

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 (DREWEES 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. Sonogramme 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

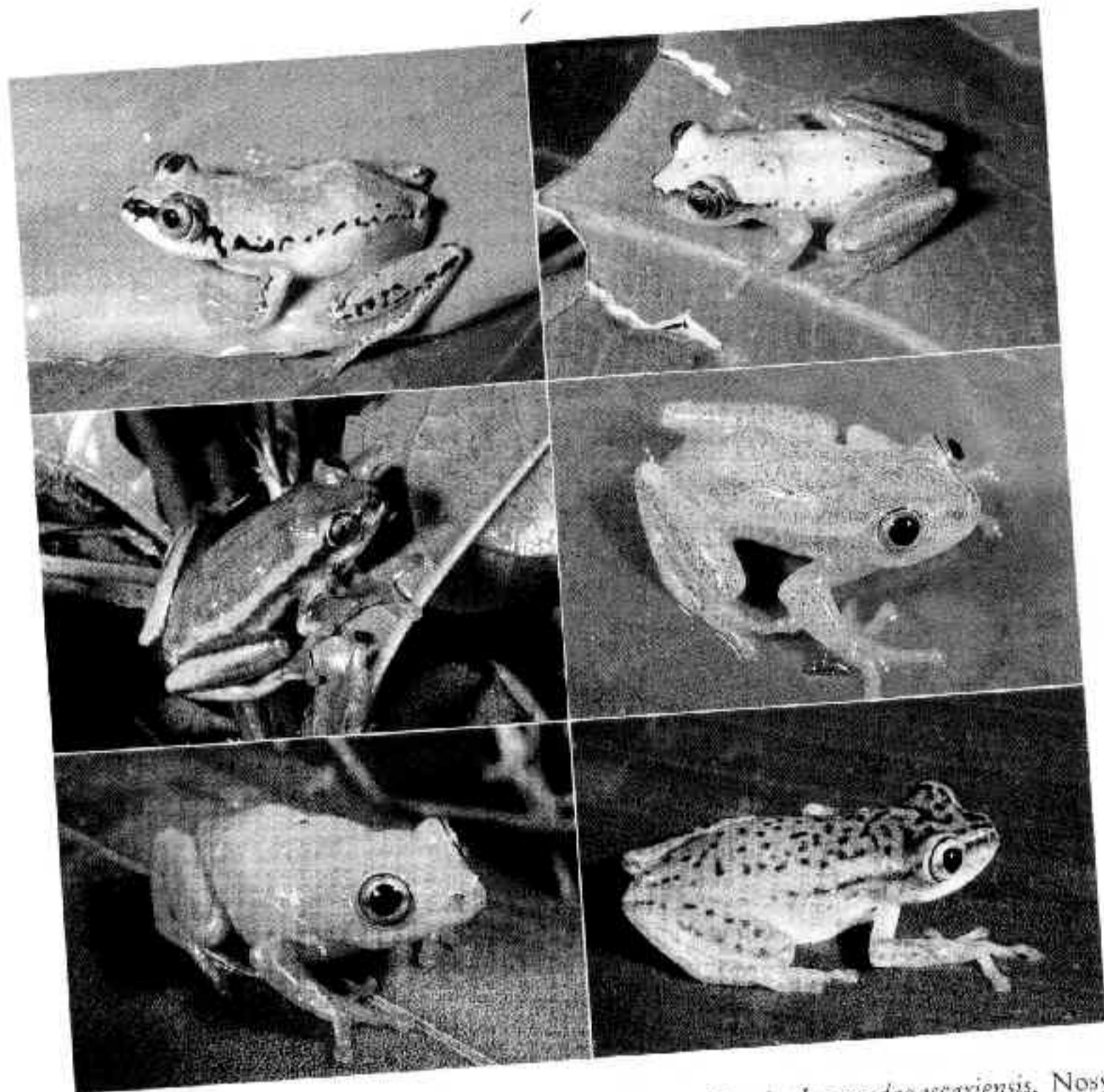


Abb. 1. *Heterixalus tricolor*, Nosy Be.

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: 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.

Mus.-Nr.	Art	Fundort	M/W	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	30,3	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	—	—	3,2	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>	Airtalaha	M	22,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
ZFMK 52572	<i>H. madagascariensis</i>	Airtalaha	W	27,0	ÜA	1,2	2,8	3,0	2,2	1,5	9,6	18,8	8,4	
ZFMK 52573	<i>H. madagascariensis</i>	Airtalaha	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>	Airtalaha	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 Bomba	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> („ <i>luteostriata</i> “-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> („ <i>luteostriata</i> “-Typ)	Andranolava	Juv.	18,5	EA	—	2,6	1,6	2,2	—	6,9	13,4	5,2	
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („ <i>luteostriata</i> “-Typ)	Andranolava	Juv.	18,0	EA	—	2,5	1,8	2,1	—	6,9	13,0	5,5	
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („ <i>luteostriata</i> “-Typ)	Andranolava	Juv.	15,5	ÜA	—	2,5	1,7	2,0	—	6,0	11,5	4,5	
NRM 30227	<i>H. betsileo?</i> („ <i>luteostriata</i> “-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 Athiopische 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).

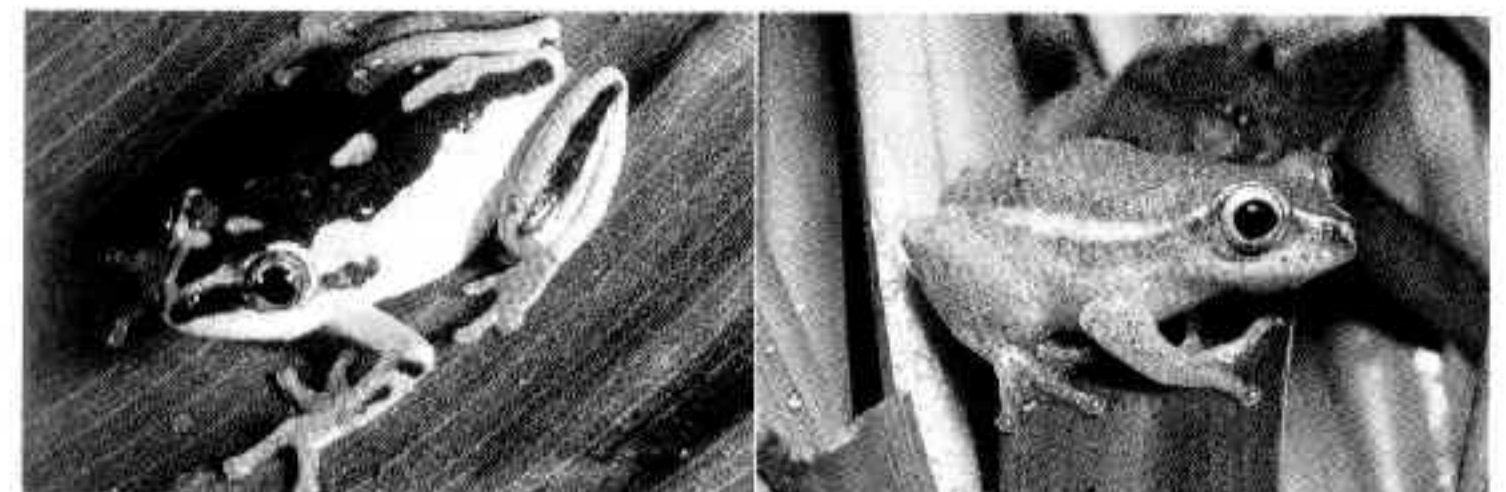


Abb. 7. *Heterixalus „variabilis“*. Ambanja

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