

Freilandbeobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten von *Hyla brevifrons* DUELLMAN & CRUMP, 1974

(Anura: Hylidae)

MANFRED AICHINGER

Mit 8 Abbildungen

Abstract

From September to November 1985 *Hyla brevifrons* was observed at a primary rain forest pond in Panguana (Peru). A female of this hylid species lays 54 to 114 bright yellow eggs, usually on the upper side of green leaves 20 to 190 cm above water-level. During egg-deposition the female repeatedly brushes over the eggs with its hind legs. This results in a single layer of eggs. The egg-deposition is described as a slightly schematized sequence. During the investigation period *Hyla brevifrons* showed breeding activities at 5 days. 120 clutches were seen. Of these, 30 were used to study the relation between rainfall and survival of larvae. Lack of exposure to rainfall resulted in desiccation and a decreased survival rate. In 26,7 % of the clutches some eggs were eaten by the carabid beetle *Colliuris* sp. Two *Hyla minuta* males were found in amplexus with *Hyla brevifrons* females.

Key words: Anura; Hylidae; *Hyla brevifrons*; reproduction.

Einleitung

In den tropischen Regenwäldern Südamerikas laichen Froschlurche nicht nur im Wasser ab, sondern zeigen eine erstaunliche Vielfalt an Reproduktionsweisen (einen Überblick bieten CRUMP 1974, DUELLMAN & TRUEB 1986). CRUMP (1974) unterschied zehn verschiedene Modi der Eiablage und Larvalentwicklung, von wasserlaichenden Arten über Blattläicher und Schaumnestbildner bis hin zu Spezies, die ihre Eier an Land ablegen, wo sich deren gesamte Entwicklung innerhalb der Eihüllen vollzieht. Die von DUELLMAN & CRUMP (1974) erstmals beschriebene, zur *Hyla-parviceps*-Gruppe gehörende *Hyla brevifrons* legt ihre Eier überwiegend auf Blättern ab, die sich über Gewässern befinden.

Das 2 km² große Untersuchungsgebiet „Panguana“ liegt im tropischen Regenwald Ostperus auf 9°37' S, 74°56' W und etwa 260 m Seehöhe am Unterlauf des Rio Llullapichis (auch Yuyapichis), der circa 2 km unterhalb in den Rio Pachitea mündet. Charakteristisch für dieses Gebiet im oberen Amazonastiefland ist eine

ausgeprägte Trockenperiode (HANAGARTH 1981), die sich 1982 von Mitte März bis Mitte September erstreckte (AICHINGER 1985, 1987).

Während eines dreimonatigen Forschungsaufenthaltes in der Zeit von September bis November 1985 habe ich den Abbläichvorgang von *Hyla brevifrons* an einem im Primärwald (terra firme) gelegenen Schwarzwassertümpel mit einer maximalen Oberfläche von circa 1 000 m (siehe dazu SCHLÜTER 1984) beobachtet und fotografiert. SCHLÜTER (1979, 1984) führte Untersuchungen im selben Gebiet durch und zeichnete erstmals den Ruf dieser Laubfroschart auf.

Bei *Hyla-brevifrons*-Männchen konnte ich eine Kopf-Rumpf-Länge (von der Schnauzenspitze bis zum Ende des Os coccygis) von 17,0 bis 21,0 mm (\bar{X} = 19,0 mm, S = 0,91 mm, N = 50) und bei Weibchen von 20,0 bis 25,0 mm (\bar{X} = 22,0 mm, S = 1,15, N = 61) messen (AICHINGER 1985).

Ergebnisse

Die Regenzeit setzte 1985 Anfang Oktober ein. Am Tümpel konnte ich die ersten rufenden Männchen am 23. Oktober nach 45 mm Niederschlag an diesem Tag beobachten. Insgesamt war diese Baumfroschart während des Beobachtungszeitraumes an fünf Tagen, jeweils nach Regenfällen (15-45 mm, \bar{X} = 30,2 mm, S = 6,5 mm), rufaktiv.

