

Zur Biologie und zum Verhalten von *Phyllomedusa marginata* IZECKSOHN & DA CRUZ, 1976 im Terrarium

PETER WEYGOLDT

Mit 5 Abbildungen

Abstract

Phyllomedusa marginata from the Atlantic Mountains in Santa Teresa, Espirito Santo, Brazil, was bred in captivity through three successive generations. I report observations on feeding, sleeping, communication and reproductive behaviour as well as on development. The frogs have large calcars. In sleeping animals, these lie flat on the leaves and thus make the contour lines of the frogs less recognizable. Whilst vision is the most important sense used for capture of prey, this can also be triggered by tactile stimuli. Males produce three call types, advertising, aggressive encounter and release call. The first two are not distinct but rather the extremes of a continuous spectrum of calls. Males probably also communicate by substrate vibrations; during agonistic encounters they shake twigs and leaves. Reproduction takes place during the rainy season; a female can produce several clutches per season. In captivity they often spawn spontaneously with intervals between one and a half to two months between clutches. Eggs are hidden in crevices; there are no leaf nests. The implications of the observations are discussed.

Key words: Anura: Hylidae: Phyllomedusinae: *Phyllomedusa marginata*; life history; acoustic communication; seismic communication; reproduction.

Einleitung

Zu den bizarrsten und attraktivsten Fröschen Südamerikas gehören die Makifrösche der Gattung *Phyllomedusa*. Von den mehr als 30 Arten sind viele hochspezialisierte Greifkletterer. Aber es gibt auch Arten und Artengruppen, die an die weniger spezialisierten Vertreter der Gattung *Agalychnis* und an andere Baumfrösche erinnern. Eine davon ist *Phyllomedusa marginata*, ein kleiner (Männchen bis 32 mm, Weibchen bis 40 mm Körperlänge), lebhafter Makifrosch aus den Regen- und Nebelwäldern um Santa Teresa, Espirito Santo, Brasilien. Ihren Namen verdankt sie der Tatsache, daß ihre grüne Rückenfärbung durch eine scharfe, helle Linie von den orangen-grauen Seiten abgegrenzt ist (Abb. 1). Diese Art bildet mit *P. fimbriata* und *P. appendiculata* die *Phyllomedusa-fimbriata*-Gruppe, die sich in einer Reihe von Merkmalen von den anderen Artengruppen der Gattung *Phyllomedusa* und vor allem von der artenreichen *Phyllomedusa-hypochondrialis*-Gruppe (DA CRUZ 1982, 1985, DUELLMAN et al. 1988) unterscheidet, und für die



Abb. 1. *Phyllomedusa marginata*. Deutlich ist das namensgebende Merkmal zu erkennen, die scharfe Abgrenzung der dorsalen grünen Rückenfarbe von den orange-grauen Seiten.

Phyllomedusa marginata. Shows the character to which the scientific name refers, the sharp line separating the green dorsal colour from the orange-grey colour of the sides.

MIRANDA-RIBEIRO (1926) den Namen *Phrynomedusa* prägte. Auch im Verhalten unterscheidet sich *P. marginata* von anderen *Phyllomedusa*-Arten. Ich habe diese Art über drei Generationen nachgezüchtet und möchte im folgenden einige meiner Beobachtungen mitteilen.

Material und Methoden

Die Tiere wurden aus weit entwickelten (bis etwa Stadium 37 [GOSNER 1960]) Larven aufgezogen, die Ende Oktober 1981, zu Beginn der Regenzeit, in den Regen-Nebelwäldern um Santa Teresa, Espirito Santo, Brasilien, in einem Stillwasserarm, der die Trockenzeit überstanden hatte, gefangen worden waren.

Die Frösche wurden in verschiedenen reich bepflanzten Terrarien bei Temperaturen gehalten, die zwischen 18 °C an kalten Winternächten und bis zu 30 °C an warmen Sommertagen schwankten. Die Terrarien wurden von 7.30 bis 21.00 Uhr beleuchtet und fast täglich direkt vor der Dunkelperiode mit Frischwasser übersprüht. Nachts sorgte eine kleine Lichtquelle für die notwendige Resthelligkeit, die die Tiere benötigen, um sich optisch orientieren zu können. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte je nach Tageszeit und Bepflanzung. Tagsüber bildete sich aufgrund der mit der Beleuchtung verbundenen Erwärmung eine Luftzirkulation, bei der Luft durch untere Lüftungsschlitze eingesaugt wurde und durch einen oberen Schlitz wieder austreten konnte. In Bodennähe und in dichtem Pflanzenbewuchs herrschten circa 90 % und mehr relative Luftfeuchte, oben unter den Lampen (True Light, Gro Lux und Lumilux Leuchtstoffröhren) dagegen nur zwischen 60 und 70 %. Jedes Terrarium enthielt einen Wasserteil, wobei das Wasser frei mit dem „Grundwasser“ unter dem Landteil kommunizieren konnte. Gefüttert wurde mit Stubenfliegen (*Musca domestica*, meist flugunfähigen), die sich mit einer aus Trockenmilch, verschiedenen Vitaminen und einem Calcium D3-Präparat hergestellten Flüssigkeit vollgesogen hatten, seltener mit jungen bis halbwüchsigen Heimchen (*Achaeta domestica*). Gelegentlich wurden die Tiere in einem anderen Terrarium für zwei bis drei Tage künstlich beregnet (WEYGOLDT 1981).

