

Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium

(Amphibia: Salientia: Dendrobatidae)

PETER WEYGOLDT

Mit 4 Abbildungen

Einleitung

*Phyllobates femoralis*¹ ist ein in Südamerika weit verbreiteter Dendrobatide. Im September 1975 hatte ich Gelegenheit, diese Art in Serra do Navio im Zentrum des brasilianischen Bundesterritoriums Amapá zu beobachten und zu sammeln. Die mitgebrachten Tiere wurden im Terrarium in Zucht genommen, und zur Zeit wächst die vierte Generation heran. Über einige Beobachtungen und über Erfahrungen bei der Zucht möchte ich im folgenden berichten.

Methoden

Die Tiere wurden zuerst in verschiedenen Terrarien untergebracht. Später wurden Paare einzeln gehalten, und die meisten Beobachtungen wurden an einem Paar gemacht, das in einem Terrarium mit den Maßen 50×50×60 cm gehalten wurde. In diesem Terrarium befanden sich außerdem noch verschiedene Hyliden, Phyllomedusen, *Atelopus* sp., zeitweilig auch andere Dendrobatiden wie *D. pumilio* oder *D. tinctorius*. Es stand in einem normal beheizten Zimmer und wurde durch drei Leuchtstoffröhren von 15 W beleuchtet und erwärmt; die Temperatur im Terrarium betrug so 23 bis 25°C (an heißen Sommertagen bis 29°C) am Tage und 18 bis 20°C (in sehr kalten Winternächten 15 bis 17°C) nachts. Die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 80% am Boden und 60% in den oberen Teilen des Terrariums, erreichte in Höhlen und Verstecken aber fast 100%. Gefüttert

¹ MYERS & al. (1978) definieren aufgrund ihrer Untersuchungen der Hautgifte die Gattung *Phyllobates* enger und schlagen vor, diese und viele andere Arten in die Gattung *Dendrobates* zu stellen. Da ich jedoch den Eindruck habe, daß die Gattung *Dendrobates* hierdurch zu einer paraphyletischen oder sogar polyphyletischen Sammelgruppe wird, ziehe ich bis zu einer endgültigen Klärung der Taxonomie die Einteilung von SILVERSTONE (1976) vor.

wurde mit *Drosophila*, jungen Heimchen (*Acheta domesticus*), Stuben- oder Schmeißfliegen. *Ph. femoralis* ist recht anspruchslos; ein Paar pflanzte sich regelmäßig in einem kleinen Terrarium mit den Maßen 40×20×25 cm ohne zusätzliche Beleuchtung und Heizung fort. Kaulquappen wurden in flachen Kühl-schrankgefäßen oder kleineren Aquarien bei Zimmertemperatur mit TetraMin, Brennesselpulver und Salat aufgezogen.

Der Lebensraum

Serra do Navio ist eine Stadt und ein Manganerz-Abbaugelände, umgeben von niedrigen Hügeln bis zu 400 m, die von Primär-, teils auch Sekundärwald bestanden sind. Tiergeographisch und geologisch gehört das Gebiet zum Guyana-Schild (FITTKAU 1974, HOOGMOED 1979).

Ph. femoralis ist hier der häufigste Dendrobatide. An weiteren Arten kommen vor: *Ph. pulchripectus*², *Dendrobates tinctorius*, *D. quinquevittatus* und *Colostethus* sp. *Ph. femoralis* lebt gleichmäßig verteilt auf der Laubstreu der Primär- und der älteren Sekundärwälder. Die Art teilt den Lebensraum mit dem ökologisch ähnlichen aber zierlicheren und in der Nahrung mehr auf kleine Ameisen und andere Kleininsekten spezialisierten *Ph. pulchripectus*, der vielleicht etwas dichtere Vegetation vorzieht. Beide Arten findet man oft unmittelbar nebeneinander auf trockener Laubstreu, zuweilen sogar an besonnten Stellen, nach fliegenden Insekten jagend, die zum Teil im Sprung aus der Luft gefangen werden. Die Adulten beider Arten halten sich besonders in der Nähe alter Baumstümpfe, hohler Stammteile, an Bretterhaufen oder an ähnlichen Stellen auf, die gute Versteckmöglichkeiten bieten. Die anderen Arten stellen andere Ansprüche. *Dendrobates tinctorius* und *Colostethus* sp. findet man in Serra do Navio nur in unmittelbarer Nähe rasch fließender Bäche, und *D. quinquevittatus*, von dem ich bei mehreren Besuchen nur insgesamt zwei Individuen gesehen habe, lebt wohl an Stellen mit dichterem Krautvegetation.

