

Mikrophage und myrmecophage Ernährungsspezialisierung bei madagassischen Giffröschen der Gattung *Mantella*

MIGUEL VENCES & CHRISTIAN KNIEL

Abstract

Microphagous and myrmecophagous specialization in frogs of the genus Mantella.

Stomach content analyses in 15 specimens of four species of the genus *Mantella* (Anura: Ranidae: Mantellinae) demonstrated a microphagous and myrmecophagous specialization of these frogs. Of 774 identified prey items, 74% were ants, 94% had lengths of 1-4 mm, and none was larger than 5 mm. The results of laboratory prey choice experiments was less unequivocal. In comparison to aposematic dendrobatids (*Dendrobates histrionicus*, *D. leucomelas*, *Phyllobates bicolor*), *Mantella* species did show much lower preferences for smaller prey, although mean prey size chosen by a pooled group of all *Mantella* species was significantly smaller than in a comparison group of anuran species of the genera *Rana*, *Bufo*, *Mantidactylus*, *Colostethus*, and *Heterixalus*. Thus, the microphagous specialization of *Mantella* is possibly more due to foraging behaviour (active foraging) than to selective prey choice.

A literature survey shows that all anurans known to contain skin alkaloids are specialized microphagous; most are ant specialists. This indicates that an origin of skin alkaloids from uptake of arthropod (ant) prey, as it has recently been demonstrated in dendrobatids, may be a universal pattern in alkaloid containing anurans.

Key words: Ranidae: Mantellinae: *Mantella*; prey choice, microphagy, myrmecophagy.

Zusammenfassung

Eine Analyse des Mageninhalts von 15 Exemplaren (vier Arten) der Gattung *Mantella* (Anura: Ranidae: Mantellinae) zeigte eine mikrophage und myrmecophage Spezialisierung dieser Frösche. Von 774 identifizierten Beutetieren waren 74% Ameisen, 94% hatten Gesamtlängen von 1-4 mm, und keines war größer als 5 mm. Die Ergebnisse experimenteller Beutewahlversuche waren weniger eindeutig. Im Vergleich zu aposematischen Dendrobatiden (*Dendrobates histrionicus*, *D. leucomelas*, *Phyllobates bicolor*) zeigten *Mantella*-Arten eine deutlich schwächere Bevorzugung kleiner Beute, obwohl die mittlere Länge der Beutetiere, die von einer zusammengefaßten Gruppe aller untersuchten *Mantella*-Arten gefressen wurden, signifikant geringer als die einer Vergleichsgruppe anderer Anuren der Gattungen *Rana*, *Bufo*, *Mantidactylus*, *Colostethus* und *Heterixalus* war. Möglicherweise ist die Mikrophagie von *Mantella* weniger durch ein eingeschränktes Beutewahlspektrum als durch das tagsüber stattfindende, aktive Umherstreifen bei der Nahrungssuche bedingt.

Nach der verfügbaren Literatur sind alle Anuren, die bekanntermaßen Hautalkaloide enthalten, mikrophag; die meisten sind spezialisierte Ameisenfresser. Dies weist darauf hin, daß der Ursprung der Alkaloide bei Froschlurchen generell in einer Aufnahme über Arthropoden-Nahrung (Ameisen), wie sie für Dendrobatiden kürzlich nachgewiesen wurde, liegen könnte.

Schlagwörter: Ranidae: Mantellinae: *Mantella*; Beutewahl, Mikrophagie, Myrmecophagie.

1 Einleitung

Die Frösche der auf Madagaskar endemischen Gattung *Mantella* (Ranidae: Mantellinae) stellen – neben dem Tomatenfrosch *Dyscophus antongili* – sicherlich die prominentesten Frösche dieses faszinierenden „Mikrokontinents“ dar. Die Fülle von Publikationen, die sich mit Terrarienhaltung und Zucht verschiedener *Mantella* beschäftigen (z.B. MUDRACK 1965; ARNOULT 1966, WOLPERT & MÜLLER 1980, ZIMMERMANN 1992, OTTENSMAHN 1993, VENCES et al. 1996) steht in krassem Gegensatz zu der geringen Anzahl verfügbarer freilandökologischer Daten.

So liegen nur einige kursorische Freilandangaben zur Ernährung von *Mantella* vor: *M. betsileo* wurde beim Fressen von Fruchtfliegen unter Obstbäumen beobachtet; ein Exemplar neben einer Ameisenstraße fraß innerhalb einer halben Stunde 53 Ameisen und unterschied dabei zwischen verschiedenen Ameisenarten oder Ameisenkisten; der Magen konservierter Exemplare dieser Art enthielt Ameisen und mehr als 80 kleine Käfer (Länge 1,5 mm) bei einem Exemplar. Der Mageninhalt konservierter Exemplare von *M. laevigata* und *M. haraldmeieri* bestand aus kleinen Ameisen sowie aus Termiten und kleinen Fliegen bei *M. laevigata* (GLAW & VENCES 1994).