Einmal trat eine Darminfektion auf. Die Tiere wurden daraufhin in einem Terrarium gehalten, dessen Seitenwände und Bedeckung aus Drahtgewebe bestanden, in denen sich also eine Luftfeuchtigkeit wie im Zimmer einstellte. Die einzige Einrichtung war eine kleine Schale mit Wasser, dem ein Antibiotikum beigegeben

werden konnte, eine Pflanze, die während dieser Zeit langsam vertrocknete, und trockenes Buchenlaub am Boden. Auch unter so trockenen Bedingungen, waren die Tiere nachts aktiv und fraßen; Später wurden gesunde Tiere für einige Wochen so gehalten, um eine Trockenzeit zu simulieren.

Gelege wurden in Einzelfällen im Terrarium belassen, meist jedoch auf einem feuchten Stück Schaumstoff an einer halbdunklen Stelle aufbewahrt und gelegentlich mit Wasser besprüht, dem etwas Salufit beigemischt wurde. Die Larven wurden in Aquarien mit schwacher Belüftung gehalten und mit getrocknetem Salat, Brennesselpulver, Hefepulver und Mohrrübenscheiben gefüttert. Nach dem Durchbrechen der Vorderbeine wurden sie in ein Terrarium überführt, wo sie dann, mit noch langem Schwanz, sofort ans Land gingen und sich bis zum Ende der Metamorphose an eine relativ trockene Stelle setzten.

Ergebnisse

Schlafverhalten, Aktivitätsphasen, Nahrungsaufnahme

Wie andere Makifrösche ist auch *Phyllomedusa marginata* nachtaktiv. Tagsüber ruhen die Tiere auf waagrecht stehenden Blättern, oft von Bromeliaceen, auch wenn sie dort voll vom Licht bestrahlt werden. Wenn es sehr trocken wird, suchen sie wassergefüllte Blattbasen auf. Nur unter extremen Trockenbedingungen verborgen sie sich tagsüber im Fallaub am Boden oder in anderen engen Spalten.

Während der Ruhe sind die Augen geschlossen, aber das untere Augenlid hat ein Fenster und erlaubt den Tieren, auch bei geschlossenen Augen eine vorbeikommende Beute wahrzunehmen. Hungerige Tiere können aus der Schlafstellung heraus eine Fliege fangen. Die Tagruhe wird nicht so strikt eingehalten wie bei manchen anderen Makifröschen; während der Fortpflanzungszeit kann es auch am Tage zu kurzen Rufduetten der Männchen kommen.

Wenn ein Tier gestört, zum Beispiel vorsichtig genommen und auf ein anderes Blatt gesetzt wird, schleicht es nach einigen Minuten mit zeitlupenhaft langsamen Bewegungen davon. Bei stärkeren Störungen dagegen springen die Tiere wild umher, bis sie am Boden im Fallaub ein Versteck gefunden haben.

Die Aktivitätsphase beginnt mit Einbruch der Dunkelheit und endet kurz vor oder nach dem Beginn der Helligkeit. Nachts verfärben sich die Tiere, im Gegensatz zu vielen anderen Vertretern der Phyllomedusinae (DUELLMAN 1970, IGA & BAGNARA 1975) nur unwesentlich; die tagsüber leuchtend grüne Rückenfläche wird olivgrün, manchmal auch olivbraun und grün gefleckt. Während der Aktivitätsphase laufen die Frösche lebhaft im Terrarium umher. Auch rufende Männchen suchen keinen festen Rufplatz auf. Im Freien waren rufende Männchen die einzigen Adulten, die ich beobachten konnte; sie kletterten langsam auf den Zweigen umher.

Beutetiere werden langsam angeschlichen. Stubenfliegen werden mit schnellem Zungenschlag erbeutet, auf größere Beutetiere stürzt sich der Frosch mit offenem Maul und greift gleichzeitig mit den Händen zu. Hungerige Tiere verfolgen ihre Beute mit auf den Beschauer nervös erscheinenden, hastigen Bewegungen, wobei der Frosch gelegentlich anhält und bei sitzender Haltung den Körper kräftig

mehrfach auf und ab bewegt, im wesentlichen durch rasche Änderungen der Bewegungen der Arme. Ich interpretiere dies als eine Methode zur optischen Entfernungsmessung.

Fangen die Frösche Luftplankton?

Beim abendlichen Besprühen mit Wasser, wenn die Frösche noch in der Schlafhaltung ruhen, habe ich oft folgendes Verhalten beobachtet: Ein Frosch, der von vorn vom Sprühwasser getroffen wird, macht mit dem Mund schnappende Bewegungen und greift gleichzeitig mit den Händen in die Luft und führt sie an den Mund, als wollte er sich frisch gefangene Beute in den Mund stopfen. Hierbei handelt es sich wohl kaum um den Versuch, Wassertropfen einzufangen, also zu trinken. *P. marginata* nimmt wie andere Makifrösche Wasser auf, indem sie sich auf ein nasses Blatt setzt und den Körper so abflacht, daß ein möglichst großer Teil der Ventralseite dem feuchten Blatt anliegt. Ich interpretiere dieses Verhalten als den Versuch, Luftplankton, also Insekten, die dem Frosch im Schwarm entgegenfliegen oder entgegengeweht werden, zu erbeuten, und zwar ohne vorher ein bestimmtes Beuteobjekt zu fixieren und gezielt zu fangen. Daß das auch gelingt, habe ich zuweilen bei der abendlichen Fütterung beobachtet. Ich habe die Fliegen immer mit Schwung in den hinteren Teil des Terrariums geworfen (damit sie nicht gleich in den vorne liegenden Wasserteil fallen), und manche Frösche, die dabei zufällig und noch bei geschlossenen Augen von einer Fliege getroffen wurden, konnten diese mit den oben beschriebenen Bewegungen erbeuten. Ausgelöst wird dieses Verhalten offenbar von taktilen Reizen. Einige Frösche, die dies Verhalten zeigten, konnte ich daran gewöhnen, tagsüber Heimchen von der Pinzette zu nehmen; die scheinbar schlafenden Tiere schnappten sofort zu, wenn sie von dem zappelnden Heimchen an der Schnauze berührt wurden.