Die Männchen riefen während der frühen Nachtstunden, nach sehr starken Regenfällen (mehr als 40 mm Niederschlag) auch tagsüber (siehe auch SCHLÜTER 1979). Am 26. 10. 1985 fand ich um 19.00 Uhr 15 rufende Tiere auf Blättern (10), Zweigen (2), Stengeln (2) und an einem Baumstamm (1). Die Rufstandorte lagen zwischen 40 und 180 cm (\bar{X} = 97,33 cm, S = 64,1 cm) Höhe und waren 0 bis 200 cm (\bar{X} = 77,33 cm, S = 80,5 cm) vom Ufer des Tümpels entfernt.

Nach starken Regenschauern während des Nachmittags fand ich nach 20.00 Uhr kaum mehr rufende Männchen, wohl aber Paare im Amplexus, die alle vor Mitternacht abbläichten, wenn sie ungestört blieben.

Als es am 13. November auch während der frühen Morgenstunden zu heftigen Niederschlägen kam (21,0 mm), zählte ich bei einem Kontrollgang um 10.00 Uhr vormittags 18 Gelege. Bei 10 Gelegen befanden sich Weibchen, die ihre Eier mit den Hinterbeinen verstrichen.

Insgesamt zählte ich während des Untersuchungszeitraumes 120 Gelege. 103 (= 85,8 %) fand ich auf den Oberseiten grüner Blätter, 13 auf dünnen Ästchen, 3 an Stämmen und eines auf einem braunen Blatt. 35 Gelege habe ich näher untersucht. Sie befanden sich in Höhen von 20 bis 190 cm (\bar{X} = 77,0 cm, S = 6,5 cm) über dem Wasserspiegel. Ein Gelege war 20 cm vom Tümpel entfernt. Infolge weiterer Niederschläge vergrößerte sich die Tümpeloberfläche so, daß auch unter diesem Gelege Wasser war. Die übrigen 34 Gelege fand ich über dem Wasser 0 bis 200 cm (\bar{X} = 65,6 cm, S = 7,8 cm) von der Uferlinie entfernt. Die Anzahl der Eier der 35 Gelege schwankte zwischen 52 und 114 (\bar{X} 75,8, S = 4,1) Eiern. In den Ovarien von 15 Weibchen zählte ich zwischen 35 und 156 (\bar{X} = 80,3, S = 5,8) Eier.

Ich beobachtete 8 *H.-brevisfrons*-Pärchen beim Abläichen auf Blättern. Der Vorgang läßt sich folgendermaßen darstellen:

- 1 — Nach der Paarbildung (das Männchen ergreift dabei das Weibchen in den Achseln) sucht Weibchen nach einem geeigneten Laichplatz (Abb. 1);
- 2 — Weibchen dreht an der Blattspitze um und umgreift den Blattrand mit den Hinterbeinen.
- 3 — Schubweise Eiabgabe:
(Die nachfolgenden Phasen (a-e) wiederholen sich mehrmals.)
 - a — Weibchen nimmt Hohlkreuzstellung ein;
 - b — Gleichzeitig rutscht Männchen etwas tiefer, so daß sich die Kloaken der beiden Tiere nähern;
 - c — Eiabgabe (10-20 Stück, Abb. 3);
 - d — Männchen rutscht wieder nach oben;
 - e — Weibchen streicht mit den Hinterbeinen über die Eier (Abb. 4);
- 4 — Männchen verläßt Weibchen;
- 5 — Ruhepause des Weibchens;
- 6 — Weibchen streicht — auch nach Weggang des Männchens — wiederholt mit den Hinterbeinen über die Eier (Abb. 5, 6);
- 7 — Weibchen verläßt das Gelege.

