

## Beitrag zur Kenntnis von *Dendrobates speciosus*

O. SCHMIDT, 1857

(Salientia: Dendrobatidae)

KARL-HEINZ JUNGFER

Mit 7 Abbildungen

### Abstract

Encounters with the endemic western Panamanian frog *Dendrobates speciosus* are rare. Some ecological data in a habitat of this frog were gathered on one occasion at a locality 1100 m in altitude in the rainy season (October) of 1981. The frogs exhibited temperature preferences of about 21°C. They were locally abundant probably because the secondary habitat offered good conditions to prey of *D. speciosus*.

Captive frogs are active mainly in the mornings when males call and matings take place. Male-male and rarely male-female aggression occurs. Males produce two types of calls. The loud type I call is produced by males ready to mate 1) when females are still out of sight, or 2) as a response to other males' type I calls nearby, or 3) when a female within sight is withdrawing. The soft type II call is produced when a female is in immediate vicinity just before and during mating.

Courtship and mating consist of at least ten phases, during which the male releases its spawn before the female has deposited the eggs.

Clutch sizes are 1-16 eggs. Females and sometimes males water their clutches. Experiments and observations indicate that females transport their larvae singly to water-filled leaf-axils. They feed them regularly on unfertilized eggs when a signal behaviour is carried out by the tadpoles. Signalling and feeding are shown to be identical with the behaviour exhibited by *D. pumilio*. A female may have up to three fertilized egg clutches at a time, but as soon as larvae out of the oldest clutch have been transported, younger clutches are neglected.

The coloration of live frogs is described. Larvae have only one row of denticles on the lower lip.

### 1. Einleitung und Geschichte

Während seiner Reisen in Lateinamerika hatte der spätere Inspektor des Botanischen Gartens zu Krakau, JOSEF von WARSZEWICZ, zwischen 1848 und 1851 Gelegenheit, Froschlurche in Panama, in den heutigen Provinzen Chiriquí und Bocas del Toro, zu sammeln. Diese wurden im Jahr 1857 und detaillierter nochmals 1858 von O. SCHMIDT beschrieben.

Die Unzugänglichkeit des Gebietes und offensichtliche Verwechslungen von Fundorten durch WARSZEWICZ (DUELLMAN 1970, SAVAGE 1970) führten dazu, daß einige der damals gesammelten Arten bisher nicht mehr oder nur wenige Male wiedergefunden werden konnten. Zu diesen letzteren gehört *Dendrobates speciosus*, dessen Terra typica „das Grenzgebiet zwischen Neu-Granada und Costa Rica, der Weg zwischen Bocca del toro und dem Vulkan Chiriqui“ ist (SCHMIDT 1858). Unter Neu-Granada verstand man damals die „Republik Columbia einschließlich des Staates Panama“ (WAGNER 1863). Das erwähnte Grenzgebiet ist also das zwischen den heutigen Staaten Costa Rica und Panama. Mit „Bocca del toro“ dürfte die heutige Provinzhauptstadt Bocas del Toro oder das karibische Küstengebiet gemeint sein. WARSZEWICZs Route wurde von dem Geographen MORITZ WAGNER (1863) festgehalten und teilweise selbst verfolgt.

Im Jahr 1923 sammelten DUNN und DURYEA Froschlurche in dem Gebiet der Wasserscheide, durch das auch WARSZEWICZ gekommen sein konnte (DUNN 1924). Sie fanden die „red beasts“ (DUNN 1931) an zwei Stellen: Gutiérrez (1372 m NN), einem heute nicht mehr auffindbaren Ort auf der atlantischen Seite der Cordillera, und oberhalb von Boquete. UTKE (pers. Mitt.) blieb dort 1978 auf der Suche nach diesen Tieren erfolglos. Genaueres über das Vorkommen von *D. speciosus* erwähnte DUNN nicht, wie auch SCHMIDT (1858) nur in Erfahrung gebracht hatte, daß die drei von WARSZEWICZ gesammelten Arten (*D. speciosus*, *D. pumilio* und *D. [= Phyllobates] lugubris*) „auf Blättern und Blumen“ vorkommen sollten.