Kommunikation und Sozialverhalten

Rufe und Rufaktivität

Die Rufaktivität setzt bei Beginn der Dunkelphase ein, manchmal schon etwas vorher, und in seltenen Fällen kann auch am Tage gerufen werden. Die Männchen produzieren drei Rufotypen, den Anzeigeruf (advertisement call), eine Art Kampfruf (aggressive encounter call) und den Befreiungsruf (release call) (Abb. 2).

Der Anzeigeruf ist ein einfaches „Tschak“, das in Abständen von 2 bis 9 s (Mittelwert von 14 Rufen: 4 s) wiederholt wird. Die einzelnen Rufe sind stark geräuschhaft; ihre Hauptfrequenzen liegen zwischen 1,5 und 2,5 kHz, doch sind die darunter und darüber (bis über 8 kHz) liegenden Frequenzbereiche nur unwesentlich schwächer vertreten. Der Ruf dauert zwischen 94 und 96 ms. Im Terrarium stimulieren die Männchen einander gegenseitig. Sie rufen alternierend und jedes Männchen verkürzt die Intervalle zwischen seinen Rufen bis zu weniger als 1 s. Kommen sie dabei näher zueinander als 20 cm, dann gehen sie zum Kampfruf über.

Der Kampfruf ist länger als der Anzeigeruf, weniger laut und hört sich quiet-schend an. Das liegt vor allem daran, daß die Nebenfrequenzen schwächer sind als

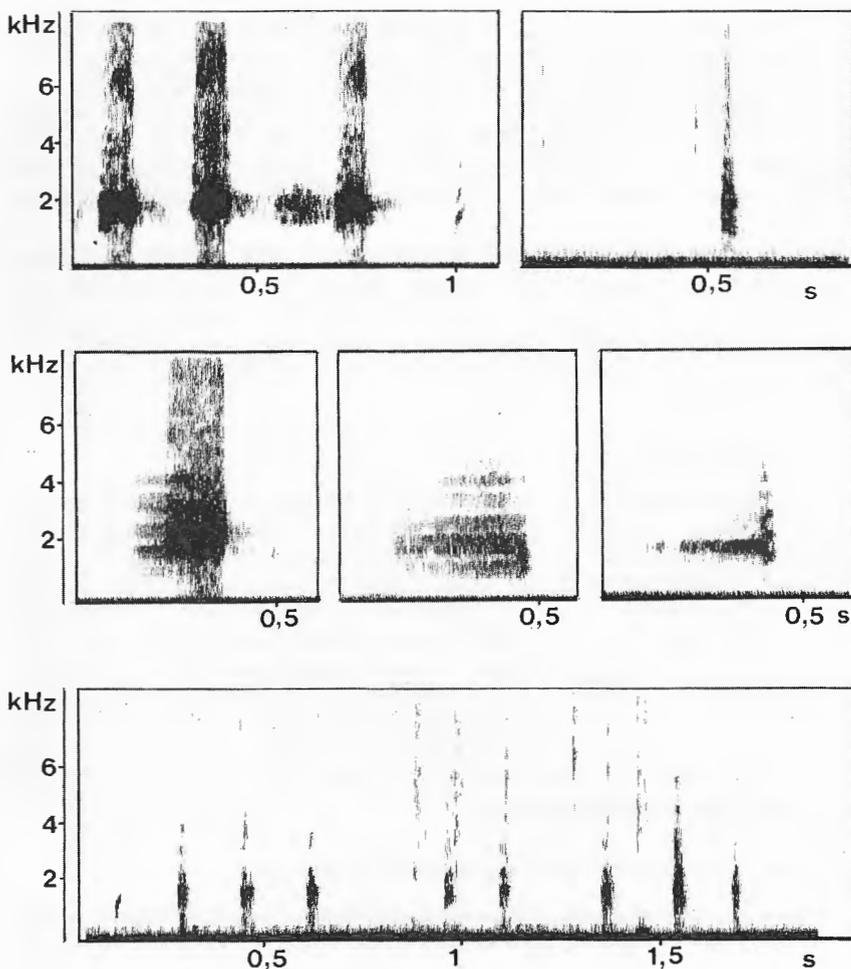


Abb. 2. Sonogramme von Rufen, Obere Reihe. Links: Wechselrufe zweier Männchen; der erste und der dritte Ruf sind vom selben Männchen, die Schwärzung unmittelbar vor dem dritten Ruf stammt von einem weiter entfernt sitzenden dritten Männchen; die dünne Schwärzung über 1 s ist der Ruf eines Weibchens. Rechts: Ruf eines Weibchens. Mittlere Reihe: Kampfrufe von Männchen, von links nach rechts dem Anzeigeruf immer weniger ähnlich werdend. Untere Reihe: Befreiungsruf eines Männchens. Alle Aufnahmen im Terrarium bei circa 22 °C.

Sonograms of calls. Upper row, left: Two males alternating advertising calls. The first and third call are from the same male, the black shadow immediately in front of the third call is from a more distant third male. The light marking above the 1 s marking is a call of a female. Right: a female call. Middle row: Male aggressive encounter calls, showing decreasing similarities to the advertisement calls. Lower row: Release calls of a male. All recordings from a terrarium at about 22 °C.

beim Anzeigeruf und erst langsam einsetzen. Verschiedene Kampfrufe dauern zwischen 200 und 400 ms. Die beiden Rufotypen sind nicht distinkt sondern Extreme eines Kontinuums. Männchen, die einander näher kommen, gehen allmählich zum Kampfruf über. Die Rufe werden länger, weniger laut und quietschender. Eine klare Grenze zum Kampfruf ist nicht zu erkennen. Außerdem können die Kampfrufe in ihren Parametern von Ruf zu Ruf variieren. Extreme Kampfrufe werden von kämpfenden Männchen produziert, lange (bis 400 ms) quietschende Töne.

