18,1	7,8
ZFMK 52561	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	27,7	ÜA	—	—	—	—	—	8,5	20,0	8,8
ZFMK 52562	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	29,0	—	—	—	—	—	—	9,3	21,4	9,4
ZFMK 52563	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	27,9	—	1,0	2,8	2,7	2,0	1,4	9,2	19,0	7,5
ZFMK 52564	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	30,0	—	—	—	—	—	—	8,8	19,6	8,4
ZFMK 52565	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	28,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ZFMK 52566	<i>H. andrakata</i>	Andrakata	M	25,6	—	—	—	—	—	—	9,6	18,3	8,0
ZFMK 52577	<i>H. „variabilis“</i>	Ambanja	W	27,4	ÜA	0,7	3,5	2,8	2,7	2,0	10,0	20,0	8,1
ZFMK 53603	<i>H. „variabilis“</i>	Ambanja	W	30,5	EA	—	3,5	2,6	2,9	—	11,5	21,3	9,0
ZFMK 53604	<i>H. „variabilis“</i>	Ambanja	W	30,5	EA	—	3,8	2,8	2,8	—	10,5	21,7	7,5
ZFMK 53605	<i>H. „variabilis“</i>	Ambanja	M	29,2	ÜA	1,1	3,2	2,5	2,4	—	9,7	19,5	6,5
ZFMK 53606	<i>H. „variabilis“</i>	Ambanja	M	29,0	EA	—	3,5	2,2	2,5	—	10,0	19,5	7,5
ZFMK 52578	<i>H. „variabilis“</i>	Ambilobe	M	31,3	ÜA	—	3,0	2,9	2,7	2,0	10,0	21,0	7,5
ZFMK 52579	<i>H. „variabilis“</i>	Ambilobe	W	34,0	ÜA	1,0	3,5	3,0	2,8	1,8	11,0	22,5	9,3
ZFMK 52580	<i>H. tricolor</i>	Nosy Be	W	27,5	—	0,9	3,5	2,4	2,0	1,3	9,7	19,0	8,0
ZFMK 52581	<i>H. tricolor</i>	Nosy Be	M	23,1	ÜA	1,1	3,4	2,0	1,8	1,4	8,4	18,2	7,3
ZFMK 52582	<i>H. tricolor</i>	Nosy Be	M	26,4	—	0,7	3,1	2,6	2,1	1,7	8,6	17,9	7,0
ZFMK 52583	<i>H. tricolor</i>	Nosy Be	M	25,3	—	—	3,3	2,5	2,1	1,8	8,4	18,8	6,8
ZFMK 52584	<i>H. tricolor</i>	Nosy Be	M	24,4	—	—	3,0	2,0	1,8	1,2	7,8	17,3	6,6
ZFMK 52570	<i>H. madagascariensis</i>	Andrakata	?	24,0	—	—	—	—	—	—	6,8	16,7	6,9
ZFMK 52571	<i>H. madagascariensis</i>	Antalaha	M	22,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ZFMK 52572	<i>H. madagascariensis</i>	Antalaha	W	27,0	ÜA	1,2	2,8	3,0	2,2	1,3	9,6	18,8	8,4
ZFMK 52573	<i>H. madagascariensis</i>	Antalaha	W	29,5	ÜA	1,2	2,9	3,0	2,5	1,7	10,4	21,2	9,0
ZFMK 52574	<i>H. madagascariensis</i>	Antalaha	W	26,0	—	—	2,4	2,4	2,0	1,5	9,0	16,7	6,6
ZFMK 52575	<i>H. madagascariensis</i>	Sambava	M	23,5	ÜA	—	3,5	2,2	2,2	1,2	8,2	15,0	6,4
ZFMK 52576	<i>H. madagascariensis</i>	Nosy Boraha	M	22,1	ÜA	0,7	3,0	2,5	1,8	1,1	7,9	14,9	6,7
ZFMK 52587	<i>H. boettgeri</i>	Tolagnaro	W	26,7	ÜA	—	3,1	2,7	2,4	1,9	9,4	17,7	7,6
ZFMK 52588	<i>H. boettgeri</i>	Tolagnaro	M	25,4	—	1,1	2,9	2,4	2,3	1,8	8,5	16,2	6,4
ZFMK 53608	<i>H. boettgeri</i>	Tolagnaro	W	30,1	EA	1,1	3,6	2,9	2,5	—	9,5	19,5	7,0
ZFMK 53609	<i>H. boettgeri</i>	Tolagnaro	M	23,5	ÜA	1,0	2,8	2,3	2,3	—	7,5	16,0	6,5
ZFMK 52585	<i>H. betsileo</i>	Andasibe	M	18,0	ÜA	—	1,8	1,8	1,5	1,4	6,5	13,3	5,8
ZFMK 52586	<i>H. betsileo</i>	Antananarivo	M	28,6	ÜA	1,3	2,8	2,8	2,5	2,3	9,3	20,0	8,1
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („luteostriata“-Typ)	Andranolava	W	29,0	EA	1,1	3,5	2,5	2,5	—	9,5	18,5	7,1
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („luteostriata“-Typ)	Andranolava	Juv.	18,5	EA	—	2,6	1,6	2,2	—	6,9	13,4	5,2
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („luteostriata“-Typ)	Andranolava	Juv.	18,0	EA	—	2,5	1,8	2,1	—	6,9	13,0	5,5
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („luteostriata“-Typ)	Andranolava	Juv.	15,5	ÜA	—	2,5	1,7	2,0	—	6,0	11,5	4,5
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („luteostriata“-Typ)	Andranolava	Juv.	15,5	ÜA	—	2,4	1,5	—	—	6,0	11,5	—

reaches eye; ÜA: reaches beyond eye); TF: tympanum diameter; Auge: eye diameter; Au-NL: distance between eye and nostril; Abs. NL: distance between nostrils; NL-SP: distance between nostril and snout tip; KB: head width; FL: foot length (including tarsus); HL: hand length. The female of the *luteostriata*-form is the designated lectotype.

zusammengefaßt. Es fanden sich keine konsistenten und deutlichen Unterschiede zwischen den Arten, was zeigt, daß die Morphometrie zur Unterscheidung der *Heterixalus*-Formen weitgehend ungeeignet ist (eine Ausnahme könnten gewisse Unterschiede in der Körpergröße sein). Bei der Beschreibung der Arten gehen wir daher im wesentlichen auf die Zeichnung und die Rufe ein.

### *Heterixalus nossibeensis*/*Heterixalus* „*variabilis*“

Material: 2 Männchen und 2 Weibchen aus Ambilobe\* (ZFMK 52578–79, 52630–31); 3 Weibchen, 3 Männchen und 1 Juv. aus Ambanja\* (ZFMK 52577, 53603–07 und 52632), 1 Weibchen und 1 Juv. aus Benavony\* (bei Ambanja, ZFMK 53601–02).