Eine Besonderheit von *Mantella* ist das Vorhandensein von Hautalkaloiden. Hautgifte, die der chemischen Substanzklasse der Alkaloide zuzurechnen sind, galten bis Mitte der 1980er Jahre als ein einzigartiges Merkmal der neotropischen Pfeilgiftfrösche (Familie Dendrobatidae); DALY et al. (1984) konnten nachweisen, daß ähnliche Alkaloide auch bei Fröschen der Gattungen *Melanophryniscus* (Bufonidae), *Pseudophryne* (Myobatrachidae) und *Mantella* (Ranidae) vorhanden sind. Die Hautgiftzusammensetzung von 25 Populationen (9 Arten) der Gattung *Mantella* ist von DALY et al. (1996) beschrieben worden.

Jüngste Untersuchungen an Dendrobatiden weisen auf einen direkten Zusammenhang zwischen Ernährungsspezialisierung und Hautgiftzusammensetzung bei Dendrobatiden hin (vgl. etwa CALDWELL 1996). Aus diesem Grund überprüften wir, ob bei *Mantella* (wie bei Dendrobatiden; vgl. TOFT 1995) eine Spezialisierung auf besonders kleine Beutetiere festzustellen ist. Wir analysierten hierfür zum einen detailliert den Mageninhalt konservierter *Mantella*-Exemplare und führten zum anderen Fütterungsexperimente durch.

2 Material und Methoden

Mageninhaltsuntersuchungen wurden an Tieren durchgeführt, die nachweislich direkt aus dem Freiland stammten (keine Tiere aus dem Handel, die bereits gefüttert wurden und bei denen somit nicht mehr das ursprüngliche Beutespektrum im Verdauungstrakt zu erwarten war). Die im Magen gefundenen Beutetiere wurden taxonomischen Gruppen und Größenklassen zugewiesen. Die im Darmtrakt enthaltenen Beutereste wurden separat ausgewertet. Im Darm ist die Zersetzung der Beutetiere in der Regel bereits deutlich weiter fortgeschritten, so daß Beute mit weicherem „Panzer“ oft nicht mehr identifizierbar ist; nach Darminhaltsuntersuchungen kann daher das Beutespektrum nur unter Vorbehalt bestimmt werden.

Wir untersuchten 15 Exemplare, die zu vier *Mantella*-Arten zu rechnen sind und in den Sammlungen des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), und des Zoologischen Forschungsinstituts und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), aufbewahrt sind. Genauere Angaben zu Fundort und Sammlungsumständen der einzelnen Exemplare werden in einer in Vorbereitung befindlichen

Revision der Gattung *Mantella* enthalten sein. In dieser Arbeit werden auch ausführliche Begründungen für einige taxonomische Veränderungen auf Artebene gegeben werden. Im Vorgriff auf diese Publikation verwenden wir hier bereits den Namen *M. baroni* für die Tiere, die wir bislang (GLAW & VENCES 1994) als *M. madagascariensis* bezeichneten (vgl. DALY et al. 1996), den Namen *M. madagascariensis* für Tiere, die wir bislang als *M. „loppei“* bezeichneten, und *M. nigricans* für Exemplare aus dem Marojezy-Gebirge im Nordosten Madagaskars (vgl. Tab. 1-3).

Zum experimentellen Nachweis der mikrophagen Spezialisierung von *Mantella* wurden einzelne Exemplare in 13×6×4 cm (Länge×Breite×Höhe) große Plastikschachteln gesetzt, in die eine definierte Anzahl Futtermtiere unterschiedlicher Größe gegeben wurden (Abb. 1). Als Futtermtiere gaben wir pro Frosch zehn größere (ca. 7 mm) und zehn kleine (ca. 4 mm) Heimchen (*Acheta domesticus*), zehn große (flugunfähige *Drosophila hydei*; ca. 3 mm) und zehn kleine (stummelflügelige *Drosophila melanogaster*; ca. 2 mm) Fruchtfliegen. Nach 24 Stunden ermittelten wir, wie viele und welche Futtermtiere gefressen worden waren. Die Kopf-Rumpf-Länge (KRL) der Frösche wurde auf 0,5 mm genau mit einem Zentimetermaß gemessen. In den 24 Stunden vor dem Versuch waren die Frösche nicht gefüttert worden.