Der Befreiungsruf ist ein schnelles „kock-kock-kock“, dessen Einzelpulse etwa 25 ms dauern. Sie umfassen ebenfalls einen breiten Frequenzbereich; ihre Hauptfrequenz liegt zwischen 1 bis 1,5 und 2 bis 2,5 kHz. Die Intervalle zwischen den einzelnen Pulsen variieren um 130 ms. Befreiungsrufe hört man zuweilen am Ende eines Kampfes, meist jedoch, wenn sich ein Tier zufällig auf ein anderes setzt oder darauf springt.

Rufe von Weibchen

Zwei Nachzuchtweibchen reagierten auf heftig rufende Männchen mit eigenen Rufen, bei denen man wie bei den Männchen einen kurzen „Anzeigeruf“ (40 ms) und längere „Kampfrufe“ (300 ms) unterscheiden konnte. Diese Rufe waren leiser als die der Männchen; sie schienen höher, fast quietschend, umfaßten also nicht so ein weites Frequenzspektrum, und die lautesten von ihnen erinnerten an die Rufe ganz junger, halbwüchsiger Männchen. Selten hörte ich kurze, frequenzmodulierte Pfliffe von unterschiedlicher Länge mit einer Hauptfrequenz von circa 2,5 kHz und Nebenfrequenzen bei 4, 6 und 8 kHz. Ob diese Rufe von Weibchen irgendeine Funktion haben oder reine Artefakte darstellen, vielleicht erzeugt durch eine Hormonstörung, ist unklar. Klar ist, daß diese Weibchen in anderer Beziehung normale Weibchen waren; sie waren deutlich größer als die Männchen und legten regelmäßig entwicklungsfähige Eier.

Kommunizieren die Tiere durch Substratschütterungen?

Männchen, die Kampfrufe produzieren, versetzen zwischen zwei Kampfrufen oft das Blatt oder den Zweig, auf dem sie sitzen, in rasche Schwingungen (Abb. 3).

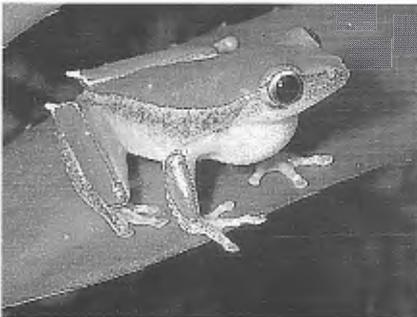


Abb. 3. Männchen in typischer Haltung bei der Produktion seismischer Signale.
Male in characteristic posture when producing seismic signals.

Dabei stößt das Männchen mehrfach hintereinander kräftig mit den Hinterbeinen auf das Substrat. Dieses Verhalten ähnelt dem oben beschriebenen Auf- und Abschwingen, das als Entfernungsmessung gedeutet wurde (s. S. 86), denn der Körper hebt und senkt sich auch hierbei rasch einige Male, doch geht die hier zu beschreibende Bewegung mehr von den Hinterbeinen aus. Meist führen kampfbereite Männchen die Kampfrufe und die Substratschwingungen abwechselnd aus, wobei die einzige Reaktion, die ich beobachtet habe, das gleiche Verhalten beim anderen Männchen war. Ich interpretiere dieses Verhalten als Kommunikation durch Substraterschütterungen, wobei vielleicht die Stärke der Erschütterungen ein Maß für die Kraft oder das Gewicht des Gegners sein kann. Auch die beiden oben beschriebenen rufenden Weibchen zeigten dieses Verhalten, und in der Nähe sitzende Männchen flüchteten dann meist mit einem Sprung.

Kämpfe

Wenn mehrere Männchen zusammen gehalten werden, kommt es fast jeden Abend, 1 bis 3 h nach Beginn der Dunkelphase, zu Kämpfen. Die Tiere beginnen mit Wechselrufen (Anzeigeruf), wobei sie sich gegenseitig stimulieren und mit kürzeren Intervallen (ca. 1 s) rufen als spontan. Dann gehen sie zu den Kampfrufen und den mutmaßlichen Signalen durch Substratschwingungen über. Schließlich springen sie aufeinander los, und jeder packt und drückt den anderen im Thorax-



Abb. 4. Zwei Männchen beim Umklammerungskampf.
Two males fighting.

bereich. Meist umklammern sich die Tiere gegenseitig, Bauch an Bauch, und drücken. Oft verlieren sie dabei den Halt, bis sie von einem Zweig oder Blatt herabhängen (WEYGOLDT 1985) (Abb. 4). Auch bei solchen Kämpfen, die 15 min und länger dauern können, rufen die Kontrahenten noch; ihre Rufe klingen jetzt gequetscht, langezogen und leise. Schließlich trennen sich die Tiere, entweder spontan oder weil der unterlegene den Befreiungsruf äußert. Laut den Anzeigeruf produzierend eilen sie voneinander weg.

