

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 17 · NUMMER 21 · 1985

FILM C 1500

Akustische Orientierung beim Weibchen
des Mittelmeer-Laubfrosches



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl. und Originalton), 16 mm, farbig, 140 m, 13 min (24 B/s).
Hergestellt 1981, veröffentlicht 1983.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn, Prof. Dr. H. SCHNEIDER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera und Schnitt: R. DRÖSCHER; Ton: H. SCHNEIDER, D. HAARHAUS.

Zitierform:

SCHNEIDER, H., und INST. WISS. FILM: Akustische Orientierung beim Weibchen des Mittelmeer-Laubfrosches. Film C 1500 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von H. SCHNEIDER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 21/C 1500 (1985), 13 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. H. SCHNEIDER, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film

Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen

Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

HANS SCHNEIDER, Bonn, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1500

Akustische Orientierung beim Weibchen des Mittelmeer-Laubfrosches

Verfasser der Publikation: HANS SCHNEIDER

Mit 2 Abbildungen

Inhalt des Films:

Akustische Orientierung beim Weibchen des Mittelmeer-Laubfrosches. Paarungsbereite Weibchen des Mittelmeer-Laubfrosches suchen aus 2 m Entfernung eine Schallquelle auf, aus der die artspezifischen Paarungsrufe ertönen. Unterscheidungstests lassen erkennen, welche Rufmerkmale bei der akustischen Orientierung eine Rolle spielen. Bei der Möglichkeit, zwischen natürlichen Paarungsrufen zu wählen, die durch unterschiedliche, temperaturbedingte Merkmale ausgezeichnet sind, geben die Weibchen Rufen mit Merkmalen höherer Temperatur den Vorzug. Die Weibchen reagieren auch auf elektronisch simulierte Paarungsrufe. Die Reaktion der Weibchen auf die synthetischen Paarungsrufe hängt ferner von der Wiederholungsrate der Impulse ab, die die Rufe aufbauen.

Summary of the Film:

Acoustic Orientation of the Female Mediterranean Tree Frog. Female Mediterranean tree frogs which are ready to mate approach a loudspeaker, 2 metres distant, from which mating calls specific to the species originate. Differentiation tests show which sound characteristics play a part in this acoustic orientation. Given a choice of natural mating calls, which have differing characteristics depending on temperature, the females show a preference for those calls with higher temperature characteristics. The females also react to electronically simulated mating calls. The reaction of the females to the synthetic mating calls also depends on the repetition rate of the impulses which build up the calls.

Résumé du Film:

Orientation acoustique chez la femelle de la rainette méditerranéenne. Des femelles de la rainette méditerranéenne, prêtes à l'accouplement, recherchent à 2 m de distance une source sonore d'où émanent les cris d'accouplement spécifiques. Des tests de discrimination permettent de déterminer les caractéristiques de l'appel qui jouent un rôle lors de l'orientation acoustique. Si elles ont la possibilité de choisir entre des cris d'accouplement naturels, distingués par différentes caractéristiques dépendant de la température, les femelles accordent la préférence aux caractéristiques de température plus élevée. Les femelles réagissent aussi à des cris d'accouplement simulés électroniquement. La réaction des femelles aux cris d'accouplement synthétiques dépend en outre du taux de répétition des impulsions engendrées par les cris.

Allgemeine Vorbemerkungen

Seit langem bestand die Meinung, daß die Paarungsrufe, die die männlichen Froschlurche während der Fortpflanzungsperiode oft stundenlang abgeben, der Anlockung paarungsbereiter Weibchen dienen. So naheliegend der Gedanke war, ergaben sich Zweifel an dieser Auslegung, denn klare und überzeugende Reaktionen der Weibchen auf die Rufe fehlten. Erst die Untersuchungen von MARTOF und THOMPSON ([1]) bei dem Laubfrosch *Pseudacris nigrita* lieferten den Beweis für die anlockende Wirkung der Paarungsrufe. MARTOF und THOMPSON nahmen in ihre Versuche gravide Weibchen, die sich den rufenden Männchen gerichtet näherten und sie sicher fanden, selbst wenn sie in einem Versteck riefen und nicht sichtbar waren.