*H. nossibeensis* ist von AHL (1930a) nach drei Exemplaren von der Insel Nosy Be beschrieben worden. Eine Begutachtung der Typen von *Hyperolius nossibeensis* im ZMB ergab sofort den Eindruck, daß diese Tiere nicht der Gattung *Heterixalus* angehören. Es handelt sich (im Gegensatz zu den Angaben bei AHL 1930a) um drei Exemplare ohne Kehlscheibe (also Weibchen), die inzwischen die neuen Nummern ZMB 50098, 50099 und 50100 erhalten haben. Das Glas mit den drei Tieren trug die Nummer 10100 und die Aufschrift *Mantidactylus granulatus* (Fundort Nosy Be). Die Herkunft der Tiere wurde im Eingangsbuch mit Senckenberg Museum Frankfurt angegeben. Daß es sich bei diesen Exemplaren tatsächlich um die Typen von *H. nossibeensis* handelt, geht insbesondere aus der Abbildung bei AHL (1931) hervor, der offenbar das Exemplar 50098 zugrunde gelegen hat, wenngleich die Wiedergabe nicht ganz detailgetreu ist. Zudem stimmt die Angabe der Terra typica Nosy Be, die Anzahl der drei Typus-Exemplare und das Senckenberg Museum als Geber mit der Originalbeschreibung überein. Bei einer Untersuchung der gesamten Sammlung madagassischer Anuren im ZMB fand sich in einem anderen Glas unter der gleichen Nummer (10100) tatsächlich auch ein *Mantidactylus granulatus* von Nosy Be, ebenfalls mit Herkunft Senckenberg Museum Frankfurt. Hieraus läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß sich die Herkunftsangabe Nosy Be für *Hyperolius nossibeensis* auf *M. granulatus* bezieht und daher falsch ist. Bestärkt wird diese Annahme dadurch, daß wir diese Art während zweier Exkursionen auf dieser Insel nicht finden konnten. Eine Nachforschung in Frankfurt ergab, daß dort eine größere Serie *Hyperolius marmoratus* aus Angola (SMF 25133–53) steht, die den Typen von *Hyperolius nossibeensis* sehr ähneln. Allerdings wurde diese Serie in den Jahren 1937 bis 1938 gesammelt, während *H. nossibeensis* bereits 1930 beschrieben wurde, also nicht aus der gleichen Serie stammen kann. Die Ähnlichkeiten sind dennoch so groß, daß es berechtigt erscheint, *H. nossibeensis* mit *Hyperolius marmoratus* zu synonymisieren und als terra typica correcta das Äthiopische Afrika zu postulieren. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß *Hyperolius marmoratus* viele Unterarten und Farbmorphen umfaßt und die taxonomische Situation dieses Formenkomplexes noch nicht ausreichend geklärt ist. Insofern ist keineswegs sicher, daß die Angola-Sammlung aus dem SMF nach dem heutigen Stand der Taxonomie tatsächlich noch *Hyperolius marmoratus* heißt. Eine endgültige Klärung des Status von *H. nossibeensis* muß daher zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Im einzelnen stimmen folgende Merkmale zwischen den drei *H. nossibeensis*-Syntypen und vielen Exemplaren der *Hyperolius marmoratus*-Serie aus Angola überein: Die Zeichnung zeigt eine unterbrochene helle Mittellinie und andere unregelmäßige helle Zeichnungselemente auf dem dunkleren Rücken. Helle Lateralbänder sind, sofern überhaupt ausgeprägt, eher als Linien zu bezeichnen und verlaufen nicht wie bei *Heterixalus* gerade, sondern unregelmäßig und zeigen häufig Abzweigungen, die zum Bauch hinweisen. Bei vielen Exemplaren findet sich oberhalb der Inguinalregion beiderseits ein heller Kreis, der die dunkle Dorsalzeichnung einschließt und als Augenfleck interpretiert werden kann.

In Ambilobe, Ambanja und Benavony fanden wir eine *Heterixalus*-Art, die wir in einer vorangegangenen Publikation als *H. nossibeensis* bezeichnet haben (GLAW & VENCES 1991). Schwimmhäute, Oberarme, Oberschenkel, Hände, Füße und die Unterseiten der Extremitäten waren gelborange gefärbt. Zwei Weibchen wiesen drei helle Längsbinden auf dem Rücken auf (Abb. 7), was grob mit der Beschreibung von *H. nossibeensis* übereinstimmt. Die anderen Weibchen hatten unregelmäßige, große schwarze und teilweise miteinander verschmelzende Flecken auf weißlichem oder gelbem Grund. Die Männchen zeigten eine netzartige, weniger kontrastreiche und weniger dunkle Zeichnung (2 Männchen aus Ambilobe und Ambanja), nur Reste einer dunklen Zeichnung aus kleineren Flecken oder waren ganz einfarbig (5 Männchen aus Ambilobe und Ambanja) und dann *H. tricolor* sehr ähnlich. Ein solch deutlich ausgeprägter Geschlechtsdichromatismus, wie er auch bei vielen afrikanischen *Hyperolius*-Arten auftritt, ist für die Gattung *Heterixalus* bisher nicht bekannt (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC 1991). Ein beim Fang weitgehend zeichnungsloses Männchen entwickelte nach einigen Monaten im Terrarium helle Dorsolateralbänder, wodurch es von *H. betsileo* kaum noch zu unterscheiden war (Abb. 8).

Die Körperlänge der Männchen liegt zwischen 26 und 31 mm (5 Exemplare), die der Weibchen zwischen 25 und 33 mm (6 Exemplare).



Abb. 7. *Heterixalus „variabilis“*, Ambanja

Abb. 8. Männchen von *Heterixalus „variabilis“* aus Ambilobe, mit *H. betsileo*-ähnlicher Zeichnung

Male of *Heterixalus „variabilis“* from Ambilobe, with *H. betsileo*-like colour patterns

Die Pupille ist wie bei den anderen *Heterixalus*-Arten senkrecht, was eine Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Hyperolius* ausschließt. Ein genauer Vergleich zeigte auch, daß diese Tiere keinesfalls mit den Syntypen von *H. nossibeensis* konspezifisch sind.

Es stellte sich also die Frage, welcher Name für diese Tiere verfügbar ist. AHL (1930b) beschrieb von der Insel Nosy Faly (etwa 35 km nördlich Ambanja) *Megalixalus variabilis*. Die Syntypen dieses Taxons galten als verloren (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC 1991), konnten jedoch von uns im ZMB wiederentdeckt werden. Sie tragen nun die Nummern ZMB 7856 und 50108–50117. Zum größten Teil handelt es sich dabei um schlecht konservierte Jungtiere, lediglich bei einigen läßt sich eine ursprünglich weißliche Dorsalfärbung erahnen. Bei diesen Exemplaren könnte es sich sowohl um die oben beschriebene Form als auch um *H. tricolor* von der nahen Insel Nosy Be handeln. Der Zustand des Typus-Materials ist jedoch so schlecht, daß eine sichere Zuordnung unmöglich ist. Auch die Originalbeschreibung ist bei der Lösung dieser Frage wenig hilfreich. Wir bezeichnen daher *Heterixalus*-Exemplare aus Ambilobe und Ambanja vorläufig als *H. „variabilis“*. Sollten künftige Untersuchungen auf Nosy Faly zeigen, daß die dortigen *Heterixalus* nicht mit denen vom Festland übereinstimmen, steht für letztere kein Name zur Verfügung.

Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß die Festlandtiere nur eine Farbvariante der bereits 1881 beschriebenen Art *H. tricolor* darstellen. Dafür spre-

Muster	<i>H. andrakata</i> Andrakata	<i>H. "variabilis"</i> Ambilobe	<i>H. "variabilis"</i> Ambanja	<i>H. tricolor</i> Nosy Be
1	0	0	2	1
1-2	0	4	26	16
1-2-1-2	0	15	0	0
1-2-1-2-1-2	0	2	0	0
<b>Summe</b>	<b>0</b>	<b>21</b>	<b>26</b>	<b>16</b>
1-2-2	3	4	0	4
1-2-2-2	12	0	0	1
<b>Summe</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>5</b>
1-2-1	2	0	0	0
1-2-2-1	1	0	0	0
1-2-2-2-1	1	0	0	0
<b>Summe</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Tab. 2. Lautmuster von Rufen der *Heterixalus-tricolor*-Gruppe.