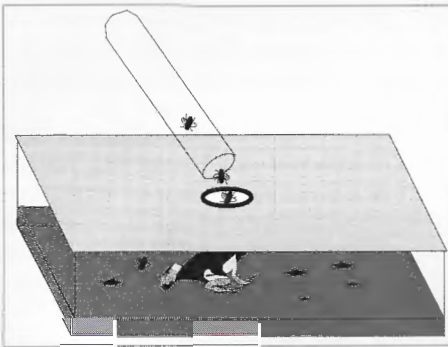


Abbildung 1. Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus des Fütterungsversuchs. Schematic representation of design of prey choice experiments.

Wir verwendeten durchgehend adulte Wildfang-Exemplare der untersuchten *Mantella*-Arten, die über den Handel bezogen wurden. Genaue Fundortangaben sind nicht verfügbar. Alle Exemplare (zehn Arten; vgl. Tab. 3) stammen jedoch aus Serien, die im Rahmen der Diplomarbeit des Erstautors auch für vergleichende allozymelektrophoretische, osteologische und morphologische Untersuchungen herangezogen wurden (ZFMK 62685-62788), so daß die Artzugehörigkeit der Tiere nachvollziehbar ist. Von *M. viridis* wurden zu Vergleichszwecken auch Exemplare einer Zuchtgruppe verwendet und separat betrachtet, die von K. SCHMIDT seit über fünf Jahren gepflegt wird. Neben *Mantella* (mindestens 3 Exemplare pro Art) wurden vergleichbar große Vertreter verschiedener Anurenfamilien (als nicht mikrophage Vergleichsgruppe) und einige aposematische Dendrobatiden dem gleichen Versuch unterzogen. Dabei handelte es sich um die folgenden Arten: *Mantidactylus ulcerosus*, zwei subadulte Nachzucht-Exemplare (Herkunft der Elterntiere: Nosy Be, Madagaskar); *Heterixalus boettgeri*, Nachzucht-Exemplare (Herkunft der Elterntiere: Tolagnaro, Madagaskar); *Rana lessonae*, drei Jungtiere (Herkunft: Köln); *Bufo calamita*, ein Jungtier (Herkunft: Köln);

Colostethus bocagei, ein adultes Exemplar (Herkunft: Ecuador); *Phyllobates bicolor*, ein adultes Exemplar (Herkunft: Kolumbien); *Dendrobates histrionicus*, ein adultes Männchen (Herkunft: Kolumbien); *Dendrobates leucomelas*, fünf Exemplare (aus dem Handel).

Eine statistische Analyse der Daten wurde mit dem Softwarepaket SPSS für Windows durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Mageninhaltsuntersuchungen

Insgesamt konnten wir in Magen- und Darmtrakt der untersuchten *Mantella* 1148 Beutetiere nachweisen. Davon entfielen 374 auf den Darmtrakt, 774 wurden in den Mägen gezählt.

In Tab. 1 sind die identifizierten Beutetiere (durchweg Arthropoden) in taxonomische Gruppen eingeteilt. Es fällt auf, daß bei 14 der 15 untersuchten Exemplare der größte Beuteanteil aus Ameisen bestand; lediglich bei einem Exemplar (*Mantella betsileo*; ZFMK 52745) überwogen Käfer (auf dieses Tier beziehen sich auch die Angaben in GLAW & VENCES 1994 und VENCES et al. 1996). Insgesamt stellten Ameisen 74% der Beutetiere dar; schließt man ZFMK 52745 aus der Analyse aus, waren es sogar 85%.

Auffallend ist die große Anzahl Beutetiere. Bei drei der untersuchten *Mantella* enthielt der Magen mehr als 100 Arthropoden. In einigen Fällen ließen sich die nachgewiesenen Ameisen klar mehreren unterschiedlichen Arten zuordnen. Mehrmals (insbesondere bei MNHN 1973.524 und MNHN 1973.511) lagen die Vertreterinnen der verschiedenen Ameisenarten im Magen jeweils eng beieinander. Dies weist darauf hin, daß in einem bestimmten Zeitintervall nur Exemplare jeweils einer Ameisenart gefressen wurden, daß der Frosch diese Ameisen also vermutlich an einer Ameisenstraße erbeutet hat. In diesem Zusammenhang ist auch interessant, daß fast alle Käfer in ZFMK 52745 der gleichen Art zuzurechnen sind; auch hier ist denkbar, daß der Frosch seine Beute an dem Ort einer Massenansammlung der Käferart gefressen hat.

Tab. 2 zeigt, daß der größte Teil der nachgewiesenen Beutetiere (94%) eine Länge zwischen 1-4 mm aufweist. Nur acht Beutetiere (1%) waren zwischen 4-5 mm lang, keines 5 mm oder größer. Dagegen waren immerhin 40 Beutetiere (5%) nur 1 mm lang oder noch kleiner (hauptsächlich Milben). Die Gesamtzahl der in Tab. 2 aufgeführten Beutetiere entspricht nicht vollständig den Zahlen in Tab. 1, da dort einige nur anhand isolierter Köpfe bestimmte Beutetiere eingeschlossen wurden, deren Länge nicht zuverlässig bestimmbar war.