Fortpflanzung und Entwicklung

Die Fortpflanzung wird wahrscheinlich durch anhaltende Regenfälle ausgelöst. In November 1981 hörte ich zahlreiche Männchen rufen. Gleichzeitig fand ich weit entwickelte Larven, was darauf deutet, daß sich *Phyllomedusa marginata* in diesem Jahr auch bei längeren Regenfällen während der Trockenzeit fortgepflanzt hat. Im November 1988 hörte ich an der gleichen Stelle kein einziges Tier, obwohl es in der Trockenzeit viel geregnet hatte und die Regenzeit schon eingesetzt hatte (vielleicht ist die Art, ähnlich wie andere Arten [WEYGOLDT 1989], infolge einiger trockener Jahre oder aus anderen Gründen in ihrem Bestand stark dezimiert worden). Im Terrarium haben einige Weibchen nach mehrtägiger künstlicher Beregnung, andere nach einiger Zeit Haltung unter extremen Trockenbedingungen (s. o.) und wieder andere spontan Eier gelegt. Ein Weibchen kann in einer Saison mehrere Gelege produzieren. Ein Weibchen, das aus einer im November 1981 gefangenen Larve aufgezogen worden war, wurde Anfang Januar 1984 für 4 Tage (zusammen mit zwei Männchen) künstlich beregnet, danach wurde es in sein Terrarium zurückgesetzt. Einen Tag später legte es Eier, und nun produzierte es 10 Gelege ohne weitere Beregnung, jeweils in Abständen von 34 bis 38 Tagen, und dann noch vier weitere Gelege in größeren (bis 3 Monate) Abständen. Danach folgte eine Ruhepause. Im Februar 1986 wurde das Tier erneut beregnet und produzierte daraufhin noch mehrere Gelege. Anfang November 1986 schließlich starb das Tier. Auch Nachzuchtweibchen produzierten mehrere Gelege, wenn auch weniger und in größeren Abständen.

Die Partnerfindung wurde nicht beobachtet; sie fand nachts statt und war nicht vorhersagbar. Selten wurden nicht paarungsbereite Weibchen geklammert



Abb. 5. Ein Paar im Amplexus bei der Suche nach einem Eiablageplatz.

Pair in amplexus searching for an oviposition place.

(manchmal sogar die anderer Arten, z. B. *P. tomopterna*). In solchen Fällen gab das Männchen seinen Amplexus meist schon am Vormittag wieder auf, ohne daß ich besondere Befreiungssignale des Weibchens hören konnte. Meist wurden jedoch nur eiablagebereite Weibchen geklammert (Abb. 5), und die Eiablage setzte in Laufe des folgenden Nachmittags ein. Das Paar suchte vorher nicht das Wasser auf, wie von anderen Arten beschrieben (BAGNARA et al. 1986, PYBURN 1970). Die Eier wurden in Nischen, Spalten und Verstecken in der Nähe des Wassers und oberhalb des Wasserspiegels abgelegt (WEYGOLDT 1984b). Die Eiablagen endeten damit, daß das Männchen, manchmal noch bevor die letzten Eier gelegt waren, laut rufend davonsprang.

Ein Gelege enthält zwischen 30 und 50 blau gefärbte Eier von 4 mm Durchmesser sowie zahlreiche leere (flüssigkeitsgefüllte) Eihüllen. Am animalen Pol befindet sich ein wenig braunes Pigment, das sich während der folgenden Furchungsteilungen in den Teilungsfurchen ansammelt. Die Embryonalentwicklung dauert bei Zimmertemperatur 10 bis 14 Tage. Die Larven können spontan schlüpfen, meist wird das Schlüpfen aber durch eine kurze Übersprühung oder Beregnung des Geleges angeregt. Danach schnellen sich die Kaulquappen in weitem Bogen heraus. Im Terrarium haben die meisten von ihnen auch dann den Wasserteil gefunden, wenn das Gelege nicht direkt über dem Wasser angebracht war und die Larven bis zu 20 cm Entfernung zu überbrücken hatten und der Boden mit Fallaub und Pflanzen bedeckt war.

Die frisch geschlüpften, zunächst fast schwärzlichen Larven haben eine Körperlänge von 3,5 bis 4,5 mm und eine Gesamtlänge von 14 bis 15 mm. Sie sinken zunächst unter, schwimmen aber nach wenigen Sekunden zur Wasseroberfläche, holen Luft und passen damit ihr Gewicht dem des Wassers an. In der Ruhe stehen sie mit ständig undulierender Schwanzspitze schräg im Wasser, mit dem Vorderende nach oben, und filtrieren. Im Freien bilden sie keine Schwärme, halten sich aber gehäuft an tieferen und beschatteten Plätzen auf. Sie sind Allesfresser, die Salat abnagen, die Wasseroberfläche abseihen und Nahrung vom Boden aufnehmen. Die morphologischen Merkmale (Mundfeld etc.) der Larven sind von IZECKSOHN & DA CRUZ (1976) beschrieben worden. Ältere Larven haben eine gelblich-braune Grundfarbe mit je einer dunklen lateralen Längsbinde, die bis in die Schwanzspitze reicht, und Ansammlungen von dunkleren Chromatophoren auf der dorsalen Begrenzung (gegen den Flossensaum) des Schwanzes. Die Larven sind vorwiegend nachts aktiv. Dann verfärben sie sich, ähnlich wie andere *Phyllomedusa*-Larven (BAGNARA, 1974), indem ihre Flossensäume im mittleren Bereich von dorsal und vor allem ventral schwärzlich werden. In Seitenansicht erscheint der Körper dadurch hinten, vor dem Schwanzende, eingeschnürt und fischähnlich. Im Laufe von 53 bis 60 Tagen (bei Zimmertemperatur) wachsen die Larven auf eine Körperlänge von 16 bis 17 mm oder Gesamtlänge von 45 bis 47 mm heran. Schon vor dem Verlassen des Wassers wird die scharf abgesetzte grüne Rückenfärbung deutlich. Sofort nach dem Durchbrechen der Vorderbeine verlassen die Tiere das Wasser. Nach wenigen Tagen ist der Schwanz resorbiert, und die Jungfrösche beginnen mit der Nahrungsaufnahme. Kräftige Tiere können gleich Stubenfliegen fressen, doch erwies es sich als besser, zunächst mit großen *Drosophila*

zu füttern. Merkwürdigerweise sind die Jungfrösche dorsal meist nicht grün, auch wenn sich die Rückenfläche vor der Metamorphose grün färbte, sondern strohgelb und erst nach und nach, im Verlauf von Monaten, setzt sich die leuchtende Grünfärbung durch, langsam von hinten nach vorn fortschreitend. Schon nach wenigen Monaten beginnen die halbwüchsigen Männchen mit leisen, noch sehr hohen Rufen, und 9 bis 12 Monate nach der Metamorphose sind sie ausgewachsen und rufen regelmäßig.