Ph. femoralis ist an das Leben auf der Laubstreu des Waldes farblich und im Verhalten gut angepaßt. Die Tiere sind oberseits schokoladenbraun und heben sich von der braunen Laubstreu nicht ab. Ihre orange gefärbten Oberarm- und Oberschenkelflecken sind zudem in der Ruhe kaum zu sehen, und die dorsolateralen Längsstreifen sind bei vielen Tieren undeutlich. Die Frösche sind also kryptisch gefärbt und dazu sehr aufmerksam und schnell. Sie können nicht nur weit springen, sondern in kurzen, schnellen Sätzen strukturelle Gegebenheiten des Geländes, wie Spalten zwischen Blättern, Löcher und anderes, geschickt ausnutzen.

Die Fähigkeit, sich räumlich rasch und gut zu orientieren, kommt den Tieren auch im Terrarium zugute. Obwohl sie sehr scheu sind, und es auch lange bleiben,

² *Phyllobates femoralis* lebt überall, auch auf dem Guyana-Schild, sympatrisch und syntop mit dem ähnlichen *Ph. pictus*. Nur in der Umgebung von Serra do Navio ist diese Art noch nicht gefunden worden. Ihre Stelle wird hier eingenommen von *Ph. pulchripectus*, der sich von *Ph. pictus* nur durch das Fehlen des Wadenflecks (calf-spot) unterscheidet. Die sonstige Ähnlichkeit, auch in den Rufen, legt die Möglichkeit nahe, daß *Ph. pulchripectus* eine Farbvariante von *Ph. pictus* ist.

kommt es selten vor, daß sie in Panik gegen die Scheiben springen; sie suchen bei Störung blitzschnell Deckung, notfalls einfach unter dem nächsten Blatt. So sind die Tiere problemlos zu halten und zu transportieren. Selbst wenn man sehr viele auf engen Raum zusammensetzt, fressen und wachsen sie, einzelne rufen auch, nur zur Fortpflanzung kommt es so nicht. In der Nahrung ist *Ph. femoralis* wenig spezialisiert (TOFT 1980); die Frösche nehmen Heimchen (*Acheta domesticus*) bis zu ihrer eigenen halben Körperlänge und fangen geschickt Stuben- und Schmeißfliegen.

Rufaktivität und Territorialverhalten

Ruftypen

Der häufigste, laute Ruf, den ich hier als Revierruf bezeichnen möchte, besteht aus einer Serie von doppelten Doppeltönen oder -pulsen in einem schmalen Frequenzbereich (Abb. 1), die sich anhören wie „wiwitt-wiwitt — wiwitt-wiwitt —“, mit Betonung auf der jeweils letzten Silbe, die 10- bis 20mal, zuweilen auch wesentlich öfter wiederholt werden. Diese Rufe sind sehr charakteristisch und bei allen meinen Tieren sowohl im zeitlichen Muster (Abb. 1) als auch im Frequenzbereich sehr ähnlich. Die von anderen Autoren (HÖDL pers. Mitt., MEEDE 1980, SCHLÜTER 1980) beschriebenen Dreierserien habe ich bei den Tieren von Serra do Navio niemals gehört.

Daneben gibt es noch einen zweiten, leisen Ruf, ein weiches Schnarren von ca. 0,5 sec Dauer, das einen weiten Frequenzbereich umfaßt (Abb. 2). Dies ist ein Kontaktruf. Man hört ihn gelegentlich, wenn man viele Tiere eng zusammen hält, vor allem aber bei der Paarung. Er kann kürzer und schärfer werden und so strukturiert, daß fließende Übergänge zum Revierruf entstehen. Der Ruf entspricht wahrscheinlich dem von MEEDE (1980) an Tieren vom Río Yullapichis in Peru beschriebenen Ruf, der jedoch offenbar einen viel engeren Frequenzbereich umfaßt.

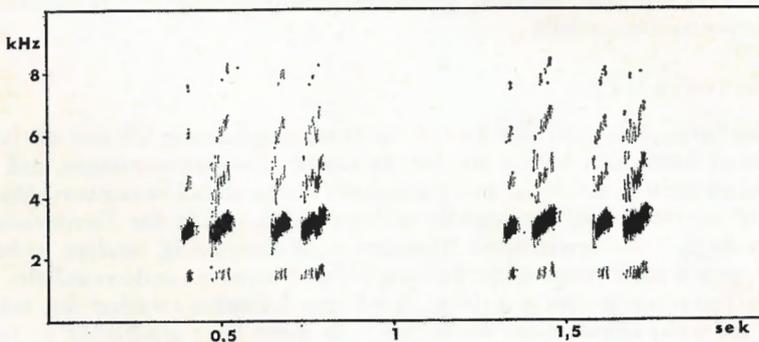


Abb. 1. Revierruf von *Phyllobates femoralis*. Die Aufnahme zeigt zwei der doppelten Doppeltöne aus einer längeren Serie. Temperatur im Terrarium 23°C.