Im Darm waren hauptsächlich zerfallene Überreste von Ameisen zu finden; die Individuenanzahl ließ sich durch Zählen der Köpfe zuverlässig feststellen. Die übrigen im Darm nachgewiesenen Beutetiere waren: MNHN 1973.515: Elytren eines Käfers (ca. 2 mm); MNHN 1973.520: 1 Milbe (1 mm), 1 Käfer (2 mm), 1 Köcherfliege (4.5 mm), 1 Hymenoptere (3 mm); MNHN 1973.532: 1 Käfer (1 mm); MNHN 1973.552: 1 Käfer (2 mm); MNHN 1973.555: 1 Käfer (4 mm). MNHN 1973.535: 1 Käfer (2,5 mm).

3.2 Fütterungsversuche

Als a priori Hypothese ordneten wir die in den Beutewahlexperimenten untersuchten Anurenarten nach gegenwärtigem Kenntnisstand (z.B. TOFT 1995; SCHNEIDER

Exemplar/Art	Hymenoptera: Formicidae	Hymenoptera: sonstige	Isoptera	Coleoptera	Collembola	Hemiptera	Acari	Sonstige	Darm: Köpfe Formicidae	Darm: sonstige
<i>Mantella haraldmeieri</i>										
MNHN 1973.508	2	0	0	0	0	0	0	0	5	0
MNHN 1973.510	8	0	0	0	0	0	0	0	—	—
MNHN 1973.511	28	2	0	5	0	0	0	2	41	0
MNHN 1973.515	82	1	0	1	0	0	0	0	85	1
MNHN 1973.520	5	0	0	0	5	0	4	2	8	4
MNHN 1973.524	121	1	0	1	0	0	0	0	0	0
ZFMK 52743	65	0	0	3	0	0	3	1	—	—
<i>Mantella nigricans</i>										
MNHN 1973.532	17	3	0	0	3	0	0	3	104	1
MNHN 1973.552	6	0	0	0	1	0	1	0	54	1
MNHN 1973.555	11	3	0	2	2	5	4	0	50	1
<i>Mantella laevigata</i>										
MNHN 1973.535	24	0	0	0	0	0	0	0	18	1
ZFMK 52747	20	0	12	0	0	0	0	0	—	—
ZFMK 52750	94	2	18	1	0	0	0	1	—	—
ZFMK 52751	54	1	0	0	0	0	1	0	—	—
<i>Mantella betsileo</i>										
ZFMK 52745	38	2	0	93	0	5	1	4	—	—
GESAMT	575 (74%)	15 (2%)	30 (4%)	106 (14%)	11 (1%)	10 (1%)	14 (2%)	13 (2%)	365	9

Tabelle 1. Magen- und Darminhalt der untersuchten *Mantella*-Exemplare getrennt nach systematischen Gruppen. Mit Ausnahme der letzten beiden Spalten beziehen sich alle Angaben auf im Magen nachgewiesene Beutetiere.

Content of stomach and intestine of *Mantella* specimens, classified according to taxonomic groups. Except for the latter two columns, all data refer to stomach contents. Gesamt = total of all specimens.

Exemplar/Art	≤ 1 mm	1-2 mm	2-3 mm	3-4 mm	4-5 mm	≥ 5mm
<i>Mantella haraldmeieri</i>						
MNHN 1973.524	0	8	64	47	0	0
MNHN 1973.515	0	0	5	74	5	0
MNHN 1973.511	14	6	15	2	0	0
MNHN 1973.520	4	5	4	0	0	0
MNHN 1973.508	0	0	1	1	0	0
ZFMK 52743	3	1	65	3	0	0
<i>Mantella nigricans</i>						
MNHN 1973.555	2	15	1	3	0	0
MNHN 1973.532	4	5	17	0	0	0
MNHN 1973.552	1	3	3	1	0	0
<i>Mantella laevigata</i>						
MNHN 1973.535	0	0	23	1	0	0
ZFMK 52750	3	0	93	19	1	0
ZFMK 52747	0	0	17	15	0	0
ZFMK 52751	1	0	52	3	0	0
<i>Mantella betsileo</i>						
ZFMK 52745	8	131	2	0	2	0
GESAMT	40	174	362	169	8	0
(5%)	(23%)	(48%)	(23%)	(1%)	(0%)	

Tabelle 2. Mageninhalt der untersuchten *Mantella*-Exemplare, getrennt nach Beutetiergröße.