Phyllomedusa marginata scheint nicht sehr langlebig zu sein. Das auf Seite 90 geschilderte Weibchen starb am Ende seines fünften Lebensjahres. Auch andere Tiere starben im Alter von wenigen Jahren.

Diskussion

Die Gattung *Phyllomedusa* enthält mehrere Artengruppen, die sich vor allem in der unterschiedlichen Spezialisierung der Füße und Hände und in anderen Merkmalen unterscheiden (CANNATELLA 1980, 1982, CRUZ 1982, DUELLMAN et al. 1988). Die Verwandtschaft dieser Artengruppen untereinander ist noch unklar; es scheint, daß die Gattung *Phyllomedusa* keine monophyletische Gruppe ist und daß einige der Gruppen in den Rang von Gattungen erhoben werden sollten (CANNATELLA 1980, CRUZ pers. comm.). Die Vertreter der *Phyllomedusa fimbriata*-Gruppe, zu der auch *P. marginata* gehört, haben relativ unspezialisierte Hände und Füße, deren Finger und Zehen zu einem Drittel bis zur Hälfte mit Spannhäuten verbunden sind. Die erste Zehe ist kürzer als die zweite, aber dennoch opponierbar. Auch in der Eiablage sind diese Arten wahrscheinlich ursprünglicher als die anderen Gruppen der Gattung *Phyllomedusa*, jedenfalls wenn man hypothetisiert, daß die Eiablage in eingerollten Blättern ein abgeleitetes Merkmal ist und die *P.-fimbriata*-Gruppe diese Fähigkeit nicht sekundär verloren hat (über die Eiablageplätze verschiedener *Phyllomedusa*-Arten s. LANGONE et al. 1985). Die Fähigkeit zur Herstellung von Blattnestern könnte als eine Synapomorphie der Gattung *Phyllomedusa* s. str. aufgefaßt werden, aus der dann die *fimbriata*-Gruppe herausgenommen werden muß. Andererseits enthält das Gelege von *P. marginata* wie das anderer *Phyllomedusa*-Arten neben normalen Eiern auch eilose Eihüllen, die als Wasserversorgung für die sich entwickelnden Eiern gedeutet werden (PYBURN 1980). Bei *Agalychnis* und *Pachymedusa* fehlen diese, ein Anzeichen vielleicht, daß die *P.-fimbriata*-Gruppe näher mit der Gattung *Phyllomedusa* verwandt ist als mit den anderen beiden Gattungen.

Im folgenden sollen einige Besonderheiten und Probleme des Verhaltens, die mir bei der Haltung und Zucht von *Phyllomedusa marginata* aufgefallen sind, diskutiert werden.

Ruhe- oder Schlafverhalten

Verschiedene Arten der Gattung *Phyllomedusa* suchen für die tägliche Ruhe unterschiedliche Plätze auf und nehmen verschiedene Schlafstellungen ein.

P. marginata setzt sich dazu immer auf die Oberseite von Blättern an Stellen, an denen die Vegetation dicht ist. Noch offener, sogar auf besonnten Blättern, schläft *P. tomopterna* (WEYGOLDT 1981). Eng angeschmiegt an Blätter verbringt auch *P. exilis* aus der *P.-guttata*-Gruppe den Tag, jedoch niemals offen auf der Oberseite, sondern auf der Unterseite oder, bevorzugt, an senkrecht stehenden oder hängenden Blättern auf der dem Licht abgewandten Seite (WEYGOLDT 1984a). Ganz anders verhalten sich Arten wie *P. burmeisteri*, *P. bahiana*, *P. sawagei* und andere. Sie können sich zwar auch auf Blätter setzen, meist sitzen sie jedoch quer, ähnlich einem Vogel, auf dünnen Zweigen oder Ästen, in einer mehr oder weniger abgelenkten Haltung. *P. rohdei* und ihre Verwandten schließlich zwingen sich zwischen eng stehende Blätter oder in dunkle Nischen. Wenn sie auf Blättern oder längs, nicht quer, auf Zweigen schlafen, dann an Stellen mit sehr dichtem Blättergewirr.

Möglicherweise besteht eine Korrelation zwischen den unterschiedlichen Schlafstellungen und der Gestalt der Tiere. *P. marginata* und die anderen Arten der *P.-fimbriata*-Gruppe haben auffällige dreieckige Fersenzipfel (Calcars), und das gleiche gilt für die meisten Populationen von *P. tomopterna*. Ähnliche Calcars besitzen auch andere Hylidae (*Agalychnis calcarifer*, *Hyla geographica* u. a.), und diese schlafen ebenfalls offen auf Blättern. Während der Schlafstellung liegen die Zipfel flach auf dem Blatt und verhindern so eine Schattenbildung und helfen bei der Konturauflösung. Bei *P. exilis*, die sich an der lichtabgewandten Seite an Blätter anschmiegt, gibt es kleine Andeutungen von Fersenzipfeln, und Arten wie *P. burmeisteri* und *P. rohdei* fehlen sie ganz. Fersenzipfel können also als Anpassung an das Schlafen offen auf Blättern aufgefaßt werden, durch die die Tiere weniger leicht sichtbar werden.