Männliche Froschlurche bleiben unterschiedlich lange an den Laichgewässern, um sich fortzupflanzen. Grasfrösche verweilen etwa zwei Wochen dort, Wasserfrösche mehrere Monate. Auch die Laubfrösche verbringen mehrere Monate an den Laichgewässern und rufen jeden Abend einige Stunden lang, wenn die Temperaturverhältnisse günstig sind. Die Weibchen dagegen gehen nur zur Fortpflanzung in ein Gewässer und verlassen es nach der Eiablage in der Regel sofort wieder. Nur bei solchen Weibchen, die zur Fortpflanzung zum Teich wandern, ist damit zu rechnen, daß sie auf die Paarungsrufe der Männchen reagieren und eines aufsuchen, um sich mit ihm zu verpaaren. Ausgehend von dem Wissen, daß die Paarungsbereitschaft der Weibchen Grundvoraussetzung für eine positive phonotaktische Reaktion ist, brachten die nachfolgend durchgeführten Versuche eindrucksvolle Ergebnisse.

Auch beim Laubfrosch der Kanarischen Inseln suchen fortpflanzungsbereite Weibchen, die während der abendlichen Rufphase der Männchen zum Teich wandern, rufende Männchen zur Paarung auf. Die Eiablage erfolgt in den meisten Fällen noch in der gleichen Nacht (SCHNEIDER [2], [5]), danach verlassen die Weibchen das Gewässer wieder. Nach der Eiablage reagieren die Weibchen nicht mehr auf die Rufe.

Da nicht auszuschließen ist, daß von den rufenden Männchen außer den akustischen auch andere Reize ausgehen – etwa Wasserwellen –, die die Weibchen zur Orientierung benutzen könnten, ist die anlockende Wirkung der Paarungsrufe erst dann sicher nachgewiesen, wenn die Weibchen einen Lautsprecher aufsuchen, aus dem die arteigenen Paarungsrufe ertönen. Das ist in der Tat der Fall (Abb. 1). Hat ein Weibchen den Lautsprecher erreicht, berührt es diesen meist kurz mit der Schnauze, wie es das auch im Wasser bei einem Männchen tun würde, das daraufhin das Weibchen sofort umklammern würde. Da im Experiment die Umklammerung unterbleibt, sucht das Weibchen weiter. Es umwandert den Lautsprecher, klettert an ihm hoch oder berührt ihn nochmals. Dieses auffällige Suchen nach dem vermeintlichen Geschlechtspartner ist ein weiterer Hinweis auf die entscheidende Rolle, die die Paarungsrufe bei der Partnersuche spielen.

Zur Durchführung der Versuche wurde der Teich am Abend mehrmals nach Weibchen abgesucht, die bereits von einem Männchen umklammert waren. Für die Versuche wurden die Paare getrennt. Auf diese Weise war gesichert, daß gerade angewanderte, paarungsbereite Weibchen für die Versuche benützt wurden. Die Versuchstiere kamen in einen kleinen Drahtkäfig und hörten drei Minuten lang die Schallsignale aus dem Lautsprecher, der zwei Meter entfernt war. Danach wurde der Weg freigegeben. Die positiv

reagierenden Weibchen näherten sich dem Lautsprecher meist auf einem mehr oder weniger großen Umweg und benötigten dafür bis zu 30 Minuten (SCHNEIDER [3]).



Abb. 1. Ein paarungsbereites Weibchen ist aus 2 m Entfernung angewandert und am Lautsprecher angekommen, der die artspezifischen Paarungsrufe abstrahlt

Um Aufschluß darüber zu bekommen, welche Rufparameter für die akustische Orientierung entscheidend sind, wurden Unterscheidungstests durchgeführt. Dazu wurde dem ersten Lautsprecher gegenüber, ebenfalls im Abstand von 2 m, ein zweiter aufgestellt. Diese Versuchsanordnung erlaubte, mittels eines Stereo-Tonbandgerätes simultan zwei unterschiedliche Rufe beziehungsweise Signale zu präsentieren, wodurch die Versuchstiere zu einer Entscheidung veranlaßt wurden.

