

AMAZONIEN AUS DER FROSCHPERSPEKTIVE

WALTER HÖDL

I. Allgemeine Einführung

Die meisten der über 3800 wissenschaftlich registrierten Froschlurcharten leben in tropischen Regenwäldern, wo gleichbleibende Wärme und hohe Luftfeuchtigkeit diesen wechselwarmen, mit geringem Verdunstungsschutz ausgestatteten Wirbeltieren ideale Lebensbedingungen bieten (DUELLMAN & TRUEB 1986). Aufgrund der fehlenden Wärmeregulation entspricht die Körpertemperatur der Kröten und Frösche stets der umgebenden Außentemperatur. In den gemäßigten Zonen haben es nur wenige Spezialisten geschafft, sich an die starken jahreszeitlichen Schwankungen anzupassen. In Europa kommen lediglich 34 (in Österreich 13) Froschlurcharten vor (ENGELMANN 1986), während etwa 33% aller bisher beschriebenen Anuren in Südamerika und davon wiederum die meisten in den feuchten Tropenwäldern beheimatet sind (DUELLMANN 1979, 1988).

Über 300 Froschlurcharten leben im Amazonastiefland (Abb. 1). Die Amazonaswälder des Andenvorlandes weisen weltweit die höchste Diversität an Fröschen und Kröten auf, wobei 81(!) sympatrische (=an einem Ort gemeinsam vorkommende) Arten den absoluten Rekord darstellen (DUELLMAN 1978). Nach dem sogenannten Konkurrenzausschlußprinzip können Pflanzen und Tiere, die identische ökologische Ansprüche besitzen, nicht koexistieren. Gemeinsam vorkommende Formen stellen daher stets unterschiedliche Anforderungen an ihre Umwelt. So unterscheiden sich die einzelnen Arten der amazonischen Froschlurch- (wie die aller anderen Organismen-)gemeinschaften deutlich hinsichtlich ihrer Nutzung von Raum, Zeit und Nahrung (AICHINGER 1987, CRUMP 1971, DUELLMANN 1979, TOFT & DUELLMANN 1979). Körpergrößen und -formen widerspiegeln die unterschiedlichsten Lebensweisen (vergl. Abb. 3 und 4).

Für ein (ursprünglich) nahezu vollständig bewaldetes Ökosystem wie Amazonien ist es wohl kaum verwunderlich, daß ein Großteil der darin lebenden Froschlurche Baumbewohner sind. Von 130 analysierten Froscharten der Tieflandwälder besitzen mehr als 80 die Fähigkeit, zu klettern (DUELLMANN

ZUR BIOLOGIE DER FRÖSCHE UND KRÖTEN DES AMAZONASTIEFLANDES

1990, HÖDL 1990a). Während einige die bodennahe Krautschicht und Büsche besiedeln, sind die meisten Arten hoch oben im Kronendach beheimatet. Kletterfähige Frösche zeichnen

sich generell durch verbreiterte Finger- und Zehenspitzen aus (Abb. 2). Mit Hilfe dieser Haftorgane und unterstützt durch die Adhäsionswirkung der Bauchhaut können sich Baumfrösche ausgezeichnet im Geäst fortbewegen. Vermutlich aufgrund des hohen Feinddruckes, der erschwerten Flucht- und Versteckmöglichkeiten und der am Tage relativ geringen Luftfeuchtigkeit sind alle im Geäst lebenden Frösche nachtaktiv. Mit ihren großen, an geringste Lichtverhältnisse angepaßten Augen sind sie für den nächtlichen Beutefang, ob ansitzender Lauerer oder umherstreunender Jäger, bestens gerüstet.

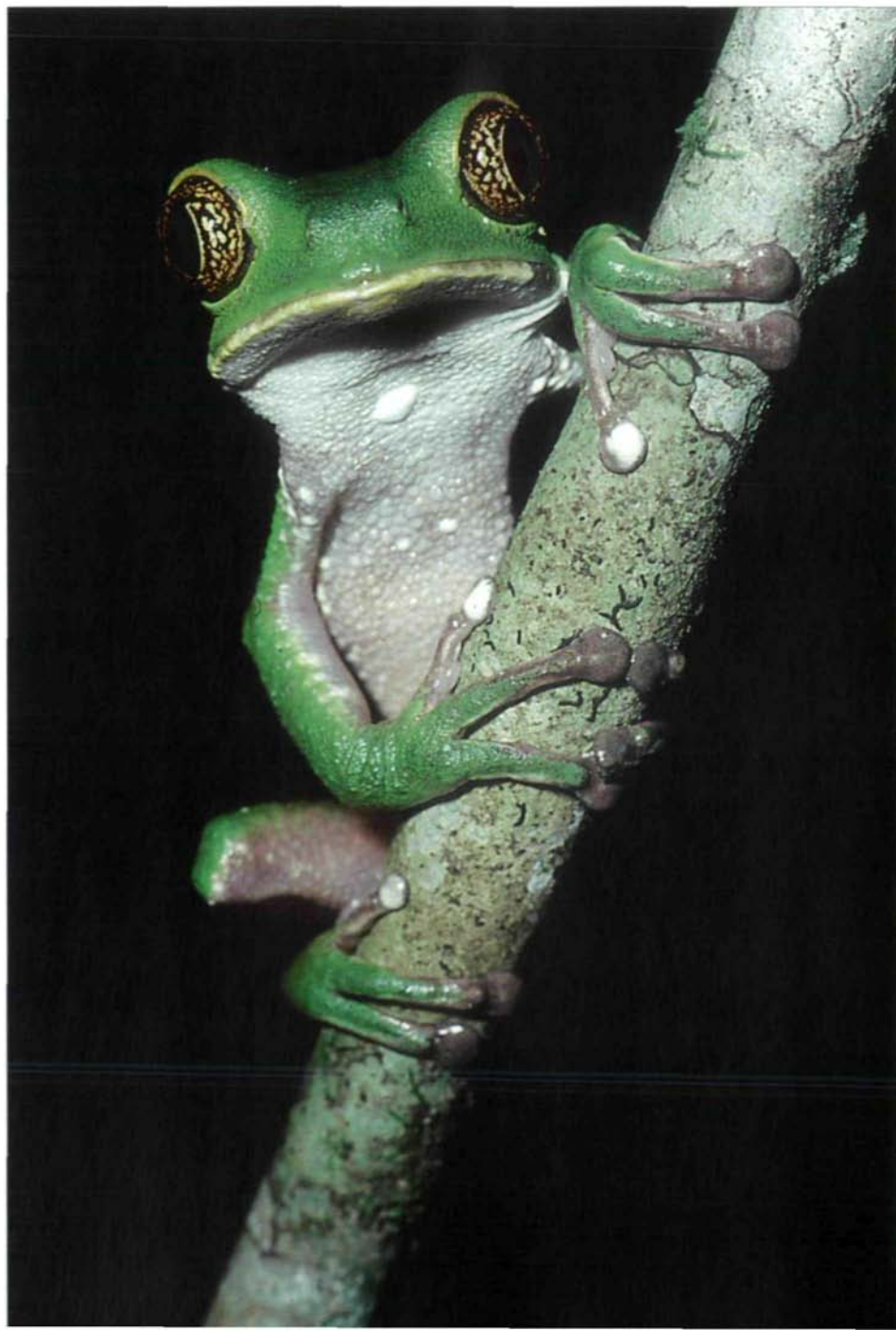
An die 30% der Anurengemeinschaften Amazoniens leben am Waldboden und in offenen Landschaften (DUELLMAN 1990). Etwa die Hälfte dieser Bodenbewohner ist tagaktiv. Einige der terrestrischen Arten haben eine unterirdische Lebensweise entwickelt und kommen kaum noch ans Tageslicht. Ein gedrungener keilförmiger Körperbau, eine stark verknorpelte Schnauzenspitze und kurze Vorder- sowie kräftige Hinterbeine weisen auf eine wühlende Tätigkeit hin (siehe Abb. 71). Obwohl zahlreiche Frösche und Kröten an Gewässern gehört und bei der Paarung beobachtet werden können, sind es nur ganz wenige, die permanent im Wasser leben.

Die Nahrung der aquatischen Wabenkröten (Pipidae) (vergl. Abb. 30) besteht aus Fischen und Würmern sowie Larven von Amphibien und Insekten. Die terrestrischen und baumbewohnenden Frösche und Kröten ernähren sich von kleinen Gliedertieren, vornehmlich Insekten. Da ein Großteil der tierischen Biomasse des Regenwaldes aus Termiten und Ameisen besteht, dominieren diese beiden Insektenordnungen das breite Beutespektrum. Vertreter einiger großer bodenlebender Pfeiffroscharten sind zusätzlich regelmäßige Froschräuber. Ausgesprochene Nahrungsspezialisten gibt es innerhalb der amazonischen Froschlurche nur ganz wenige. Diese ernähren sich exklusiv von Termiten und/oder Ameisen (DUELLMAN 1990).



Abb. 1:
*Amazonastiefland/Rio Jurua:
Eine enge Verzahnung von
Wald und Wasser,
kontinuierliche Wärme und
hohe Luftfeuchtigkeit stellen
günstige Lebensbedingungen
für Amphibien dar.*

Abb. 2:
Makifrosch
(*Phyllomedusa tarsius*)
(Kopf-Rumpf-Länge 94 mm):
Ein Großteil der Regenwaldfrö-
sche sind Baumbewohner.



Das Spektrum der Körperformen neotropischer Froschlurche reicht von winzigen, grazilen Baumfröschen bis hin zu riesigen, bodenbewohnenden Pfeiffröschen.



**Abb. 3: *Leptodactylus labyrinthicus* (158 mm)
João Pessoa, Brasilien.**

**Abb. 4: Ausgewachsenes Männchen von
Centrolenella sp. (20 mm) zwischen menschlichen Fingern,
Rancho grande, Venezuela.**

Froschlurche dienen unzähligen Beutegreifern als Nahrung. Aquatische Entwicklungsstadien werden vielfach von räuberischen Insektenlarven und das Wasser aufsuchenden Schlangen verzehrt. Daneben stellen Spinnen eine quantitativ nicht zu unterschätzende Gefahr dar (Abb. 5 - 8). An Waldpfützen und -tümpeln lauende Vertreter der Kammspinnen (Ctenidae) ergreifen mit ihren Giftklauen nach Luft schnappende Larven. Besonders bedroht sind frisch metamorphisierte Tiere, wenn sie ihren ersten Schritt ans Land wagen. Die auch auf der Wasseroberfläche sich blitzschnell fortbewegenden Kammspinnen machen selbst vor erwachsenen Fröschen nicht halt (HÖDL, pers. Beob.). Auslösendes und orientierendes Moment für den Zubiß scheint die Wasserwellenbewegung zu sein, die auftauchende Larven, an Land schwimmende Jungtiere oder rufende Männchen im Wasser produzieren. Laichplatzgemeinschaften an größeren -meist fischlosen- Gewässern werden gerne von aquatischen Schlangen, Kaimanen und Wasservögeln heimgesucht. Terrestrische und auf Bäumen lebende Frösche werden häufig Opfer von Schlangen (Abb. 9), Greifvögeln, Vogelspinnen oder Fledermäusen.

Da sich Frösche und Kröten in der Regel nachts paaren, ist das Auffinden fortpflanzungsbereiter Artgenossen mit Hilfe optischer Orientierung über längere Strecken unmöglich. Die Zusammenführung der Geschlechtspartner erfolgt daher in den meisten Fällen, in denen dies untersucht wurde, auf aku-



Abb. 5:
Eine Kammspinne (Unterfam. Cteninae) lauert am Gewässerrand auftauchenden Kaulquappen auf.