Das „Fangen von Luftplankton“

Wichtigster Sinn beim Beutefang ist bei Hyliden sicher der optische. Bei anderen Fröschen kommen andere Sinne hinzu, so der chemische bei Bufoniden, Pipiden und Rhinophryniden (Diskussion bei DUELLMAN & TRUEB 1986). Bei den Pipiden sind Erschütterungssinn (Seitenliniensystem) und Tastsinn viel wichtiger als der optische Sinn. Daß Tastreize auch bei Hyliden beim Beutefang genutzt werden können, zeigen die geschilderten Beobachtungen von Fröschen, die nach Beute schnappen, wenn sie an der Schnauze berührt werden, und von Tieren, die „nach Sprühwasser greifen“. Dieses letztere Verhalten kann man im Terrarium bei vielen kleinen und mittelgroßen Hyliden auslösen; ich habe es bei *H. ruschii*, *H. weygoldti* und bei *Fritziana goeldi* und anderen beobachtet. Ganz unbekannt ist jedoch, welche Rolle der Tastsinn beim Beutefang unter natürlichen Bedingungen spielt.

Akustische Kommunikation

Bemerkenswert ist, daß bei *P. marginata* Anzeigeruf und Kampfruf durch ein Kontinuum intermediärer Rufe verbunden sind. In diesem Merkmal unterscheidet

sich *P. marginata* deutlich von Arten wie *P. tomopterna* oder *P. rohdei*, bei denen beide Rufe nicht durch Übergänge verbunden sind. Möglicherweise entstehen die distinkten Rufe jedoch auch bei diesen Arten erst im Laufe der Ontogenie; jedenfalls sind sie bei jungen, zum ersten Mal rufenden Männchen noch nicht deutlich verschieden. Die Tatsache, daß Anzeigeruf und Kampfruf die Endpunkte eines Kontinuums sind, kann also entweder ein ursprüngliches Merkmal sein oder ein Jugendmerkmal, das bei *P. marginata* erhalten geblieben ist. Vielleicht ermöglicht die Variabilität der Rufe auch eine feinere, genauere Kommunikation.

Kommunikation durch Substraterschütterungen

Es ist bekannt, daß Amphibien sehr feine seismische Signale perzipieren können. *Leptodactylus albilabris* zeigt die höchste Empfindlichkeit gegenüber Substratvibrationen, die man bei terrestrischen Wirbeltieren gefunden hat (NARINS & LEWIS 1984, LEWIS & NARINS 1985). Diese Art reagiert auf die seismischen Signale, die von herannahenden menschlichen Schritten ausgehen, und wahrscheinlich auch auf die, die passiv von anderen Männchen beim Rufen erzeugt werden. An *Phyllomedusa marginata* ist nun meines Wissens zum ersten Mal wahrscheinlich gemacht worden, daß auch spezielle Verhaltensweisen zur Erzeugung von Substraterschütterungen eingesetzt werden können. Die Herkunft dieses Verhaltens ist unklar, aber die Ähnlichkeit mit den Bewegungen, die *P. marginata* oft beim Verfolgen einer Beute zeigt und die hier als Methode zur Entfernungsmessung gedeutet wurden, läßt vermuten, daß die Erschütterungssignale hier ihren Ursprung haben.

Fortpflanzung

Die Beobachtungen im Terrarium und die wenigen Freilandbeobachtungen zeigen, daß die Fortpflanzung während der Regenzeit stattfindet und sich in regenreichen Jahren bis in die Trockenzeit ausdehnen kann. Unter günstigen Bedingungen kann ein Weibchen mehrere Gelege in einer Fortpflanzungsperiode produzieren, mit Abständen von eineinhalb bis zwei Monaten. Diese Fähigkeit zur schnellen Vitellogenese ist auch von anderen Vertretern der Phyllomedusinae bekannt, besonders eindrucksvoll bei *Pachymedusa dacnicolor*, bei der ein Weibchen mehrere Gelege von bis zu 1 000 Eiern pro Fortpflanzungsperiode produzieren kann (BAGNARA et al. 1986, RASTOGI et al. 1986, JELA et al. 1986).

Danksagungen

Die Arbeiten in Brasilien wurden ermöglicht durch die Gastfreundschaft der Familie K. H. MOHRING, Vitória, und durch die Hilfe des inzwischen verstorbenen Prof. Dr. AUGUSTO RUSCHI vom Museu de Biologia „Prof. Mello Leitão“. Ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt. Außerdem danke ich für Hilfe, zahlreiche Diskussionen und Anregungen den Herren Prof. Dr. O. L. PEIXOTO und Prof. S. P. C. de SILVA. Die Arbeit wurde unterstützt durch Reisebeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung

Phyllomedusa marginata, ein kleiner Makifrosch von den Atlantischen Bergen in Santa Teresa im Bundesstaat Espirito Santo, Brasilien, wurde über drei Generationen nachgezüchtet. Diese Art gehört mit *P. fimbriata* und *P. appendiculata* zur *P.-fimbriata*-Gruppe. Es werden Beobachtungen über das Schlafverhalten, den Beutefang, das Kommunikationsverhalten und Fortpflanzung und Entwicklung mitgeteilt. Die Fersenanhänge (Calcars) werden als Strukturen gedeutet, die bei den auf offenen Blättern schlafenden Tieren die Schattenbildung und damit die Sichtbarkeit reduzieren. Das Beutefangverhalten kann nicht nur durch optische sondern auch durch taktile Reize ausgelöst werden. Die Männchen produzieren drei Rufe, den „Paarungsruf“ (advertisement call), den „Kampfruf“ (aggressive encounter call) und den Befreiungsruf. Die ersten beiden Ruf-typen sind nicht distinkt sondern durch eine Serie intermediärer Rufe verbunden. Bei agonistischen Begegnungen produzieren die Männchen nicht nur den „Kampfruf“, sondern sie kommunizieren wahrscheinlich auch durch seismische Signale, indem sie Blätter oder Zweige durch charakteristische Bewegungen in Schwingungen versetzen. Die Eiablage erfolgte im Terrarium bei einigen Weibchen spontan, bei anderen nach kurzer künstlicher Beregnung oder nach einiger Zeit unter sehr trockenen Bedingungen. Ein Weibchen kann ohne weitere Stimulierung mehrere Gelege hintereinander produzieren, mit zeitlichen Abständen von ein bis zwei Monaten. Die Eier werden in Nischen und Spalten versteckt und die frischgeschlüpften Larven finden unter feuchten Bedingungen den Weg zum Wasser auch, wenn das Gelege nicht direkt über dem Wasser abgelegt worden war. Die Bedeutungen der Beobachtungen werden diskutiert.