Da sich unter dem Einfluß der Lufttemperatur die Paarungsrufe in starkem Maße verändern (SCHNEIDER [5]) – mit steigender Temperatur nehmen die Dauer der Rufe, die Anzahl der Impulse und die Intervalle zwischen den Rufen ab, während gleichzeitig die Wiederholungsrate der Impulse ansteigt –, wurden in einer ersten Versuchsreihe jeweils zwei natürliche Paarungsrufe angeboten, die temperaturbedingte Unterschiede aufwiesen. Ein Ruf entsprach dabei der augenblicklichen Körpertemperatur des Versuchstieres und bildete den Referenzruf. Der gleichzeitig angebotene Testruf aus dem anderen Lautsprecher hatte Merkmale höherer oder niedrigerer Temperatur. Die Weibchen entschieden sich jeweils für die Rufe mit den Eigenschaften höherer Temperatur, und zwar bis zu einem Unterschied von 6°C (SCHNEIDER [3]).

Auf elektronisch nachgebildete Paarungsrufe reagierten die Weibchen wie auf normale Paarungsrufe.

Gestützt auf elektronisch konstruierte Rufe ließen sich verschiedene Parameter gezielt verändern. Die Weibchen unterschieden zwischen den Rufen mit normaler Dauer und halber Dauer, nicht aber zwischen solchen mit normaler und doppelter Dauer.

Da ein hervorstechendes Merkmal der Paarungsrufe ihr Aufbau aus sehr kurzen Impulsen ist, schien es angezeigt, Veränderungen bei diesem Parameter im einzelnen zu untersuchen. Alle anderen Rufmerkmale, wie Dauer und Intervalle blieben konstant. Die Versuche wurden bei 15°C durchgeführt, bei der die Wiederholungsrate 95 Impulse pro Sekunde beträgt. Dieses Signal diente somit bei jedem Versuch als Referenzsignal. Bei den drei Versuchen hatten die Testsignale Wiederholungsraten von 70, 120 und 145 Impulse pro Sekunde (Abb. 2). Bei der Kombination der Signale mit 95 und 70 Imp./s wählten die

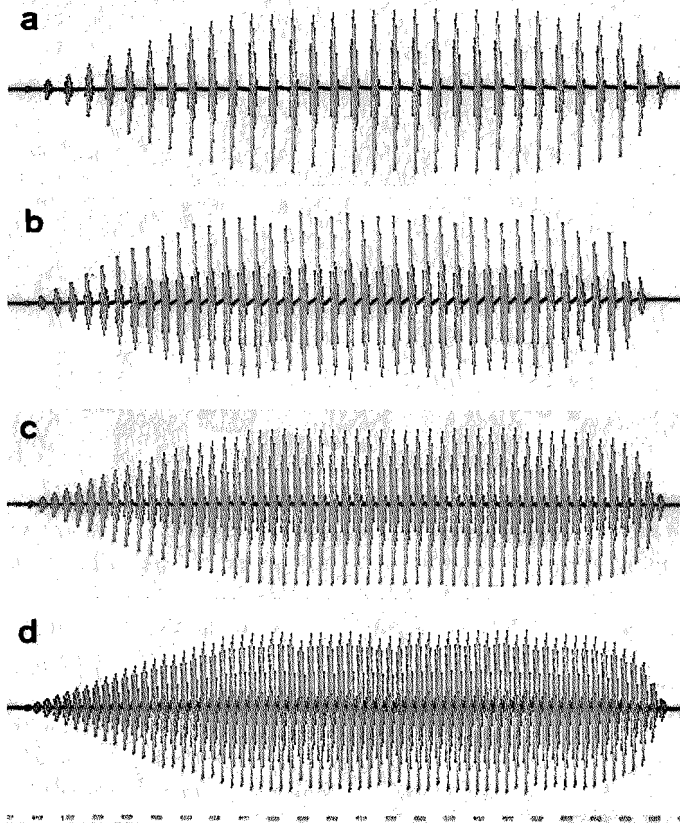


Abb. 2. Oszillogramme von elektronisch simulierten Paarungsrufen. Die Dauer ist bei allen Rufen gleich und entspricht 15°C. Bei Ruf b ist auch die Wiederholungsrate der Impulse gemäß dieser Temperatur (95 Imp./s), bei Ruf a ist die Wiederholungsrate auf 70 erniedrigt und bei den Rufen c und d auf 120 beziehungsweise 145 Imp./s erhöht

Weibchen das Signal mit der temperaturgemäßen Impulsfrequenz von 95 Imp./s. Bei der Kombination von Signalen mit 95 und 120 Imp./s war keine signifikante Bevorzugung eines Signals gegeben. Als das Testsignal die Impulsfrequenz 145 hatte, fiel die Wahl wieder zugunsten des temperaturgemäßen Rufs mit 95 Imp./s. aus.

