

Der Anzeigeruf von *Epipedobates azureiventris* (Anura: Dendrobatidae) aus Peru im Vergleich mit anderen Pfeilgiftfröschen

STEFAN LÖTTERS & MATHIAS KNELLER

Abstract

The advertisement call of Epipedobates azureiventris (Anura: Dendrobatidae) from Peru compared with other poison frogs.

The advertisement call of *Epipedobates azureiventris*, a typical trill call, is described for the first time. It has characters which are typical for species of *Epipedobates* as well as of *Phyllobates*. However, the relevance of call characteristics to access phylogenetic relationships is negated, because hypothetically related *Epipedobates* species show a great variety in advertisement calls.

Key words: Amphibia; Dendrobatidae; *Epipedobates azureiventris*; advertisement call; Peru.

Zusammenfassung

Der Anzeigeruf von *Epipedobates azureiventris*, ein typischer Triller, wird erstmals beschrieben. Er weist Merkmale auf, die sowohl typisch für *Epipedobates*- als auch für *Phyllobates*-Arten sind. Die Relevanz der Rufmerkmale zum Festlegen phylogenetischer Beziehungen wird jedoch abgelehnt, da hypothetisch verwandte *Epipedobates*-Arten eine große Variation bei den Anzeigerufen zeigen.

Schlagwörter: Amphibia; Dendrobatidae; *Epipedobates azureiventris*; Systematik; Peru.

1 Einleitung

Epipedobates azureiventris (KNELLER & HENLE, 1985) ist ein Pfeilgiftfrosch (Dendrobatidae) vom Abhang der Anden in Ostperu. Die Art ist nur aus der Huallaga-Drainage im nördlichen Peru, Departamento San Martín, bekannt (KNELLER & HENLE 1985; MYERS & BURROWES 1987; HENLE 1992; RODRÍGUEZ et al. 1993; SCHULTE 1999). In der Originalbeschreibung und bei KNELLER (1987) wird das Sozial- und Fortpflanzungsverhalten im Terrarium sowie im natürlichen Lebensraum beschrieben. Dabei werden zwei Lautäußerungen unterschieden: Zum einen ein melodischer Triller, der bis zu 40 s anhält, und zum anderen ein deutlich kürzerer Einzelruf, der infolge einer Berührung durch Artgenossen ausgestoßen wird. Aus dem von KNELLER (1987) beschriebenen Kontext sowie nach weiteren Beobachtungen im Terrarium bezeichnen bereits KNELLER & HENLE (1985: 66) den Triller richtig als „advertisement call“ (= Anzeigeruf) (vgl. DUELLMAN & TRUEB 1986: 97). Er wird hier genauer beschrieben.

Die Stellung von *E. azureiventris* innerhalb der Dendrobatiden ist noch unzureichend geklärt (vgl. HENLE 1992). MYERS & BURROWES (1987: 17) regen an, daß bioakustische Untersuchungen helfen könnten, die Beziehungen zwischen einigen *Epipedobates*-Arten aufzuklären. Daher vergleichen wir die Anzeigerufe von *E. azureiventris* und hypothetisch verwandten Arten.

2 Material und Methode

Grundlage bildet eine Tonbandaufnahme eines adulten Männchens in Gefangenschaft, das zusammen mit den Typusexemplaren gesammelt worden ist. Das Tier

wurde jedoch in keiner wissenschaftlichen Sammlung deponiert. Die Aufnahme wurde 1981 von M.K. mit einem ASAHI-Rekorder (CS-650) mit integriertem Mikrophon durchgeführt (Lufttemperatur ca. 24 °C). Für die Auswertung wurde ein MEDAV-Spektrograph (Mosip-3000) und die entsprechende Software Spektro 3.2 benutzt. Die Analyse erfolgte bei hoher Frequenzauflösung (FFT 512).