Während Phase 1 und 2 sind die Pärchen leicht zu stören. Die Weibchen suchen meist ein anderes Blatt auf, wenn sie mit der Taschenlampe angeleuchtet werden. Pro Schub werden 10-20 leuchtend gelbe, maximal 1,5 mm große Eier abgegeben. Die gesamte Eiabgabe dauert ungefähr 4 min. Das in Punkt 3 geschilderte Verhalten (Phasen a, b, d, e) wird vom Weibchen nach einer kurzen Pause noch circa 2 min lang fortgesetzt, wobei jedoch keine Eier mehr austreten und das Männchen zunehmend inaktiver wird. Hat das Männchen das Weibchen verlassen, kommt es zu einer unterschiedlich langen Ruhepause des Weibchens (max. 30 min) während der es, flach auf die Blattoberseite gedrückt, regungslos verharret. Danach begibt sich das Weibchen wieder zur Blattspitze und verstreicht, durch kurze Pausen unterbrochen, wiederholt (bis zu 18 mal) die Eier. Dieser Vorgang dauert 10-15 min. Durch das Verstreichen werden die Eier auf dem Blatt in eine einschichtige Lage gebracht. Je nach Länge der Ruhepausen des Weibchens dauert der gesamte Abläichvorgang 35-50 min. Wenn auch das Weibchen das Gelege verlassen hat, kümmert sich keiner der Eltern weiter um die Nachkommenschaft.

Die Gallerthüllen quollen bald nach der Eiablage auf. Weitere Niederschläge beschleunigten diesen Vorgang. Nach durchschnittlich 5 bis 6 Tagen schlüpfen die Kaulquappen. Von Gallerte umgeben, tropften sie, meist während oder kurz nach Regenfällen, ins Wasser. Bei anhaltendem Schönwetter fand ich an einem anderen Tümpel im Waldesinnern etwa 100 Gelege, bei denen die Hüllen der Eier nicht aufgequollen waren und die deshalb vertrockneten. An all diesen Gelegen fraßen Ameisen die Eier auf.

Um die Überlebenschancen der Larven zu ermitteln (Tab. 1), führte ich am Schwarzwassertümpel folgenden Feldversuch durch. Auf einem horizontalen Stab (20 cm über dem Boden) befestigte ich 30 Blätter mit je einem Gelege. Unter jedes



Abb. 1. *Hyla-brevifrons*-Paar im Amplexus, kurz vor der Eiablage.
Mating couple of *Hyla brevifrons* just before egg-laying.



Abb. 2. *Hyla-brevifrons*-Weibchen umgreift mit den Hinterbeinen den Blattrand.
Hyla brevifrons female holding the leaf margin with her hind legs.

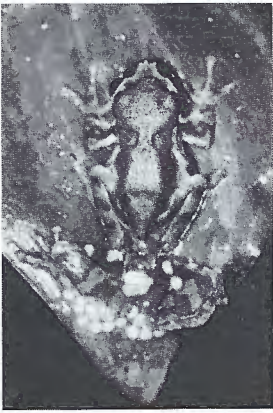


Abb. 3. Schubweise Abgabe der Eier.
Egg-deposition in batches.

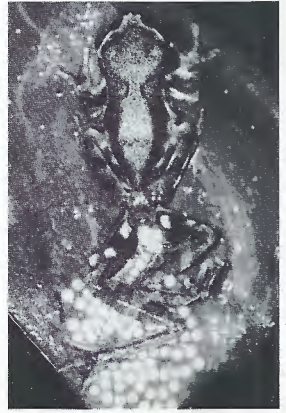


Abb. 4. Weibchen streicht mit den Hinterbeinen über die Eier.
Female brushing over the eggs with her hind legs.

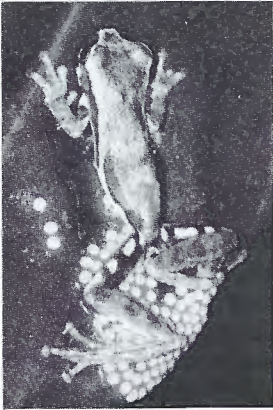


Abb. 5 u. 6. Weibchen streicht auch nach dem Weggang des Männchens über die Eier.
Female brushing over the eggs after the male has left.