Schriften

- BAGNARA, J. T. (1974): The tail-darkening reaction of phyllomedusine tadpoles (1). — J. Exp. Zool., Philadelphia, **187**(1): 149-154.
- BAGNARA, J. T., L. JELA, F. MORRISSETT, & R. K. RASTOGI (1986): Reproduction in the Mexican leaf frog (*Pachymedusa dacnicolor*) I. behavioral and morphological aspects. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **121**: 1-31.
- CANNATELLA, D. C. (1980): A review of the *Phyllomedusa buckleyi* group (Anura, Hylidae). — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **87**: 1-40.
- (1982): Leaf frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura, Hylidae). — Copeia, New York etc., **1982**(3): 501-513.
- CRUZ, C. A. G. DA (1982): Conceituação de grupos de espécies de Phyllomedusinae Brasileiras com base em caracteres lavários (Amphibia, Anura, Hylidae). — Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro, Itaguai, **5**(2): 147-171.
- (1985): Redescricao de *Phyllomedus fimbriata* (Miranda-Ribeiro) e revalidaç o de *P. appendiculata* LUTZ (Amphibia, Anura, Hylidae). — Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro, Itaguai, **8**(1-2): 93-98.
- DUELLMAN, W. E. (1970): The hylid frogs of Middle America. — Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **1**. 753 pp.
- DUELLMAN, W. E., J. E. CADLE, & D. C. CANNATELLA (1988): A new species of terrestrial *Phyllomedusa* (Anura, Hylidae) from southern Peru. — Herpetologica, Chicago etc., **44**(1): 91-95.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. — New York, St. Louis, 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 etc., **16**: 183-190.
- IGA, T. & J. T. BAGNARA (1975): An analysis of color change phenomena in the leaf frog, *Agalychnis dacnicolor*. — J. Exp. Zool., Philadelphia, **192**: 331-342.
- IZECKSOHN, E. & C. A. G. DA CRUZ (1976): Nova espécie de Phyllomedusinae do Estado do Espírito Santo, Brasil. — Revta Brasil. Biol., Rio de Janeiro, **36**: 257-261.

- JELA, L., R. K. RASTOGI, G. DELRIO, & J. T. BAGNARA (1986): Reproduction in the Mexican leaf frog, *Pachymedusa dacnicolor* III. The female. — Gen. Comp. Endocrinol., New York etc., **63**: 381-392.
- LANGONE, J. A., C. M. PRIGIONI, & L. VENTURINO (1985): Informe preliminar sobre el comportamiento reproductor y otros aspectos de la biología de *Phyllomedusa itheringi*, BOULENGER, 1885 (Anura, Hylidae). — Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo XI, **152**: 1-12.
- LEWIS, E. R. & P. M. NARINS (1985): Do frogs communicate with seismic signals? — Science, New York, **227**: 187-189.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. (1926): Notas sobre servirem ão estudo dos gymnobatrachios (Anura) brasileiros. — Arch. Mus. Nac., Rio de Janeiro, **27**: 1-227.
- NARINS, P. M. & E. R. LEWIS (1984): The vertebrate ear as an exquisite seismic sensor. — J. Acoust. Soc. Am. **76**: 1384-1387.
- PYBURN, W. F. (1970): Breeding behavior of the leaf frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. — Copeia, New York etc., **1970**: 209-218.
- (1980): The function of eggless capsules and leaf nests of the frog *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura, Hylidae). — Proc. Biol. Soc. Washington, **93**(1): 153-167.
- RASTOGI, R. K., L. JELA, G. DELRIO, & J. T. BAGNARA (1986): Reproduction in the Mexican leaf frog, *Pachymedusa dacnicolor* II. The male. — Gen. Comp. Endocrinol., New York etc., **62**: 23-35.
- WEYGOLDT, P. (1981): Durch Nachzucht erhalten: Der Makifrosch *Phyllomedusa tomopterna*. — Aqua.-Mag., Stuttgart, **15**(3): 160-165.
- (1984a): Durch Nachzucht erhalten: Der Makifrosch *Phyllomedusa exilis*. — Aqua.-Mag., Stuttgart, **18**(3): 147-150.
- (1984b): Die Eiablage von *Phyllomedusa marginata* IZECKSOHN & DA CRUZ, 1976 (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) im Terrarium. — Salamandra, Bonn, **20**(4): 248-251.
- (1985): Ein Kleinod unter den Makifröschen: *Phyllomedusa marginata*. — Aqua.-Mag., Stuttgart, **19**(4): 163-167.
- (1989): Changes in the composition of mountain stream frog communities in the Atlantic Mountains of Brazil: Frogs as indicators of environmental deterioration?. — Stud. Neotrop. Fauna Environm., in press.

Eingangdatum: 28. Februar 1990

Verfasser: Prof. Dr. PETER WEYGOLDT, Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität, Albertstraße 21a, D (W)-7800 Freiburg i. Br.