(1 = Lauttyp 1; 2 = Lauttyp 2). Ein Ruf besteht aus der Kombination zweier Lauttypen.

Note arrangements of calls of the *Heterixalus-tricolor*-group.

(1 = Note typ 1; 2 = note typ 2). One call consists of a combination of the two different notes.

chen neben der ähnlichen Färbung einiger Männchen vor allem die sehr geringen Rufunterschiede. Ein Vergleich der Häufigkeit verschiedener Lautmustergruppierungen zwischen *H. tricolor* (Nosy Be) und *H. „variabilis“* (Ambilobe und Ambanja) zeigte keine signifikanten Unterschiede (Chi-Quadrat-Test zwischen den Summen der Lautmuster aus Tab. 2). Aufgrund der sehr starken Zeichnungsunterschiede beider Formen und dem ausgeprägten farblichen Geschlechtsdimorphismus bei *H. „variabilis“* scheinen uns jedoch beide Formen nicht völlig identisch zu sein.

Wir fanden *H. „variabilis“* in einem offenen, sonnenbeschienenen Sumpf in Ambilobe und in Reisfeldern und Sümpfen in und um Ambanja, wo sie mit *Boophis tephraeomystax*, *Ptychadena mascareniensis*, *Hoplobatrachus tigerinus* (= *Rana tigrina*) und teilweise mit *Mantidactylus wittei* vergesellschaftet waren. An beiden Fundorten hörten wir auch den Ruf. Er besteht aus zwei verschiedenartigen Lauten, einem langgezogenen, geräuschhaften Laut, hier als „1“ bezeichnet, dem mehrere kürzere und leisere geräuschhafte Laute („2“) folgen. Zwei analysierte Laute von Typ 1 dauerten 90 ms und 110 ms. Laut 2 ist kurz, etwa 30 ms; die Pausen nach Laut 1 betragen etwa 100 ms. Eine häufige Kombination ist „1–2–1–2“ (Abb. 9; 10), daneben kommen auch „1–2“ und „1–2–1–2–1–2“ vor. Ausnahmsweise können auch Kombinationen wie „1–2–2“ vorkommen (vgl. Tab. 2). Die Wiederholungsrate der Rufe ist vergleichbar mit der von *H. tricolor*; die Frequenz liegt zwischen 3 und 4 kHz (Abb. 11 a). Daneben gaben gefangene Männchen einen dritten Lauttyp, ein langgezogenes Rätschen ab, oft mit ein oder zwei Klicklauten am Ende (Abb. 9). Ein analysierter Laut von diesem Typ wies eine Dauer von etwa 1000 ms auf. Dieser Laut, den wir gelegentlich auch im Freiland hören konnten und der an den Lauttyp „1“ von *H. madagascariensis* erinnert, könnte territoriale Funktion haben.

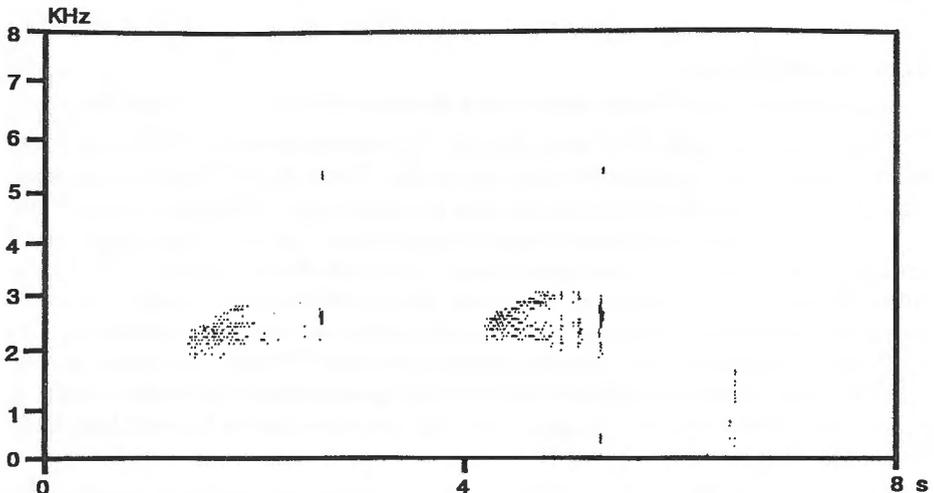


Abb. 9. Sonagramm von *Heterixalus „variabilis“*, Ambilobe, Lauttyp „3“

Sonagram of *Heterixalus „variabilis“*, Ambilobe, note „3“

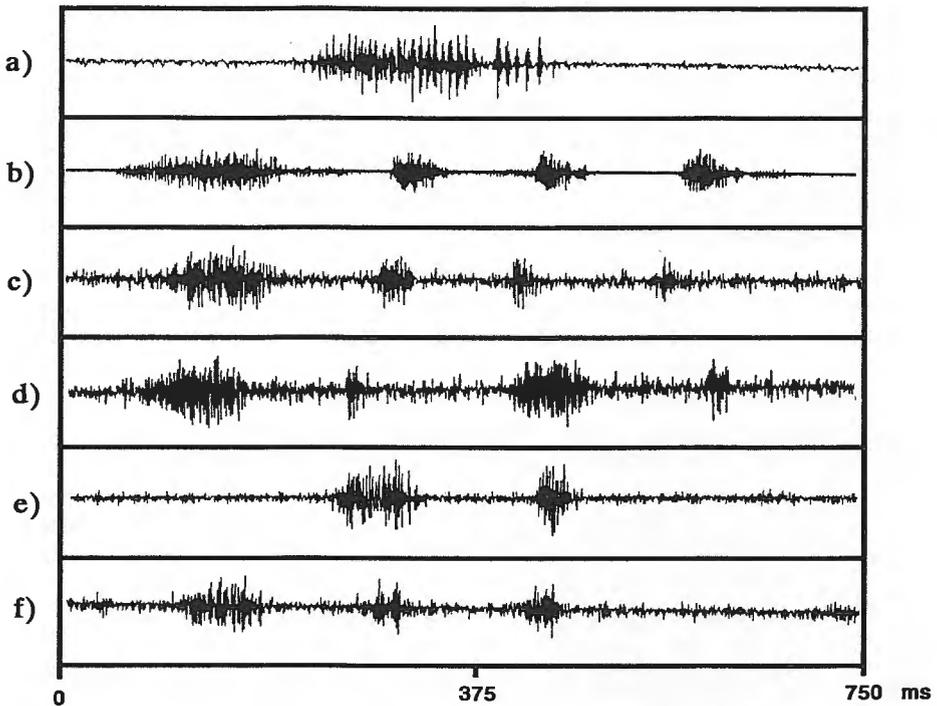


Abb. 10. Oszillogramme der *Heterixalus*-Rufe.

Oscillograms of *Heterixalus* calls.

a) *H. betsileo* (Antananarivo), „1“, b) *H. andrakata*, (Andrakata), „1-2-2-2“, c) *H. andrakata* (Sambava), „1-2-2-2“, d) *H. „variabilis“* (Ambilobe), „1-2-1-2“, e) *H. tricolor* (Nosy Be), „1-2“, f) *H. tricolor* (Nosy Be), „1-2-2“.

### *Heterixalus tricolor*

Material: 1 Weibchen (ZFMK 52580) und 4 Männchen (ZFMK 5281-84) von Nosy Be.