Für den Vergleich mit anderen Pfeilgiftfröschen werden Daten aus der Literatur herangezogen. Sie sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

3 Rufbeschreibung und Diskussion

Zwei Lautserien dauern 3572 und 4335 ms; die jeweils nachfolgenden Pausen haben eine Länge von 948 und 1045 ms. Die Anzahl der gleichmäßig ertönenden Laute beträgt 45 bzw. 55 bei einer Lautwiederholungsrate von 12,6/s. Gemäß der Definition von MYERS et al. (1978: 325) handelt es sich somit beim Anzeigeruf von *E. azureiventris* um einen Triller, den die Autoren für Frösche der Gattung *Phyllobates* beschreiben. Laute dauern 29-37 ms ($\bar{x} = 32,57 \pm 2,54$ ms; $n = 20$); die entsprechenden Intervalle haben eine Länge von 41-52 ms ($\bar{x} = 46,95 \pm 2,97$ ms; $n = 20$). Die Laute erstrecken sich über einen Frequenzbereich von 3000-3650 Hz, wobei eine weitere schwache Bande von 1650-1850 Hz zusätzlich in Erscheinung tritt. Die Dominanzfrequenz liegt bei 3400-3600 Hz. Die ungelipulsten Laute haben eine stark ansteigende Amplitude, die etwa nach der Hälfte wieder abfällt und zum Ende hin langsam ausläuft. Ein Zwei-Sekunden-Ausschnitt aus der Mitte der längeren zur Verfügung stehenden Lautserien wird in Abbildung 1 dargestellt.

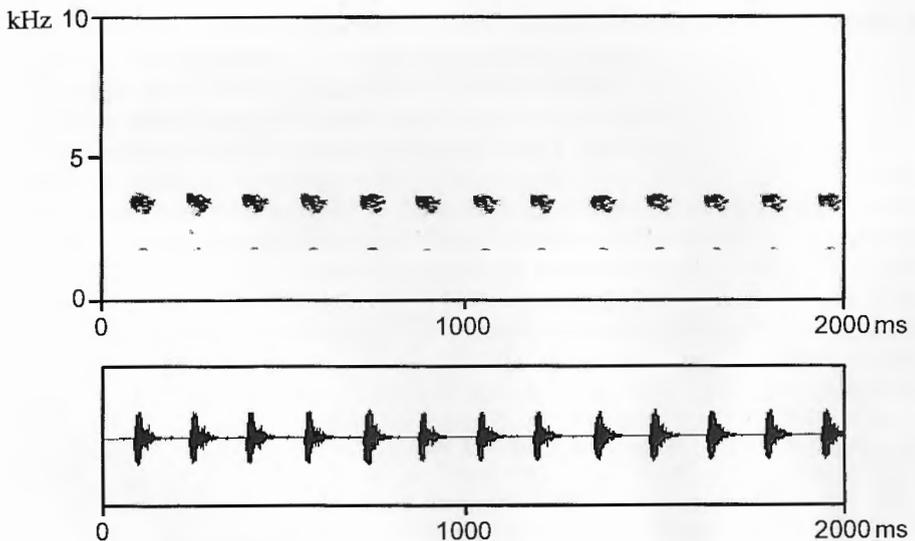


Abb. 1. Spektrogramm und Oszillogramm eines Ausschnittes vom Anzeigeruf von *Epipedobates azureiventris*.

Spectrogram and oscillogram of a section of the advertisement call of *Epipedobates azureiventris*.

Die Dauer der hier ausgewerteten Lautserien entspricht nur etwa einem Zehntel der maximalen Dauer, die KNELLER (1987) für Triller von *E. azureiventris* angibt. Unsere langjährigen Beobachtungen an der Art in Gefangenschaft zeigen jedoch, daß die Dauer der Lautserien (vermutlich motivationsbedingt) innerhalb der gesamten bekannten Spannweite (ca. 3-40 s) liegen kann, auch wenn SCHULTE (1999: 249) im Freiland nur kurze Rufe feststellen konnte. Zudem konnten wir unabhängig von der Dauer eines Trillers im Zusammenhang damit immer nur das von KNELLER (1987) beschriebene Verhaltensmuster erkennen: Andere Männchen beginnen ebenfalls mit dem Rufen und laichbereite Weibchen reagieren positiv phonotaktisch. Wir nehmen an, daß für die Erkennung weniger die Dauer einer Lautserie entscheidend ist als die Lautwiederholungsrate.