Abb. 1. Gerodeter Montanwald, Habitat von *Dendrobates speciosus*. — Aufn. W. UTKE.  
Cleared montane forest, habitat of *Dendrobates speciosus*.

Zwei Revisionen, die die *Dendrobates*-Arten Zentralamerikas einschließen (SAVAGE 1968, SILVERSTONE 1975), tragen zur Frage der systematischen Stellung von *D. speciosus* bei und geben Beschreibungen von Alkoholmaterial. SILVERSTONE (1975) untersuchte den Mageninhalt eines Exemplares. Beide Autoren griffen aber offenbar auf die von DUNN und DURYEA gesammelten Tiere zurück, so daß sie keine weiteren Angaben zur Lebensweise der Art machen konnten. In den siebziger Jahren tauchten im europäischen Tierhandel „*Dendrobates speciosus*“ aus dem nordöstlichen atlantischen Costa Rica auf und fanden auch Einzug in die terraristische Literatur (zum Beispiel STETTLER 1978, Abb. 114). Bei diesen Tieren handelte es sich aber um relativ große *Dendrobates pumilio*. Sie ähneln *D. speciosus* zwar in der Färbung, sind jedoch deutlich kleiner. Fundorte von *D. speciosus* aus Costa Rica liegen nicht vor (SAVAGE 1980). Demnach waren aus der Literatur nur zwei Funde dieser Art bekannt. Sie muß deshalb nach *D. maculatus* W. PETERS, 1873, von dem nur ein Exemplar bekannt ist (MYERS 1982), als die am wenigsten bekannte *Dendrobates*-Art Zentralamerikas angesehen werden.

Erst kurz vor unserem eigenen Fund erfuhren wir noch von einem weiteren: C.W. MYERS (pers. Mitt.) war 1976 im Oberen Río Chiriquí-Tal, 30-40 km WNW der Terra typica, auf die Art gestoßen.

Im Oktober 1981 verbrachten WOLFGANG UTKE und ich sechs Tage im Oberen Río Chiriquí-Tal und fanden dabei eine Population von *D. speciosus* (Abb. 1 und 2).

Unsere Beobachtungen im Habitat sowie Beobachtungen an gefangenen Tieren im Terrarium sind der weitere Gegenstand dieser Arbeit.



Abb. 2. *Dendrobates speciosus* im natürlichen Lebensraum. — Aufn. W. UTKE.  
*Dendrobates speciosus* in its habitat.

## 2. Material und Methoden

Die Beschreibung erwachsener Tiere basiert auf Fröschen, die am angegebenen Fundort (s. Abschnitt 4) gesammelt wurden. Auch die Beobachtungen zum Verhalten machte ich an diesen Tieren. Larven und Jungtiere sind in Gefangenschaft geborene Nachkommen dieser Tiere.

Gehalten wurden zwei Weibchen und zwei Männchen (davon mußte ich eines nach kurzer Zeit entfernen) in einem Terrarium von 60 (L) × 42 (B) × 60 (H) cm. Ein weiteres Paar war in einem Terrarium mit denselben Maßen untergebracht. Beide sind mit einem kleineren Wasserteil ausgestattet. Boden, eine Seitenwand und Äste sind bepflanzt mit Bromeliaceen, die breite Blattachsen besitzen (*Vriesea* spp.), und einigen anderen Pflanzen. In beiden Terrarien leben weitere Frösche aus verschiedenen Familien.

Die Behälter stehen etwa einen Meter voneinander getrennt an einem Westfenster, werden nicht durch künstliche Lichtquellen beleuchtet und erfahren so keine Abweichung von der mitteleuropäischen Photoperiode. Die Temperaturen schwanken zwischen 18° und 24° C (16° und 27° in kalten Nächten und an heißen Tagen). Das Futter besteht aus verschiedenen Arten von *Drosophila*.

