

# Ergänzende Daten zur Larvalentwicklung von *Mantella laevigata* METHUEN & HEWITT, 1913 (Amphibia: Mantellidae)

KERSTIN OETTER, STEFAN WANKE & MIGUEL VENCES

## Abstract

*Additional data on the larval development of Mantella laevigata METHUEN & HEWITT, 1913 (Amphibia: Ranidae: Mantellinae).*

We report about additional data on the larval developmental data of the tree-hole breeding Malagasy poison frog *Mantella laevigata*. Our observations are based on a total of 266 eggs obtained in captivity. Separately reared tadpoles metamorphosed at an average of 84 (66-113) days and had mean snout-vent lengths of 11.7 mm (10-15 mm). Rearing simultaneously two or more conspecific tadpoles in the same container resulted in strong growth-inhibiting effects and death.

Key words: Amphibia: Ranidae: Mantellidae: *Mantella laevigata*; captive breeding; larval development; Madagascar.

## Zusammenfassung

Wir berichten über weitere Erkenntnisse zur Larvalentwicklung des Madagaskar-Giftfrosches *Mantella laevigata*, der sich in Baumhöhlen fortpflanzt. Die Beobachtungen basieren auf insgesamt 266 im Terrarium erhaltenen Eiern. Nach einer Entwicklungszeit von durchschnittlich 84 (66-113) Tagen metamorphosierten die einzeln aufgezogenen Kaulquappen zu Jungfröschen von durchschnittlich 11,7 mm (10-15) Kopf-Rumpf-Länge. Bei Vergesellschaftung zweier oder mehrerer artgleicher Larven zeigten sich starke wachstumshemmende Effekte, die das Einstellen des Wachstums und den Tod zur Folge hatten.

Schlagwörter: Amphibia: Mantellidae: *Mantella laevigata*; Nachzucht; Larvalentwicklung; Madagaskar.

## 1 Einleitung

*Mantella laevigata* METHUEN & HEWITT, 1913 ist die Einzige bisher bekannte Art ihrer auf Madagaskar endemischen Gattung, die Einzeleier in wassergefüllte Baumhöhlen und Bambusstümpfe in Höhen bis zu 4 m über dem Boden ablegt (GLAW & VENCES 1992). Die Adulttiere messen 22-29 mm Kopf-Rumpf-Länge (VENCES et al. 1999). Sie sind tagaktiv und besitzen alkaloidische Hautgifte (DALY et al. 1996). Die Körperfärbung ist größtenteils schwarz mit einer zum Hinterleib auslaufenden gelblich-grünen Rückenfärbung. Individuell verschieden ist die blaue Bauchzeichnung.

Bisher konnten nur Einzelbeobachtungen zur Entwicklung der Kaulquappen im Freiland und Terrarium notiert werden (GLAW & VENCES 1992, 1994, GLAW et al. 1998, 2000): Die von den Elterntieren in der kapillaren Feuchtigkeitszone abgelegten relativ großen weißen Einzeleier (Durchmesser etwa 2,7 mm) benötigen sechs bis neun Tage bis zum Schlupf. Bereits nach zwei Tagen ist der Embryo in der Eihülle deutlich sichtbar. Vor dem Durchbruch der Vorderbeine ist die gelblich-grüne Rückenfärbung der Adulttiere bereits ausgeprägt. *M. laevigata* Kaulquappen besitzen im Gegensatz zu allen anderen Kaulquappen der Gattung einen stark ausgeprägten Hornschnabel sowie eine reduzierte Anzahl an Lippenzähnen. Die von GLAW & VENCES (1992) hieraus abgeleitete Vermutung, dass die Kaulquappen oophag sind, konnte schließlich anhand von Verhaltensbeobachtungen bestätigt werden (GLAW et al. 2000).

Seit 1995 werden im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, einige Exemplare der Art zur Nachzucht gehalten. Im Folgenden sollen die Daten zur Entwicklungsgeschwindigkeit von *M. laevigata* anhand der 1998 und 1999 aufgezogenen Tiere weiter vervollständigt werden. Die mit der Oophagie und Einzeleiablage einhergehenden soziobiologischen Aspekte und deren Parallelen zu anderen eifressenden Arten, zum Beispiel den Dendrobatiden, sollen an anderer Stelle erörtert werden.