Das Weibchen mißt 27,5 mm; die vier Männchen messen 23,1 bis 26,4 mm Körperlänge. Die Grundfarbe sich sonnender Tiere ist weiß, nachts deutlich dunkler. Über den Augen befinden sich zwei schwarze Flecken, an den Flanken zieht sich ein aus unregelmäßigen schwarzen Flecken bestehendes Band entlang. Vom Auge zur Schnauzenspitze läuft ein dunkles Band. Die Zeichnung ist bei Weibchen stärker ausgeprägt als bei Männchen; zudem haben die Weibchen auch unregelmäßige schwarze Sprenkel auf den Oberschenkeln. Der weibliche Lectotypus von *Megalixalus tricolor* (SMF 7268) von Nosy Be entspricht in der Zeichnung exakt dem von uns gesammelten Weibchen (Abb. 1; schwarze Flecken auf den Augen, dunkles, unterbrochenes Lateralband zieht weit nach hinten).

Wir fanden die Tiere in Reisfeldern am Flughafen der Insel und nördlich der Stadt Andoany (= Hellville), vergesellschaftet mit *Ptychadena mascareniensis*, *Hoplobatrachus tigerinus* (= *Rana tigerina*) und *Boophis tephraeomystax*.

Der Ruf setzt sich aus den gleichen Lauttypen wie der von *H. „variabilis“* zusammen. Zwei analysierte Laute von Typ 1 dauerten 80 und 90 ms, mehrere Laute von Typ 2 40–60 ms, die Pause zwischen zwei Lauten etwa 100 ms. Die häufigste Kombination ist „1–2“ (Abb. 10), gelegentlich hört man „1–2–2“ oder „1“, selten „1–2–2–2“ oder „1–2–2–1“ (vgl. Tab. 2). Der Frequenzbereich eines Rufs erstreckt sich von 2,2 kHz bis 3,8 kHz (Abb. 11 b). Die Rufe werden in unterschiedlichen Abständen wiederholt, als Richtwert etwa alle 5 s.

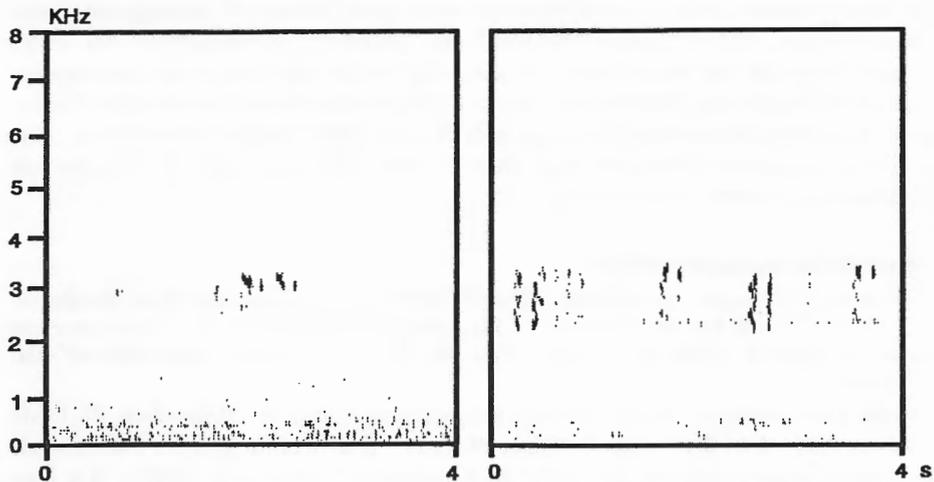


Abb. 11. a) Sonogramm von *Heterixalus „variabilis“*, Ambilobe, b) Sonogramm von *Heterixalus tricolor*, Nosy Be

a) Sonogram of *Heterixalus „variabilis“*, Ambilobe, b) Sonogram of *Heterixalus tricolor*, Nosy Be

BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) beschreibt Rufe und Biologie von *Heterixalus*-Exemplaren von der Ostküste Madagaskars, die sie *H. tricolor* zuordnet. Wir hörten den von dieser Autorin beschriebenen Ruf in Toamasina (= Tamatave), auf der Insel Nosy Boraha (= St. Marie) und in Sambava. Die Rufe der *H. tricolor*-Exemplare von der Terra typica Nosy Be stimmen jedoch mit den Rufen der Exemplare von der Ostküste nicht überein. Die Zeichnung beider Formen ist jedoch sehr ähnlich, allerdings sahen wir keine Ostküsten-Tiere mit schwarzen Flecken auf den Augen oder einem so deutlichen schwarzen Flankenband.

Andererseits ist von der Ostküste Madagaskars *H. madagascariensis* beschrieben, der von *H. ticolor* nur durch stärker granulierten Schenkelunterseiten und die größere Körperlänge (Weibchen bis 40 mm) zu unterscheiden ist (BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC 1991). Die bisher bekannten Angaben über *H. madagascariensis* beziehen sich auf konservierte Exemplare. Freilandbeobachtungen, die auf die Existenz zweier Arten „*H. tricolor*“ und „*H. madagascariensis*“ an der Ostküste hinweisen, liegen nicht vor. Auf Nosy Boraha, von wo einzelne große *H. madagascariensis* bekannt sind (SMF), fanden wir nur kleine Exemplare.

Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß die „*H. tricolor*“-Exemplare von der Ostküste sowie *H. madagascariensis* tatsächlich zwei valide Arten darstellen. In diesem Fall, und sofern die von BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) aufgeführten Synonyme *Eucnemis antanosi* und *Hyperolius arnoulti* tatsächlich mit *H. madagascariensis* identisch sind, müßte eine Neubeschreibung der bislang als „*H. tricolor*“ bezeichneten Ostküstenform erfolgen.

Um angesichts der unklaren Lage diesen gewagten Schritt zu vermeiden, schlagen wir hier vor, vorläufig alle bisher als *H. madagascariensis* und *H. tricolor* bezeichneten Ostküsten-*Heterixalus* unter dem Namen *H. madagascariensis* zu vereinigen. Als *H. tricolor* sind somit nur noch die Exemplare von der Terra typica Nosy Be zu bezeichnen. Fragwürdig bleibt der Status der Exemplare von zwei Fundorten (Amborompotsy und Mampikony) im Nordwesten Madagaskars, die in BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) aufgeführt werden. Aus biogeographischen Gründen sind diese Funde allerdings eher *H. tricolor* als *H. madagascariensis* zuzuordnen.

### *Heterixalus madagascariensis*

Material: 1 Exemplar aus Andrakata (ZFMK 52570), 1 Männchen von Nosy Boraha (= Ste. Marie) (ZFMK 52576), 1 Männchen aus Sambava\* (ZFMK 52575), 7 Exemplare aus Antalaha\* (ZFMK 47208–209, 47223, 52571–74). Weitere Fundorte: Maroantsetra\* und Tamatave\*.

Die Körperlängen dieser Exemplare betragen für drei Männchen 22,1 bis 23,5 mm, für drei Weibchen 26,0 bis 29,5 mm. Beschreibungen der Lebensweise sowie Sonagramme finden sich bei BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982). Wir fanden unsere Exemplare tagsüber an verschiedenartigen breitblättrigen Pflanzen (z. B. Blattachsen von *Typhonodorum lindleyanum*) oder nachts rufend in Reisfeldern und Sümpfen, wo sie stellenweise mit *Heterixalus andrakata*, *Ptychadena mascareniensis*, *Boophis tephraeomystax* und *Mantidactylus* cf. *wittei* vergesellschaftet waren.