Advertisement call of *Phyllobates femoralis*. The figure shows two of the characteristic calls out of a long series. Temperature 23°C.

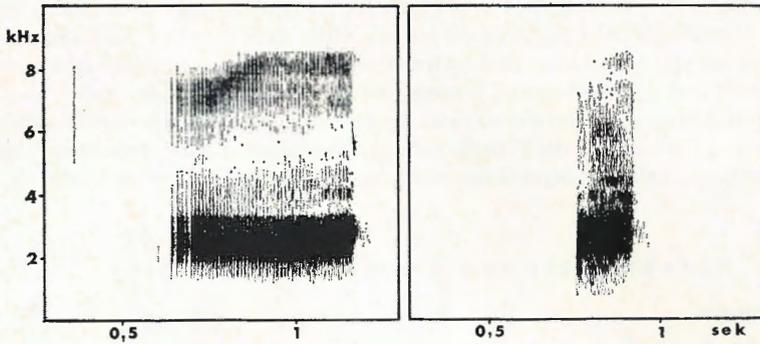


Abb. 2. Zwei Kontaktrufe von *Phyllobates femoralis*, aufgenommen während der Paarung. Die linke Aufnahme zeigt den normalen Kontaktruf oder Werberuf, die rechte einen verkürzten, der durch eine angedeutete Pause und seinen schärferen Klang Übergänge zum Revierruf zeigt. Temperatur im Terrarium 21°C.

Two encounter calls of *Phyllobates femoralis* produced during mating. The left figure shows the normal courtship call, the right one is abbreviated and gives the impression of a transition from encounter call to advertisement call. Temperature 21°C.

Aktivitätszeiten

Die Tiere rufen nicht während des ganzen Jahres gleichmäßig. Im September 1975 habe ich den Revierruf in der Umgebung von Serra do Navio häufig gehört, vorwiegend nachmittags, bei Besuchen im Juli 1977 und im August 1980 dagegen gar nicht. Im Terrarium kann man einzelne Rufe oder Rufserien zwar während des ganzen Jahres hören, aber regelmäßig und ausdauernd rufen die Tiere nur während der Fortpflanzungszeit, die bei meinen Fröschen seit 1975 in die Monate September bis Januar fällt.

Territorialität

Das Rufen ist eng mit dem Territorialverhalten gekoppelt. Ob und wie lange im Freien Territorien besetzt werden, ist unklar. Die Beobachtungen, daß die Männchen meist in der Nähe von Verstecken rufen und daß benachbarte Männchen 10 m und weiter voneinander entfernt rufen, spricht für Territorialität. In der Regel rufen benachbarte Männchen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, so daß ein Tier mit seiner Rufserie beginnt, wenn ein anderes aufhört.

Im Terrarium kommt es anfangs zu heftigen Kämpfen zwischen den Männchen, und zwar immer dann, wenn zwei oder mehr Tiere gleichzeitig zu rufen versuchen. Männchen, die nicht rufen, werden von einem rufenden Männchen nicht beachtet. Auf die Dauer bildet sich so eine Hierarchie, und nur ein Männchen im Terrarium ruft. Wenn man mehrere Männchen in getrennten Terrarien, aber im gleichen Raum hält, dann beobachtet man ähnliche Ruffolgen wie im Freien. Unter solchen Bedingungen ruft das aktivste Männchen während der

meisten Zeit. Männchen in anderen Terrarien beginnen mit ihrer Rufserie, wenn das aktivste Tier eine Pause macht, oder sie versuchen, dieses durch ihre Rufe zu unterbrechen. Dabei kann es dann zu Wechselrufen kommen, bei denen jedes Männchen abwechselnd je einmal „wiwitt“ ruft, oder beide Tiere rufen für kurze Zeit gleichzeitig.

Ähnlich reagieren Männchen, denen man aufgenommene Rufe vorspielt. Sie versuchen, die Rufe zu unterbrechen. Wenn man den Lautsprecher nahe ans Terrarium heranstellt, dann verlassen sie sogar ihren bevorzugten Rufplatz und versuchen, sich dem Lautsprecher zu nähern.

Die Kämpfe verlaufen ähnlich wie bei anderen Dendrobatiden; es wird heftig gerungen, wobei die Gegner sich oft Bauch an Bauch gegenseitig aufrichten und mit den Armen umfassen und zu Boden zu drücken versuchen. Solche Kämpfe sind sehr heftig und können sich über eine Stunde hinziehen.