## 2 Material und Methoden

Die Haltung der Adulttiere und die Nachzucht erfolgte in Terrarien, wie bei GLAW et al. (2000) beschrieben. Zur Eiablage dienten halbierte wassergefüllte Kokosnussschalen. Diese kleideten wir teilweise mit einer dünnen Silikonschicht aus, um den Wasserstand in den Schalen zu halten. Sofern die raue Oberfläche der Kokoschalen erhalten blieb, wurden sie als Eiablageplatz sogar in 40 cm Höhe angenommen. Die Eier oder die bereits geschlüpften Kaulquappen wurden dem Terrarium entnommen und einzeln in kleine Plastikschalen mit 150 bis 200 ml Wasser umgesetzt. Sie wurden ab dem zweiten Lebenstag jeden zweiten Tag mit einer Messerspitze gemahlenem Tetra Pleco Min<sup>®</sup> gefüttert, wonach im Abstand von drei bis acht Stunden ein Totalwasserwechsel (mindestens einen Tag abgestandenes Leitungswasser) durchgeführt wurde. Die Wassertemperatur betrug abhängig von der Außentemperatur 21-28 °C.

Die Entwicklungsstadien werden nach GOSNER (1960) angegeben.

Wir registrierten das Datum von Eiablage und Schlupf, Hinterbein- und Vorderbeindurchbruch (Entwicklungsstadien 32 und 42) und Metamorphose. Außerdem vermaßen wir die Tiere zu Beginn und am Ende der Metamorphose (Gesamt-Länge, GL; Kopf-Rumpf-Länge, KRL; Körperbreite, KB, hinter den Vorderbeinansätzen gemessen).

## 3 Ergebnisse und Diskussion

In den Versuchszeiträumen 1998 und 1999 wurden die Daten von insgesamt 266 Eiern zusammengetragen, von denen zirka 60 % befruchtet und zirka 10 % unbefruchtet waren. Die restlichen rund 30 % wurden entweder gefressen, verschwanden auf ungeklärte Weise oder kamen ohne erkennbaren Grund nicht zur Entwicklung. 118 Kaulquappen schlüpften aus den befruchteten Eiern und wurden in ihrer weiteren Entwicklung beobachtet. Kritische Phasen in der Entwicklung waren vor allem die ersten zehn Tage nach dem Schlupf (in dieser Zeit starben etwa 39 % der geschlüpften Kaulquappen), der Durchbruch der Vorderbeine und die Metamorphose. Die im Verlauf der Metamorphose gestorbenen Tiere hatten teilweise steife „Streichholz“-Vorderbeine (fünf Tiere). In einem Fall wurde das linke Vorderbein gar nicht ausgebildet.

Die Entwicklungsdauer der Kaulquappen von *M. laevigata* vom Schlupf bis zum Jungfrosch betrug 66-113 ( $\bar{x} = 84,2 \pm 10,2$ ;  $n = 39$ ) Tage.

Ungefähr 30-90 Minuten nach der Eiablage kam es zu ersten Zellteilungen (Abb. 1). Bereits nach drei Stunden war das Stadium der Morula erreicht. Zwei Tage nach der Ablage war ein Embryo in der Eihülle sichtbar, der sich zwischen dem dritten und fünften Tag zu bewegen begann. Der Schlupf erfolgte 4-10 ( $\bar{x} = 6,4 \pm 1,3$ ;  $n = 118$ ) Tage nach der Eiablage. Beim Schlupf waren die Kaulquappen weiß bis gelblich. Ihr Dottersack war nach etwa zwei Tagen aufgebraucht. Langsam entwickelte sich die charakteristische dunkelbraune bis schwarze Färbung der Kaulquappe. 25-73 ( $\bar{x} = 42,9$