Anzahl	Eier			Überlebende Kaulquappen		
	Streuung	\bar{X}	S	Streuung	\bar{X}	S
I 10	68–114	82,0	13,4	9–62 (13,2–84,4)	40,9 (49,3)	21,9
II 10	52– 88	70,4	12,3	15–62 (19,7–84,9)	36,4 (53,2)	13,2
III 10	54– 98	75,1	14,1	0–51 (0,0–68,0)	17,2 (11,8)	17,6

Tab. 1. Anzahl der abgelegten Eier und Anzahl der überlebenden Kaulquappen von drei unterschiedlich behandelten Gelegegruppen: I = natürliche Bedingungen, II = zusätzlich täglich 1× bewässert (nicht überdacht), III = überdacht, \bar{X} = Mittelwert, S = Standardabweichung, in Klammer: Angaben in Prozent.

Numbers of deposited eggs and surviving tadpoles in relation to handling: I = natural conditions, II = watered daily (not sheltered), III = sheltered. \bar{X} = mean, S = standard deviation, in brackets: percentages.

Gelege stellte ich einen wassergefüllten Plastikbecher. Ich machte 3 Gruppen zu je 10 Gelegen. Gruppe 1 wurde den natürlichen Bedingungen vor Ort überlassen, Gruppe 2 ebenfalls, zusätzlich täglich einmal bewässert (etwa 1 Liter für alle 10 Gelege) und Gruppe 3 gegen Niederschläge abgedeckt. 8 Tage nach der Ablage waren die geschlüpften Kaulquappen ins Wasser gefallen. Die durchschnittliche Überlebensrate bei den Gelegen aus Gruppe 3 lag bei 11,8%, obwohl sich bei einem Laich von 75 Eiern 51 (68,0%) Kaulquappen entwickelten. Die durchschnittliche Überlebensrate der Larven aus Gruppe 2 (regelmäßig bewässert) lag bei 53,2%. Bei einem Gelege aus Gruppe 2 überlebten 84,9%. Gelege der Vergleichsgruppe 1 (natürliche Bedingungen) erreichten ähnliche Werte wie Gruppe 2, die geschlüpften Larven fielen aber nicht so schnell in die wassergefüllten Becher.

Während des Versuches fand ich bei 2 Gelegen aus Gruppe 2 4 und 5 Fliegenlarven und bei 2 Gelegen aus Gruppe 1 je 10 Fliegenlarven der Familie Ephydriidae.

Von den übrigen 90 Gelegen, die ich während des Untersuchungszeitraumes am Tümpel zählte, quoll ein Gelege nicht auf und vertrocknete (wahrscheinlich wegen der zu exponierten Lage). Ameisen fraßen die Eier dieses Geleges auf, ebenso wie die Eier eines Geleges, das sich auf einem von Ameisen bewohnten Bäumchen befand.

An 24 von 90 Gelegen (= 26,7%) befanden sich Laufkäfer der Gattung *Colliuris* (Carabidae), die von den leuchtend gelben Froscheiern fraßen (Abb. 7). 6 Gelege wurden total aufgefressen. Bis zu maximal 3 Laufkäfer zählte ich an einem Gelege. Näherte ich mich dem Gelege, so verbargen sich die Käfer auf der Unterseite der Blätter, hob ich diese hoch, flogen sie sofort davon.

Am 26. Oktober 1985 fand ich am Waldtümpel 2 Fehlpaarungen zwischen *Hyla-minuta*-Männchen und *Hyla-brevifrons*-Weibchen. Ein Pärchen hatte bereits abgelacht, jedoch verblieb das Männchen im Amplexus. Das zweite Pärchen konnte ich bei der Eiablage beobachten (Abb. 8). Der Vorgang entsprach weitgehend dem oben beschriebenen, jedoch verharrete das *H.-minuta*-Männchen



Abb. 7. *Colliuris* sp. (Carabidae) als Eiräuber an einem *Hyla-brevifrons*-Gelege.
Colliuris sp. (Carabidae), a predator on *Hyla brevifrons* eggs.

regungslos und blieb nach der Eiablage ebenfalls im Amplexus. Dennoch scheint es zu einem Samenaustritt gekommen zu sein, da sich die Larven dieses Geleges bis zum Stadium 17-19 (nach GOSNER 1960) entwickelten.