Abb. 6:
Erbeutete Kaulquappen werden an Land gezogen und verzehrt.

stischem Weg. Die männlichen Tiere besetzen dazu artspezifische Rufstandorte. Bevor ein Männchen seinen Ruf ausstößt, nimmt es durch die Nasenlöcher, die dabei in rasche Bewegung geraten, Luft auf. Durch Heben und Senken des Mundbodens drückt es diese anschließend in die Lunge, die prall gefüllt wird. Erst jetzt ist das Männchen rufbereit. Während des Rufvorganges bleibt das Maul und die Nasenlöcher geschlossen, und die Luft wird zwischen Lunge und Mundraum hin und her bewegt. In vielen Fällen werden die



Abb. 7:
*Der Engmaulfrosch *Hamptophryne boliviana* (36 mm) . . .*

Abb. 8:
*. . . die semiaquatische Baumfroschart *Sphaenorhynchus lacteus* (43 mm) in den Fängen jüngerer Spinnen.*

während der Ausatemungsphase erzeugten Rufe über aufgeblähte Kehlsäcke (=Schallblasen) (Abb. 10, vergl. Abb. 14-16, 20, 29, 40, 45, 54-57, 60, 62, 65, 80, 94), nach allen Richtungen abgestrahlt. Mit diesen sogenannten Anzeigerufen werden männliche Nachbarn auf Distanz gehalten und artgleiche Weibchen angelockt (WELLS 1977). Sowohl in der Weite der dicht bewaldeten und niemals überschwemmten "Terra firme" als auch in dem verzweigten System der Flußauenlandschaft, der sogenannten Varzea, wird die nächtliche



Spinnen sind gefährliche Feinde der Froschlurche.



Abb. 9:

***Adenomera andreae* (26 mm) als Beute einer bodenlebenden Natter (*Liophis* sp.).**

Geräuschkulisse während der Regenzeit zum größten Teil von Fröschen und Kröten aufgebaut. Der in einem Meter Entfernung gemessene Schallpegel rufender Frösche liegt um 90 Dezibel und erreicht somit die akustische Energie eines nicht schallgedämpften Motorrads. Die Rufe von Agakröten und Riesenlaubfröschen können aus einer Entfernung von einem halben Kilometer gut wahrgenommen werden.

Die ablaichbereiten Weibchen - und nur diese unmittelbar fortpflanzungsfähigen sind durch einen komplizierten biologischen Mechanismus akustisch sensibilisiert - versuchen im meist nächtlichen Stimmen-Tohuwabohu ihre artspezifischen Männchen zu finden. Dies scheint zunächst in einer dröhnenden Arena von bis zu 15 gleichzeitig rufenden Arten, wie z. B. an einem Waldtümpel oder in den "Schwimmenden Wiesen" der Varzea, schier unmöglich zu sein. Doch hier hilft sich die Natur mit einem einfachen Trick: Die erblich fixierten Stimmen der Froschlurche sind besonders bei nahverwandten und im selben Biotop rufenden Arten stark voneinander abweichend (HÖDL 1977). Die stummen und stets schallblasenlosen Weibchen sind auf die Lautäußerungen der Männchen hervorragend abgestimmt. In der Hörbahn, die einem akustischen Filter entspricht, werden fremde Signale und Geräusche unterdrückt und die artgleichen Lautmuster ungedämpft durchgelassen. Dieses akustische Schlüssel-Schloß-Prinzip funktioniert so ausgezeichnet, daß es kaum -auch



Abb. 10:

**Nur männlichen Frösche besitzen Schallblasen.
Hyla sarayacuensis (28 mm).**

nicht im Laborversuch - zu Fehlreaktionen(-paarungen) kommt. Diese Rufe, die auf Unterscheidbarkeit und Einmaligkeit hin angelegt sind, zeigen in den kröten- und froschreichen Tropen eine erstaunliche Vielfalt. Nur wenige der akustischen Signale von Amazonasfröschen können mit "Quaken" umschrieben werden. Das Lautspektrum reicht vom dumpfen Grollen über Krächzen, metallisches Klopfen, lachendes Gickern, Trillern und Pfeifen bis hin zum weinerlichen Raunzen und oxsenartigen Gebrüll. Nicht selten werden amazonische Froschrufe irrtümlich anderen lauterzeugenden Tiergruppen, wie Vögeln, Insekten oder Säugetieren zugeordnet.

Neben den der Fortpflanzung dienenden Anzeigerufe gibt es bei Anuren auch andere Ruftypen, wie z. B. die Schreckrufe, die ein Tier dann abgibt, wenn es von einem Beutegreifer gefaßt wird (HÖDL & GOLLMANN 1986). Diese ausnahmsweise bei geöffnetem Maul und von beiden Geschlechtern erzeugten Laute werden als letzter Hilfeschrei in tödlicher Gefahr gedeutet. Die schrillen, einem kurzen, wiederholten katzenartigen Miauen nicht unähnlichen Rufe veranlassen unerfahrene Froschfänger, ihre Beute unmittelbar fallen zu lassen. Bleibt ein Beutegreifer durch diese zunächst überraschenden Rufe unbeeindruckt, so können sekundäre Predatoren angelockt werden, die möglicherweise mehr Interesse an dem Räuber als an seiner amphibischen Beute haben. Frösche fressende Schlangen und eine Raubkatze (*Felis wiedii*) in Aktion



Abb. 11: *Hemiphraactus proboscideus* (48 mm).
**Die Weibchen dieser äußerst seltenen Baumfroschart
brüten ihre Eier in der Rückenhaut aus.**

hat der Autor dieser Zeilen nur aufgrund der erbärmlich klingenden Schreckrufe großer Pfeif- und Baumfrösche angetroffen, die ihm den Weg zu den unglücklichen Opfern wiesen.

Die weitaus am häufigsten gehörten Froschlaute sind jedoch die Anzeigerufe der Männchen. Sie verraten uns, wo Frösche und Kröten leben (oder sich zumindest fortpflanzen). Es gibt keinen amazonischen Lebensraum in dem diese effizienten Feinde der allgegenwärtigen Gliedertiere nicht angetroffen werden können. Aufgelassene Grabgänge von Nagetieren und sozialen Insekten sind Froschlurchhabitate und -laichplätze ebenso wie das lockere Erdreich, der Wurzelfilz, die Laubstreu, die Kraut- und Strauchschicht sowie die diversen Strukturen der Baumkronenregion. Überschwemmungswälder und Schwimmende Wiesen, sämtliche Gewässertypen und alle offenen Landschaften (wie z. B. Savannen und vom Menschen geschaffene Lebensräume) wurden von Fröschen und Kröten erfolgreich besiedelt.

Die Fortpflanzung der Amazonasfrösche folgt nicht notwendigerweise dem generalisierbaren Schema heimischer Amphibien, das eine Eiabgabe im Wasser und aquatische Larven beinhaltet. Im Gegenteil: Weniger als 45% der Anurenarten des amazonischen Tieflandes laichen in Gewässern (CRUMP 1974, HÖDL 1990a). Hoher Feinddruck und Konkurrenz unter den sich entwickelnden Larven haben vielfach zu terrestrischen Gelegen geführt, wobei eine Luftfeuchtigkeit von nahezu 100% Voraussetzung für das Überleben der -bei Amphibien generell unbeschalten- Eier ist. Etwa ein Drittel laichen außerhalb von Wasserkörpern, durchlaufen aber noch eine aquatische Larvalphase. Die schlüpfenden Kaulquappen werden entweder überflutet oder lassen sich von einem erhöhten Gelegeplatz in das darunter befindliche Gewässer fallen. Eine besondere Brutpflege betreiben die Männchen der Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae). Sie bewachen in der Regel die in der Laubstreu abgelegten Eier und transportieren die geschlüpften Larven am Rücken zum Gewässer. Etwa 20% aller amazonischen Arten sind in ihrer Entwicklung von Wasserkörpern völlig unabhängig: Entweder findet die Embryonal- und Larvalentwicklung in nicht überflutbaren Schaumnestern oder an feuchten Stellen des Waldbodens statt, oder aber die befruchteten Eier entwickeln sich ohne Ausprägung des Kaulquap-



penstadiums direkt zum fertigen Frosch. Bei einigen Arten (wie z. B. *Hemiphraactus* spp., siehe Abb. 11) tragen die Weibchen die besamten Eier in Rückentaschen und bewahren dort die Entwicklungsstadien bis zur Metamorphose oder zumindest bis zum Schlüpfen der Larven (DUELLMAN 1989).

Artspezifische Laichplatz- und Habitatsprüche machen diese -schon an ihren Stimmen- gut erkennbaren Amphibien zu hervorragenden Leitformen für biologische Landschaftsdiagnosen. Fehlen einzelne oder mehrere Arten einer Anurenengemeinschaft, so kann auf ökologische Veränderungen bzw. Schäden der Lebensräume von Larven oder Adulttieren rückgeschlossen werden. Die größte Artendichte ist im reich strukturierten Primärwald zu finden. Allein an den Geräuschkulissen der Froschlurche kann ein geübter Biologe bereits erste Hinweise über den Zustand eines Regenwaldes geben. Weltweit rückläufige Populationsentwicklungen bei Amphibien - auch in äußerlich noch intakten Tropenwäldern- haben Biologen alarmiert (PECHMANN et al. 1991). Möglicherweise reagieren Amphibien auf allgemeine Veränderungen in unserer Atmosphäre (wie z. B.: "Saurer Regen", Ozonanreicherung in bodennahen Schichten, Erhöhung der Radioaktivität und des UV-Anteils) früher als andere Wirbeltiere. Ihre ungeschützte Haut, über die sie den Großteil des Wasser- und Sauerstoffbedarfs decken, macht sie zu sensiblen Bioindikatoren besonders für tropische Feuchtlebensräume und Gewässer.

- 1 - 5: *Embryonal- und Larvalentwicklung im Wasser (aquatische Entwicklung. 1, 3-5: Stillgewässer, 2: Fließgewässer).*
- 1 a: *Laichschnüre (z. B. Bufo granulatus)*
- 1 b: *Eifilm auf der Wasseroberfläche (Osteocephalus taurinus).*
- 1 c: *Laichballen (Hyla minuta).*
- 2: *Gelegeform der in Bächen abgelegten Eier unbekannt (Osteocephalus buckleyi).*
- 3: *Kraterförmig ausgehobene Vertiefung am Rand von Gewässern (Hyla boans).*
- 4: *Wassergefüllte Baumhöhle (Phrynohyas resinifictrix).*
- 5: *Wassergefüllte Bromelientrichter (Osteocephalus sp.).*
- 6-12: *Embryonalentwicklung außerhalb von Gewässern, Larvalentwicklung im Wasser (Semiterrestrische Entwicklung).*
- 6: *Schaumnestbildung an der Wasseroberfläche (Physalaemus ephippifer).*
- 7: *Gelege unmittelbar über der Wasserlinie (auf Blättern, Wurzeln etc.) (Dendrophryniscus minutus).*
- 8: *Gelege in der Laubstreu. Larven werden von bewachendem Vater zum Gewässer getragen (Epipedobates femoralis).*
- 9: *Eiabgabe in Blatttrichter (Phyllomedusa vaillanti).*
- 10: *Eiabgabe auf Blättern (Hyla brevifrons).*
- 11: *Schaumnest am Boden (meist in unmittelbarer Nähe von Gewässern) (Leptodactylus knudseni).*
- 12: *Schaumnest in Erdhöhle (meist in unmittelbarer Nähe von Gewässern) (Leptodactylus fuscus).*
- 13-16: *Embryonal- und Larval- oder direkte Entwicklung an Land (Terrestrische Entwicklung).*
- 13: *Schaumnest in Erdhöhle, ohne Notwendigkeit der Überflutung.*
- 14: *Embryonal und Larvalentwicklung im terrestrischen Nest (Colostethus stepheni).*
- 15,16: *Direkte Entwicklung in der Eihülle (Eleutherodactylus spp.).*
- 17, 18: *Entwicklung am Körper der Mutter*
- 17: *im Wasser (Pipa arrabali).*
- 18: *an Land (Hemiphractus proboscideus).*

Standort der Eiabgabe und Larvalentwicklung von Froschlurchen des amazonischen Tieflandes.