Die Temperaturen im Habitat wurden mit einem elektrischen Thermometer mit Meßfühler (Metrawatt Metrastat P 200) gemessen und auf die nächsten 0,5° C gerundet.

## 3. Färbung lebender Tiere

Beschreibungen von *D. speciosus* liegen nur von konservierten Fröschen vor. Angaben über die Färbung lebender Tiere beschränken sich im wesentlichen auf die Feststellung, sie seien einfarbig rot (SCHMIDT 1858, SAVAGE 1968, SILVERSTONE 1975).

Die dorsale Grundfärbung der von uns gesammelten, 28–29 mm großen erwachsenen Tiere ist rot, variiert aber individuell von ausgebleicht hellrot bis dunkel weinrot. Fast alle Exemplare haben schwarze Flecken, die sehr verschieden groß sind, unregelmäßig und nicht deutlich begrenzt. Sie befinden sich auf Kopf und Rücken, besonders in der Sacralregion. Einige Tiere weisen auch unregelmäßige schwarze Linien auf, die wie Kratzer wirken. Nasenlöcher und Anus sind schwarz umrandet. Lateral sind die dunklen Flecken weniger zahlreich, oder sie fehlen ganz.

Am Kopf wird der untere Rand des Trommelfelles durch eine feine schwarze Linie begrenzt, ebenso die Mundspalte. Die Augen sind schwarz.

Ventral sind die Frösche einfarbig rot. Ausnahmen bilden die stark granulierten schwarze Subanalregion und manchmal die Schallblase, die bei einigen, aber nicht allen Männchen, als dunklere rote Zone zu erkennen ist. Sie erstreckt sich von der Mitte der Kehle bis zur Höhe der Oberarmansätze.

Die Grundfärbung der Hinter- und Vorderbeine ist rot. Abweichend davon sind die ventralen proximalen Flächen der Oberschenkel schwarz und stark granuliert. Feine schwarze Linien verlaufen um Hinter- und Vorderbeine an den Knie-, Tarsal- und Ellbogengelenken.

Die Oberseiten der Finger und Zehen sind rot, die Unterseiten, einschließlich der palmaren und plantaren Flächen, schwarz und rot oder schwarz und blau gesprenkelt. Bei einigen Exemplaren ist die Oberseite der Haftscheiben, manchmal auch der Finger und Zehen weiß.

Junge und subadulte Tiere sind dorsal nicht wie die erwachsenen glatthäutig, sondern granuliert. Frisch verwandelte Exemplare sind rotbraun und werden erst mit weiterem Wachstum rot. Manche der Jungen und Subadulten weisen eine kommaartige schwarze Zeichnung auf, die stellenweise zu einem Netzmuster zusammentreten kann. Die dorsalen Seiten der Finger und Zehen sind bei manchen Jungtieren metallisch blau (vgl. BEUTELSCHIESS & BEUTELSCHIESS 1983).

#### 4. Zur Ökologie

Unser Fundort liegt im Oberen Río Chiriquí-Tal (Valle de la Sierpe) auf 1100 m Meereshöhe, etwa 2,5 km westlich der Mündung des Río Hornito in den Río Chiriquí. Dieses Tal wird teilweise in einen Stausee verwandelt.

Die Temperaturen in diesem Tal betragen in 1340 m Höhe (Hornitos) im Mittel 18–19,5°C. Die niedrigsten Temperaturen liegen bei 15,5° im Dezember und Februar, die höchsten bei 23° von Mai bis September.

Die jährlichen Niederschläge liegen bei 4435 mm (Hornitos, 1020,5 m NN). Die Regenzeit erreicht im Oktober ihren Höhepunkt mit 478 mm, die Trockenzeit im März (227 mm). (Daten: Inst. Recursos Hidraulicos y Electrificación, Proyecto Fortuna, unveröffentlicht)

Die Vegetation des dichten Regenwaldes der unteren montanen Stufe war 1981 relativ unzerstört. Ausnahmen bildeten eine abgeholzte Zone entlang des Río Chiriquí und eine weitere Zone von gerodeten Bäumen und Unterholz von etwa 3–100 m Breite rechts und links einer im Bau befindlichen Straße.