Stomach content of *Mantella* specimens, classified according to prey size. Gesamt = total of all specimens.

1954; eigene Beobachtungen) in drei Gruppen ein: (1) die aposematischen Dendrobatiden (*Dendrobates histrionicus*, *D. leucomelas* und *Phyllobates bicolor*) als mikrophage Vergleichsgruppe, (2) die *Mantella*-Arten als zu testende Gruppe, (3) *Heterixalus boettgeri*, *Rana lessonae*, *Bufo calamita*, *Mantidactylus ulcerosus* und den nicht-apsematischen Dendrobatiden *Colostethus bocagei* als nicht mikrophage Vergleichsgruppe.

Das Ergebnis der Fütterungsversuche (Tab. 3) ist weniger eindeutig als das der Mageninhaltsuntersuchungen. Zwar bestätigt die Reihenfolge der mittleren Längen der insgesamt von allen Exemplaren der drei Gruppen gefressenen Beutetiere, $1 < 2 < 3$, die aufgestellte Hypothese (*Mantella* fraßen insgesamt mehr kleinere Beutetiere als die „nicht mikrophage“ Vergleichsgruppe), und dieses Ergebnis ist insgesamt auch in allen paarweisen Gruppenvergleichen signifikant (χ^2 -Test der Häufigkeiten der Beutetierklassen: $\alpha < 0,001$; Mann-Whitney U-Test der mittleren Länge der in in jedem Einzelversuch gefressenen Beutetiere: $\alpha < 0,05$). Ebenfalls ist festzustellen, daß die aposematischen Dendrobatiden eine deutliche mikrophage Spezialisierung zeigten; die B-Werte der drei Arten lagen niedriger als bei allen übrigen betrachteten Arten.

Allerdings fraßen zwei Arten der a priori als nicht mikrophag definierten Vergleichsgruppe, *Mantidactylus ulcerosus* und insbesondere *Colostethus bocagei*,

Mikrophage und myrmecophage Ernährungsspezialisierung bei *Mantella*

Art	<i>Acheta</i> (7 mm)	<i>Acheta</i> (4 mm)	<i>Drosophila</i> (3 mm)	<i>Drosophila</i> (2 mm)	n (Anzahl Versuche)	B (Mittelwert)	KRL (Mittelwert)
<i>Mantella aurantiaca</i>	7	21	39	36	8	3,30	26,0
<i>Mantella</i> sp. 3	0	21	13	23	5	2,82	24,8
<i>Mantella pulchra</i>	0	3	2	5	2	2,77	25,5
<i>M. madagascariensis</i>	13	22	24	33	7	3,44	24,8
<i>Mantella baroni</i>	4	7	20	40	7	2,75	25,0
<i>Mantella cowani</i>	9	24	26	22	5	3,44	25,8
<i>Mantella laevigata</i>	2	6	27	25	5	2,79	23,0
<i>Mantella betsileo</i>	0	13	3	5	4	3,46	20,0
<i>Mantella viridis</i> 1	14	17	6	13	3	4,23	28,0
<i>Mantella viridis</i> 2	20	24	13	16	5	4,28	26,6
<i>Mantella expectata</i>	5	11	17	15	3	3,38	27,7
<i>Phyllobates bicolor</i>	0	2	8	15	3	2,46	26,0
<i>Dendrobates histrionicus</i>	1	6	5	15	3	2,53	35,0
<i>Dendrobates leucomelas</i>	0	9	76	90	9	2,51	22,8
<i>Colostethus bocagei</i>	5	5	13	25	3	2,72	30,0
<i>Heterixalus boettgeri</i>	17	26	17	13	9	4,11	23,3
<i>Mantidactylus ulcerosus</i>	3	6	6	10	3	3,09	27,7
<i>Rana lessonae</i>	36	23	19	28	6	4,26	34,0
<i>Bufo calamita</i>	19	19	20	20	2	3,96	38,0

Tabelle 3. Ergebnisse der Fütterungsversuche. Angegeben ist die Gesamtanzahl Beutetiere, die in allen angesetzten Versuchen gefressen wurden. B = mittlere Größe der gefressenen Beutetiere, KRL = Kopf-Rumpf-Länge der untersuchten Frösche in mm.