Für jeden Modus ist als Beispiel eine im Text genannte Art angeführt.

– Wasserstand zum Zeitpunkt der Eiabgabe.

. . . Der für die Larvalentwicklung notwendige Wasserstand (Verändert, nach Hödl 1990).

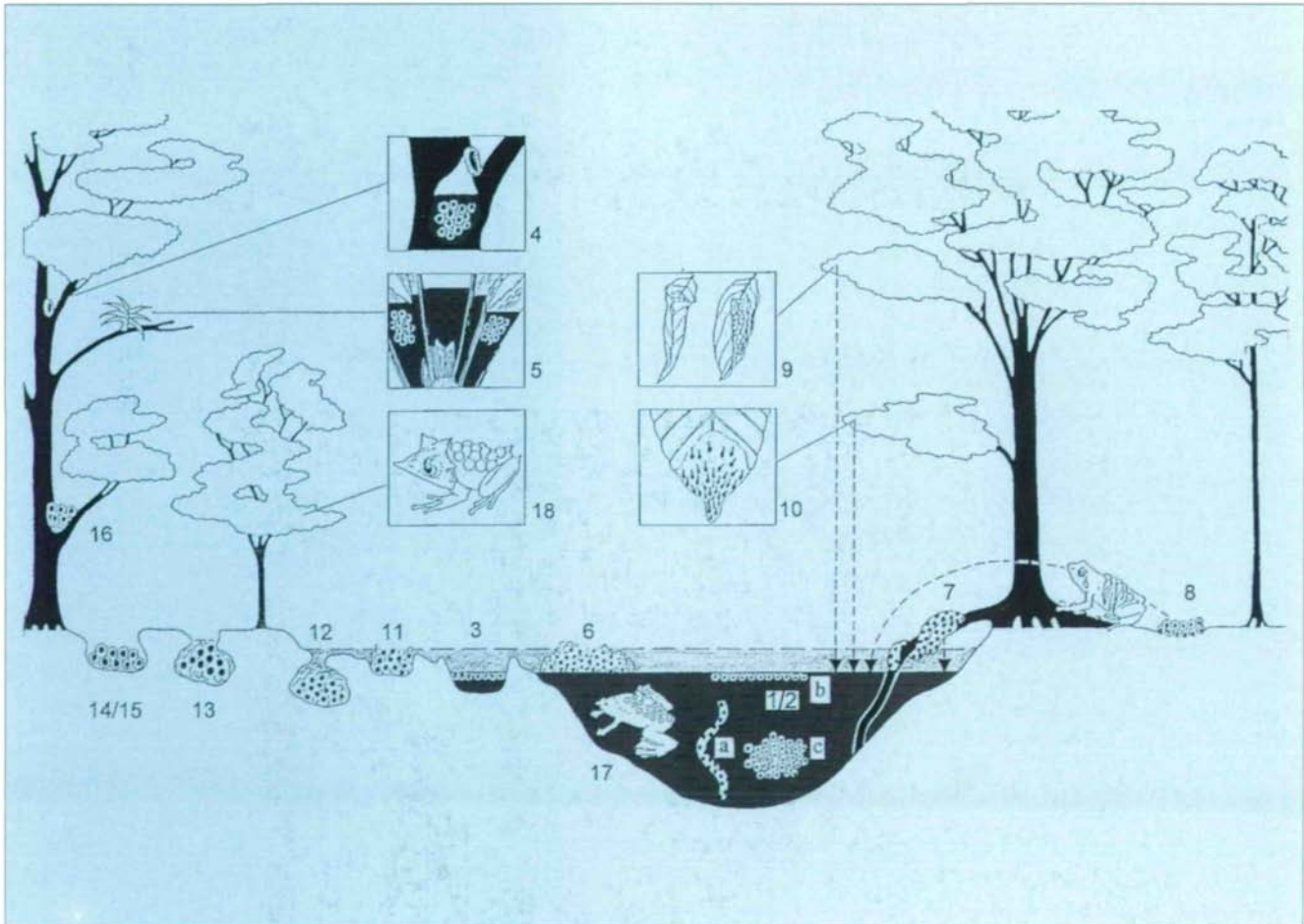


Abb. 12: Regenpfütze im Wohngebiet von Manaus.
An den zahlreichen, in der Regenzeit sich bildenden Pfützen finden sich nachts Ruf- und Fortpflanzungsgemeinschaften von meist mehreren Arten (*Leptodactylus fuscus*, *L. wagneri*, *L. ocellatus*, *Bufo granulosus*, *Elachistocleis bicolor*).

II. Spezieller Teil

Froschlurche als Kulturfolger – die Frösche und Kröten offener Lebensräume

Die durch den Menschen begünstigten "Kulturfolger" sind wohl die ersten Vertreter der Froschlurche, denen der Besucher in Amazonien begegnet. Die Aga-Kröte (*Bufo marinus*) (Abb. 13) ist stets in der Nähe von Hütten und Häusern zu beobachten, wo sie das Tagesversteck in der Dämmerung verläßt, um vom künstlichen Licht angelockte Insekten zu erbeuten. Die relativ dickhäutigen, bis zu 20 cm großen Kröten sind manchmal Gäste an Futterschüsseln von Haustieren, wo sie

jegliche Art von Nahrungsangebot (z. B. Reis, Nudeln, Fleischbällchen) aufnehmen, das Katzen oder Hunde übriglassen. Somit ist die Agakröte das einzige amazonische Amphib, das sich gelegentlich vegetarisch und eines der wenigen, das sich unter anderem auch von nicht bewegenden Objekten ernährt. Ausscheidungen der auffallend großen, hinter dem freiliegenden Trommelfell gelegenen Drüsenwülste können Rötungen oder einen kurzen stechenden Schmerz erzeugen, wenn das Sekret in die Augen oder offene Wunden gerät. Ansonsten ist diese Südamerikanische Riesenkröte jedoch für den Menschen ungefährlich, wengleich Einheimische dies



Abb. 13: Agakröte
(*Bufo marinus*) (128 mm).

gerne bestreiten. Ursprünglich war das Vorkommen der Agakröte auf die nördlichen Teile Südamerikas und Mittelamerika beschränkt. 1844 wurde sie, um das Überhandnehmen des Zuckerrohrkäfers *Phyllophaga vandinei* zu stoppen, erstmals in Jamaica ausgesetzt. In der weltweiten Bekämpfung des Zuckerrohrkäfers und anderer Schädlinge erwies sich die Kröte in den folgenden Jahrzehnten als so erfolgreich, daß selbst das hoch angesehene wissenschaftliche Journal "Nature" dieser nun "cane toad" (Zuckerrohrkröte) genannten Art 1934 einen Leitartikel unter dem Titel "toads save sugar crop" (Kröten retten Zuckerernte) widmete. Aufgrund dieser Erfolgsmeldungen wurde die Agakröte auf Hawaii, den Philippinen und in weiterer Folge in Australien ausgesetzt, wo sie -auch in unbeabsichtigten Gebieten- eine sich rasch ausbreitende Plage wurde (TYLER 1989). Aufgrund der hohen Reproduktionsleistung von über 15.000 Eiern pro Gelege, der großen Anpassungsfähigkeit und mangels natürlicher Feinde gefährdet sie durch Verdrängung vielerorts die angestammte Amphibienfauna. In ihrer Schädlichkeit (als Faunenverfälscher) kann die ursprünglich so hoch gelobte Kröte durchaus in Australien mit den bekannt verheerenden Einbürgerungsfolgen von Kaninchen verglichen werden. Während auf diesem Südkontinent die Agakröte nahezu alle für Amphibien geeigneten Lebensräume besiedelt, ist sie in Amazonien auf offene Habitate beschränkt. Savannen und trockene Standorte mit sandigen Böden kennzeichnen den Lebensraum von *Bufo granulatus* (Abb. 14-17), einer etwa 5 cm großen, durch eine rauhe und sandfarbene Rückenhaut gekennzeichneten Art.

Pfützen, die sich zu Beginn der Regenzeit wegen des verdichteten Untergrundes in verbauten Gebieten zahlreich bilden, werden gerne von schaumnestbildenden Arten der Pfeiffrösche (Leptodactylidae) als Laichplätze aufgesucht. Diese rein amerikanische Familie weist in den südamerikanischen Tropen ihre größte Mannigfaltigkeit auf. Für den Laien ist aufgrund der außerordentlichen Unterschiedlichkeit der Gestalten eine verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit der Arten schwer erkennbar. Winzige, grazile, auf Bäumen lebende Formen der Gattung *Eleutherodactylus* (vergl. Abb. 80) gehören ebenso zu dieser Gruppe wie der Südamerikanische Ochsen-



frosch (*Leptodactylus pentadactylus*) (Abb. 74) oder der bizarre Hornfrosch (*Ceratophrys cornuta*) (Abb. 78), der aufgrund seines breiten Mauls, seiner Gefräßigkeit und Jagdstrategie von manchen Herpetologen als lebende Schlagfalle bezeichnet wird. Die in Siedlungs- und Weidegebieten häufigen Pfeiffrösche wie z.B. *Leptodactylus fuscus* (Abb. 18) oder *L. ocellatus* (Abb. 19) sehen äußerlich unseren heimischen Echten Fröschen (Ranidae) sehr ähnlich. Die pfeifartigen Stimmen, mit denen fortpflanzungsbereite Männchen ihre Weibchen an die Laichplätze locken, erinnern jedoch eher an Vögel denn an Wasser- oder Grasfrösche. Ebenso deutlich unterscheiden sie sich in ihrem Fortpflanzungsverhalten: Die Eier sämtlicher in der Gattung *Leptodactylus* vereinten Arten werden in Schaumnestern (vergl. Abb. 21) deponiert (HEYER 1969). Vielfach schwimmen nach heftigen Regenfällen die wie geschlagenes Eiweiß aussehenden Schaumballen von *Leptodactylus*-arten und nahverwandten Lidblasenfröschen (*Physalaemus ephippifer*) (Abb. 20) in den Pfützen, ohne daß deren Erzeuger je gesehen werden. Die Nestbildung findet meist erst nach Mitternacht statt und dauert je nach Art zwischen 10 und etwa 45 Minuten. Detaillierte Untersuchungen zur Schaumnestbildung gibt es über den Lidblasenfrosch (HÖDL 1988, 1990b). Wird ein stationär rufendes Männchen des *Physalaemus ephippifer* von einem fortpflanzungsbereiten Weibchen erreicht, kommt es rasch zum sogenannten Amplexus, bei

Abb. 14:
Bufo granulosis (58 mm). Männchen in Rufpause.

Abb. 15:
Bufo granulosis (58 mm). Rufendes Männchen, von vorne.

dem das nun verstummte Männchen das Weibchen von oben umklammert hält. Das Männchen wird von seiner Partnerin zur Ablaichstelle, meist eine pflanzenbestandene Bucht einer Pfütze, getragen. Die Schaumnestproduktion erfolgt in Serien von sich abwechselnden Aktivitäts- und Ruhephasen. In den Anfangsphasen der Nestbildung wird vom Weibchen ausschließlich Oviduktsekret abgegeben, das vom Männchen mit



Abb. 16: *Bufo granulosis* (58 mm). Rufendes Männchen, Seitenansicht.

Abb. 17:
Bufo granulosis. Ein durch Anzeigerufe des Männchens angelocktes Weibchen (66 mm) trägt den nun klammern- den -und stummen- Rufer zum Laichgewässer.

den Hinterbeinen durch schlagend-rotierende Bewegungen - ähnlich denen eines Mixers- zu einer Schaumplattform verarbeitet wird. Durchschnittlich folgen 80 drei Sekunden dauernde Schaumschlagsequenzen in viertelminütigem Abstand aufeinander. Ab etwa der 15. Sequenz treten die ersten Eier aus, die vom Männchen mit den Hinterbeinen aufgenommen und in die Schaummasse eingeschlagen werden. Am Ende der



Abb. 18:
Leptodactylus fuscus (36 mm). Männchen.