Der Ruf von *H. madagascariensis* ist deutlich anders als der von *H. tricolor*. Lauttyp „1“ ist ein etwa 2000 ms dauerndes „Rätschen“, an das sich viele (oft über 30) schnell aufeinanderfolgende geräuschhafte Laute vom Typ 2 (mit einer Dauer von circa 50 ms, in Abständen von circa 50 ms) anschließen (BLOMMERS-SCHLÖSSER 1982). Die Frequenz liegt zwischen 2,0 und 5,5 kHz, die dominante Frequenz bei 3,5 kHz. (BLOMMERS-SCHLÖSSER 1982). Nach unseren Beobachtungen können beide Lauttypen auch getrennt abgegeben werden (mögliche Kombinationen: „1–2–2–2–2...“, „1“, „2–2–2–2...“). Laut 1 kann auch deutlich kürzer als 2000 ms sein. Die Frequenz von Laut 1 liegt nach unseren Ergebnissen zwischen 3 und 4 kHz, von Laut 2 zwischen 2,5 und 4 kHz. Abbildung 12 zeigt das Sonagramm eines *H. madagascariensis*-Rufes aus Toamasina (= Tamatave). Da der Ruf aus großer Entfernung aufgenommen wurde, läßt das Sonagramm nur die Anordnung des Lauttyps 2 in Serien deutlich erkennen.

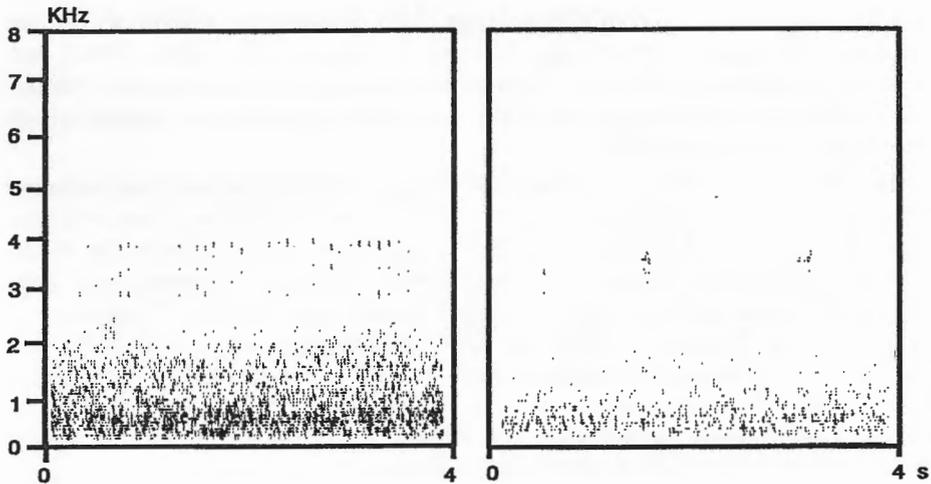


Abb. 12. Sonogramme von *Heterixalus madagascariensis*, Toamasina (= Tamatave); a) Serie von Lauten des Typs „2“, b) drei Laute des Typs „1“  
 Sonagrams of *Heterixalus madagascariensis*, Toamasina (= Tamatave); a) Series of notes of type „2“, b) three notes of type „1“

### *Heterixalus betsileo*

Material: 1 Männchen aus Ivato (Antananarivo, ZFMK 52586), 1 Männchen aus Andasibe (= Perinet, ZFMK 52585).

Eine Untersuchung des madagassischen Anurenmaterials im ZMB führte zur Wiederentdeckung des Holotypen von *Hyperolius friedrichsi* AHL, 1930. Er trägt die Nummer ZMB 30637 und stammt aus Tananarive (= Antananarivo). Dieses Exemplar läßt sich nicht von *Heterixalus betsileo* unterscheiden. Wir verweisen diese Art daher in die Synonymie von *H. betsileo*. Dies wird auch durch den Fundort Antananarivo gestützt, wo *H. betsileo* sehr häufig ist.

Das Typusmaterial von *H. renifer*, der nach BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) ein Synonym von *H. betsileo* darstellt, konnte im Überseemuseum Bremen nicht mehr aufgefunden werden. Dasselbe gilt auch für die Typen von *H. rutenbergi* und *Hylambates* (= *Boophis*) *microtypanum*, die einzigen weiteren madagassischen Anuren-Arten, deren Typen sich in diesem Museum befinden sollten. Nachforschungen im SMF erbrachten ebenfalls keine Hinweise auf den Verbleib der Typen, die somit als verschollen gelten müssen.

Ruf und Biologie von *H. betsileo* sind von BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) eingehend beschrieben worden. Wir hörten rufende Männchen in Reisfeldern und an großen, temporären Pfützen. Charakteristisch für *H. betsileo* sind die zwei hellen, auch bei Adulten vorhandenen Dorsolateralstreifen auf ansonsten oft weitgehend zeichnungslosem Körper. Wie bereits BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) feststellte, sind die Tiere oberhalb 1100 m (z. B. aus Antananarivo und dem Ankaratra-Gebirge) grünlich, die Tiere aus niedriger gelegenen Gebieten (z. B. Andasibe und Ranomafana) gelblich gefärbt. Zudem sind die Männchen

aus Antananarivo (28,6 mm Körperlänge, Abb. 3) erheblich größer als die aus Andasibe (18,0 mm Körperlänge, Abb. 4). BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) vermutete daher bereits, daß beide Formen möglicherweise verschiedene Unterarten darstellen. Die Rufe von Männchen aus beiden Populationen unterscheiden sich jedoch nicht wesentlich.

Der Ruf ist ein einfacher geräuschhafter Laut, der 128–164 ms (durchschnittlich 154 ms, n = 7; Antananarivo, circa 20 °C) bzw. 155–213 ms (durchschnittlich 188 ms, n = 6; Andasibe, circa 18 °C) dauert und 32- (Andasibe) bis 44mal (Antananarivo) in der Minute wiederholt wird. Gelegentlich treten auch langgezogenere Laute auf (vgl. Abb. 13). Die Frequenz der Tiere aus Antananarivo liegt zwischen 2,5 und 3,5 kHz, die Dominantfrequenz um 3 kHz (Abb. 13), die der viel kleineren Exemplare aus Andasibe bei 3,5 kHz. BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) zeigt ein Sonogramm von einem Männchen aus Antananarivo und gibt folgende Rufparameter an: Frequenz 2,0–4,0 kHz, dominante Frequenz bei 3,0 kHz. 30 Rufe pro Minute. Rufdauer circa 0,5 s.

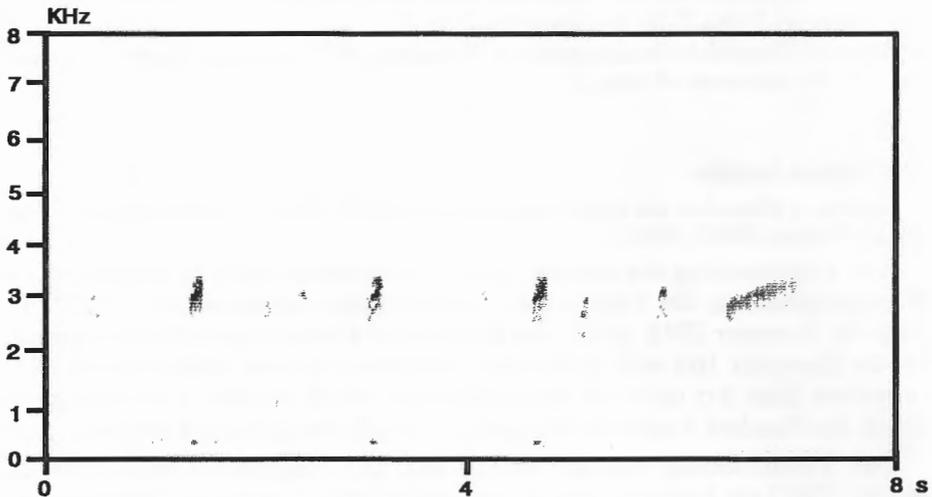


Abb. 13. Sonogramm von *Heterixalus betsileo*, Antananarivo. Drei typische Laute und ein langgezogener Laut.