$\pm 9,1$ ;  $n = 53$ ) Tage nach dem Schlupf waren die Hinterbeinansätze gut sichtbar (Stadium 32). Während der weiteren Entwicklung zeigte sich etwa eine Woche vor dem Durchbruch der Vorderbeine die gelblich-grüne Rückenzeichnung der Adulttiere. 49-106 ( $\bar{x} = 75,2 \pm 11,4$ ;  $n = 39$ ) Tage nach dem Schlupf begann die Metamorphose mit dem Durchbruch des ersten Vorderbeins, das Zweite folgte innerhalb der nächsten 48 Stunden (Stadium 42). Bei allen 37 Tieren, bei denen dies registriert wurde, brach zuerst das linke Vorderbein durch. Zu diesem Zeitpunkt maßen die Tiere 24-33 mm ( $\bar{x} = 28,0 \pm 1,9$ ;  $n = 35$ ) GL, 7-14 mm ( $\bar{x} = 12,1 \pm 1,3$ ;  $n = 35$ ) KRL und 4-7 mm ( $\bar{x} = 6,3 \pm 0,9$ ;  $n = 35$ ) KB. Die Dauer der Metamorphose betrug 6-12 Tage ( $\bar{x} = 8,6 \pm 1,0$ ;  $n = 35$ ). Sobald der Schwanzrest die Jungfrösche nicht mehr an der Fortbewegung an Land behinderte (Abb. 2), verließen sie das Wasser und waren schon zu erstaunlichen Sprungleistungen in der Lage. Zum Ende der Metamorphose war bereits die individuelle Bauchzeichnung ausgeprägt. Die KRL der Jungfrösche lag bei 10-15 mm ( $\bar{x} = 11,7 \pm 0,9$  mm;  $n = 27$ ). Ein untersuchtes Tier in diesem Stadium wog 0,15 g.

Um den Einfluss der Vergesellschaftung von zwei oder mehr *M. laevis* Kaulquappen auf das Wachstum und die Überlebenschance zu ermitteln, wurde eine Reihe von Versuchen und Beobachtungen ausgewertet:

(1) In vier Fällen schlüpfen 1998 jeweils im Abstand von 24 Stunden in einer Kokosnussschale desselben Terrariums zwei Kaulquappen. Hier hatten sie die Möglichkeit, frisch abgelegte Eier als zusätzliche Nährstoffquelle zu nutzen. In drei Fällen fraß nur die größere Larve Eier, in einem Fall gelang dies auch der jüngeren Larve. In keinem der vier Versuche erreichte die jeweils jüngere Kaulquappe mehr als zehn Lebenstage (Tab. 1).

(2) 1998 beobachteten wir, dass bereits dunkel gefärbte Kaulquappen nicht nur Eier, sondern auch frisch geschlüpfte Kaulquappen fraßen.

(3) 1999 wurden vier Versuche außerhalb des Terrariums durchgeführt. Es wurden Eier mit dem selben Ablagedatum gewählt, die (a) als Eier, (b) als soeben geschlüpfte Kaulquappen, (c) als eine Woche alte Kaulquappen und (d) vier Wochen nach dem Schlupf zusammengesetzt wurden. In allen Versuchen nahmen jeweils beide Kaulquappen einige Tage an Größe zu. Nach drei bis neun Tagen war jedoch bei je einer der beiden Kaulquappen keine Größenzunahme mehr festzustellen. In Versuch (c) starben beide Kaulquappen nach sechs Tagen; in allen anderen Versuchen starb die jeweils kleinere Kaulquappe 11-36 Tage nach dem Zusammensetzen (nach 4-28 Tagen stellte eine der beiden Larven ihr Wachstum ein).