Abb. 19:
Leptodactylus ocellatus (77 mm). Weibchen.

Schaumnestproduktion löst das Männchen den Amplexus und beide Tiere wandern ab, ohne je wieder das Nest aufzusuchen. Für die frühen Entwicklungsstadien hat der Schaummantel mehrfache Schutzfunktion. Eier und frisch geschlüpfte Larven können ein kurzfristiges Austrocknen des für die Larvalentwicklung notwendigen Laichgewässers bis zu drei Tage im Nest gut überstehen. In der Schaumhülle (Abb. 21) sind Eier



Abb. 20:
Physalaemus ephippifer (28 mm). Rufendes Männchen.

Abb. 21:
Schaumnest von *Physalaemus ephippifer*. In Schaumnestern sind die frühen Entwicklungsstadien zahlreicher Pfeif-
froscharten vor Austrocknung, aquatischen Freßfeinden
und Pilz- sowie Bakterienbefall geschützt.

sowie Larven dem Zugriff aquatischer Freßfeinde weitgehend entzogen. Weiters sind vermutlich fungizide und bakterizide Wirkstoffe des Schaums für die hohe Überlebensrate der Eier von an die 90 - 100% verantwortlich. Unter günstigen Bedingungen verlassen die 65-80 Stunden alten Larven das Nest, das sich nach weiteren vier bis fünf Tagen aufzulösen beginnt (Hödl 1990b). Um nicht nur von aquatischen Feinden son-



Abb. 22:
Leptodactylus fuscus (37 mm).
Männchen am Eingang der selbstgefertigten Bruthöhle.

Abb. 23:
Adenomera hylaedactyla (24 mm). Männchen.



Abb. 24:
Schaumnest von *Adenomera hylaedactyla*.
Deutlich ist der Dottervorrat der -keine externe
Nahrung aufnehmenden- Larven zu erkennen.

dem auch von aus der Luft kommenden Nesträubern (wie z. B. Wespen und Vögel) sicher zu sein, legt *Leptodactylus fuscus* sein Schaumnest unterirdisch an. Im weichen Erdreich am Pfützenufer gräbt das Männchen mit seiner knorpeligen Schnauze einen Hohlraum aus (Abb. 22). Mit langanhaltenden, sehr menschlich klingenden Pfeiftönen, lockt es das Weibchen in den horizontal angelegten Hohlraum. Darin entsteht das Schaumnest, das wenige Tage später überflutet werden muß, um die Entwicklung der Larven zu gewährleisten. Da die Nester stets zu Beginn der Regenzeit angelegt werden, erfolgt die Flutung der Gelege in der Regel wenige Tage nach dem Nestbau (MARTINS 1988).

Kurzgehaltene Grünflächen auf nicht verdichteten Böden sowie lockere Laubstreu in Gärten und Parks sind die bevorzugten Aufenthaltsorte von *Adenomera hylaedactyla* (Abb. 23), einer unscheinbaren, etwa 20 mm großen Pfeifroschart. Stets unter Blättern versteckt, sind die in den Nachmittag- und Abendstunden äußerst aktiven Rufer kaum zu finden. Ihre kurzen, in Wechselgesängen abgegebenen



Abb. 25:
Elachistocleis bicolor (42 mm).
Weibchen (Foto H. Berger-Dell'mour).

Rufe sind ein charakteristischer Anteil der Geräuschkulisse amazonischer Siedlungsgebiete (SCHNEIDER et al. 1988). Fortpflanzungsbiologisch nehmen die Frösche der Gattung *Adenomera* eine Sonderstellung innerhalb der Leptodactyliden ein. Ihre winzigen, etwa 3 cm im Durchmesser aufweisenden Schaumnester (Abb. 24) beinhalten wenige dotterreiche Eier. Die ausschließlich vom Dottervorrat sich ernährenden Kaulquappen benötigen keine Überflutung ihres Nestes, sondern gelangen in der feuchten Schaummasse zur Metamorphose. Die winzigen Jungfrösche fressen zunächst kleinste Bodenorganismen, wie Springschwänze und Milben.

Von den unterirdisch lebenden Engmaulfröschen (Microhylidae) findet sich bei besonders heftigen Regenfällen *Elachistocleis bicolor* (Abb. 25) an den zahlreich gebildeten Pfützen ein, wo sie nachts in kleinen Verstecken am Gewässerrand zu rufen beginnen (HÖDL pers. Beob.). Ihre langanhaltenden, surrenden Lautäußerungen lassen zunächst unterirdische Grillen vermuten.



Abb. 26:
Hyla marmorata (42 mm)
(Foto M. Aichinger).



Abb. 27:

Oolygon rubra (31 mm). Männchen.

Die in der Regel graubraunen Männchen weisen in der Paarungszeit eine gelbbraune Färbung auf.

Abb. 28:

Giftlaubfrosch (*Phrynohyas venulosa*) (70 mm)



Baumfrösche (Hylidae) meiden zumeist größere Siedlungen. Aufgrund der in offenen Landschaften gegenüber geschlossenen Habitaten verringerten Luftfeuchtigkeit, legen die in Kulturlandschaften lebenden Hyliden ihre Eier generell in Gewässern ab, um so ein Austrocknen der Gelege zu verhindern. *Hyla marmorata* (Abb. 26), eine auf der Bauchseite auffällig gelb und schwarz marmorierte Art ist gelegentlich im Strohdach von Hütten anzutreffen. Wasseransammlungen in Wohnbereichen sind für den wohl charakteristischsten amphibischen Hausgenossen besonders anlockend. Der mittelgroße, graubraun gefärbte Baumfrosch *Oolygon rubra* (Abb. 27) ist in den Wasserbecken für WC-Spülungen ebenso regelmäßig zu finden wie in den tonhältigen Wasservorratsgefäßen amazonischer Indianer. Nachts ist der flinke Kulturfolger im gekachelten Bad, auf Holzpfosten und Hauswänden zu beobachten, wo er ähnlich gewandt wie sein schuppentragender Mitbewohner, der Tropische Gecko, *Hemidactylus mabouia*, sich fortbewegt und nach Insekten jagt. In Hausgärten mit breitblättrigen Bananenstauden findet sich häufig der Giftlaubfrosch *Phrynohyas venulosa* (Abb. 28), dessen Hautdrüsen ein graugrünlich, stark klebriges Sekret ausscheiden. Hohe Gräser in landwirtschaftlich genutzten Flächen beinhalten eine ähnliche Froschfauna wie die dichten Gramineenbestände der "Schwimmenden Wiesen" der Varzea. Der Zwerglaubfrosch *Hyla walfordi* (Abb. 45) und *Hyla raniceps* (Abb. 40) dringen am ehesten in Siedlungsgebiete vor. In mit Sträuchern besetzten Parkanlagen und Gärten ist die kleine gelbliche *Hyla minuta* (Abb. 29) zu finden, die leicht an ihrer uhrglasförmigen Rückenzeichnung und an hohen variablen Rufen zu erkennen ist.

In Abwasserkanälen der Großstädte findet die Wabenkröte *Pipa pipa* im organisch angereicherten

Abb. 29:

***Hyla minuta* (23 mm). Rufendes Männchen.
Deutlich ist die artcharakteristische
Uhrglaszeichnung am Rücken zu erkennen.**

Bodenschlamm ein überreiches Angebot an Würmern und ähnlicher Nahrung vor, die sie mit langen dünnen und biegsamen Fingern ertastet. Aufgrund seiner schwarzbraunen Färbung hebt sich der breite, flache Körper dieser rein aquatischen Kröte kaum vom schlammigen Untergrund ab. Bemerkenswert ist die Paarung der Wabenkröte. Das von oben her das Weibchen umklammernde Männchen befördert während gemeinsamer im Wasser ausgeführter Salti die austretenden Eier auf den Rücken seiner Partnerin. Je 3-5

Eier werden pro Purzelbaum bei der Abwärtsbewegung abgegeben und befruchtet. Nachdem etwa 200 Eier am Rücken verteilt wurden, verharret das Weibchen alleine auf einem ruhigen Platz und die Rückenhaut beginnt zu schwellen und die anhaftenden Eier zu überwachen. In den zelligen Bruträumen entwickeln sich die Eier bis zu fertigen Jungtieren, die nach etwa drei Monaten die mütterliche "Wabe" verlassen (RABB & RABB 1961, SCHÜTTE & EHRL 1987).



Abb. 30:

Pipa arrabali (44 mm). Im Gegensatz zu der in offenen Gebieten lebenden Wabenkröte *P. pipa*, ist *P. arrabali* ein ausschließlicher Bewohner von Kleingewässern in unberührten Primärregenwäldern.



Abb. 31:

Igarape Acara (Reserva Ducke, Zentralamazonien). Waldbäche dienen allen Glasfröschen und Stummelfußkröten als Larvalhabitat.

Die Frösche und Kröten amazonischer Gewässer und Flußlandschaften

a) Fließgewässer

Außer der eben beschriebenen Wabenkröte, der in seiner Biologie fast völlig unbekanntes Pfeiffroschart *Hydrolaetare schmidtii* und des Paradoxen Harlekinfrosches (*Pseudis paradoxa*), die in Stillgewässern ebenso wie in den großen amazonischen Flüsse leben, sind im Amazonastiefland keine permanent in Gewässern lebende Froschlurche bekannt. Die große Anzahl an räuberischen Fischen in den verschiedensten Gewässertypen hat die Ausbildung einer reichen aquatischen



Abb. 32:
Atelopus franciscus. Verpaarte Individuen
(Weibchen 29 mm) unterwegs zum Laichgewässer.

Abb. 33:
Atelopus pulcher (25 mm).

Amphibienfauna verhindert. Einige wenige Froschlurcharten durchlaufen in Waldbächen ihr Larvalstadium. Dazu gehören die vielfach recht auffällig gefärbten Stummelfüße (*Atelopus*) (Abb. 32, 33), die aufgrund verschiedener anatomischer Eigenschaften den Kröten (*Bufo*nidae) zugeordnet sind. Gelegentlich werden sie mit den ebenfalls tagaktiven und bunten Pfeilgiftfröschen (*Dendrobatidae*) verwechselt. Die Männchen der Stummelfüße besitzen Territorien am Rande von Bachläufen, von wo aus ihre hochfrequenten Stimmen zu hören sind. Ebenso auf Bäche als Laichgewässer angewiesen ist die attraktive Baumfroschart *Osteocephalus buckleyi* (Abb.34), deren Körperzeichnung an das Moos- und Flechtenmuster ihrer Sitzwarten erinnert. Die Glasfrösche (*Centrolenidae*), eine Gruppe kleiner hellgrüner Baumbewohner (Abb. 35), sind ausschließlich in der Nähe fließender Gewässer zuhause (DUELLMAN 1979). Die Bauchhaut und die Muskeln der Tiere sind fast durchsichtig und haben zu der deutschen Bezeichnung dieser Froschfamilie geführt. Gut lassen sich die Eingeweide und die grünen Knochen durch die ventrale Haut erkennen (Abb. 36). Die grünlichen Gelege von Glasfröschen findet man an Blättern einen halben bis zwei Meter oberhalb der Wasseroberfläche. Während der Entwicklung werden sie gelegentlich von parasitischen Fliegen aufgesucht, deren Larven die Embryonen zerstören (Abb. 37). Schlüpfende Kaulquappen fallen in das Fließgewässer und führen darin ein verstecktes Dasein. Sie sind befähigt, sich im Sand des Bachbettes einzugraben, wo sie vor Fressfeinden und Verdriften geschützt sind.