Erläuterungen zum Film

Die Anfangssequenz zeigt zahlreiche männliche Laubfrösche, die sich am Abend im flachen Uferbereich eines Gewässers zum Rufen versammelt haben. Der Abstand zwischen den rufenden Männchen ist erstaunlich gering.

Die beiden folgenden Einstellungen führen jeweils ein Männchen in Großaufnahme vor, um den Vorgang des Rufens zu demonstrieren: durch Zusammenpressen der Flankenmuskulatur gelangt Luft aus den Lungen unter Bildung eines Rufes in die Schallblase, danach wieder stimmlos in die Lunge zurück. Das wiederholt sich im Rhythmus der Paarungsrufe.

In der nächsten Sequenz wird der Aufbau der Versuchsanordnung vorgestellt. Das Versuchsgelände ist vom Teich so weit entfernt, daß die Versuchstiere den Chor der dort rufenden Männchen nicht mehr hören. Das Areal hat geringen, niedrigen Pflanzenbewuchs. Ein flacher Wassergraben ist vorhanden, so daß die Weibchen sowohl an Land als auch im Wasser anwandern können. Im Vordergrund befindet sich das Tonbandgerät. Der Versuchsleiter stellt zuerst den Lautsprecher, anschließend im Abstand von 2 m den kleinen Käfig auf, der später das Versuchstier aufnehmen wird. Ein Mitarbeiter überprüft am Käfig den Schalldruck der Rufe mit einem Schallpegelmesser. Die Lautstärkeregelung wird am Lautsprecher solange fortgeführt, bis der Schalldruck am Käfig exakt 85 dB beträgt.

Inzwischen ist die Nacht hereingebrochen. Der Versuch beginnt mit dem Einsetzen eines Weibchens in den Käfig. Es wurde im Teich gefangen und war bereits von einem Männchen umklammert. Nachdem es drei Minuten die Rufe gehört hat, wird der Deckel entfernt. Das Weibchen klettert sofort auf den Rand des Käfigs und lauscht lange. Dabei wendet es den Kopf in Richtung des Lautsprechers. Schließlich springt es weg. Obwohl das Gelände mit Scheinwerfern erhellt wird, verhält es sich völlig normal. Zwischen den nächsten Sprüngen verweilt es lange, um sich zu orientieren: es richtet den Körper auf und wendet den Kopf. Nachfolgend hüpfte und schwimmt es rasch weiter und nähert sich dadurch schnell dem Lautsprecher, der links im Bild erscheint. Das Versuchstier berührt ihn und klettert schließlich sogar an ihm hoch. Damit ist eindeutig nachgewiesen, daß das Weibchen die Paarungsrufe zur Orientierung benützte.

Es folgen Unterscheidungstests. In einer ersten Versuchsreihe wird geprüft, ob temperaturbedingte Veränderungen der Paarungsrufe das Verhalten der Weibchen beeinflussen. Die folgende Einstellung führt die Schallbilder von Paarungsrufen aus vier Rufserien vor, die bei 13°, 17°, 19° und 23°C abgegeben wurden. Die Rufserien wurden auf einen Oszillographen überspielt und die auf dem Bildschirm des Oszillographen erscheinenden Schallbilder (Oszillogramme) gefilmt. Der Anstieg der Temperatur bewirkt eine Verkürzung der Rufe und vor allem der Intervalle zwischen den Rufen.

Zur Durchführung der Unterscheidungstests wird gegenüber dem ersten ein zweiter Lautsprecher aufgestellt – die Erweiterung der Versuchsanordnung wird am Tag gezeigt, die Versuche selbst werden wieder in der Nacht gemacht.