Sonagram of *Heterixalus betsileo*, Antananarivo. Three typical notes and one long note.

BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) führen eine Reihe von Fundorten dieser Art in Form einer Verbreitungskarte auf. Danach liegt der Verbreitungsschwerpunkt im zentralen Hochland, während einige Fundorte aus dem Rahmen fallen: Manakara als Isolat an der Ostküste, einige Fundorte um Mahajanga, Nosy Mamoko aus der Sambirano-Region und das Marojezy-Gebirge. Bei letzterer Lokalität könnte eine Verwechslung mit *Heterixalus andrakata* vorliegen, während der Fundort Nosy Mamoko vermutlich auf eine Verwechslung mit *Heterixalus „variabilis“* zurückzuführen ist, der ebenfalls Dorsolateralbänder auf zeichnungslosem Rücken aufweisen kann (Abb. 8).

Bei Exemplaren aus dem Nordwesten setzen sich die Dorsolateralstreifen auf den Fersen fort. Derartige Exemplare finden sich in verschiedenen Sammlungen (im SMF und ZMB aus Majunga, im SMF aus Kandani). Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine eigenständige Art, da dieses Merkmal konstant aufzutreten scheint. In diesem Fall müsste *Megalixalus boettgeri* var. *luteostriata* ANDERSSON, 1910 (Terra typica: Andranolava, bei Mahajanga) revalidiert werden. Klarheit dürfte hier vor allem von einer Analyse der Rufe zu erwarten sein, die von FRANCO ANDREONE (Turin) und DENIS VALLAN (Bern) bereits aufgezeichnet wurden.

Unter den 5 Syntypen der *luteostriata*-Varietät (NRM 30227) befinden sich 4 Jungtiere und ein adultes Weibchen. Lediglich bei diesem Weibchen ist die typische Zeichnung zu erkennen. Es wird daher hiermit zum Lectotypus designiert. Die genauen morphometrischen Daten der Exemplare finden sich in Tabelle 1.

### *Heterixalus boettgeri*

Material: 2 Männchen ZFMK 52588 und 53609, 2 Weibchen ZFMK 52587 und 53608 aus Tolagnaro (= Fort Dauphin), sowie 1 Jungtier ZFMK 53610 und 10 Kaulquappen aus der Umgebung von Tolagnaro (Manatantely).

*H. boettgeri* ist tagsüber dorsal einfarbig grün gefärbt, während die von uns gefundenen Männchen mehr gelblich sind. Dorsolateralstreifen sind bei Erwachsenen nicht vorhanden, demgegenüber weisen Jungtiere und Subadulte zwei derartige helle Streifen auf. Auch die Rückenfärbung ist bei ihnen noch deutlich heller. Die Körperlänge der Männchen beträgt 22 und 25 mm, die der Weibchen 27 und 29 mm.

Im Februar 1991 fanden wir nach langandauernder Trockenheit Exemplare tagsüber auf großen Agavenblättern und nachts vereinzelt am Ufer langsamfließender Bäche in der Nähe von Reisfeldern. Zwei der von uns gefundenen Männchen saßen mit dem Kopf nach unten an den Agavenblättern; BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) erwähnt, daß *H. boettgeri* in Ruhestellung stets mit dem Kopf nach oben sitzt.

Nach starkem Regen im Dezember 1991 versammelten sich nachts Männchen in sonnenexponierten Sümpfen und Reisfeldern, wo sie mit *Boophis tephraeomystax*, *B. opisthodon*, *Scaphiophryne calcarata*, *Ptychadena mascareniensis*, *Tomopterna labrosa* und am Rande mit *Mantidactylus betsileanus* vergesellschaftet riefen. Kaulquappen in den Gosner-Stadien 28–40 und metamorphosierende Tiere wurden im März 1992 im langsamen Fließwasser eines Bewässerungsgrabens zusammen mit lebendgebärenden Zahnkarpfen gefangen.

Ein im Terrarium aufgezogenes Exemplar, das im März 1992 metamorphosiert war, hatte bei einer Kontrolle am 3. 7. 1992 bereits zahlreiche, von außen sichtbare Eier im Bauch. Es maß zu diesem Zeitpunkt 25 mm Kopf-Rumpflänge und wies bereits seit längerem die grünliche Adultfärbung ohne Dorsolateralstreifen auf. Das Tier hatte also in weniger als vier Monaten die Geschlechtsreife erreicht!

Kaulquappen: Von 10 Kaulquappen in den Gosner-Stadien 28–40 zeigten 8 die Zahnformel  $1/1+1/2$ , bei zwei Larven war die Zahnformel nicht bestimmbar. Eine Quappe im Gosner-Stadium 28 hatte eine Körperlänge von 8 mm und eine Gesamtlänge von 23 mm, eine Quappe im Gosner-Stadium 40 wies eine Körperlänge von 12 mm und eine Gesamtlänge von 37 mm auf. Die Kaulquappen stimmen mit denen von *H. betsileo* und *H. madagascariensis* überein, wie sie von BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) beschrieben wurden.

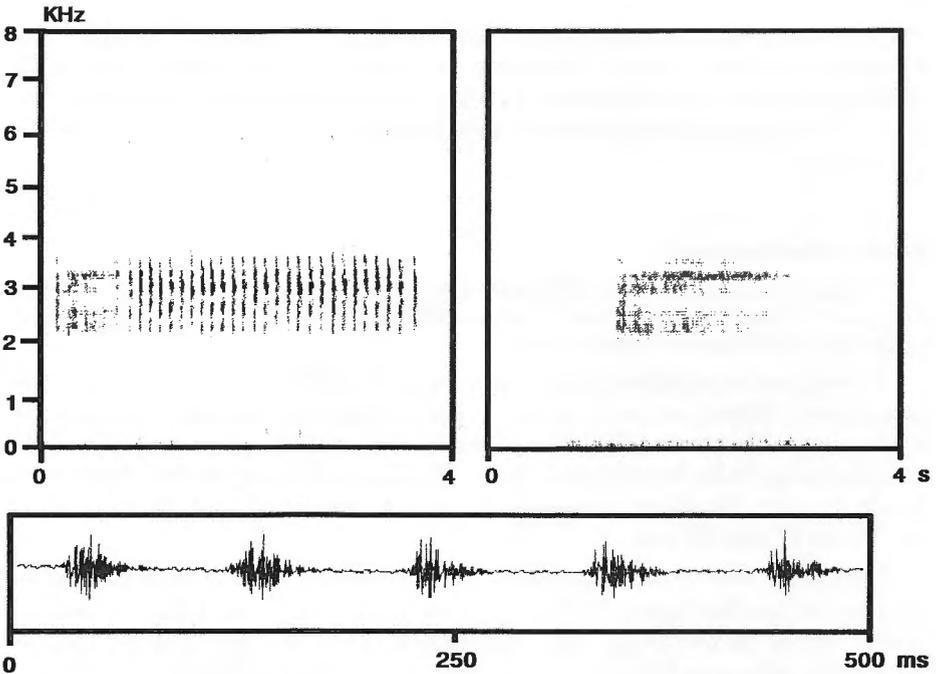


Abb. 14. Sonagramm von *Heterixalus boettgeri*, Tolagnaro (= Fort Dauphin), a) Lauttyp „1“ und Serie von Lauten des Typs „2“, b) Einzellaut vom Typ „1“, c) Oszillogramm von Lauten des Typs „2“.