Results of prey choice experiments. The table shows the total number of large and small crickets and large and small fruit flies (7, 4, 3, 2 mm, respectively) which were consumed in n experiments. B is the mean size of prey items consumed. KRL: mean snout-vent-length of studied frogs in mm.

deutlich mehr kleine (*Drosophila*) als große Beutetiere (Heimchen). Ihre B-Werte liegen im unteren Bereich der für *Mantella* festgestellten Werte, bzw. (*Colostethus*) sogar leicht darunter. Von den *Mantella*-Arten bevorzugten vier (*M. laevigata*, *M. sp. 3*, *M. pulchra*, *M. baroni*) relativ deutlich kleinere Beute, bei fünf weiteren Arten (*M. betsileo*, *M. expectata*, *M. cowani*, *M. madagascariensis*, *M. aurantiaca*) war diese Präferenz weniger eindeutig ausgeprägt. Lediglich *M. viridis* fraß mehr Heimchen als *Drosophila*. Die B-Werte dieser Art liegen deutlich höher als die aller anderen *Mantella*. Während die abweichenden Werte von *Mantidactylus ulcerosus* und *Colostethus bocagei* Ausreißer aufgrund der geringen Stichprobengröße darstellen könnten (nur je drei Versuche), dürfte die Differenzierung von *M. viridis* einen realen Unterschied zu anderen *Mantella* darstellen.

4 Diskussion

Die Interpretation der experimentellen Befunde zur Beutewahl muß mit Vorsicht erfolgen. Generell ist bei ethologischen Experimenten mit vielen Fehlerquellen zu rechnen. Im vorliegenden Fall könnten die folgenden Faktoren eine Rolle gespielt haben: (1) Die stark artifizielle Versuchsanordnung, mit einer unnatürlich hohen Beutedichte (häufig versuchten die Frösche nach Zugabe der Heimchen zunächst, aus dem Behälter zu flüchten), (2) unterschiedliches Verhalten bzw. unterschiedlicher Geschmack der Futtertiere (während sich die Heimchen auf dem Boden der Behälter aufhielten, kletterten die *Drosophila* fast ausnahmslos und durchgehend

unter den Deckel), (3) jahreszeitliche Schwankungen der Beutepreferenz der Frösche (*M. viridis*, *M. expectata* und *M. cowani* stammen aus Zonen mit einer starken saisonalen Prägung), (4) ontogenetisch bedingte oder sonstige individuelle Unterschiede der Frösche (die verwendeten Exemplare von *Mantidactylus ulcerosus* und *Colostethus bocagei* wurden mehrere Jahre größtenteils mit *Drosophila* gefüttert, was ihre Präferenz für diese Beutetiere erklären könnte), (5) leicht unterschiedlicher Ernährungszustand der Frösche vor Beginn des Versuchs, und (6) unterschiedliche KRL der Frösche (vgl. Tab. 3). Die statistische Auswertung wird zudem dadurch erschwert, daß die verfügbare Anzahl der Exemplare – und damit die Stichprobengröße – bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich war.

Insgesamt weisen die Ergebnisse der Beutewahlexperimente darauf hin, daß bei den meisten *Mantella*-Arten eine schwache Tendenz zur Bevorzugung kleiner Beutetiere vorliegt. Diese scheint aber generell deutlich schwächer ausgeprägt zu sein als bei aposematischen Dendrobatiden, und kann alleine nicht die in den Mageninhaltsuntersuchungen gefundene strikte Beschränkung auf kleine Nahrung erklären. Möglicherweise sind *Mantella* im Beuteschema weniger auf kleine Beutetiere festgelegt, stoßen aber aufgrund ihrer diurnalen, aktiv umherstreifenden Lebensweise zwangsläufig häufiger auf kleine Beutetiere. Tatsächlich legen sowohl die Mageninhaltsanalysen als auch die in der Einleitung wiedergegebenen Freilandbeobachtungen nahe, daß *Mantella* große Ansammlungen von Ameisen oder anderen kleinen Arthropoden aufsuchen, um diese dann aufzunehmen.

Unabhängig von dieser Problemstellung läßt sich *Mantella* nach den Ergebnissen der Mageninhaltsanalysen klar als eine Gattung spezialisierter Prädatoren definieren, deren Beute im wesentlichen aus kleinen Arthropoden (insbesondere Ameisen) besteht.

Diese Spezialisierung ist im Zusammenhang mit neueren Befunden zu sehen, wonach Hautalkaloide von Dendrobatiden über die Nahrung aufgenommen werden. Erste Hinweise auf diesen Zusammenhang lassen sich daraus ableiten, daß in Gefangenschaft gezüchtete und aufgezogene Frösche (bei Fütterung mit Fruchtfliegen und Grillen) keine nachweisbaren Alkaloidmengen enthielten, während ihre Wildfang-Eltern stark toxisch waren (etwa DALY et al. 1987 für *Phyllobates*). Weitere Daten finden sich in DALY et al. (1992). Den endgültigen Nachweis der Aufnahme von Alkaloiden aus der Nahrung erbrachten schließlich DALY et al. (1994): Fruchtfliegen wurden mit verschiedenen Alkaloiden bestäubt und über verschiedene Zeiträume an Gefangenschaftsnachzuchten von *Dendrobates auratus* verfüttert. Alle getesteten Alkaloide wurden von den Fröschen in die Haut aufgenommen.