4 Vergleich mit anderen Pfeilgiftfröschen

KNELLER & HENLE (1985) beschreiben *E. azureiventris* aufgrund morphologischer Merkmale ursprünglich als Vertreter der sonst rein trans-andinen Gattung *Phyllobates* (sensu MYERS et al. 1978). Eine Zugehörigkeit zu dieser Gattung hält auch SCHULTE (1999: 245) für möglich. MYERS (1987) stellt die Art zu *Epipedobates*, und MYERS & BURROWES (1987) sowie HENLE (1992) gehen auf die Beziehung zu den kleineren cis-andinen *Epipedobates*-Arten näher ein. MYERS & BURROWES (1987) stellen *E. azureiventris* in die *pictus*-Gruppe sensu SILVERSTONE (1976). Sie verstehen diese Gruppe als „loose and possibly artificial“ (S. 16). SCHULTE (1989) spaltet hiervon eine *petersi*-Gruppe ab, in die mittlerweile eine ganze Reihe von Arten überführt wurden (vgl. MORALES & VELAZCO 1998; MYERS et al. 1998; SCHULTE 1999). Über ihre phylogenetischen Beziehungen kann bisher jedoch, ebenso wie bei den Arten der *pictus*-Gruppe, nur spekuliert werden (z.B. SCHULTE 1999). Wir betrachten daher beide Guppen als phenetische Einheiten und folglich alle darin enthaltenen Arten für hypothetisch mit *E. azureiventris* verwandt. Es handelt sich um *E. andinus*, *E. bilinguis*, *E. bolivianus*, *E. braccatus*, *E. cainarachi*, *E. erythromos*, *E. flavopictus*, *E. hahneli* sensu lato, *E. ingeri*, *E. labialis*, *E. macero*, *E. parvulus*, *E. petersi*, *E. pictus*, *E. planipaleae*, *E. pongoensis*, *E. pulchripictus*, *E. rubriventris*, *E. simulans* und *E. smaragdinus* (vgl. SILVERSTONE, 1976; MYERS & BURROWES 1987; JUNGFER 1989; SCHULTE 1989, 1999; HADDAD & MARTINS 1994; LÖTTERS et al. 1997; MORALES & VELAZCO 1998; MYERS et al. 1998).

ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1988) definieren nach ethologischen Kriterien ebenfalls eine *pictus*-Gruppe, die vermutlich enge phylogenetische Beziehungen widerspiegelt. HENLE (1992) diskutiert Verhaltensmerkmale von *E. azureiventris* und hält eine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe für möglich. Da ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1988) jedoch nur drei der oben aufgeführten Arten untersucht haben, ist es trotzdem notwendig, *E. azureiventris* mit all diesen Arten zu vergleichen.

Sofern verfügbar, faßt Tabelle 1 Literaturangaben zu den Anzeigerufen der genannten *Epipedobates* zusammen. Wegen der hypothetischen Zugehörigkeit von *E. azureiventris* zur Gattung *Phyllobates* werden auch Angaben zu den Anzeigerufen von *P. bicolor* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1985 als *P. terribilis*) und *P. terribilis* (MYERS et al. 1978) einbezogen. Daten zu den Vokalisationen anderer *Phyllobates*-Arten sind unseres Wissens nicht verfügbar.

Der Anzeigeruf von *E. azureiventris* weist bei der Lautdauer (bei etwa gleicher Temperatur) Ähnlichkeiten mit *E. parvulus*, *E. pictus* und *E. smaragdinus* sowie (bei unbekannter Temperatur) mit *E. petersi* auf. *E. macero* hat bei einer höheren

Temperatur etwa gleich lange bis längere Laute wie *E. azureiventris*, die bei gleicher Temperatur jedoch noch ähnlicher sein könnten. Die Dauer der ersten Vokalisation des Doppellautes von *E. bilinguis* ähnelt *E. azureiventris* ebenfalls, doch ist bei *E. bilinguis* der zweite, nachgeschaltete Teillaut in der Regel immer vorhanden (vgl. JUNGFER 1989). Die Laute der anderen Arten sind deutlich kürzer oder länger als bei *E. azureiventris*. Bei der Länge der Intervalle zwischen den Lauten sowie bei der Lautwiederholungsrate gleicht *E. azureiventris* einzig *E. macero* und *E. petersi* (bei letzterem jedoch nur innerhalb von Lautgruppen; vgl. MYERS et al. 1998). Von allen in Tabelle 1 aufgeführten *Epipedobates*-Arten ähnelt somit *E. macero* im Anzeigeruf am ehesten *E. azureiventris*; dies gilt nicht nur für die zeitlichen Muster, sondern insbesondere auch für die Dominanzfrequenz. Wir kennen den Ruf von *E. macero* nicht, jedoch sprechen RODRÍGUEZ & MYERS (1993: 9) wegen dem unmusikalischen Klang bei dieser Art nur mit Einschränkung von einem Triller. Zudem bestehen die Laute von *E. macero* den Autoren zufolge aus mindestens zwei Pulsen. Daher ist beim Anzeigeruf von *E. azureiventris* eine größere Ähnlichkeit mit den typischen melodiosen Trillern von *P. bicolor* und *P. terribilis* (MYERS et al. 1978) gegeben. Die Laute dieser Arten erscheinen wie bei *E. azureiventris* ungepulst, jedoch etwas länger. Ihre Dominanzfrequenz ist zudem nach unten verschoben (Tab. 1).