Bei dem ersten Versuch hat das Weibchen eine Körpertemperatur von 17°C. Die 17°C-Paarungsrufe, die aus dem rechten Lautsprecher ertönen, bilden somit das Referenzsignal. Der linke Lautsprecher strahlt das Testsignal ab, natürliche Paarungsrufe mit den Merkmalen von 13°C. Das Weibchen orientiert sich bereits im Käfig zum rechten Lautsprecher hin und sucht ihn rasch und sehr gezielt auf. Der Kommentator hält das Gesamtergebnis dieser Versuchsreihe fest: Die Versuchstiere wählten 17mal und entschieden sich 15mal für das Referenzsignal, aber nur zweimal für das Testsignal. Während sich das Weibchen am Lautsprecher aufhält und nach dem Geschlechtspartner sucht, wird das Ergebnis einer weiteren Versuchsreihe erläutert. 6 an 17–18,5°C angepasste Versuchstiere hörten 19°C- und 23°C-Paarungsrufe, wählten insgesamt 8mal und jedesmal den 23°C-Paarungsruf. Die Bevorzugung der Rufe mit Merkmalen höherer Temperatur ist gut zu interpretieren. Offensichtlich tragen die vom Land angewanderten Weibchen der Tatsache Rechnung, daß am Abend die Lufttemperatur schneller zurückgeht als die Wassertemperatur, die auf die im Teich rufenden Männchen einwirkt.

Die nächste Einstellung führt einen Unterscheidungstest vor, bei dem elektronisch simulierte Paarungsrufe verwendet werden. Sie klingen merklich anders als die natürlichen Paarungsrufe, da sie nur aus zwei Frequenzen (1000 und 2200 Hz) aufgebaut sind. Trotzdem reagieren die Versuchstiere darauf. Das Weibchen im Käfig hat eine Körpertemperatur von 15°C und hört aus dem rechten Lautsprecher simulierte Paarungsrufe, die dieser Temperatur entsprechen, aus dem linken solche mit gleichen Merkmalen aber halber Dauer. Nach Wegnahme des Deckels verläßt es bald den Käfig und strebt beinahe geradlinig dem Lautsprecher zu, der das temperaturgemäße Signal abstrahlt. In gleicher Weise entscheiden sich die anderen Versuchstiere. Ergänzend führt der Kommentator aus, daß bei der Möglichkeit, zwischen Signalen mit normaler und doppelter Dauer zu wählen, keine Präferenz gegeben ist.

In der Schlußsequenz wird die Reaktion der Laubfrosch-Weibchen auf simulierte Paarungsrufe mit veränderter Wiederholungsrate der Impulse vorgestellt. Die verwendeten Signale erscheinen zunächst als Oszillogramme, aufgenommen vom Bildschirm eines Oszillographen. Als erstes ist ein Ruf mit 95 Impulsen pro Sekunde zu sehen. Diese Wiederholungsrate entspricht 15°C. Das ist auch die Versuchstemperatur. Über diesem Ruf erscheint das Oszillogramm eines Rufes mit 70 Impulsen pro Sekunde, unter dem ersten Ruf eines mit 120 Impulsen pro Sekunde und ganz unten das Oszillogramm eines Rufes mit 145 Impulsen pro Sekunde.

Es folgt der vollständige Lauf eines Weibchens vom Käfig bis zum Lautsprecher. Bei diesem Versuch ertönen aus dem rechten Lautsprecher Rufe mit der für 15°C typischen (95 Imp./s), aus dem linken solche mit erhöhter (145 Imp./s) Impulsfrequenz. Nach Verlassen des Käfigs führt der Weg des Weibchens zunächst zur Seite. Es korrigiert seine Sprungrichtung ständig und nähert sich dem Lautsprecher zielstrebig mit großen Sprüngen von ca. 30 cm. Der Lautsprecher taucht rechts im Bild auf. Dort angekommen, berührt es ihn mit der Schnauze, wie einen Geschlechtspartner.

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Auf den Kanarischen Inseln beginnt die Rufperiode des Mittelmeer-Laubfrosches gewöhnlich im Dezember und dauert einige Monate. Nach Regenfällen, die im Februar häufig sind, ist die Rufaktivität besonders hoch. Jeden Abend geben die Männchen einige Stunden lang ihre artspezifischen Paarungsrufe ab.