Herpetologisch ist das Tal neben *D. speciosus* durch das Vorkommen weiterer bemerkenswerter Anuren gekennzeichnet. Ein Teil davon ist im südlichen Zentralamerika weiter verbreitet, etwa *Rana warszewitschii* [sic; SCHMIDT (1857, 1858) verwendete verschiedene Schreibweisen.] (O. SCHMIDT, 1857) oder der dennoch ausgesprochen raren *Hyla miliaria* (COPE, 1886). Neben diesen fanden wir aber auch zu den Endemiten der Talamanca-Herpetofauna (SAVAGE 1966) gehörende Arten. Neben *D. speciosus* seien hier *Hyla rivularis* TAYLOR, 1952 und *Hyla graceae* MYERS & DUELLMAN, 1982 erwähnt.

Weitere Daten zum Oberen Río Chiriquí-Tal geben MYERS & DUELLMAN (1982).

*D. speciosus* konnten wir nur in dem Streifen entlang der Straße finden, wo die gefälltten Bäume und der übrige Bewuchs im Verrotten begriffen waren, nicht aber im Primärwald. Auf einer Fläche von etwa 100 × 150 m lebten wohl mehr als 200 Tiere, die sich zumeist auf und zwischen den liegenden Stämmen aufhielten. Am Rande des abgeholzten Gebietes nahm die Populationsdichte rasch ab. Keine Frösche wurden weiter als 20 m davon entfernt gefunden.

Unser Aufenthalt fiel in die Regenzeit. Beobachtungen an den *Dendrobates* machten wir vormittags, denn ab dem Mittag setzten Regenfälle ein, die erst kurz vor Einbruch der Dämmerung, gegen 18 h, aufhörten.

Am Morgen des 9. Oktobers 1981 zwischen 10.00 h und 10.30 h maßen wir im Habitat von *D. speciosus* folgende Temperaturen: Luft in 1 m Höhe (Sonne): 25,0° C. Luft in 1 m Höhe (Schatten): 23,0° C. Substrat von fünf Standorten von *D. speciosus*, darunter einem rufenden Männchen: 20,5-21,5° C ( $\bar{x}$  = 20,9° C). Alle Tiere befanden sich im Schatten. Kein Unterschied ergab sich bei Messungen der Hauttemperaturen und des Substrates, auf dem die Tiere saßen.

Obwohl der vielstimmige Chor rufender Männchen anzeigte, daß die Fortpflanzung in vollem Gange war, beobachteten wir keine Paarung, auch Eier oder Larven fanden wir nicht.

## Diskussion

Das Habitat der von uns gefundenen *D. speciosus* ist ein anthropogen geformtes Gebiet. Dieses Sekundärhabitat bietet mit seinen verrottenden Pflanzenteilen für beschränkte Zeit sehr günstige Lebensbedingungen für reduzierende Kleinlebewesen. *D. speciosus* ernährt sich ausschließlich von Tieren, die klein genug sind, daß das Maul sie nach der Erbeutung mit der Zunge ganz umschließt. Der Mageninhalt eines von SILVERSTONE (1975) untersuchten Exemplares bestand überwiegend aus Milben. Diese sind Reduzenten oder ernähren sich von ihnen (Raubmilben). Die Häufigkeit der Frösche dürfte so auf die günstigen Lebensbedingungen ihrer Beutetiere im verrottenden Pflanzenmaterial zurückzuführen sein.

Wir waren mehrere Tage vergeblich bemüht, *D. speciosus* im Primärwald zu finden. Nach dem späteren Fundort zu schließen, sind die Tiere dort an Stellen zu erwarten, die mit Rodungen vergleichbar sind, also einzelnen oder kleinen Gruppen von gefallenem Bäumen. Da diese flächenmäßig klein und verstreut sind, kommt *D. speciosus* in Primärhabitaten wohl sehr viel seltener und in kleineren Populationen vor.