Ontogenese der Rufe

Bei im Terrarium aufgezogenen Jungtieren hört man die ersten Rufe im Alter von ca. einem dreiviertel Jahr. Die Rufe sind zunächst höher, sie wirken piepsiger und etwas geräuschhafter als die normalen Rufe, zeigen aber schon früh die charakteristische Struktur der Revierrufe. Im Laufe von zwei Monaten wird daraus der normale Ruf.

Vokalisationen eines Weibchens

Eines meiner Tiere, das im Winter 1979/80 niemals gerufen, aber mehrfach Eier gelegt hatte, rief zu Beginn der Fortpflanzungszeit im September 1980 gelegentlich, und es hatte auch Schallblasen entwickelt. Die Rufe waren sehr hoch, ein scharfes Piepsen, und zeigten kaum die typische Struktur des männlichen Revierrufes. Es waren einzelne Töne, manchmal mehrere hintereinander, zuweilen auch Doppel- oder Dreierreihen, die dann an die Vokalisationen ganz junger Männchen erinnerten. Sie wurden zwischen den Rufen des im gleichen Terrarium lebenden Männchens eingeschoben. Charakteristisch war das Verhalten des Männchens diesem rufenden Weibchen gegenüber. Solange das Tier still war, wurde es umworben; wenn es dicht beim Männchen saß, hörte man oft den Kontaktruf. Jede Vokalisation des Weibchens rief dagegen sofort Aggression beim Männchen hervor, das schnell auf das Weibchen zusprang. Dieses ging in der Regel nur ein wenig zur Seite und schwieg, worauf das Männchen wieder zu rufen anfang.

Aufnahmen von den Rufen dieses Weibchens habe ich leider nicht rechtzeitig gemacht. Inzwischen ist das Tier wieder stumm. Ich vermute, daß Störungen des Hormonhaushaltes für das Rufen verantwortlich waren.

Paarung, Eiablage und Brutpflege

Zur Eiablage begibt sich das Weibchen zum rufenden Männchen, und dieses springt voraus zu einem geeigneten Eiablageplatz. Besondere Balzbewegungen habe ich nicht beobachtet, aber vor und während der Paarung hört man ständig

den Kontaktruf. Bei der Paarung, die 15 bis 30 min dauert, sitzen Männchen und Weibchen dicht beieinander, oft sitzt auch das Männchen halb auf dem Weibchen. Nach der Eiablage bleibt das Männchen noch 10 bis 15 min auf den Eiern sitzen; manchmal geht es eine halbe Stunde später noch einmal zu den Eiern und setzt sich darauf.

Die Fortpflanzungszeit ist identisch mit der Zeit erhöhter Rufaktivität; sie fällt bei mir im Terrarium in die Monate September bis Januar, und diese Zeit wurde auch bei manchen nachgezüchteten Tieren beibehalten, die ich an andere Terrarianer abgegeben hatte.

Als Eiablageplätze werden trockene Blätter der Bodenstreu angenommen, die man am besten versteckt anbringt, in einer Höhle oder überdeckt von Vegetation. Als besonders günstig haben sich Eichenblätter erwiesen, die man im Herbst kurz nach dem Laubfall sammelt. Auch wenn geeignete Eiablageplätze nicht vorhanden sind, kann es, vor allem zu Beginn der Fortpflanzungsperiode, zu Eiablagen kommen. Paarungen finden dann in den Blattachsen von Bromelien statt. Solche Eier sind in der Regel nicht befruchtet, auch wenn ein Männchen bei der Eiablage anwesend war. Zu erfolgreichen Paarungen kommt es, wenn ein Terrarium nicht mehr als ein Paar enthält. Wenn mehrere Männchen anwesend sind, dann sind gegenseitige Störungen so häufig, daß viele Eier unbefruchtet bleiben.

Die Eiproduktion während der Fortpflanzungszeit ist recht hoch. Ein Gelege enthält zwischen 10 und 36 Eier (Mittelwert von elf Gelegen = 20), und ein Weibchen kann Gelege in Abständen von 3 bis 20 Tagen produzieren (Mittelwert von zwölf Intervallen = 8). Die Entwicklung der Eier dauert bei Zimmertemperatur 15 bis 20 Tage. Bei aus dem Terrarium genommenen Gelegen entwickeln sich in der Regel fast alle Eier; Verpilzungen sind selten, wohl weil die Eichenblätter durch ihre Gerbsäuren schwach fungizid wirken. Bei im Terrarium gelassenen Eiern sind die Verluste größer, weil andere Frösche auf die Eier treten oder Kot darauffällt. Unter solchen Bedingungen liegt die Mortalität bei ca. 50%.