Die Annahme liegt nahe, daß die Rufe der Männchen fortpflanzungsbereite Weibchen anlocken.

Der Nachweis der akustischen Orientierung ist eindeutig, wenn die Laubfrosch-Weibchen zu einem Lautsprecher wandern, der die artspezifischen Paarungsrufe abstrahlt, denn außer akustischen Signalen stehen keine anderen Möglichkeiten der Orientierung zur Verfügung.

Die Versuchsanordnung ist einfach. Sie wird am Abend aufgebaut. Die Versuche werden erst nachts gemacht, wenn die laichbereiten Weibchen zum Teich wandern und es zur Bildung von Paaren kommt.

Zwei Meter vom Lautsprecher entfernt wird ein kleiner, schalldurchlässiger Käfig aufgestellt, der später das zu testende Weibchen aufnehmen soll.

Die Lautstärke der vom Tonbandgerät wiedergegebenen Paarungsrufe wird so eingestellt, daß die Rufe am Käfig mit einem Schalldruck von 85 dB ankommen.

Mit einem Schallpegelmessers wird die genaue Einstellung ermittelt.

Ein frisch gefangenes Weibchen, das bereits von einem Männchen umklammert war, wird in den Käfig gesetzt. Dort hört es drei Minuten lang die Rufe, ehe es wieder freigegeben wird.

Nach dem Öffnen des Käfigs springt das Weibchen entweder sofort weg, oder es klettert auf den Rand und orientiert sich neu. Beim Verlassen des Käfigs nimmt es oft nicht den direkten Weg zum Lautsprecher, sondern macht einen mehr oder weniger großen Umweg.

Hier richtet sich das Weibchen nach einem Sprung auf, wartet die nächsten Rufe ab, wendet den Kopf und den Körper zur Schallquelle und springt erneut. Das Ausrichten des Körpers vor dem nächsten Sprung ist ein sicherer Hinweis auf die akustische Orientierung.

Befinden sich vor dem Lautsprecher tiefere Wasserstellen, nähert sich das Weibchen der Schallquelle geradliniger und schwimmend.

Am Lautsprecher angekommen, bleibt das Weibchen ruhig sitzen und fixiert den vermeintlichen Geschlechtspartner, wandert an der Vorderseite entlang oder klettert sogar daran hoch.

Die Paarungsrufe der Männchen variieren entsprechend ihrer Körpertemperatur.

Hier eine Ruffolge bei einer Außentemperatur von 13°C.

So sind die Rufe bei 17°C, nun bei 19°C, und bei 23°C.

Auffallend ist, daß besonders die Rufintervalle mit zunehmender Temperatur kürzer werden. Aber auch die Dauer der einzelnen Rufe nimmt ab.

Um die Reaktionsweise der Weibchen auf Rufe zu erfassen, die Merkmale verschiedener Temperaturstufen haben, sind Unterscheidungstests erforderlich. Dazu wird gegenüber dem ersten Lautsprecher ein zweiter aufgestellt, der ebenfalls 2 m vom Käfig entfernt ist.

Ein Stereo-Tonbandgerät erlaubt, gleichzeitig zwei unterschiedliche Signale zu präsentieren und veranlaßt die Weibchen zu einer Wahl.

In diesem Versuch bilden natürliche Paarungsrufe bei 17°C aus dem rechten Lautsprecher das Referenzsignal. Die Weibchen sind an diese Temperatur angepaßt. Rufe bei 13°C aus dem linken Lautsprecher bilden das Testsignal.

Die Versuchstiere wählten 17mal und entschieden sich 15mal für das Referenzsignal, aber nur zweimal für das Testsignal mit 13°C-Merkmalen. Anders verhielten sich die Weibchen, als das Testsignal Merkmale einer höheren Temperatur hatte als das Referenzsignal, nämlich 23°C gegenüber 19°C. In diesen Versuchen wählten bei acht Tests die sechs Versuchstiere ausschließlich das Testsignal, das den höheren Temperaturwerten entsprach. Dieses überraschende Ergebnis ist biologisch sinnvoll. Die laichreifen Weibchen wandern auf den Teich zu, um auf die im Wasser rufenden, paarungsreifen Männchen zu treffen. Da am Abend die Temperatur der Luft schneller absinkt als die des Wassers, haben die Männchen eine höhere Körpertemperatur als die anwandernden Weibchen.