## 5. Zum Verhalten

### a. Aktivität

*D. speciosus* ist im Terrarium tagsüber aktiv. Nur frisch metamorphosierte Tiere sah ich gelegentlich nachts außerhalb von Ruheplätzen.

Besonders eindrücklich ist die Aktivitätszeit durch die lauten Rufe der Männchen. Im Sommer sind sie schon von 5 Uhr morgens ab den ganzen Vormittag über zu hören. Nachmittags sind Rufe seltener. Paarungen konnte ich ausschließlich vormittags beobachten. Während des Tages laufen die Tiere die meiste Zeit im Terrarium umher. Nachts suchen sie Ruheplätze in Blattachsen oder zwischen lebenden Blättern auf.



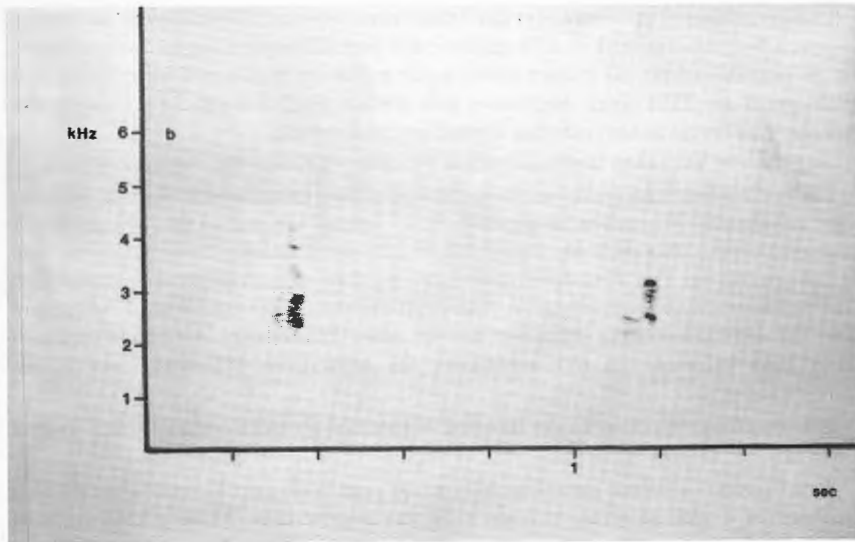
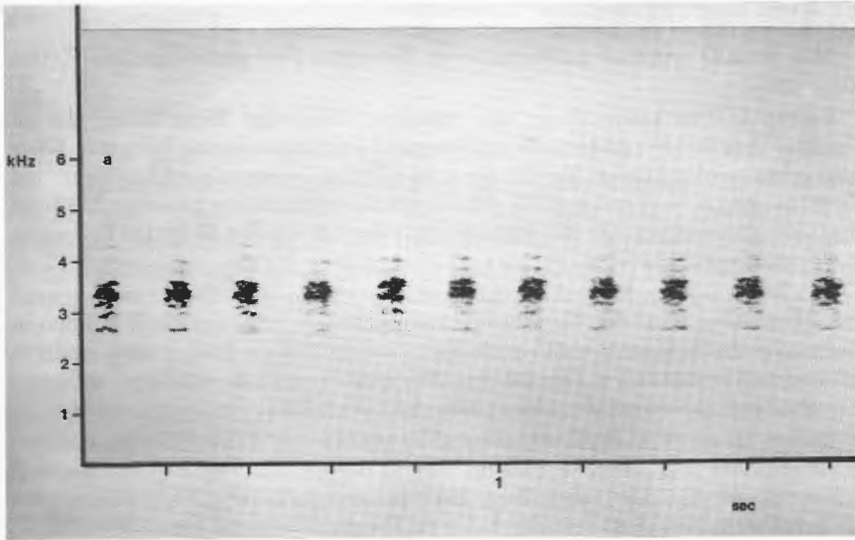


Abb. 3. Sonagramme von Rufen von *Dendrobates speciosus* (narrow band, 50 Hz).