Aufgrund ihrer Adaptivität eignen sich Lautäußerungen bei Froschlurchen generell eher nicht, um Aussagen über Verwandtschaftsverhältnisse zu treffen. Wie Tabelle 1 zeigt trifft dies generell auch auf die cis-andinen *Epipedobates*-Arten zu. Mögli-

Tab. 1. Zusammenstellung von Literaturdaten zu den Anzeigerufen einiger Dendrobatiden (*Epipedobates*, *Phyllobates*), die hypothetisch mit *E. azureiventris* näher verwandt sein könnten (s. Text). Die beiden Teillaute inklusive dem kurzen Zwischenintervall bei *E. bilinguis* werden hier zusammen als ein (Doppel-) Laut betrachtet; die Angaben zur Dauer des Zwischenlautintervalls und zur Lautwiederholungsrate beziehen sich somit jeweils auf die Doppellaute als eine Einheit. Die einzelnen Populationen von *E. hahneli* stammen aus Brasilien (1), Peru (2) und Bolivien (3, 4), die von *E. pictus* beide aus Bolivien. Bei *E. rubriventris* beziehen wir den Begriff Anzeigeruf auf die bei LÖTTERS et al. (1997: 28) in Skizze 1b abgebildete Vokalisation. Soweit möglich, wird für alle Arten die Spannweite angegeben. Somit wird nicht berücksichtigt, daß bei *E. petersi* das Zwischnelautintervall sehr variabel ist (bei dieser Art können innerhalb eines Rufes neben gleichmäßig aufeinanderfolgenden Lauten auch Lautgruppen, innerhalb derer die Intervalle sehr kurz sind, auftreten [vgl. MYERS et al. 1998]). Möglicherweise schließt dies sogar verschiedene Ruftypen ein). Daten aus MORALES (1992) und DE LA RIVA et al. (1996) sind gerundet. Mit ¹ versehene Werte wurden auf Grundlage der publizierten Daten bzw. Abbildung selbst ermittelt.

Compilation of literature data on advertisement calls of several dendrobatids (*Epipedobates*, *Phyllobates*), which hypothetically may be closely related to *E. azureiventris* (see text). In *E. bilinguis* the partial notes and the short interval in-between partial notes are treated together as one (double) note; hence, data on intercall interval length and note repetition rate each refer to these double notes as one unit. Data on *E. hahneli* refer to populations from Brazil (1), Peru (2), and Bolivia (3, 4), those of *E. pictus* to Bolivian populations. In *E. rubriventris*, we refer the term advertisement call to the vocalization shown in „Skizze 1b“ in LÖTTERS et al. (1997: 28). As far as possible, for all species range values are provided. So it is not considered that in *E. petersi* internote intervals are very variable [in this species, within a single call, trains of notes may be replaced by groups of up to four notes which are separated by very short intervals (compare MYERS et al. 1998). Probably this corresponds to different call types]. Data taken from MORALES (1992) and DE LA RIVA et al. (1996) are rounded. Values marked with ¹ are personal estimations based on published data or figures.