Die Eier werden von den Eltern nicht ständig bewacht, und ich habe auch niemals beobachtet, daß sie befeuchtet werden. Das kann jedoch daran liegen, daß die Tiere sehr scheu sind. Wenn die jungen Kaulquappen geschlüpft sind, stellt sich das Männchen ein. Es sitzt so lange auf dem Gelege, bis eine oder mehrere Larven auf seinem Rücken sitzen, und springt dann ins Wasser. Die Kaulquappen werden also unter diesen Bedingungen, bei denen Wasser vom Laichplatz aus mit einem Sprung zu erreichen ist, nacheinander zum Wasser getragen. Im Freien, wo die Wege zum nächsten Wasser weiter sind, werden mehr Larven getragen.

So habe ich im September 1975 in Serra do Navio ein Männchen mit sieben Larven gefangen, das aus einem relativ trockenen Waldstück kam und in eine von zahlreichen anderen Kaulquappen (unter anderem von *Phyllomedusa tomopterna*) besiedelte Straßenpfütze sprang (Abb. 3). Larventragende Männchen wurden außerdem von LESCURE (1976; mit 15 und 22 Kaulquappen) und DUELLMAN (1978) gefunden. SILVERSTONE (1976) dagegen berichtet von zwei larventragenden Weibchen.



Abb. 3. *Phyllobates femoralis*, Männchen mit sieben Kaulquappen. Körperlänge 29 mm. — Freilandaufnahme.

Phyllobates femoralis, male with seven tadpoles. Snout-vent length 29 mm.

Biologie und Aufzucht der Larven

Außer in Straßenpfützen findet man Larven von *Phyllobates femoralis* vor allem in den kleinen und flachen Sickerrinnsalen, die an sumpfigen Stellen in der Nähe von Bächen zutage treten. Sie leben hier im weichen Detritus-Bodenmulm, dem sie in der Farbe gleichen und von dem sie sich ernähren. Sie sind untereinander friedlich und nicht räuberisch. Im Aquarium füttert man sie am besten mit einem Brei aus Brennesselpulver und TetraMin oder mit getrocknetem Salat.

Die Larvalentwicklung dauert bei Zimmertemperatur 40 bis 50 Tage. Die Larven wachsen in dieser Zeit von einer Länge von 3,5 bis 4 mm (Gesamtlänge mit Schwanz 11 mm) auf eine Länge von 10 bis 12 mm (Gesamtlänge 30 bis 35 mm) heran. Bei der Aufzucht ist häufiger Wasserwechsel notwendig, weil die Larven sonst eine Art Wassersucht bekommen und sterben.

Junge Larven vom Rücken eines Männchens hat LESCURE (1976) beschrieben. Sie haben einen breiten und flachen Körper und einen nur schwach entwickelten Flossensaum. In den ersten Tagen im Wasser wird dieser Flossensaum geringfügig höher und kräftiger. Dieser flache Körperbau ist wahrscheinlich eine Anpassung an das Leben in ganz flachen Rinnsalen, in deren Bodenmulm und unter modernden Blättern. Der Körper der Larve ist dunkelgrau-bräunlich gefärbt, der Schwanz fast weißlich mit zahlreichen dunklen Pigmentflecken, die vorn ineinander übergehen und nach hinten weniger zahlreich werden. Kurz vor der Metamorphose wird die dreieckige Region dorsal vor den Augen heller, fast gelblich, und bleibt so während der ersten Zeit nach der Metamorphose. Die

10 bis 12 mm langen Jungfrösche sind also zuerst noch unscheinbar grau-bräunlich gefärbt, mit etwas hellerer Region vor den Augen und helleren Beinen. Das art-typische Farbmuster mit den lateralen Längsstreifen und den Axial- und Hüftflecken entsteht erst während der ersten Wochen nach der Metamorphose.

Starke Jungfrösche können gleich stummelflügelige *Drosophila* fressen. Schwächere Tiere füttert man am besten zuerst mit Springschwänzen (*Collembola*) an. Die Frösche wachsen schnell; im Alter von neun Monaten sind sie fast erwachsen, und die Männchen beginnen zu rufen.

D i s k u s s i o n

Wenn auch intensive Freilandbeobachtungen noch fehlen, so lassen die Terrariumbeobachtungen den Schluß zu, daß *Phyllobates femoralis* eine territoriale Art ist. Die lauten Rufe, die Reaktionen der Männchen auf die Rufe anderer Männchen und die häufigen Kämpfe zwischen Männchen deuten alle in diese Richtung. Territorialität ist bei Fröschen verbreitet (WELLS 1977a, b). Unter den Dendrobatidae ist Territorialität vor allem bei den Gattungen *Colostethus* (LÜDDECKE 1974, WELLS 1977a, b, 1980a, b) und *Dendrobates* (BUNNELL 1973, CRUMP 1972, DUELLMAN 1966, GOODMAN 1971, SILVERSTONE 1973, WELLS 1978, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1980) dokumentiert worden, wobei, je nach Art, entweder das Männchen oder das Weibchen oder sogar beide Geschlechter ein Territorium verteidigen.