Abb. 8. Fehlpaarung eines *Hyla-brevifrons*-Weibchens mit einem *Hyla-minuta*-Männchen.
 Mismatching between *Hyla brevifrons* female and *Hyla minuta* male.

Diskussion

Die Eiablage auf Blättern über dem Wasser erhöht die Anzahl der Laichplätze an einem Gewässer (CRUMP 1982). Außerdem werden die Eier dem Zugriff zahlreicher aquatischer Räuber, vor allem Fischen und Insektenlarven entzogen (HEYER et al. 1975). Die Eiablage auf Blättern birgt aber auch einige gravierende Nachteile:

Da die Eier von *Hyla brevifrons* auf der Blattoberseite abgelegt werden, sind sie exponierter als jene von *Phyllomedusa*-Arten, die Blätter zusammenfalten und dahinein ihre Eier legen oder auch der Glasfrösche (Centrolenidae), deren Eier

sich auf Blattunterseiten befinden. Zwar laichte *Hyla brevifrons* stets nach Niederschlägen auf feuchten Blättern ab, wodurch die Wasseraufnahme und das daraus resultierende Aufquellen der Eihüllen sicherlich erleichtert wird, dennoch können die Gelege vertrocknen, wenn die nachfolgenden Tage zu sonnig sind.

Der Nährstoffgehalt pro Ei steigt mit zunehmender Anpassung an eine terrestrische Entwicklung (SALTHER & DUELLMAN 1973). Deshalb locken terrestrische Gelege auch Räuber an (LACEY 1972, VILLA 1980). Bei *H. brevifrons*-Gelegen fraßen Käfer der Gattung *Colliuris* von den Eiern. Auch Fliegenlarven der Familie Ephydriidae konnte ich in der Gallertmasse der Gelege finden.

Der Paarungsruf wird als der wichtigste Isolationsmechanismus zwischen sympatrischen Froschlurcharten angesehen (BLAIR 1964, DUELLMAN 1967, HÖDL 1977, CRUMP 1982, DREWRY & RAND 1983). DUELLMAN & PYLES (1983) fanden wenige Gemeinsamkeiten zwischen den Paarungsrufen von *Hyla brevifrons* und *Hyla minuta*, dennoch kam es zu zwei Fehlpaarungen und sogar zur Eiablage. Obwohl *H. minuta* im Wasser ablaicht (DUELLMAN 1978), kam es auch zu einer Befruchtung der Eier, die sich bis Stadium 17-19 nach GOSNER entwickelten. Da ich *H. minuta* im Zeitraum 1981/82 im gesamten Untersuchungsgebiet von Panguana nicht nachweisen konnte (AICHINGER 1987), ist diese Art wahrscheinlich bis 1985 in dieses Gebiet eingewandert. Da die Einnischung dieser Art möglicherweise noch im Gange war, könnte es zu diesen Fehlpaarungen gekommen sein.

Dank

Herrn Prof. H.-W. KOEPECKE möchte ich herzlich für die Erlaubnis danken, die Untersuchungen in Panguana durchzuführen. Der Forschungsaufenthalt wurde durch ein Auslandsstipendium des österreichischen Bundesministeriums für Unterricht und Forschung finanziert.