Art	Temp. [°C]	Lautdauer [ms]	Intervall [ms]	Lautwiederholungsrate	Lautstruktur	Frequenzbereich	Dominanzfrequenz [Hz]	Quelle [Hz]
<i>E. azureiventris</i>	24,0	29-37	41-52	12,6/s	ungepulst	1650-3650	3400-3600	diese Arbeit
<i>E. bilineatus</i>	22,0	32-64 + 56-64	120-216	ca. 3,1/s ¹	ungepulst	3800-4800	3900-4600	JUNGFER (1989)
<i>E. erythromos</i>	22,0	130-140	> 1000	0,63/s	gepulst	4100-5100 ¹	4300-4700	MYERS & BURROWES (1987)
<i>E. flavopictus</i>	24,0	110	480-630	ca. 1,5/s ¹	gepulst	3200-4200	—	HADDAD & MARTINS (1994)
<i>E. hahneli</i> 1	28,0	15	150-300	ca. 4,2/s ¹	ungepulst	2500-7000	—	HADDAD & MARTINS (1994)
<i>E. hahneli</i> 2	—	69-84	520-1246	1,5/s	ungepulst	3550-4800	3750-4300	LÖTTERS et al. (1997)
<i>E. hahneli</i> 3	24,0	11-15	—	5,2/s ¹	ungepulst	—	5008-5048	DE LA RIVA et al. (1996)
<i>E. hahneli</i> 4	26,9	15-19	—	8,6/s ¹	ungepulst	3700-5600	4560	KÖHLER & LÖTTERS (im Druck)
<i>E. macero</i>	27,0	30-50	ca. 60	10/s	gepulst	3350-3900 ¹	3500	RODRÍGUEZ & MYERS (1993)
<i>E. parvulus</i>	24,6	24-28	8-16	ca. 26,3/s ¹	ungepulst	3800-4800	3900-4600	JUNGFER (1989)
<i>E. petersi</i>	—	40-70	50-290/s	—	gepulst	3320-3960	—	MYERS et al. (1998)
<i>E. pictus</i> 1	22,5	50	220-380	ca. 2,9/s ¹	ungepulst	3400-4300	—	HADDAD & MARTINS (1994)
<i>E. pictus</i> 2	25,2	26-33	—	4,2/s ¹	ungepulst	—	3776-3897	DE LA RIVA et al. (1996)
<i>E. rubriventris</i>	26,0	47-88	195-368	2,6/s	ungepulst	3800-5400	—	LÖTTERS et al. (1997)
<i>E. simulans</i>	—	70-110	> 100 ¹	1-2/s	gepulst	3760-4800	—	MYERS et al. (1998)
<i>E. smaragdinus</i>	25,4	41	—	6/s	gepulst	3091-2768	—	MORALES (1992)
<i>P. bicolor</i>	—	62,9	48,2	10,5/s	ungepulst ¹	1987-2749	2450	ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1985)
<i>P. terribilis</i>	27,0	< 50 ¹	ca. 50 ¹	13/s	ungepulst ¹	—	1800	MYERS et al. (1978)

cherweise weichen manche Arten im Anzeigeruf so extrem ab, weil sie sympatrisch mit anderen vorkommen (vgl. SILVERSTONE 1976). Um so bemerkenswerter ist jedoch, daß sich die fünf bekannten Arten der Gattung *Phyllobates* (MYERS et al. 1978; eigene unpubl. Beobachtungen), die eine monophyletische Gruppe darstellen (MYERS et al. 1978), allesamt durch einen, sich zumindest sehr ähnlich anhörenden Triller auszeichnen. Trotz der Ähnlichkeit des Anzeigerufes von *E. azureiventris* zu *P. bicolor* und *P. terribilis* kann man jedoch nicht sicher von einer näheren (Ruf-)Verwandtschaft von *E. azureiventris* zur Gattung *Phyllobates* sprechen. Denn es existieren bei einigen Rufmerkmalen von *E. azureiventris* auch Parallelen zu anderen *Epipedobates*-Arten, insbesondere *E. macero*. Es muß auch betont werden, daß *E. parvulus* nach der Definition von MYERS et al. (1978: 325) einen Triller hat, der sich allerdings deutlich sowohl von *E. azureiventris* als auch von den *Phyllobates*-Arten unterscheidet (vgl. Tab. 1).

Danksagung

Wir bedanken uns bei F. GLAW (Zoologische Staatssammlung München) für Hilfe beim Auswerten der hier beschriebenen Rufe und seine Diskussionsbereitschaft. K.-H. JUNGFER (Fichtenberg) und S. REICHLÉ (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) steuerten freundlicherweise weitere Anregungen und Kommentare bei. K.-H. JUNGFER danken wir zudem für konstruktive Anmerkungen zur Gestaltung des Manuskripts.