Die Weibchen reagieren auch auf elektronisch simulierte Paarungsrufe, die aus den Frequenzen 1000 Hz und 2200 Hz gebildet werden. Hatten die an 15°C angepaßten Weibchen die Wahl zwischen simulierten, auf 15°C abgestimmten Paarungsrufen und auf nur halb so langen Rufen mit sonst gleichen Merkmalen, wählten die Versuchstiere ausschließlich das längere Referenzsignal aus dem rechten Lautsprecher.

Stand aber dem gleichen Referenzsignal ein Testsignal gegenüber, bei dem die Rufe die doppelte Dauer hatten, waren beide Signale gleich attraktiv.

Ein weiteres kennzeichnendes Merkmal des Paarungsrufes der Mittelmeer-Laubfrösche ist die Gliederung in Impulse. Der Temperatur von 15°C entspricht eine Wiederholungsrate von 95 Impulsen pro Sekunde. Waren Rufe mit dieser Wiederholungsrate als Referenzsignal mit einem um 25 Impulse pro Sekunde verminderten Testsignal kombiniert, wählten alle Versuchstiere das Referenzsignal mit 95 Impulsen pro Sekunde. Hatte das Testsignal eine um 25 Impulse erhöhte Wiederholungsrate von 120 Impulsen pro Sekunde, unterschieden die Weibchen nicht zwischen Referenz- und Testsignal. Erst als die Wiederholungsrate noch einmal um 25 Impulse auf 145 Impulse pro Sekunde erhöht wurde, gaben die Versuchstiere dem Referenzsignal wieder eindeutig den Vorzug.

Dieser ohne Unterbrechung gezeigte Versuch zeigt die akustische Orientierung eines Weibchens auf simulierte Rufe mit verschiedenen Impulszahlen. Der Lautsprecher links strahlt das Testsignal mit 145 Impulsen pro Sekunde ab, der Lautsprecher rechts das Referenzsignal mit 95 Impulsen pro Sekunde.

Das Weibchen nähert sich der Schallquelle mit dem Referenzsignal zwar nicht geradlinig, aber dennoch zielstrebig. Wenn das Weibchen am Lautsprecher ankommt, stößt es kurz mit der Schnauze dagegen. Mit der gleichen Bewegung macht häufig ein paarungsbereites Weibchen im Teich das rufende Männchen, für das es sich entschieden hat, auf sich aufmerksam. Diese Bewegung führt dann augenblicklich zur Umklammerung des Weibchens.

English Version of the Spoken Commentary

In the Canary Islands the calling period of the Mediterranean tree frog usually begins in December and lasts several months. After rain which is frequent in february calling activities are particularly strong. Day after day, in the evening, the males produce their species-specific mating calls for hours at a time.

It seems plausible that the calls serve to attract females in mating condition, guiding them to the calling males.

Auditory orientation is clearly demonstrated when the female tree frogs migrate to a loudspeaker emitting the species-specific mating calls, because in this case there are no signals other than the sounds to guide them.

The experiment is easy to set up. The loudspeaker and other equipment are arranged in the evening, and the experiment is done at night, when females ready to spawn approach the pond and find male partners.

Two meters away from the loudspeaker we place a small cage that does not interfere with the sound. Later the female to be tested will be put into it.

When the tape-recorded mating calls are played back, the volume is set so that inside the cage the sound pressure of the calls is 85 dB.

A sound-level meter is used to make this adjustment precisely.

A female that has just been caught, when she had already been clasped by a male, is placed in the cage. There she hears the recorded calls for three minutes, and then she is allowed to leave the cage.

After the cage has been opened, the female either jumps away immediately or climbs onto the edge and orients herself. When she leaves the cage she often does not choose a course directly toward the loudspeaker; in many cases she makes a more or less large detour.

After jumping, the female straightens up and waits for the next calls. Then she turns head and body toward the sound source and jumps again. Turning the body before the next jump is a sure sign of auditory orientation.