(4) Von 13 zwei Wochen alten Kaulquappen, die 1999 zusammen in ein 25 l Aquarium gesetzt wurden, starben in den ersten zehn Tagen fünf Tiere. Die verbliebenen entwickelten einen längeren, stärker ausgeprägten Schwanz mit breiterem Flossensaum als ihre Artgenossen in den kleinen Wasserschalen. Dieser bildete sich bei zwei Tieren, die wieder in die Plastikschalen gesetzt wurden, teilweise zurück. Nur zwei Tiere erreichten den Durchbruch der Vorderbeine in dem Aquarium. Beide Larven wiesen erst gleichzeitig mit dem Durchbruch der Vorderbeine die charakteristische gelblich-grüne Rückenzeichnung auf. Auffällig war, dass die Größe dieser beiden Kaulquappen deutlich über dem Durchschnitt der in den Schalen aufgezogenen Quappen lag (GL 36 mm; KRL 14-15 mm; KB 8-9 mm). Die KRL nach der Metamorphose betrug 14-15 mm (Entwicklungsdauer 88 und 97 Tage).

(5) Eine Kaulquappe des madagassischen Hyperoliiden *Heterixalus boettgeri* MOCQUARD 1902, die zu einer *M. laevis* Quappe gesetzt wurde, zeigte keine Größenzunahme und starb nach drei Wochen. Im Freiland leben diese beiden Arten nicht vergesellschaftet.



Abb. 1. Eier von *Mantella laevis* 30-90 min nach der Eiablage mit elf Tage alter Kaulquappe.  
Eggs of *Mantella laevis* 30-90 min after egg deposition together with eleven-day-old tadpole.



Abb. 2. *Mantella laevis* in der Metamorphose.  
*Mantella laevis* during metamorphosis.

Eiablage/ egg deposition	Schlupf/ hatching	Tod/ death	Lebensstage der Kaulquappe/life span	Anzahl der gefressenen Eier/ number of eggs consumed
21. Mai	28. Mai	24. Jun.	27	6
21. Mai	29. Mai	04. Jun.	6	0
30. Mai	04. Jun.	02. Aug.	60	19
01. Jun.	05. Jun.	12. Jun.	8	0
20. Jun.	26. Jun.	12. Aug.	47	>7
21. Jun.	26. Jun.	02. Jul.	7	0
24. Jun.	01. Juli.	12. Aug.	42	>14
25. Jun.	02. Juli.	11. Jul.	10	4

Tabelle 1. Entwicklung von je zwei Kaulquappen, die 1998 innerhalb von 24 Stunden in einer Kokonusschale schlüpfen.

Development of two tadpoles that hatched in 1998 within 24 hours in the same coconut shell.

Aufgrund der hier vorgelegten umfassenden Daten kann die von LEBERRE (1993) aufgestellte These, Kaulquappen der Art *M. laevis* benötigten bei 24 °C nur 24 Stunden bis zum Schlupf und nur zwei Wochen bis zur Metamorphose, als widerlegt gelten (vgl. auch GLAW et al. 2000).

Unsere Ergebnisse zeigen, dass offensichtlich ein starker Konkurrenzdruck zwischen den Kaulquappen herrscht. Eine Einzelaufzucht erscheint unter dem Gesichtspunkt der Terraristik Erfolg versprechender und ist damit zu empfehlen. Ob die Larven aufgrund von Stress durch die reine Anwesenheit von Artgenossen, Nahrungskonkurrenz oder durch die Abgabe von wachstumshemmenden Substanzen sterben, ist bisher unklar. Letzteres ist aber relativ wahrscheinlich, da offenbar ähnliche Effekte auch auf Kaulquappen anderer Arten wirken. Die überdurchschnittliche Größe der Quappen, die in dem größeren Becken heranwachsen, lässt sich möglicherweise durch eine geringere Hemmstoffkonzentration erklären. Andere Faktoren wie zum Beispiel Futtermenge oder Dauer der Larvalentwicklung kommen als Erklärung weniger infrage, da sie nicht relevant von den in Schalen aufgezogenen Tieren abweichen. GLAW & VENCES (1992, 1994) berichteten von Baumhöhlen, in denen zwei Kaulquappen verschiedener Entwicklungsstadien vorkamen. Hierbei könnte es sich auch um eine normal heranwachsende Kaulquappe und eine im Wachstum zurückgebliebene gehandelt haben. Während Eier und noch unpigmentierte Larven von älteren Quappen in der Regel sofort gefressen werden, scheint zwischen bereits pigmentierten Quappen der Hang zum Kannibalismus deutlich eingeschränkt zu sein. Eine Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit und Quappengröße von der Dichte der vorhandenen Quappen (sowohl artgleicher als auch anderer Arten) ist auch für viele andere Anuren bekannt, und ein Zusammenhang mit biochemischen Hemmstoffen ist zumindest teilweise wahrscheinlich (ALFORD 1999). Allerdings ist der Effekt bei *M. laevis* (totales Einstellen des Wachstums und Tod einer Quappe nach wenigen Tagen) als besonders extrem entwickelt einzustufen, und hat sich sicherlich im Zusammenhang mit dem Aufwachsen in Baumhöhlen und der damit verbundenen hohen Konkurrenz um das begrenzte Nahrungsangebot (Futtereier) entwickelt. Auf der anderen Seite sollte sich das begrenzte Nahrungsangebot in den Baumhöhlen auch auf Entwick-