Schriften

- DE LA RIVA, I., R. MÁRQUEZ & J. BOSCH (1996): The advertisement calls of three South American poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae), with comments on their taxonomy and distribution. – *J. Nat. Hist.*, **30**: 1413-1420.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. – New York (McGraw-Hill), 670 S.
- HADDAD, C.F.B. & M. MARTINS (1994): Four species of Brazilian poison frogs related to *Epipedobates pictus* (Dendrobatidae): taxonomy and natural history observations. – *Herpetologica*, **50**(3): 282-295.
- HENLE, K. (1992): Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). – *Bonn. zool. Beitr.* **43**(1): 79-129.
- JUNGFER, K.-H. (1989): Pfeilgiftfrösche der Gattung *Epipedobates* mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Peru. – *Salamandra*, Bonn, **25**(2): 81-98.
- KNELLER, M. (1987): Beobachtungen an *Phyllobates azureiventris* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. – *Herpetofauna*, Weinstadt, **9**(50): 6-8.
- & K. HENLE (1985): Ein neuer Blattsteiger-Frosch (Salientia: Dendrobatidae: *Phyllobates*) aus Peru. – *Salamandra*, Bonn, **21**(1): 62-69.
- KÖHLER, J. & S. LÖTTERS (im Druck): Annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, with description of some advertisement calls. – *Bonn. zool. Beitr.*
- LÖTTERS, S., P. DEBOLD, K. HENLE, F. GLAW & M. KNELLER (1997): Ein neuer Pfeilgiftfrosch aus der *Epipedobates pictus*-Gruppe vom Osthang der Cordillera Azul in Perú. – *Herpetofauna*, Weinstadt, **19**(110): 25-34.
- MORALES, V. (1992 [„1991“]): Estudio de la vocalización de algunas ranas dardo-venenoso (Dendrobatidae: *Dendrobates*) en el Perú. – *Acta. zool. Lilloana*, **41**: 107-119.
- & P.M. VELAZCO (1998): Una especie nueva de *Epipedobates* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) de Perú. – *Amphibia-Reptilia*, Leiden, **19**(4): 369-376.
- MYERS, C.W. (1987): New generic names for some Neotropical poison frogs (Dendrobatidae). – *Pap. Avul. Zool.*, São Paulo, **36**(25): 301-306.

- & P.A. BURROWES (1987): A new poison frog (*Dendrobates*) from Andean Colombia, with notes on a lowland relative. – Amer. Mus. Novit., New York, **2899**: 1-17.
- , J.W. DALY & B. MALKIN (1978): A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., New York, **161**: 309-365.
- , L.O. RODRÍGUEZ & J. ICOCHEA (1998): *Epipedobates simulans*, a new cryptic species of poison frog from southeastern Peru, with notes on *E. macero* and *E. petersi* (Dendrobatidae). – Amer. Mus. Novit., New York, **3238**: 1-20.
- RODRÍGUEZ, L.O. & C.W. MYERS (1993): A new poison frog from Manu National Park, southeastern Peru (Dendrobatidae, Epipedobates). – Amer. Mus. Novit., New York, **3068**: 1-15.
- , J. CÓRDOVA & J. ICOCHEA (1993): Lista preliminar de los anfibios del Perú. – Publ. Mus. Hist. Nat. Univ. nacional Mayor San Marcos (A), Lima, **45**: 1-22.
- SCHULTE, R. (1989): Nueva especie de rana venonosa de género *Epipedobates* registrada en la Cordillera Oriental, Departamento San Martín. – Bol. Lima **63**: 41-46.
- (1999): Pfeilgiftfrösche. „Artenteil Peru“. – Waiblingen (INIBICO).
- SILVERSTONE, P.A. (1976): A revision of the poison arrow-frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). – Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Bull. **27**: 1-53.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1985): Zur Fortpflanzungsstrategie des Pfeilgiftfrosches *Phyllobates terribilis* MYERS, DALY & MALKIN, 1978. – Salamandra, Bonn, **21**(4): 281-297.
- (1988): Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen. – Salamandra, Bonn, **24**(2/3): 125-160.

Eingangsdatum: 22. Oktober 1998

Verfasser: STEFAN LÖTTERS, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, E-mail: uzs5r6@uni-bonn.de; MATTHIAS KNELLER, Brombeerweg 19, D-53578 Windhagen.