Die Existenz verschiedener Rufe, von denen einer sehr laut ist, und die Abstände zwischen benachbarten Rufnern deuten ferner darauf hin, daß die Reviere recht groß sind. Der hier als Revierruf bezeichnete Ruf markiert wahrscheinlich das Territorium und lockt gleichzeitig ablagebereite Weibchen an. Es ist der Ruf, der zumeist als Paarungsruf oder „mating call“ bezeichnet wird (SALTHER & MECHAM 1974, DUELLMAN 1978), besser ist aber die Bezeichnung „advertisement call“ (LITTLEJOHN 1977, WELLS 1977a, b, 1980a, b). Es ist ein weitreichender Ruf, der sich deutlich von dem nur auf kurze Entfernungen hörbaren Kontaktruf unterscheidet. Dies ist wahrscheinlich ein Ruf, der viel eher die Bezeichnung Paarungsruf verdient, ein Signal, mit dem das durch den Revierruf angelockte Weibchen zur Paarung und Eiablage aufgefordert wird. Gegen diese Deutung spricht nicht, daß dieser Kontaktruf auch dann zu hören ist, wenn viele Tiere eng zusammen gehalten werden. Das Männchen kann wahrscheinlich nicht das Geschlecht eines vor ihm sitzenden Artgenossen unterscheiden, und solange dieser nicht den Revierruf hören läßt, wird er mit dem Kontaktruf umworben. Ähnliche Differenzierungen in einen weitreichenden Revierruf und einen nur über kurze Entfernungen hörbaren Kontaktruf gibt es auch bei anderen Fröschen (LITTLEJOHN 1977, WELLS 1977b). Bei Dendrobatiden ist das jedoch bisher kaum beobachtet worden. Bei *Dendrobates auratus* und *D. pumilio* hört man bei der Paarung den Revierruf („advertisement call“; WELLS 1978, eigene Beob.). Ähnlich ist es bei *Colostethus inguinalis* (WELLS 1980a). Diese Art hat zwei Kontaktrufe („encounter calls“), die aber beide aggressiven Charakter haben. Nur für *Colostethus palmatus* und *C. trinitatis* sind bisher „Lockrufe“ beschrieben worden (LÜDDECKE 1974, WELLS 1980b), die wahrscheinlich funktionell dem Kon-

taktruf von *Ph. femoralis* zu vergleichen sind. Ein anderes Extrem ist *Dendrobates tinctorius*, der nur einen Kontaktruf besitzt — vielleicht ist es besser zu sagen, bei dem der Revierruf zu einem Kontaktruf reduziert worden ist —, mit dem das paarungsbereite Männchen auf die Balzhandlungen des Weibchens reagiert (eigene Beob.).

Der adaptive Vorteil eines nur über kurze Entfernungen hörbaren Paarungsrufes bei so aggressiven und territorialen Tieren wie *Ph. femoralis* ist einleuchtend. Er gewährleistet, daß die Paarung nicht von benachbarten Männchen gehört wird, die sonst wahrscheinlich intervenieren würden.

Brutpflege ist charakteristisch für die Dendrobatidae. Bei vielen Arten versorgt das Männchen die Eier und trägt die Kaulquappen, bei anderen wird diese Rolle vom Weibchen übernommen (WELLS 1980c). Nur für *D. pumilio* ist bisher eine Arbeitsteilung nachgewiesen: Das territoriale Männchen versorgt und befeuchtet die Eier, und das Weibchen transportiert und füttert die Larven (WEYGOLDT 1980). Nach WELLS (1980c) sollte dasjenige Geschlecht Brutpflege treiben, das nicht territorial ist, weil es beim Transport der Larven das Territorium verlassen muß. Wenn die hier geschilderten Beobachtungen an *Ph. femoralis* richtig sind, dann widerspricht diese Art in ihrem Verhalten der Vorhersage von WELLS. Es wäre daher wünschenswert, diese Art gründlich im Freiland zu studieren.