Bereits DALY et al. (1987) wiesen auf einen möglichen Zusammenhang des Alkaloidgehalts von Dendrobatiden und ihrer Ameisennahrung hin. In DALY et al. (1994) und GARRAFFO et al. (1993) finden sich eine Reihe von Literaturhinweisen auf das Vorkommen von (in Fröschen nachgewiesenen) Alkaloiden bei Arthropoden. Erwähnt werden Alkaloide bei Käfern, Tausendfüßlern sowie immer wieder bei Ameisen: *Monomorium pharaonis* enthält zwei Alkaloide, von denen eines nachgewiesenermaßen von Dendrobatiden akkumuliert wird (DALY et al. 1994); *Solenopsis xenovenenum* enthält ein Pyrrolizidin, das auch in einer *Dendrobates auratus* Population vorkommt (DALY et al. 1992).

Soweit bekannt, sind alle Anuren mit Hautalkaloiden mikrophag: Aposematische Dendrobatiden (SILVERSTONE 1975, 1976, TOFT 1980a, b, DONNELLY 1991; Gattungen *Dendrobates*, *Minyobates*, *Phyllobates* und *Epipedobates*); Myobatrachiden (PENGILLEY 1971; Gattung *Pseudophryne*), Bufoniden (CEI 1980; Gattung *Melano-*

phryniscus) und Raniden (Daten aus vorliegender Arbeit; Gattung *Mantella*). Mit Ausnahme von *Melanophryniscus*, für die nur allgemeine Aussagen vorliegen, und *Minyobates*, die auf Milben spezialisiert sind (TOFT 1995), zeigen Mageninhaltsuntersuchungen bei allen erwähnten Gattungen eine klare Spezialisierung auf Ameisen. *Allobates femoralis* ist nicht mikrophag (TOFT 1995) und weist nur Spuren von Hautgiften auf.

DUELLMAN & TRUEB (1986: S. 238) argumentieren, insbesondere toxische und durch eine aposematische Färbung geschützte Anuren seien in der Lage gewesen, sich die ökologische Nische waldbodenbewohnender und tagaktiver Prädatoren (mit hauptsächlich mikrophager Ernährungsweise) zu erschließen. Der kausale Zusammenhang zwischen Ameisennahrung und Hautalkaloiden erlaubt es, die Problemstellung von der entgegengesetzten Seite zu betrachten: Erst die mikrophage und myrmecophage Ernährungsweise erlaubte es Fröschen, toxische Alkaloidsubstanzen in ihre Haut zu integrieren, sich eine entsprechend auffällige Warntracht zuzulegen und eine tagaktive, exponierte Lebensweise zu führen (vgl. CALDWELL 1996).

Vermutlich bilden beide Argumentationsketten integrale Bestandteile einer Evolutionsspirale, die in verschiedenen Anurengruppen mehrmals konvergent realisiert wurde. Eine zumindest teilweise mikrophag spezialisierte Stammform (für die ohnehin eine verstärkte biochemische Resistenz gegen Ameisengifte postuliert werden kann) erwarb durch zufällige Mutation die Fähigkeit, mit der Nahrung aufgenommene Alkaloidsubstanzen nicht zu verdauen oder abzustößen, sondern (unverändert oder modifiziert) in die Haut aufzunehmen. Zusammen mit der neuerworbenen Giftigkeit erleichterte die nachfolgende Evolution einer aposematischen Färbung die Erschließung einer bei Anuren ansonsten seltenen Lebensweise: Die eines vollständig tagaktiven, aktiv Nahrung suchenden, auf stark aerobischen Stoffwechsel angewiesenen (DUELLMAN & TRUEB: S. 240) Spezialisten.

Danksagung

Wir danken ANNEMARIE OHLER und ALAIN DUBOIS (Paris), die uns Material aus dem MNHN für die Mageninhaltsuntersuchungen zur Verfügung stellten, STEFAN LÖTTERS, der seine Dendrobatiden für die Beutewahlexperimente beisteuerte, und J.W. DALY, der unveröffentlichte Manuskripte und Informationen zugänglich machte. WOLFGANG BÖHME betreute die Diplomarbeit des Erstautors, in deren Rahmen die vorliegende Untersuchung durchgeführt wurde, Frank GLAW, KLAUS HENLE und ANDREAS SCHLÜTER sahen das Manuskript kritisch durch. Zu besonderem Dank sind wir KATHRIN SCHMIDT verpflichtet, die die lebenden *Mantella* im ZFMK seit bereits mehreren Jahren vorbildlich pflegt und bei den Fütterungsversuchen mit viel Geduld zur Seite stand.