Zusammenfassung

Von September bis November 1985 beobachtete ich *Hyla brevifrons* an einem im Primärwald gelegenen Schwarzwassertümpel im Untersuchungsgebiet von Panguana (Ostperu). Diese Baumfroschart legt leuchtend gelbe Eier (54-114 Stück, $\bar{X} = 75,8$, $S = 4,1$) meist auf Blattoberseiten 20 bis 190 cm über der Wasseroberfläche ab. Das Weibchen streicht während des Abblanchvorganges wiederholt mit den Hinterbeinen über die Eier. Dadurch bringt es sie in eine einschichtige Lage und verteilt wahrscheinlich auch den vom Männchen abgegebenen Samen. Der gesamte Abblanchvorgang wird beschrieben. Während des Untersuchungszeitraumes war *Hyla brevifrons* an 5 Tagen rufaktiv. Ich zählte insgesamt 120 Gelege. Davon untersuchte ich 30 Gelege näher, um die Überlebensraten der Kaulquappen in Abhängigkeit von Niederschlägen zu ermitteln. Unter natürlichen Bedingungen überlebten 49,3 % der Kaulquappen. Aus den Eiern von 10 Gelegen, die überdacht wurden, entwickelten sich nur 11,8 % weiter. An 27,6 % der restlichen 90 Gelege fand ich Käfer der Gattung *Colliuris* (Carabidae), die die Eier fraßen. Zwei Fehlpaarungen von *Hyla-minuta*-Männchen mit *Hyla-brevifrons*-Weibchen konnte ich beobachten.

Schriften

AICHINGER, M. (1985): Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes: Eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguana (Peru). — Diss. Univ. Wien, 68 S.

- (1987): Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. — *Oecologia*, Berlin, 71 (4): 583-592.
- BLAIR, W. F. (1964): Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. — *Quart. Rev. Biol.*, Baltimore, 39: 334-344.
- CRUMP, M. L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. — *Misc. Publs. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, Lawrence, 61: 1-68.
- (1982): Amphibian reproductive ecology on the community level. — In: SCOTT, N. J. Jr. (Ed.): *Herpetological communities*. — *Wildlife Research Report*, Washington D. C., 13: 21-33.
- DREWRY, G. E. & A. S. RAND (1983): Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. — *Copeia*, New York, 1983 (4): 941-953.
- DUELLMAN, W. E. (1967): Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hyliid frogs. — *Herpetologica*, Chicago, 23 (3): 169-183.
- (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — *Misc. Publs. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, Lawrence, 65: 1-352.
- DUELLMAN, W. E. & M. L. CRUMP (1974): Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon basin. — *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, Lawrence, 23: 1-40.
- DUELLMAN, W. E. & R. A. PYLES (1983): Acoustic resource partitioning in anuran communities. — *Copeia*, New York, 1983 (3): 639-649.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): *Biology of amphibians*. — New York, St. Luis, San Francisco, (McGraw Hill), 670 S.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — *Herpetologica*, Chicago, 16: 183-190.
- HANAGARTH, W. (1981): Vergleichend ökologische Untersuchungen an epigäischen Arthropoden aus Naturbiotopen und Kulturland im tropischen Regenwald Perus — Ein Beitrag zur Agrarökologie der Tropen. — *Diss. Univ. Hamburg*, 236 S.
- HEYER, W. R., R. W. McDIARMID & D. L. WEIGMANN (1975): Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. — *Biotropica*, Washington, 7 (2): 100-111.
- HÖDL, W. (1977): Call differences and calling site segregation in anuran species from central Amazonian floating meadows. — *Oecologia*, Berlin, 28: 351-363.
- LACEY, L. A. (1972): Predacao em girinhos por uma vespa e outras associações de insectos com ninhos de duas espécies de rãs da Amazonia. — *Acta Amazonica*, Manaus, 9 (4): 755-762.
- SALTHE, S. N. & W. E. DUELLMAN (1973): Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. — In: VIAL, J. L. (Ed.): *The evolutionary biology of anurans*: 229-249. — *Columbia Univ. Missouri Press*.
- SCHLÜTER, A. (1979): Bio-akustische Untersuchungen an Hyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). — *Salamandra*, Frankfurt/M., 15 (4): 211-236.
- (1984): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. — *Diss. Univ. Hamburg*, 300 S.
- VILLA, J. (1980): „Frogflies“ from Central and South America with notes on other organisms of the amphibian egg microhabitat. — *Brenesia*, 17: 49-68.

Eingangsdatum: 20. Dezember 1986

Verfasser: MANFRED AICHINGER, Zoologisches Institut der Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.