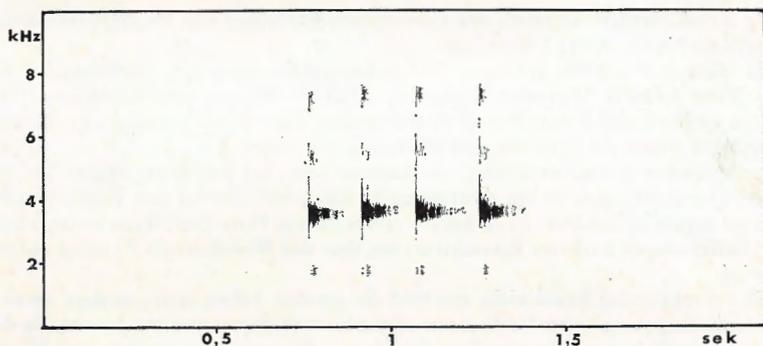


Abb. 4. Revierruf von *Phyllobates pulchripectus*, der in Serra do Navio sympatrisch und syntop mit *Ph. femoralis* vorkommt. Der Ruf hört sich an wie „tick-tick-tick“, wobei zwei, drei oder, wie hier, vier Silben produziert werden oder eine ganze Serie von vielen solchen Silben. Temperatur im Terrarium 23°C.

Advertisement call of *Phyllobates pulchripectus* which, in Serra do Navio, occurs sympatric and syntopic with *Ph. femoralis*. The call sounds like “tick-tick-tick” and is produced with either two, three, or, as figured here, four notes or with a long series of many of those notes. Temperature 23°C.

Phyllobates femoralis von Serra do Navio rufen mit ihren doppelten Doppelserien deutlich anders als Vertreter der gleichen Art an anderen Lokalitäten, zum Beispiel am Río Yullapichis in Peru (MEEDE 1980). Hierfür gibt es zwei

Deutungsmöglichkeiten. Zum einen könnte es sich um den Effekt zufälliger Gen-Drift handeln, zum anderen um ein Beispiel von „character displacement“. Ich war nicht lange genug in Serra do Navio um entscheiden zu können, ob es dort einen Frosch oder ein anderes Tier, Insekt oder Vogel, gibt, das so ähnlich ruft wie *Ph. femoralis* in Peru. *Ph. pulchripectus*, der an den gleichen Stellen zu finden ist wie *Ph. femoralis*, produziert zwar manchmal Dreierserien von Rufen, aber der zeitliche Abstand der Einzelrufe ist ganz anders, und die Frequenz der Rufe ist höher (Abb. 4).

D a n k s a g u n g

Die Reise nach Brasilien wurde unterstützt durch Sach- und Reisebeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Der Besuch in Serra do Navio wurde ermöglicht durch die Hilfe von Herrn Prof. Dr. A. RUSCHI, Direktor des Museo de Biologia „Prof. Mello Leitao“ in Santa Teresa, Espirito Santo, sowie durch die Gastfreundschaft und Hilfe von Herrn Dr. A. T. A. ANTUNES, Direktor der Icomi. Ihnen sowie Herrn J. L. A. FREIRE, ebenfalls von der Icomi, sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Herrn J. THURLOW vom Sprachlabor der Universität Freiburg danke ich für die Herstellung der Sonagramme.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Arbeit enthält Angaben zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* aus Serra do Navio, Amapá, Brasilien.

Die Männchen von *Ph. femoralis* sind untereinander aggressiv, wahrscheinlich territorial. Wenn mehrere Männchen zusammen gehalten werden, unterdrückt das stärkste Tier alle anderen und ruft allein. Zu erfolgreichen Paarungen kommt es unter solchen Bedingungen wegen der gegenseitigen Störungen nur selten.

Die Männchen produzieren zwei verschiedene Rufe, die jedoch ineinander übergehen können. Der auffälligste ist ein weitreichender Revierruf, der bei den Tieren von Serra do Navio anders strukturiert ist als bei *Ph. femoralis* aus Peru. Der zweite ist ein nur über kurze Entfernungen hörbarer Kontaktruf, mit dem das Weibchen zur Paarung aufgefordert wird.

Die Fortpflanzung findet nicht während des ganzen Jahres statt, sondern unter den Terrarienbedingungen beim Verfasser in den Monaten September bis Januar. In dieser Zeit kann ein Weibchen alle acht Tage Eier legen, mit einer Gelegegröße von bis zu 36 Eiern.

Die Eier entwickeln sich innerhalb von 14 bis 16 Tagen zu kleinen Kaulquappen, die vom Männchen zum Wasser getragen werden. Die Larven sind Pflanzen- und Detritusfresser, die man in Pfützen und kleinen Wasserlöchern und Rinnsalen an sumpfigen Stellen finden kann. Sie entwickeln sich innerhalb von vier bis sechs Wochen zu nur 10 bis 12 mm langen Jungfröschen, die im Alter von einem Jahr erwachsen sind.

S u m m a r y

This paper describes some aspects of the reproductive biology of *Phyllobates femoralis* collected in Serra do Navio, Amapá, Brazil.