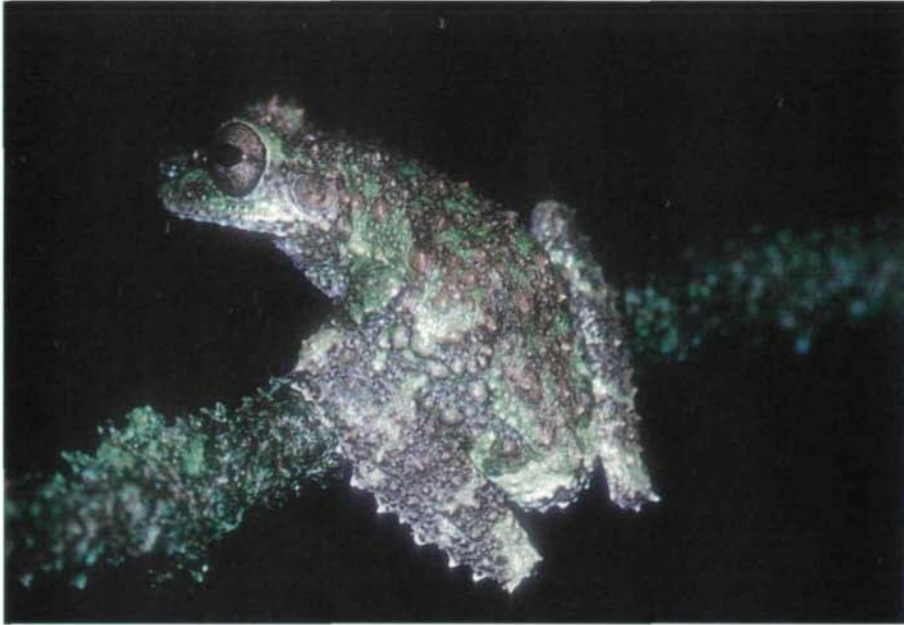


Abb. 34:
Osteocephalus buckleyi
(48 mm)



Abb. 35:
Centrolenella oyampiensis
(Männchen, 22 mm)
ist die bisher einzige,
in Zentralamazonien
nachgewiesene Glasfroschart.

Abb. 36:
Centrolenella oyampiensis (21 mm).
Bei diesem auf einer Glasscheibe sitzenden Männchen ist aufgrund der durchsichtigen Bauchhaut ein guter Einblick auf die Eingeweide gegeben.



Abb. 37:
Gelege von *Centrolenella oyampiensis*.
Dieses ursprünglich 16 Eier umfassende Gelege wurde von parasitierenden Fliegen aufgesucht.
14 Embryonen wurden von den nun im Verpuppungstadium befindlichen Fliegenmaden aufgefrisst.
Die beiden überlebenden Kaulquappen sind am rechten Rand der gallertigen Gelegehülle zu sehen.



Abb. 38:

Schwimmende Wiese.

Die Schwimmpflanzen der Weißwasser-Überschwemmungsau sind der Lebensraum von 11 Froscharten.

b) Schwimmende Wiesen

Die Kleintierwelt des nächtlichen Lebens der Schwimmpflanzen der Weißwasser-Überschwemmungszonen wird beherrscht durch ein unvorstellbares Getümmel an Baumfröschen (Hylidae), die hier ausreichend Nahrung finden und diesen idealen Feuchtraumbiotop zur Partnerwahl und Fortpflanzung aufsuchen (Hödl 1977). Mit einer Dichte von bis zu 5 Individuen pro Quadratmeter ist dieser nährstoffreiche Mikrokosmos einer der froschreichsten Lebensräume der Erde. Am Höhepunkt der Regenperiode ist der ohrenbetäubende

Lärm der Froschchöre aus großer Entfernung wahrzunehmen. Alle Arten besetzen charakteristische Rufstandorte. Auf den für die "Schwimmenden Wiesen" namensgebenden Gräsern haben sechs verschiedene Arten Platz genommen. Die bellenden Geräusche der mittelgroßen *Hyla raniceps* (Abb. 39-41) und *Hyla lanciiformis* (Abb. 42) kommen aus den unteren Etagen. In freien, wenige cm² aufweisenden Wasserstellen zwischen dem Wurzelwerk dieser ausgedehnten Hydrokulturen baut *Leptodactylus wagneri* seine faustgroßen Schaumnester. Knapp über der Wasserlinie, an



Abb. 39:

Inmitten der bis zu 2 m hohen Gräser ist das rufende *Hyla raniceps* Männchen (50 mm) kaum auszumachen.

Abb. 40:

***Hyla raniceps* (48 mm). Rufendes Männchen.**

der Basis der Gräser, ruft einer Ratsche nicht unähnlich, *Hyla punctata*, der nachts rötlich (Abb. 43) und tagsüber gelbgrün (Abb. 44) gefärbt ist. Kontraktile, über die gesamte Rückenhaut verteilte, rostrote Chromatophoren machen diese tag-tägliche Verwandlung möglich. Auf den Spitzen der bis zu 2 Meter hohen Gräser (*Paspalum* sp., *Echinochloa* sp.) läßt der Zwerglaubfrosch (*Hyla walfordii*) (Abb. 45) seine piepsige Stimme ertönen. Am Rand zu offenen Wasserflächen oder auf Wasserhyazinthenbeständen (*Eichhornia crassipes*, *Pontederia rotundifolia*) ist einer der attraktivsten amazonischen Baumfrösche, *Hyla triangulum* (Abb 46), zu finden. Diese etwa 25 mm große Art besitzt orangefarbene Hand- und Fußflächen und eine hellgelbe, mit maronibraunen Flecken versehene Rückenzeichnung. Die Frage, weshalb gerade nachtaktive Frösche oft äußerst bunt gezeichnet sind, ist weithingehend unbeantwortet. Aufgrund der geringen Lichtintensität können die Farben in der Nacht von niemanden wahrgenommen werden. In lockeren Schwimm-

grasbeständen und auf den Wasserfarnteppichen sind grün gefärbte Frösche der semiaquatischen Baumfroschgattung *Sphaenorhynchus* (Abb. 47, siehe auch Abb. 8) häufig. Wasserfarne und die riesigen Blätter der amazonischen Seerose (*Victoria amazonica*) sind der Lebensraum des zu den Harlekinfröschen (Pseudidae) gehörenden *Lysapsus limellus* (Abb. 48), eines grünen, mit seitlichen Silberstreifen versehenen Frosches. Diese kleine semiaquatische Art ist mit vollständigen Schwimmhäuten zwischen den Zehen ausgestattet. Bei drohender Gefahr flüchtet *Lysapsus limellus* mittels weiten, auf der Wasseroberfläche ausgeführten, rasch aufeinanderfolgenden Sprüngen. Die aquatische *Pseudis paradoxa* der südwestamazonischen Gewässer besitzt die weitaus größten Kaulquappen innerhalb der Froschlurche. Während erwachsene Tiere lediglich 7,5 cm messen, erreichen die Larven Ausmaße bis zu 25 cm. Hier ist also der Vorgang der Metamorphose mit einem gewaltigen Schrumpfungprozess verbunden.



Abb. 41:

Hyla raniceps (36 mm). Jungtier. Juvenile *H. raniceps* können durch ihre grüne Färbung deutlich von den gelbgrauen Erwachsenen unterschieden werden.



Abb. 43:

Hyla punctata (37 mm). Nachtfärbung.



Abb. 42:

Hyla lanciformis (80 mm).



Abb. 44:

Hyla punctata (37 mm). Tagfärbung.



Abb. 45:

Hyla walfordii (22 mm). Rufendes Männchen.



Abb. 47:

Sphaenorhynchus lacteus (42 mm).



Abb. 46:

Hyla triangulum (28 mm). Männchen.



Abb. 48:

Lysapsus limellus (23 mm).



Abb. 49:

Hyla wavrini (84 mm).

Mit seiner tiefen brummenden Stimme der wohl auffälligste Bewohner des Überschwemmungswaldes.

Abb. 50:

Laichaufzuchtbecken von *Hyla boans*.

c) Überschwemmungswälder

In den Igapos, den Überschwemmungswäldern der Schwarzwasserflüsse Zentralamazoniens sind während der Hochflut nächtens tief-tönige Wechselgesänge weit voneinander entfernter Einzelrufer zu hören. Das dumpfe, jeweils etwa 1 Sekunde lange Brummen aus den aus dem Hochwasser herausragenden, unbelaubten Baumkronen stammt von *Hyla wavrini* (Abb. 49), einem der größten Baumfrösche Amazoniens. Während seine Fortpflanzungsweise bisher unbekannt geblieben ist, die seines nächsten Verwandten, des Riesenlaubfrosches (*Hyla boans*), ausreichend dokumentiert. Männchen des Riesenlaubfrosches

Abb. 51:

Ololygon nebulosa (27 mm).

Ein Vertreter der gut an Baumrindenstruktur angepassten *O. rostrata*-Gruppe.

Abb. 52:

Hyla granosa (33 mm).

fertigen gegen Ende der Trockenperioden am unmittelbaren Rand von Gewässern durch schiebende Bewegungen mit den Hinterbeinen kreisrunde Vertiefungen an, sodaß der kraterförmige Rand gerade über dem Wasserspiegel emporragt. Zu diesen etwa 50 cm im Durchmesser erreichenden Schlamm/Sandnestern werden die Weibchen durch monotone metallisch klingende Rufe gelockt. Bis über 3000 Eier enthält ein im Nest deponiertes Gelege (Abb. 50). Mit Beginn der Regenzeit werden die Nester überflutet und die bereits geschlüpften Larven können so ihre geschützte, aber bereits sehr eng gewordenen "Kinderstube" verlassen. In Stillwasserzonen von überschwemmten Uferwäldern



Abb. 53:

***Bufo typhonius* (34 mm) (Jungtier).**

Die meisten Froschlurche der Laubstreu sind durch ihre laubbraune Zeichnung hervorragend getarnt.

(Foto H. BERGER-DELL'AMOUR)

dem sind die im Gegensatz zu den anderen Baumfröschen stets kopfabwärts rufenden Knickzehenlaubfrösche der *Ologyon rostrata*-Gruppe (Abb. 51) anzutreffen. Durch ihre rindenförmige Rückenstruktur sind sie auf den graubraunen, mit Flechten und Moosen bewachsenen Baumstämmen kaum auszumachen. Im Blattwerk großblättriger Sträucher hält sich *Hyla granosa* (Abb. 52), der einzige grün gefärbte Frosch der Überschwemmungswälder, auf. Die sehr kurzen, unregelmäßig abgegebenen Rufe machen die Ortung und das Auffinden dieser scheuen und versteckt lebenden Baumfrösche nicht einfach.

Die Frösche und Kröten der Terra firme Wälder

a) Laubstreubewohner und grabende Formen

Die wohl bekanntesten Frösche der amazonischen Regenwälder sind die auf die Neotropis beschränkten Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae) (Abb. 54-68). Einige der bunten, ausschließlich tagaktiven Pfeilgiftfrösche besitzen mehr oder weniger intensive Hautgifte. Die Alkaloide aus der Haut einiger Dendrobatiden verwendete(n) die Choco Indianer als Gift für ihre Jagdpfeile. Gelangen die mit den Hautdrüsensekreten beschmierten Pfeilspitzen in die Blutbahn, so bewirkt dieses



Abb. 54 - 57:

Ein mit zunehmend größerer Brennweite vom gleichen Standort aus photographiertes Männchen von *Colostethus marchesianus* (16 mm).



Abb. 58:
Dendrobates azureus (42 mm)



Abb. 59:
Dendrobates reticulatus (16 mm).



Abb. 60:
Epipedobates femoralis (26 mm). Rufendes Männchen,
Panguana, Peru.



Abb. 61:
Epipedobates femoralis (24 mm) Männchen,
Alter do Chão, Brasilien.



Abb. 62:
Colostethus stepheni (17 mm).
Rufendes Männchen.