Sonagram of *Heterixalus boettgeri*, Tolagnaro (= Fort Dauphin), a) note of type „1“ and series of notes of type „2“, b) single note of type „1“, c) oscillogram of notes of type „2“.

Der Ruf (Abb. 14 a–c) setzt sich aus zwei Lauttypen zusammen, dem langgezogenen geräuschhaften Lauttyp 1, der fast 2000 ms dauern kann, und dem kurzen geräuschhaften Lauttyp 2 von 35–55 ms Dauer. Lauttyp 2 wird oft in Form von längeren Serien (circa 30 Laute/Serie, Lautwiederholungsrate circa 10/s, Pause zwischen den Lauten 35–55 ms) abgegeben, denen ein Laut vom Typ 1 vorangehen kann. Dieser ist dann aber oft kürzer als einzeln abgegebene Laute des gleichen Typs, ein analysierter Laut hatte eine Dauer von circa 600 ms. Die Frequenz beider Lauttypen ist ähnlich, sie erstreckt sich von 2–3,7 kHz. Es können die gleichen Lautkombinationen wie bei *H. madagascariensis* auftreten („1–2–2–2...“, „1“, „2–2–2–2...“). In einer Aufnahmes-

quenz waren 16 Lautserien vom Typ 2 zu hören, sowie 6 Laute vom Typ 1, von denen zwei einer Lautserie vom Typ 2 vorangingen, während 4 isoliert abgegeben wurden.

Die Eigenschaft, Laute des Typs 2 in lange Serien hintereinanderzureihen und ihnen einen Laut vom Typ 1 vorzuschalten, erinnert stark an *H. madagascariensis*. Von diesem unterscheidet sich *H. boettgeri* somit nur durch die Färbung, die allerdings so konstant ist, daß ein Aufrechterhalten des Taxons (zumindest als Unterart) berechtigt erscheint.

### ***Heterixalus andrakata***

Angaben zu dieser Art finden sich bei GLAW & VENCES (1991). Drei Weibchen messen 28,2 bis 32,4 mm, acht Männchen messen 23,5 bis 29,2 mm. Zur besseren Vergleichbarkeit sind Oszilogramme von typischen Rufen unter Abbildung 10 aufgeführt. Die Rufe ähneln am meisten denen von *H. tricolor* und *H. variabilis*. Ein Vergleich der Häufigkeit verschiedener Lautgruppierungen zwischen *H. andrakata* und diesen beiden Formen zeigte allerdings hochsignifikante Unterschiede (Chi-Quadrat-Test zwischen den Summen der Lautmuster aus Tab. 2;  $\alpha < 0,001$ ).

### ***Heterixalus rutenbergi* und *H. alboguttatus***

Die Rufe dieser Arten sind noch nicht bekannt. Einige Angaben zu Habitat und Lebensweise finden sich bei BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982). Der Typus von *H. rutenbergi* konnte im Überseemuseum Bremen ebenso wie der Typus von *H. renifer* nicht mehr aufgefunden werden und muß ebenfalls als verschollen gelten (siehe auch unter *H. betsileo*).

## **Diskussion**

Der Vergleich verschiedener von uns vermessener biometrischer Parameter und Relationen ergab keine diagnostisch relevanten Unterschiede zwischen den einzelnen *Heterixalus*-Arten. Dies entspricht den Ergebnissen von BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982). Eine genaue Artbestimmung ist somit nur aufgrund der Parameter Zeichnung, Ruf und eventuell Körpergröße möglich.

Die Rufe der verschiedenen *Heterixalus*-Arten weisen eine prinzipiell ähnliche Struktur auf. Alle Arten verfügen über mindestens zwei verschiedene Lauttypen, die zum Teil in einem Ruf hintereinandergereiht werden, aber auch einzeln abgegeben werden können. Obwohl die *Heterixalus*-Arten morphologisch kaum zu unterscheiden sind, lassen sich anhand der Rufe drei Artengruppen unterscheiden, die auch die phylogenetischen Beziehungen widerspiegeln dürften:

*H. betsileo*-Gruppe (enthält: *H. betsileo*)

Der einfachste Ruf ist der von *H. betsileo*. Seine Rufe bestehen aus einzelnen, regelmäßig wiederholten Lauten. Die Männchen dieser Art zeichnen sich durch eine herzförmige Kehlscheibe aus. *H. betsileo* ist hauptsächlich im zentralen Hochland verbreitet.

*H. tricolor*-Gruppe (enthält: *H. tricolor*, *H. „variabilis“*, *H. andrakata*)

Die Rufe der drei Arten bestehen aus der Kombination von zwei verschiedenen Lauttypen, die in verschiedener Weise hintereinandergereiht werden. Immer jedoch leitet ein Laut des längeren Typs den Ruf ein. Die Arten der *H. tricolor*-Gruppe sind bisher nur aus Nord-Madagaskar bekannt.

*H. madagascariensis*-Gruppe (enthält: *H. madagascariensis*, *H. boettgeri*)

Charakteristisch für *H. madagascariensis* und *H. boettgeri* ist die Anordnung des Lauttyps 2 zu langen Serien. Beide Arten sind in Ost-Madagaskar und besonders im Küstentiefland verbreitet und dürften, soweit verlässlich bekannt, ein allopatrisches Verbreitungsmuster aufweisen.

Da die Rufe von *H. rutenbergi* und *H. alboguttatus* noch nicht bekannt sind, bleibt eine Zuordnung dieser Arten zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

Eine hiervon stark abweichende Gruppierung wurde von BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1993) vorgeschlagen:

- *H. tricolor*, *H. boettgeri* und *H. betsileo* wurden in eine Gruppe gestellt, weil ihre Jungtiere als gemeinsames Merkmal helle Lateralbänder aufweisen. Die Rufe dieser drei Arten sind stark unterschiedlich, so daß sie kaum in eine Artengruppe gestellt werden können. Zudem konnten wir helle Lateralbänder auch bei Jungtieren von *H. andrakata*, *H. „variabilis“* und *H. boettgeri* finden; es scheint sich dabei um ein gemeinsames Merkmal aller *Heterixalus* zu handeln.
- *H. madagascariensis* und *H. alboguttatus* wurden in einer weiteren Gruppe zusammengefaßt. Hierzu läßt sich lediglich sagen, daß der Ruf von *H. madagascariensis* fast identisch mit dem von *H. boettgeri* ist; diese beiden Arten sind daher unbedingt zur selben Artengruppe zu stellen.

Die ähnliche Struktur der Rufe, die geringen morphologischen Unterschiede und die Tatsache, daß alle bekannten Jungtiere (*H. betsileo*, *H. madagascariensis*, *H. „variabilis“*, *H. andrakata*, *H. boettgeri*) Dorsolateralbänder aufweisen, sprechen für eine enge Verwandtschaft aller *Heterixalus*-Arten. Auch bezüglich Lebensweise und Fortpflanzungsstrategie erscheinen die Arten, im Gegensatz zu den madagassischen Mantellidae, Cophylinae und Rhacophoridae, aber auch gegenüber der afrikanischen Gattung *Hyperolius*, sehr gering differenziert. Dies spiegelt sich auch darin wider, daß *Heterixalus* im wesentlichen allopatrisch verbreitet sind und bisher an keiner Lokalität mehr als zwei *Heterixalus*-Arten vergesellschaftet gefunden wurden. Nachgewiesen wurden syntope Vorkommen bislang nur von *H. andrakata* und *H. madagascariensis* (GLAW & VENCES 1991), die sich durch ihre Rufe deutlich unterscheiden.