Males of *Ph. femoralis* are aggressive towards each other and probably territorial. If several males are kept in the same terrarium, the strongest one suppresses all other males and calls alone. Successful matings rarely occur under such conditions.

The males produce two different calls. The advertisement call is a long distance call. Its structure is slightly different from the call of *Pb. femoralis* from Peru. The second call is a close range courtship call which is mainly produced during mating.

Reproduction is seasonal under conditions in the author's terrarium and occurs from September to January. During this period a female can produce one egg clutch per week with a clutch size up to 36 eggs.

The eggs develop within 14 to 16 days, and the young tadpoles are carried to water by the male. The larvae feed on vegetable and detritus material and develop into small froglets within four to six weeks. The frogs mature at the age of one year.

Schriften

- BUNNELL, P. (1973): Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. — *Copeia*, 1973: 277-284.
- CRUMP, M. (1972): Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura, Dendrobatidae). — *Herpetologica*, 28: 195-198. Lawrence, Kansas.
- DUELLMAN, W. E. (1966): Aggressive behavior in dendrobatid frogs. — *Herpetologica*, 22: 217-221. Lawrence, Kansas.
- — — (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — Univ. Kansas, Mus. nat. Hist. misc. Publ., 65: 1-352. Lawrence, Kansas.
- FITTKAU, E. J. (1974): Zur ökologischen Gliederung Amazoniens. I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. — *Amazoniana*, 5: 77-134. Kiel.
- GOODMAN, D. E. (1971): Territorial behavior in a neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. — *Copeia*, 1971: 365-370.
- HOOGMOED, M. S. (1979): The herpetofauna of the Guianan region. — In: DUELLMAN, W. E. (ed.), *The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal*. Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, 7: 241-279. Lawrence, Kansas.
- LESCURE, J. (1976): Étude de deux têtards de *Phyllobates* (Dendrobatidae): *P. femoralis* (BOULENGER) et *P. pictus* (BIBRON). — *Bull. Soc. zool. France*, 101: 299-306. Paris.
- LITTLEJOHN, M. J. (1977): Long-range acoustic communication in anurans: An integrated and evolutionary approach. — In: TAYLOR, H. & GUTTMAN, S. J. (eds.), *The reproductive biology of amphibians*. New York, London (Plenum Press).
- LÜDDECKE, H. (1974): Ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzung von *Phyllobates palmatus* (Amphibia, Ranidae). — Diss. Univ. Mainz.
- MEEDE, U. (1980): Beobachtungen an *Dendrobates quinquevittatus* und *Phyllobates femoralis* (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — *Salamandra*, 16: 38-51. Frankfurt am Main.
- MYERS, C. W., DALY, J. W. & MALKIN, B. (1978): A dangerously toxic frog (*Phyllobates*) used by Emberá indians of Western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 161 (2): 309-365. New York.
- SALTHER, S. N. & MECHAM, J. S. (1974): Reproductive and courtship patterns. — In: LOFTS, B. (ed.), *Physiology of the Amphibia*, 3: 310-521. New York, London (Academic Press).

- SCHLÜTER, A. (1980): Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — *Salamandra*, 16 (3): 149-161. Frankfurt am Main.
- SILVERSTONE, P. A. (1973): Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the Kōkoé-Pá (*Dendrobates histrionicus* BERTHOLD). — *Herpetologica*, 29: 295-301. Lawrence, Kansas.
- — — (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phylllobates* BIBRON in SAGRA (family Dendrobatidae). — *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Bull.*, 27: 1-53.
- TOFT, C. A. (1980): Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. — *Oecologia*, 45: 131-141. Berlin.
- WELLS, K. D. (1977a): The social behaviour of anuran amphibians. — *Anim. Behav.*, 25: 666-693. London.
- — — (1977b): The courtship of frogs. — In: TAYLOR, H. & GUTTMAN, J. S. (eds.), *The reproductive biology of amphibians*. New York, London (Plenum Press).
- — — (1978): Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). — *Herpetologica*, 34: 148-155. Lawrence, Kansas.
- — — (1980a): Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6: 199-209. Berlin.
- — — (1980b): Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). — *Herpetologica*, 36 (2): 189-199. Lawrence, Kansas.
- — — (1980c): Parental behavior of male and female frogs. — In: ALEXANDER, R. D. & TINKLE, D. W. (eds.), *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory*. Newton, Mass. (Chiron Press).
- WEYGOLDT, P. (1980): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. SCHMIDT. — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7: 329-332. Berlin.
- ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. (1980): *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni*. — *Aquar.-Mag.*, 1980 (10): 562-569. Stuttgart.

Verfasser: Prof. Dr. PETER WEYGOLDT, Institut für Biologie I, Albert-Ludwigs-Universität, Albertstraße 21a, 7800 Freiburg.