Abb. 63:
Colostethus marchesianus (18 mm).
Larventragendes Männchen.

hochwirksame Gift bei Säugetieren und Vögeln eine Lähmung und das Aussetzen der Atemtätigkeit. Die bunten, maximal 40 mm großen Pfeilgiftfrösche werden vielfach als attraktive Terrarientiere in Gefangenschaft gehalten, die sich auch bei geeigneter Pflege leicht züchten lassen. Die meisten von ihnen leben in der Laubstreu. Territoriale Männchen geben mit lauten, von erhöhten Standorten (z. B. umgestürzten Baumstämmen)

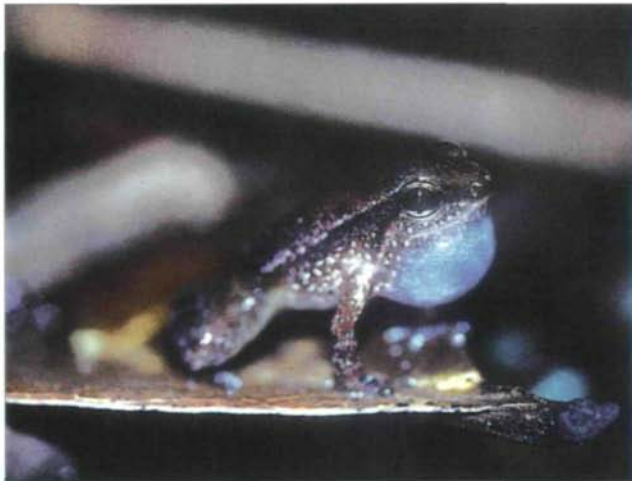


Abb. 64:
Epipedobates trivittatus (36 mm).
Rufstandort und Lebensraum.

Abb. 65:
Epipedobates trivittatus (38 mm).
Rufendes Männchen.

abgegebenen Rufen ihre Paarungs- und Verteidigungsbereitschaft bekannt (HÖDL 1983). Die bis zu mehrere Monate lang besetzten Territorien werden gegen eindringende und rufende Artgenossen in Ringkämpfen heftig verteidigt. Gleichzeitig ihre Revieranzeige akustisch kundtuende artfremde Frösche werden jedoch innerhalb des Reviers geduldet (HÖDL 1991c). Der Penemkwitsi (*Epipedobates femoralis*) (Abb. 60,



Abb. 66:
Epipedobates trivittatus (38 mm).
Larventragendes Männchen.

Abb. 67:
Epipedobates trivittatus (42 mm).
Schlafendes Weibchen am nächtlichen Ruheplatz.

61), ein dunkelbrauner Frosch mit goldfarbenen Lateralstreifen sowie gelben und/oder rot-orangen Signalflecken am Oberschenkel und in der Achsel- und Hüftregion weist regional unterschiedliche, bis zu 200m² umfassende Territorien auf. Nach seinen vierteiligen, frequenzmodulierten (pfeifartigen) Anzeigerufen haben ihn die Secoya-Indianer in Peru den Namen "Pe-nem-kwi-zi" gegeben. Hat ein territoriales Männ-

Abb. 68: *Dendrobates quinquevittatus* (16 mm)
ist eine auf Bäumen lebende Pfeilgiftfroschart.

Abb. 69:
Lithodytes lineatus (43 mm). Diese mit Blattschneiderameisen vergesellschaftete Pfeiffroschart sieht äußerlich der Pfeilgiftfroschart *Epipedobates femoralis* täuschend ähnlich.

chen ein Weibchen mit diesen Rufen in sein Revier gelockt und in einem komplizierten, mit leisen, zischartigen Werbe-lauten begleiteten "Paarungsgang" erfolgreich beworben, kommt es innerhalb des Territoriums zur Paarung (ROITHMAIR 1988). Die Eier werden in Unterständen zwischen der Laubstreu abgelegt. Nach zwei bis drei Wochen werden die geschlüpften Larven vom Territoriums-inhaber zu einem



Abb. 70:
Chiasmocleis sp. (19 mm).



Gewässer, meist einer Pfütze oder einem fischfreien Waldtümpel getragen. Kleine unscheinbare braune Dendrobatiden gehören zu der ungiftigen Gattung *Colostethus*. Bis vor kurzem hat man angenommen, daß alle der über 100 Pfeilgiftfroscharten ihre an terrestrischen Gelegestellen geschlüpften Larven am Rücken zu Wasserstellen transportieren (WEYGOLDT 1987). Bei der in dem zentralamazonischen Reservat "Adolpho Ducke" untersuchten Art *Colostethus stepheni* (Abb. 62) konnte jedoch jüngst festgestellt werden, daß ein Männchen mehrere, aus wenigen dotterreichen Eiern bestehende Gelege bis hin zur vollständigen Verwandlung der Larven zum Jungfrosch bewacht, ohne je eine Kaulquappe auf den Rücken zu nehmen. Die in einer gallertigen Masse eingebetteten Entwicklungsstadien sind in der gut durchfeuchteten Bodenstreu gut vor Austrocknung geschützt (JUNCA 1989). Der im gleichen Gebiet lebende *Colostethus marchesianus* (Abb. 63) verhält sich in seiner Brutpflege so wie alle bisher bekannten Dendrobatiden (MOREIRA & LIMA 1991). Der größte amazonische Pfeilgiftfrosch, *Epipedobates trivittatus* (Abb. 64-67), ein durch grüne Lateralstreifen auf schwarzem Untergrund gekennzeichneter Laubstreubewohner benützt als Rufwarte (Abb. 64, 65) Standorte in einer Höhe von bis zu eineinhalb Metern. Bioakustische Untersuchungen haben gezeigt, daß erhöhte Warten (auf Lianen oder Stelzwurzeln) gegenüber Standorten in der Laubstreu sowohl eine größere Reichweite der Rufe als auch eine bessere Wahrnehmung der Anzeigeru-

Abb. 71:
Synapturanus mirandaribeiroi (41 mm).



fe artgleicher Nachbarn ermöglichen (HÖDL 1991c). Während die Tiere tagsüber in der Laubstreu auf Jagd gehen, Verstecke aufsuchen und ihre Gelege betreuen, findet man nachts Individuen in geduckter Schlafhaltung (Abb. 67) auf Buschwerk in bis zu 2 Metern Höhe. Möglicherweise sind sie hier vor bodenlebenden Schlangen besser geschützt als in ihren Tagesunterschlupfen. Die durch goldene Streifen auf dunklem Untergrund gekennzeichneten winzigen Frösche der *Dendrobates quinquevittatus*-Gruppe (Abb. 68) tragen ihre Kaulquappen zu wassergefüllten Bromelientrichtern oder Baumhöhlen. Im Gegensatz zu allen anderen amazonischen Pfeilgiftfröschen sind sie typische Baumbewohner. Lianen dienen ihnen häufig als bequeme Pfade, um ihre arborealen Gelegeplätze aufzusuchen. Der in seiner Form und Zeichnung den Pfeilgiftfröschen täuschend ähnlich sehende *Lithodytes lineatus* (Abb. 69) ist ein nachtaktiver Pfeiffrosch, der in bewohnten (!) Blattschneiderameisen-Bauten seine Schaumnester produziert (SCHLÜTER & REGOS 1981).

Die grabenden Engmaulfrösche (Microhylidae) gehören regional sicherlich zu den häufigsten Froschlurchen überhaupt. Dennoch werden sie von Kurzzeitbesuchern kaum wahrgenommen. Obwohl der wissenschaftliche Name kleine, den Laubfröschen (= Hylidae) ähnliche Tiere vermuten läßt, sind die Engmaulfrösche Südamerikas alles andere als grazile Kletterer. Sämtliche dieser gedrungenen, schmalköpfigen Terri-

Abb. 72:
Bufo typhonius (65 mm).



Abb. 73:
Dendrophryniscus minutus (21 mm) (Weibchen).



ten- und Ameisenfresser sind keilförmig gebaut und besitzen eine stark verknorpelte Schnauzenspitze. Viele Engmaulfrösche sind sogenannte explosive Brüter (WELLS 1977). *Hamptophryne boliviana* (Abb. 7) und manche Arten der Gattung *Chiasmocleis* (Abb. 70) bilden lediglich einmal im Jahr für wenige Tage während der heftigsten Regenperiode an Waldtümpeln Fortpflanzungsgemeinschaften mit hunderten gleichzeitig rufenden Männchen. Nach so einem vom stundenlangen -bienen-schwarmähnlichen Gesurre- der rufenden *Chiasmocleis*-Männchen begleitetem Spektakel ist das Laichgewässer mit einem an der Wasseroberfläche ausgebreiteten Eifilm - das Resultat unzähliger Verpaarungen - übersät (SCHLÜTER 1983). Wie winzige Bratpfannen sehen die mit einem stilförmigen Schwanz ausgestatteten kreisrunden Körper dieser Engmaulfroschlarven aus. *Synapturanus mirandaribeiroi* (Abb. 71) und *S. salseri* pflanzen sich während der gesamten Regenperiode fort. Regenfälle lösen sowohl tagsüber als auch nachts regelmäßig Rufaktivitäten dieser im Boden lebenden Tiere aus. Ihre in kleinen Mulden an der Basis des Wurzelfilzes tief unterhalb der Laubstreu abgelagerten Eier entwickeln sich zu Kaulquappen, die keine Nahrung zu sich nehmen. Der Dottervorrat, der den wenigen -bis zu zehn- Eiern pro Gelege mitgegeben wird, reicht für die komplette Embryonal- und Larvalentwicklung. Die häufigste Krötenart der Primär- und Sekundärwälder ist *Bufo typhonius* (Abb. 53,72) deren laubblattähnliche Färbung und Zeichnung auf die Laubstreu als ihren Lebensraum hinweist. Aktive Individuen dieser Art

können sowohl am Tage als auch nachts beobachtet werden. Sich fortpflanzende Vertreter dieser Krötenart trifft man an wenigen Tagen im Jahr. Sie deponieren ihre Eier in Form von Laichschnüren in Waldtümpeln und Stillwasserbereichen von Überschwemmungswäldern.

Der kleine, den Kröten (Bufonidae) zugeordnete *Dendrophryniscus minutus* (Abb. 73) wickelt zu Beginn der Regenzeit seine Laichschnüre um gewässernahe Wurzelstrukturen (SCHLÜTER 1983). Durch den im Verlauf der Regenzeit ansteigenden Wasserspiegel ist die für die Larvalentwicklung notwendige Flutung des Geleges gegeben.

Die größten Laubstreubewohner unter den amazonischen Waldfröschen sind die Südamerikanischen Ochsenfrösche *Leptodactylus pentadactylus* (Abb. 74) und *L. knudseni* (Abb. 75). Im Schein der Taschenlampen leuchten die Augen dieser beiden bis zu 15 cm großen Pfeiffroscharten violettrot. So können diese meist in der Nähe von Stillgewässern anzutreffenden Beutegreifer bereits aus großen Distanzen wahrgenommen werden. Die Schaumnester von *L. knudseni*, die einen Durchmesser von etwa 20 cm ausmachen und etwa drei Wochen ihre zähflüssige Konsistenz behalten, werden auf der Erdoberfläche in geringer Distanz zu kleinen Pfützen angelegt. Gelegentlich kann man Wespen der Gattung *Angiopolybia* an den Nestern beobachten, wie sie Eier und Kaulquappen aus der Schaummasse herausziehen und verzehren (Abb. 76) (LACEY 1979). Die langschwänzigen älteren Larven verlassen bei Über-

Abb. 74: *Leptodactylus pentadactylus* (142 mm).

Abb. 75: *Leptodactylus knudseni*. (Weibchen 176 mm)
Schaumnest produzierendes Pärchen.

Abb. 76: Wespen der Gattung *Angiopolybia* ziehen *L. knudseni*-Kaulquappen aus dem Schaumnest
(FOTO B. GIBBS).

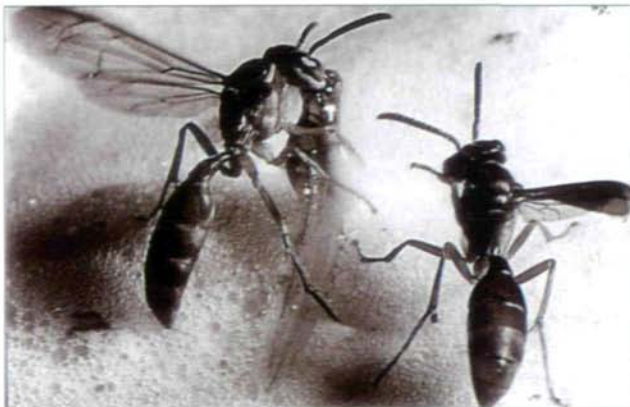


Abb. 77:
Leptodactylus rhodomystax (73 mm).