Schriften

- ARNOULT, J. (1966): Contribution à l'étude des batraciens de Madagascar. Écologie et développement des *Mantella aurantiaca* MOCQUARD 1900. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2. ser., **37**(6): 931-940.
- CALDWELL, J.P. (1996): The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). – J. Zool., London, **240**: 75-101.
- CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. – Monit. Zool. Ital. (N.S.), Monogr., Florenz, **2**: 1-609.
- DALY, J.W., N.R. ANDRIAMAHARAVO, M. ANDRIANTSIFERANA & C.W. MYERS (1996): Madagascan poison frogs (*Mantella*) and their skin alkaloids. – Am. Mus. Novit., New York, **3177**: 1-34.

- DALY, J.W., R.J. HIGHET & C.W. MYERS (1984): Occurrence of skin alkaloids in non-dendrobatid frogs from Brazil (Bufonidae), Australia (Myobatrachidae) and Madagascar (Mantellinae). – *Toxicon*, Oxford, **22**(6): 905-919.
- DALY, J.W., C.W. MYERS & N. WHITTAKER (1987): Further classification of skin alkaloids from Neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. – *Toxicon*, Oxford, **25**(10): 1023-1095.
- DALY, J.W., S.I. SECUNDA, H.M. GARRAFFO, T.F. SPANDE, A. WISNIESKI, C. NISHIHIRA & J.F. COVER jr. (1992): Variability in alkaloid profiles in Neotropical poison frogs (Dendrobatidae): genetic versus environmental determinants. – *Toxicon*, Oxford, **30**(8): 887-898.
- DALY, J.W., S.I. SECUNDA, H.M. GARRAFFO, T.F. SPANDE, A. WISNIESKI & J.F. COVER jr. (1994): An uptake system for dietary alkaloids in poison frogs (Dendrobatidae). – *Toxicon*, Oxford, **32**(6): 657-663.
- DONNELLY, M.A. (1991): Feeding patterns of the strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). – *Copeia*, Washington, **1991**(3): 723-730.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of amphibians. – New York (Mc Graw-Hill), 670 S.
- GARRAFFO, H.M., J. CACERES, J.W. DALY & T.F. SPANDE (1993): Alkaloids in Madagascan frogs (*Mantella*): pumiliotoxins, indolizidines, quinolizidines, and pyrrolizidines. – *J. Nat. Products*, Downers Grove, **56**(7): 1016-1038.
- GLAW, F. & M. VENCES (1994): A Fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. 2nd Edition. – Köln (Vences & Glaw Verlag), 480 S.
- MUDRACK, W. (1965): Pflege und Zucht des Goldfröschchens, *Mantella aurantiaca*. – *Aquar.-Terrar.-Z.*, Stuttgart, **18**(10): 312-313.
- OTTENSMANN, M.-S. (1993): *Mantella crocea* – Terrarienhaltung, Verhaltensbeobachtungen und Nachzucht. – *herpetofauna*, Weinstadt, **15**(85): 27-30.
- PENGILLEY, R.K. (1971): The food of some Australian anurans (Amphibia). – *J. Zool.*, London, **163**: 93-103.
- SCHNEIDER, D. (1954): Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. – *Biologisches Zentralblatt* **73**(5/6): 225-282.
- SILVERSTONE, P.A. (1975): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* WAGLER. – *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull.* **21**: 1-55.
- (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* BIBRON in SAGRA (Family Dendrobatidae). – *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull.* **27**: 1-53.
- TOFT, C.A. (1980a): Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. – *Oecologia*, Heidelberg, **45**: 131-141.
- (1980b): Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey comparison of wetter and drier sites. – *Oecologia*, Heidelberg, **47**: 34-38.
- (1995): Evolution of diet specialization in poison-dart frogs (Dendrobatidae). – *Herpetologica*, Lawrence, **51**(2): 202-216.
- VENCES, M., J. KÖHLER, K. SCHMIDT & F. GLAW (1996): *Mantella betsileo*: Haltung, Nachzucht und Farbvarianten. – *Aquar.-Terrar.-Z.*, Stuttgart, **49**(9): 579-582.
- WOLPERT, K. & H. MÜLLER (1980): Frösche der Gattung *Mantella* (Amphibia, Ranidae). – *herpetofauna*, Weinstadt, **7**: 15-16 (Teil 1), **8**: 21-23 (Teil 2).
- ZIMMERMANN, H. (1992): Nachzucht und Schutz von *Mantella crocea*, *Mantella viridis* und vom madagassischen Goldfröschchen *Mantella aurantiaca*. – *Z. Kölner Zoo* **35**(4): 165-171.

Eingangdatum: 14. Januar 1997

Verfasser: MIGUEL VENCES und CHRISTIAN KNIEL, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.