Die geringe Differenzierung von *Heterixalus* läßt sich am einfachsten dadurch erklären, daß diese Gattung erdgeschichtlich erst vor relativ kurzer Zeit Madagaskar erreichte, vielleicht zur gleichen Zeit wie die Gattungen *Tomopterna* und *Ptychadena*, die ebenfalls sehr nahe afrikanische Verwandte haben. Im Gegensatz zu *Tomopterna* und *Ptychadena* ist *Heterixalus* jedoch auf Madagaskar endemisch, was als Argument gegen eine sehr späte Besiedlung dieser Insel gewertet werden kann. Vielleicht wurde die Radiation von *Heterixalus* auch

dadurch eingeschränkt, daß die *Heterixalus*-Einwanderer bereits einer gewissen Nischen-Konkurrenz durch nicht-waldbewohnende *Boophis*-Arten ausgesetzt waren. Hier ist insbesondere die *Boophis-tephraeomystax*-Gruppe zu nennen, ebenfalls nachtaktive Kletterfrösche, die in stehenden Gewässern im offenen Gelände ablaichen.

Viele *Heterixalus*-Arten sind ursprünglich unter dem Gattungsnamen *Hyperolius* beschrieben und eingeordnet worden. Ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Gattungen ist die Form der Pupille, ein Merkmal, das nur bei lebenden oder frisch konservierten Exemplaren zuverlässig bestimmbar ist. *Hyperolius* hat eine waagerechte Pupille, während die Pupille bei *Heterixalus* senkrecht ist (allgemein bezeichnet als „vertikal rhomboidal“, genaugenommen aber zum Körper hin halbkreisförmig, zur Schnauzenspitze hin in Form eines Winkels abgegrenzt).

AHL (1930 a) stellte bereits zwei bis dahin als *Hyperolius* eingeordnete Arten aufgrund der vertikalen Pupille zu *Megalixalus*, beschrieb aber in derselben Arbeit *Hyperolius nossibeensis* als neue Art. BLOMMERS-SCHLÖSSER (1982) vermutete, daß auf Madagaskar *Hyperolius* nicht vorkommt und konnte zeigen, daß die vermeintlichen madagassischen *Hyperolius*-Arten zu den Gattungen *Boophis* und *Heterixalus* gehören. Die letzte Art mit unklarer Gattungszugehörigkeit blieb *H. nossibeensis*. Diese Spezies wurde von DREWES (1984) ohne weitere Untersuchungen provisorisch zur Gattung *Heterixalus* gestellt. Da nach unseren Ergebnissen *H. nossibeensis* jedoch keine madagassische Art ist, kann die Gattung *Hyperolius* somit aus der Faunenliste Madagaskars gestrichen werden.

#### Dank

Wir danken WOLFGANG WALKOWIAK (Köln), der Hard- und Software zur Analyse der Rufe zur Verfügung stellte, und WOLFGANG BÖHME (Bonn) und FRANCO ANDREONE (Torino) für vielfältige Hilfe. Für das Zugänglichmachen von Museumsmaterial danken wir SVEN O. KULLANDER (Swedish Museum of Natural History, Stockholm), EBERHARD FOKKE (Überseemuseum Bremen), KONRAD KLEMMER und Frau MONIKA LAUDAHN (Senckenberg-Museum, Frankfurt), RAINER GÜNTHER (Zoologisches Museum, Berlin) sowie ALAIN DUBOIS (Museum d'Histoire Naturelle, Paris).

Dem Ministerium „direction des eaux et forets“, Antananarivo, sind wir für die Genehmigung zum Fang und Export der Tiere dankbar. Die dritte Madagaskar-Reise des Erstautors wurde finanziert durch ein Stipendium der Heinrich-Hertz-Stiftung des Ministeriums für Wissenschaft und Forschung NRW.

#### Zusammenfassung

Aufgrund von Untersuchungen an Museumsmaterial und im Freiland werden folgende taxonomische Änderungen vorgeschlagen:

*Heterixalus nossibeensis* wird wieder zur Gattung *Hyperolius* gestellt und mit *Hyperolius marmoratus* synonymisiert. Diese Art ist höchstwahrscheinlich keine madagassische Spezies und stammt vermutlich aus dem äthiopischen Afrika. Es wird gefolgert, daß die Gattung *Hyperolius* auf Madagaskar nicht vorkommt.

Das Vorkommen von *H. tricolor* wird aufgrund von Paarungsrufen und Zeichnungsmerkmalen auf die Terra typica Nosy Be beschränkt. Die Ostküsten-Exemplare (bisher als *H. tricolor* und *H. madagascariensis* betrachtet) werden unter dem Namen *H. madagascariensis* vereinigt.

Die Typen von *Hyperolius renifer* BOETTGER, 1881 und *Hyperolius rutenbergi* BOETTGER, 1881 sind verschollen. Die verschollenen Typen von *Megalixalus variabilis* AHL, 1930 und *Hyperolius friedrichsi* AHL, 1930 wurden wiederentdeckt. Der Name *H. „variabilis“* (AHL, 1930) wird vorläufig für Exemplare aus Ambilobe und Ambanja verwendet. *H. friedrichsi* wird in die Synonymie von *H. betsileo* verwiesen. Für *Megalixalus boettgeri luteostriata* ANDERSSON, 1910 wird ein Lectotyp designiert.

Während dreier Aufenthalte auf Madagaskar (1987, 1991, 1992) konnten 6 der 8 Arten der dort endemischen Hyperoliidae-Gattung *Heterixalus* beobachtet werden. Kaulquappen von *H. boettgeri* sowie die Rufe von *H. tricolor*, *H. boettgeri* und *H. „variabilis“* werden erstmalig beschrieben.

Die Rufe der *Heterixalus*-Arten haben eine prinzipiell übereinstimmende Struktur. Sie bestehen im wesentlichen aus zwei unterschiedlichen Lauttypen, die in artspezifischer Weise hintereinandergereiht werden. Anhand von Ähnlichkeiten der Paarungsrufe werden Artengruppen aufgestellt.

#### Schriften

- AHL, E. (1930a): Zur Kenntnis der madagassischen Arten der Baumfroschgattung *Hyperolius*. – Zool. Anz., Jena, 90: 65–68.
- (1930b): Zur Kenntnis der *Megalixalus*-Arten Madagaskars und der umliegenden Inseln (Amphib., Anur.). – Mitt. Zool. Mus. Berlin, 16 (4): 523–529.
- (1931): Anura III, Polypedatidae. In: Das Tierreich, Lieferung 55, Leipzig und Berlin (Walter de Gruyter & Co.).
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R. M. A. (1982): Observations on the Malagasy frog genus *Heterixalus* LAURENT, 1944 (Hyperoliidae). – Beaufortia, Amsterdam, 32 (1): 1–11.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R. M. A. & C. P. BLANC (1991): Amphibiens (première partie). – Faune de Madagascar, Paris, 75 (1): 1–380.
- (1993): Amphibiens (deuxième partie). – Faune de Madagascar, Paris, 75 (2): 381–530.
- BOETTGER, O. (1881): 4. Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum insulae Nossi Be Madagascariensis. – Zool. Anz., Jena, 41: 650–651.
- DREWES, R. C. (1984): A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): Treefrogs of Africa, Madagascar, and the Seychelles Islands. – Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 139: 1–70.
- GLAW, F. & M. VENCES (1991): Ein neuer *Heterixalus* aus Madagaskar. – Acta Biologica Benrodis, Düsseldorf, 3 (2): 197–201.
- (1992): A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. – Köln (Vences & Glaw), 331 S.

Eingangsdatum: 30. Mai 1992

Verfasser: Dipl.-Biol. FRANK GLAW, Senefelder Straße 20, D-50825 Köln; MIGUEL VENCES, Klosterstraße 124, D-50931 Köln.