Abb. 78:
Ceratophrys cornuta (93 mm).

flutung das Nest und benötigen freie Wasserkörper, um ausreichend Nahrung aufnehmen zu können. *L. pentadactylus* produziert seine Schaumnester, in denen sich vermutlich die Larven bis zur Metamorphose aufhalten, in (aufgelassenen?) unterirdischen Wohnröhren grabender Säuger. Aus diesen Gängen ist gegen Ende der Trockenperiode vielfach der weithin wahrnehmbare Anzeigeruf (ein in großen Abständen regelmäßig wiederholtes "wuuup wuuup") dieser Art zu vernehmen (SCHNEIDER et al. 1988). Ebenfalls zur Gruppe der nachts das amphibische Geschehen in der Laubstreu dominierenden Pfeiffrosche gehört *L. rhodomystax* (Abb. 77), der durch kurze, überaus schrille Pfeife auf sich aufmerksam macht. Der breitmaulige Hornfrosch (*Ceratophrys cornuta*) (Abb. 78) entspricht nur wenig der Vorstel-



Abb. 79:

Zahlreiche grazile Baumfrösche (Hylidae) und Vertreter der arborealen Pfeiffroschgattung *Eleutherodactylus* leben in der Strauchschicht des Waldes

(FOTO: H. BERGER-DELL`MOUR).

lung eines typischen Frosches. Dieser braun und/oder grün gefärbte Lauerer, kann stundenlang unbeweglich in der Laubstreu verharren, wo er aufgrund seiner Tarnfärbung kaum wahrgenommen wird. Durch leichte Zitterbewegung mit der langen Mittelzehe, bei sonst unbeweglichem Körper, lockt er Tiere in seine Nähe, die auf geringe Bewegungen reagieren. Haben meist kleine Frösche oder räuberische Gliedertiere sich nahe genug an das vermeintliche Beutetier herangemacht, schlägt die "lebende Schlagfalle" zu. Blitzschnell öffnet der Hornfrosch das Maul und schlägt mit seiner breiten klebrigen Zunge auf den Anschleicher. Die an der Zunge klebende Beute wird in Bruchteilen von Sekunden in den Mundraum befördert und anschließend sofort geschluckt. Der ganze Vorgang läuft so rasch ab, daß er mit frei-

em Auge nicht klar verfolgbar ist. Lediglich eine ruckartige Bewegung des Vorderkörpers und das gleichzeitige Verschwinden des angelockten Tiere weisen auf den nur anhand von Zeitlupenaufnahmen beschreibbaren Freßvorgang hin.

b) Die Strauchbewohner des Primärwaldes

In der Umgebung von Laichgewässern werden zur Regenzeit in den Nachtstunden regelmäßig Froschlurche im bodennahen Gestrüpp angetroffen. Viele leben hier, einige aber sind jedoch lediglich Durchzügler. Alle Baumkronenbewohner, die sich in Stillgewässern fortpflanzen, vollziehen ihre Paarbildung erst in der gewässernahen Strauchregion. Echte Strauchbewohner sind kleine Baumfrösche (Hylidae) und Vertreter von





Abb. 80:
Eleutherodactylus fenestratus (35 mm). Rufendes Männchen.

Abb. 81:
Hyla geographica (63 mm). Weibchen im bodennahen Geäst.

Eleutherodactylus (Abb. 80), der einzigen kletterfähigen Gattung unter den Pfeiffröschen. Mit über 400 verschiedenen Formen ist *Eleutherodactylus* die artenreichste Gattung aller Wirbeltiere. Sämtliche Arten dieses Genus sind charakterisiert durch eine direkte Entwicklung und eine völlige Unabhängigkeit von Wasseransammlungen. Junge Frösche durchbrechen mit einem am Oberkiefer ausgeprägten "Eizahn" die Eihülle. Gelegeplätze von *Eleutherodactylus*-Arten sind alle denkbaren Stellen mit genügend hoher Feuchtigkeit. Eiablagen finden sowohl im Erdreich, in der Laubstreu sowie in Blatt- und Stammachseln von Büschen und Bäumen statt. Von den Sträucher bewohnenden Hyliden ist *Hyla geographica* (Abb. 81) insofern erwähnenswert, als seine in

Tümpeln und leicht fließenden Gewässern vorkommenden Larven charakteristische Schulen bilden. Die schwarzen Larven bleiben stets auf engstem Raum beisammen und bilden kreisrunde Kaulquappenschwärme. *Hyla brevifrons* (Abb. 82-84) gehört zu den auf Blättern, *Hyla sarayacuensis* (Abb. 85) zu den auf moosbewachsenen Ästen und Stämmen ablaichenden Froscharten (HÖDL 1991a). Bei ausreichend hoher Luftfeuchtigkeit verflüssigen sich die exponierten Gelege der beiden Arten innerhalb weniger Tage. Daraufhin tropfen die schlupffreien Embryonen oder die bereits geschlüpften Larven in das unter dem Gelege befindliche Gewässer (Abb. 84).



Abb. 82:

Hyla brevifrons. Ein Pärchen (Weibchen, 23 mm) auf der Suche nach einem geeigneten Ablaichplatz.

Abb. 83:

Hyla brevifrons deponiert seine Gelege auf Blättern über Wasseransammlungen.



Abb. 84:

Gelege von *H. brevifrons*. Einige Tage nach der Eiablage verflüssigt sich das Gelege und die Embryonen oder frisch geschlüpften Larven tropfen in das darunterliegende Gewässer.



Abb. 85:

Hyla sarayacuensis (Weibchen, 34 mm) während der Eiabgabe.



Abb. 86:

*Das Kronendach des Regenwaldes ist die Heimat
zahlreicher, in ihrer Biologie kaum erforschter
Baumfrösche.*



Abb. 87: *Osteocephalus taurinus* (71 mm).

Abb. 88: Gelege von *Osteocephalus taurinus*.

Abb. 89: *Osteocephalus* sp. (42 mm). Eine bisher unbeschriebene Baumfroschart, die in Bromelien laicht und deren Larven mit Nähreiern gefüttert werden.

Abb. 90: Larven von *Osteocephalus* sp. in einer wassergefüllten Blattachsel eines Ananasgewächses.

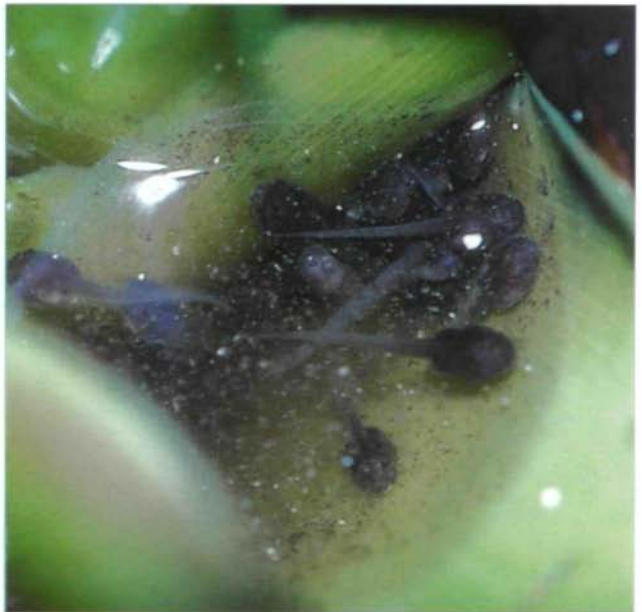


Abb. 91: Larve von *Osteocephalus* sp. beim Eifressen.

Abb. 92: Im Magen der in den Blattachseltrichter abtauchenden Larve von *Osteocephalus* sp. sind deutlich die aufgesaugten Nährtiere sichtbar.

Abb. 93: *Phrynohyas resinifictrix*-Männchen (64 mm) am Eingang zu seiner wassergefüllten Bruthöhle.

Abb. 94: *Phrynohyas coriacea* (58 mm). Rufendes Männchen.

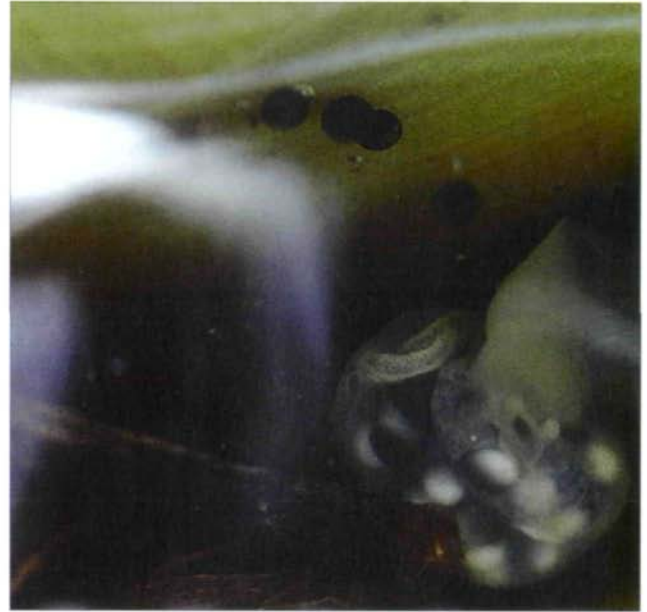


Abb. 95

Phyllomedusa vaillanti (60 mm)

Abb. 97

Phyllomedusa bicolor (102 mm)

Abb. 96

Phyllomedusa tarsius (78 mm)

Abb. 98

Phyllomedusa hypocondrialis (36 mm)



Abb. 99: *Phyllomedusa vaillanti*. Mit den Hinterbeinen wird das Blatt zu Beginn des Laichvorganges zu einem Trichter geformt (Foto M. Henzl).



Abb. 100: *Phyllomedusa bicolor*. Weibchen (121 mm) unmittelbar nach Beendigung des Ablaichvorganges über künstlich geöffnetem Blatttrichter.



Abb. 101:

Phyllomedusa tomopterna. Ablaichberechtigtes Paar (Weibchen 58 mm) auf der Suche nach einem geeigneten Gelegestandort.



c) Leben in der dritten Dimension - die Froschlurche des Kronendaches

Typische Baumkronenbewohner sind in den Baumfroschgattungen *Osteocephalus*, *Phrynohyas* und *Phyllomedusa* zu finden. *Osteocephalus taurinus* (Abb. 87) verläßt das Kronendach lediglich zur Fortpflanzung. Seine in Pfützen anzutreffenden Gelege bestehen aus einem einschichtigen Eifilm, der auf der Wasseroberfläche schwimmt (Abb. 88) und weiteren Individuen ein unmittelbar nachfolgendes Ablaichen erschwert. *Osteocephalus* sp. (Abb. 89), ein ähnlich aussehender, bisher noch unbeschriebener Verwandter von *O. taurinus* sucht wassergefüllte Bromelientrichter oder ähnliche arboreale Pflanzenstrukturen auf, um darin abzulaichen (HÖDL 1990a). Die unzureichenden Nährstoffverhältnisse in den Phytotelmen und die geringe Dotterversorgung der zahlreichen Eier haben bei *Osteocephalus* sp. eine interessante Brutpflege bewirkt, die bisher nur ansatzweise untersucht wurde. Die Larven (Abb. 90) werden mit Nähreiern versorgt, indem Pärchen in bereits mit Kaulquappen besetzten Kleinstgewässern ablaichen. Gierig nehmen die heranwachsenden Larven diese Eier auf (Abb. 91), die nicht die geringste Chance einer Entwicklung haben. Einige Kaulquappen haben nach der Fütterung bis zu 20 deutlich sichtbare Eier in ihren Mägen (Abb. 92). Bleiben die Fütterungen aus, so kommt es zu Kannibalismus und kräftige Kaulquappen beginnen ihre schwächeren Mitbewohner zu verzehren

Abb. 102:

Phyllomedusa tomopterna. Kopfüber hängen zwei um einen Rufstandort kämpfende Männchen im Geäst.