If she comes to a deep puddle of water on the way to the loudspeaker, the female crosses it in a straighter line, by swimming.

Once she has reached the loudspeaker, the female may sit quietly and stare at this presumed sexual partner, wander along its front side, or even climb up it.

The mating calls of the Mediterranean tree frogs are not constant. They vary according to the male's body temperature.

This is a series of calls at 13°C.

And this is how the Mediterranean tree frog calls at 17°C, 19°C and at 23°C.

As the temperature rises, the calls become considerably shorter, and so do the intervals between them.

To find out how the females respond to calls characteristic of different temperature levels, one must make discrimination tests. These are done by setting up a second loudspeaker, two meters away from the cage on the opposite side from the first speaker. With a stereo tape recorder, two signals can be presented at the same time, so that the female has to make a choice.

In this experiment the reference signal consists of natural mating calls recorded at 17°C and played back through the right loudspeaker, and the test signal is 13°C-calls from the left speaker.

The animals made 17 choices, and in 15 of them they selected the reference signal; the test signal was chosen only twice. But when the test calls were characteristic of a higher temperature, 23°C, with the reference signal 19°, the result was different. In eight tests, the six animals chose only the test signal. This was surprising, but it makes sense biologically. Usually females ready to spawn travel from the land to a pond in order to join the males that are ready to mate and are calling in the water. Because in the evening the temperature of the air falls more rapidly than that of the water, the males have a higher body temperature than do the arriving females.

The female Mediterranean tree frogs respond not only to natural calls but also to electronically simulated mating calls containing only two frequencies, 1000 and 2200 Hz. Simulated signals can be used, for example, to test the effect of call duration. When females adapted to 15°C were given a choice between a simulated 15° mating call, as the reference signal, and other calls identical to the reference signal except that they were only half as long, the females always chose the reference signal, from the right-hand loudspeaker. However, if the same reference signal was presented with a test signal in which the calls had twice the normal duration, the two signals were equally attractive.

A characteristic feature of the mating calls of the Mediterranean tree frog is that they are subdivided into pulses. At 15°C, the repetition rate of the pulses is 95 pulses per second (oscillogram 1). When calls at this repetition rate were presented as the reference signal, in combination with a test signal at the lower rate of 70 pulses per second (oscillogram 2), all the animals chose the reference signal with 95 pulses per second. Increasing the repetition rate of the test signal by the same amount, to 120 pulses per second (oscillogram 3), had no effect; the females did not discriminate between the test and reference signals. The rate of the test signal had to be increased by 50 pulses per second rather than 25, so that it was 145 pulses per second (oscillogram 4), before the animals showed a clear preference for the reference signal.

This is the experiment to demonstrate auditory orientation of a female to calls with different numbers of pulses. The loudspeaker on the left is emitting the test signal, with 145 pulses per second, and from the one on the right the frog hears the 95-pulse-per-second reference signal.

The female does not approach this sound source in a straight line, but it is clearly her goal. When she reaches it, she nudges it briefly with her snout. This is the same movement that a female ready to mate uses in a pond to attract the attention of the calling male she has selected and approached. It has an immediate effect: the male clasps her.

Literatur

- [1] MARTOF, B.S., and E.F. THOMPSON: Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. *Behaviour* 13 (1958), 243.
- [2] SCHNEIDER, H.: Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln (Amphibia: Salientia: Hylidae). *Salamandra* 17 (1981), 119.

- [3] SCHNEIDER, H.: Phonotaxis bei Weibchen des kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis*. Zool. Anz., Jena 208 (1982), 161.
- [4] SCHNEIDER, H.: Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Böttger, 1874, Anura, Amphibia). Zool. Anz., Jena 201 (1978), 273.

Filmveröffentlichung

- [5] SCHNEIDER, H., und INST. WISS. FILM: Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches. Film C 1459 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von H. SCHNEIDER, Publ. Wiss. Film., Sect. Biol., Ser. 15, Nr. 39/C 1459 (1982), 8 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: HANS SCHNEIDER; Abb. 2: Aus SCHNEIDER ([3]) (mit Genehmigung des VEB Gustav Fischer Verlags, Jena).