lungsdauer und Metamorphosegröße auswirken – entweder durch eine Verlängerung der Larvalentwicklung, oder durch ihre Beschleunigung gekoppelt mit einer geringeren Körpergröße bei der Metamorphose. Die Entwicklungsdauer von *M. laevigata* entspricht jedoch nahezu der anderer Arten der Gattung (67-122 Tage; vgl. GLAW et al. 2000). Die metamorphosierten Jungtiere sind zudem eher etwas größer als die anderer *Mantella* (10-11 mm; vgl. GLAW & VENCES 1994). Dies weist darauf hin, dass auch zeitliche und energetische Faktoren der Larvalentwicklung von *M. laevigata* an das Fressen artemingener Eier beziehungsweise an die Fütterung durch das Muttertier angepasst sind, und dass Eifressen bei *M. laevigata* als Regelfall aufzufassen ist.

### Dank

Wir danken WOLFGANG BÖHME (Bonn), KATHRIN SCHMIDT (Bonn) und FRANK GLAW (München), die die Haltung der Frösche im ZFMK ermöglichten und wichtige Hinweise beisteuerten.

### Schriften

- ALFORD, R.A. (1999): „Ecology“: Resource use, competition, and predation. – S. 240-278 in: MC DIARMID, R.W. & R. ALTIG (Eds.): Tadpoles. The biology of anuran larvae. – Chicago (Univ. Chicago Press), 444 S.
- DALY, J.W., N.R. ANDRIAMAHARAVO, M. ANDRIANTSIFERANA & C.W. MYERS (1996): Madagascar poison frogs and their skin alkaloids (*Mantella*). – Am. Mus. Novit., New York, **3177**: 1-34.
- GLAW, F. & M. VENCES (1992): Zur Biologie, Biometrie und Färbung bei *Mantella laevigata* METHUEN & HEWITT, 1913. – Sauria, Berlin, **14**(4): 25-29.
- (1994): A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. 2<sup>nd</sup> edition. – Köln (Vences & Glaw), 480 S.
- GLAW, F., K. SCHMIDT & M. VENCES (1998): Erstzucht von *Mantella laevigata*. – TI Magazin, Melle, **30**(140): 61-64.
- (2000): Nachzucht, Juvenilfärbung und Oophagie von *Mantella laevigata* im Vergleich zu anderen Arten der Gattung *Mantella* (Amphibia: Ranidae). – Salamandra, Rheinbach, **36**(1): 1-24.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – Herpetologica, Lawrence, **16**: 183-190.
- LE BERRE, F. (1993): Notes on three species of frogs of the genus *Mantella*. – The Vivarium, **4**(6): 19-22.
- VENCES, M., F. GLAW & W. BÖHME (1999): A review of the genus *Mantella* (Anura, Ranidae, Mantellinae): taxonomy, distribution and conservation of Malagasy poison frogs. – Alytes, Paris, **17**(1-2): 3-72.

Eingangsdatum: 3.März 2000

Verfasser: KERSTIN OETTER, STEFAN WANKE, MIGUEL VENCES, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn; E-Mail: uzsnt3@uni-bonn.de