(HÖDL, pers. Beob.). So ist gewährleistet, daß zumindest einige Larven die Metamorphose erreichen und nicht alle bei anhaltendem Nahrungsmangel den Tod finden. *Phrynohyas resinifictrix* (Abb. 93) hält sich zeitlebens in der obersten Etage der Primärwälder auf. Seine Fortpflanzung findet in wassergefüllten Baumhöhlen des Kronendaches statt (ZIMMERMAN & HÖDL 1983). Alternierend aus ihren Höhlen rufende, gleichzeitig paarungsbereite Männchen haben eine Individualdistanz von über 100 Metern. Die einem oxsenartigen Gebrüll sehr ähnlichen Laute werden in der Regel zu Dreierreihen vereint und in regelmäßigen Abständen wiederholt. Beteiligen sich benachbarte Artgenossen durch Wechselrufe an der Rufaktivität, so erhöht sich die Rufrate der einzelnen Individuen. Für die Anlockung von Weibchen und die Revierabgrenzung gegenüber artgleichen Männchen verbrauchen männliche Frösche beträchtliche Energien. Die Aktivitätsanalyse eines in einer Nacht über 6 Stunden lang ohne Unterbrechung rufenden Männchens ergab 1149 - aus 3837 (!) Einzellaute zusammengesetzte - Rufe (HÖDL 1991b). Die in Waldtümpeln sich fortpflanzende *Phrynohyas coriacea* besitzt Schallblasen, die in ihrer Form einmalig unter den Froschlurchen ist. Die beiden seitlichen Kehlsäcke werden während des Rufvorganges zu gekrümmten wurstförmigen Gebilden aufgeblasen, die über dem Kopf zusammenstoßen (Abb. 94) (HÖDL 1991b). Die unter der deutschen Bezeichnung "Makifrösche" zusammengefaßten

103:

***Typhlonectes compressicauda* (aquatische Blindwühle)**
(570 mm). Die beinlosen Blindwühlen (*Gymnophiona*)
bilden zusammen mit den Frosch- und Schwanzlurchen
die taxonomische Klasse der Amphibien.

Vertreter der Gattung *Phyllomedusa* (Abb. 95-102) sind durch ihre sattgrüne Färbung, vertikalen katzenartigen Pupillen und ihre träge Fortbewegungsweise von allen anderen amazonischen Fröschen leicht zu unterscheiden. In der Rückenhaut erzeugen sie ein weites Spektrum an biologisch aktiven Peptiden, die vermutlich eine feindabschreckende Wirkung haben. Einige dieser Peptide sind den Hormonen und Neurotransmittern von Säugetieren sehr ähnlich und spielen in der modernen pharmakologischen Forschung eine bedeutende Rolle. Alle amazonischen Makifrösche deponieren ihre pigmentlosen Eier an der Oberseite von Blättern, die z. T. von den Paarungspartnern während der Eiabgabe eingerollt und mit Hilfe von im Ovidukt erzeugten Gelee ver-

klebt werden (Abb. 99) (HÖDL 1990a). Geleekapseln an der Basis und am oben offenen Ende von eingerollten Blattrichtern verhindern ein Austrocknen und zahlreichen Eiräubern (wie z. B. bestimmten Käfern, Heuschrecken, Wespen oder Schlangen) den Zugang zum Gelege. Einige Tage nach der Bildung der aus einem Blatt oder mehreren Blättern geformten Tüte verflüssigt sich die Eier umgebende Geleemasse und der Trichter öffnet sich. Bereits geschlüpfte Larven lösen sich durch zappelnde Bewegungen aus dem Gelege und fallen ins darunterliegende Gewässer. Einige Wochen später verwandeln sie sich in kleine Frösche, die unmittelbar nach Resorption des larvalen Schwanzes das Wasser verlassen und das Laubdach des Waldes aufsuchen.



Anhang

Neben den Froschlurchen (Anura) gibt es mit den Schwanzlurchen (Urodela) und Blindwühlen (Gymnophiona) noch zwei weitere, taxonomisch gleichwertige Großgruppen, die zu den Amphibien gehören. Beiden Ordnungen begegnet man in den amazonischen Wäldern selten. Die Schwanzlurche sind lediglich mit 3 Salamanderarten in Amazonien vertreten. Die geringe Artenrepräsentanz der Salamander ist ein Beispiel für die Ausnahme von der generellen Tendenz für die hohe Diversität von ektothermen Organismen in den Tropen. Da die Urodelen in der nördlichen Hemisphäre entstanden sind (die weitaus größte Anzahl von Schwanzlurcharten ist in Nordamerika beheimatet), nimmt man an, daß seit der Entstehung der mittelamerikanischen Landbrücke noch nicht genügend Zeit für diese Tiergruppe zur Verfügung stand, um den südamerikanischen Raum artenreich zu besiedeln. Andererseits ist auch eine Vereinnahmung der für Salamander geeigneten Nischen durch die in der Isolation sich äußerst erfolgreich entwickelten Froschlurche denkbar, die eine Ausbreitung der Urodelen in Südamerika verhindert(e). Die beeinflussen, ausschließlich in den Tropen beheimateten und in Amazonien mit 20 Arten vertretenen Blindwühlen (Abb. 103) weisen eine unterirdisch grabende oder aquatische Lebensweise auf (LYNCH 1979). Aufgrund ihres langgestreckten Körpers werden sie gelegentlich mit Schlangen, Doppelschleichen, aalartigen Fischen oder Regenwürmern verwechselt.

Literatur

- AICHINGER M. (1987): Annual activity patterns in a seasonal neotropical environment. - *Oecologia* (Berl.) 71: 583-592.
- CRUMP M. L. (1971): Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. - *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 3: 1-62.
- CRUMP M. L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. - *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 61: 1-68.
- DUELLMAN E. D. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. - *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 65: 1-352.
- DUELLMAN E. D. (1979): The South American Herpetofauna: A panamerican view. In: DUELLMAN W. E. (ed.) *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal* - *Mus. Nat. Hist. Univ. Monogr.* 7: 1-28.
- DUELLMAN E. D. (1988): Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 79-104.
- DUELLMAN E. D. (1989): Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. In: BRUTON M. N. (ed.) *Alternative life-history styles of animals* - *Kluwer Acad. Publ., Dordrecht* pp. 101-126.
- DUELLMAN E. D. (1990): Herpetofaunas in Neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. In: GENTRY A. H. (ed.) *Four Neotropical rainforests*. - *Yale Univ. Press, New Haven*.
- DUELLMAN W. E. & L. TRUEB (1986): *Biology of amphibians*. Mc Graw-Hill Book Co., New York.
- ENGELMANN W.-E. (1986): *Lurche und Kriechtiere Europas*. dtv Verlag, Stuttgart.
- HEYER W. R. (1969): The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). - *Evolution* 23: 421-428.
- HÖDL W. (1977): Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. - *Oecologia* (Berl.) 28: 351-363.
- HÖDL W. (1983): *Phyllobates femoralis* (Dendrobatidae): Verhalten und akustische Orientierung der Männchen (Freilandaufnahmen). - *Wiss. Film* 30: 12-19.
- HÖDL W. (1988): *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae): Schaumnestbildung. - *Wiss. Film* 38/39: 29-35.
- HÖDL W. (1990a): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: HANKE W. (ed.) *Biology and Physiology of Amphibians*. - *Fortschritte der Zoologie* 38.
- HÖDL W. (1990b): An analysis of foam nest construction in the Neotropical frog *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae). - *Copeia* 1990: 547-554.
- HÖDL W. (1991a): Arboreal oviposition in the neotropical treefrogs *Hyla brevifrons* and *Hyla sarayacuensis* (Anura: Hylidae). - *Wiss. Film* 42: 53-62.
- HÖDL W. (1991b): *Phrynohyas resinifictrix* (Hylidae, Anura): Calling behaviour. - *Wiss. Film* 42: 63-70.
- HÖDL W. (1991c): Calling behaviour and spectral stratification in dart-poison frogs (Dendrobatidae). - *Wiss. Film* CTF 2444. ÖWF Wien.
- HÖDL W. & G. GOLLMANN (1986): Distress calls in neotropical frogs. - *Amphibia-Reptilia* 7: 11-21.
- JUNCA F. A. (1989): Biología reproductiva de *Colostethus marchesianus* e *Colostethus* sp. (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). In: CHRISTOFFERSEN M. L. & D. S. AMORIM (eds.) *Resumos 16. Congr. Brasil Zool.* p. 64, João Pessoa.
- LACEY L. A. (1979): Predação em girinos por uma vespa e outras associações de insetos com ninhos de duas espécies de rãs da Amazônia. - *Acta Amazonica* 9: 755-762.
- LYNCH J. D. (1979): The amphibians of the lowland tropical forests. In: DUELLMAN W. E. (ed.) *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal*. - *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 7: 189-215.
- MARTINS M. (1988): Biología reproductiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). - *Rev. Brasil. Biol.* 48: 969-977.
- MOREIRA G. & A. P. LIMA (1991): Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. - *Herpetologica* 47: 295-300.
- PECHMANN J. H. K., SCOTT D. E., SEMLITSCH R. D., CALDWELL J. P., VITT, L. J. & J. W. GIBSON (1991): Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. - *Science* 253: 892-895.
- RAEB G. B. & M. S. RAEB (1961): On the mating and egg-laying behavior of the Surinam toad, *Pipa pipa*. - *Copeia* 1960: 271-276.

- ROTHMAIR M. E. (1988): Freilandstudie zur Territorialität und Fortpflanzungsbiologie von *Dendrobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). - Dissertation, Univ. Wien.
- SCHLÜTER A. (1983): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. - Dissertation, Univ. Hamburg.
- SCHLÜTER A. & J. RECÓS (1981): *Lithodytes lineatus* (SCHNEIDER 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (LINNAEUS 1758) (Hymenoptera: Attini). - Amphibia-Reptilia 2: 117-121.
- SCHNEIDER H., JOERMANN G. & W. HÖDL (1988): Calling and antiphonal calling in four neotropical anuran species of the family Leptodactylidae. - Zool. Jb. Physiol. 92: 77-103.
- SCHÜTTE F. & A. EHRL (1987): Zur Haltung und Zucht der großen südamerikanischen Wabenkröte *Pipa pipa* (LINNAEUS 1758) (Anura: Pipidae). - Salamandra 23: 256-268.
- TOFT C. A. & W. E. DUELLMAN (1979): Anurans of the lower Río Lullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. - Herpetologica 35: 71-77.
- TYLER M. J. (1989): Australian frogs. Viking O'Neil Penguin Books, Ringwood.
- WELLS K. D. (1977): The social behavior of anuran amphibians. - Anim. Behav. 25: 666-693.
- WEYGOLD P. (1987): Evolution of parental care in poison dart frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). - Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 25: 51-67.
- ZIMMERMAN B. L. & W. HÖDL (1983): Distinction of *Phrynohyas resinifictrix* (GOELDI 1907) from *Phrynohyas venulosa* (LAURENTI 1768) based on acoustical and behavioural parameters. - Zool.Anz., Jena 211: 341-353.

Alle Fotos - wenn nicht anders vermerkt - von Walter Hödl

Anschrift des Verfassers:

Univ. Doz. Mag. Dr. Walter Hödl, Universität Wien, Institut für Zoologie, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Kataloge des OÖ. Landesmuseums N.F.](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [0061](#)

Autor(en)/Author(s): Hödl Walter

Artikel/Article: [Amazonien aus der Froschperspektive- Zur Biologie der Frösche und Kröten des Amazonastieflandes 499-545](#)