Sonograms of calls of *Dendrobates speciosus* (narrow band, 50 Hz).

a) Ruftyp I. Ausschnitt aus einer 43 s langen Sequenz.  $t = 23^{\circ}\text{C}$ .

Type I. Excerpt from a sequence of 43 s.  $t = 23^{\circ}\text{C}$ .

b) Zwei Rufe des Typs II.  $t = 23^{\circ}\text{C}$ .

Two calls of type II.  $t = 23^{\circ}\text{C}$ .

## b. Rufe und aggressives Verhalten

Männliche *D. speciosus* produzierten im Terrarium zwei unterschiedliche Typen von Rufen.

Ruftyp I. Eine rasche Folge von rätschend klingenden Einzellaute, die im Freiland über hundert Meter weit zu hören sind und länger als eine Minute in Folge abgegeben werden können. Im Terrarium bei 23°C aufgenommene Einzellaute sind 70-90 ms lang ( $\bar{x}$  = 77 ms, n = 80). Das Frequenzspektrum liegt zwischen 3130 und 3660 Hz, die zwischen den Einzellaute liegenden Pausen sind 80 bis 110 ms lang ( $\bar{x}$  = 93 ms, n = 80) (Abb. 3a).

Der Ruf wird vom Männchen abgegeben, a) wenn keine Weibchen in Sichtweite des Männchens sind, das Tier aber paarungsbereit ist, b) wenn ein Weibchen in Sichtweite des Männchens sich entfernt, c) wenn derselbe Ruftyp eines anderen Männchens zu hören ist. Das rufende Tier befindet sich in der Regel an einem exponierten Ort, etwa einem ausladenden Ast oder Blatt.

Ruftyp II. Ein Einzellaute, der wesentlich leiser ist als Typ I. Werden mehrere hintereinander abgegeben, so sind die Pausen dazwischen immer größer als zwischen Einzellaute des Typs I. Zwei Rufe, aufgenommen bei 23°C im Terrarium, dauern jeweils 79 und 80 ms und zeigen ein Frequenzspektrum von 2700-3000 Hz und 2400-3200 Hz (Abb. 3b).

Diesen zweiten Typ verwendet das Männchen, wenn ein Weibchen in Sichtweite — meist 5-15 cm entfernt — sich nähert oder dem Männchen zugewandt verharrt. Ist es paarungsbereit, so suchen beide unter weiterem Rufen des Männchens den Eiablageort auf, falls nicht, entfernt es sich wieder. Auch während des Putzens des Ablageortes (siehe unten) ruft das Männchen gelegentlich.

Aggressives Verhalten beobachtete ich bei zwei verschiedenen Gelegenheiten.

Einige Wochen lang stellte ich keine Interaktionen zwischen den beiden gemeinsam gehaltenen Männchen fest, nämlich so lange, wie nur eines den Ruftyp I abgegeben hatte. Als auch das zweite Männchen damit anfang, kam es zu Kämpfen. Dabei sprang ein Tier dem anderen auf den Rücken und umklammerte es mit den Vorderbeinen in der Achselgegend. Durch Vorwärtsbewegungen konnte das untere Tier die Umklammerung zunächst bis vor seine Hinterbeine verlagern und sich dann ganz befreien, um nun seinerseits das gegnerische Männchen von hinten anzuspringen.

Als etwa zwei Wochen später das eine Männchen zu rufen aufhörte, sich in eine Ecke des Terrariums zurückzog und abmagerte, habe ich es entfernt.

Aggressives Verhalten zwischen Männchen und Weibchen konnte ich mehrfach beobachten. Dabei entfernte sich ein nicht paarungsbereites Weibchen wieder vom Männchen, nachdem dieses bereits vom Ruftyp I zum Typ II gewechselt hatte. Es fing nun aber nicht wie gewöhnlich erneut mit dem Ruf I an, sondern griff in der beschriebenen Weise an. Das Weibchen befreite sich aber jeweils sofort und klammerte nun das Männchen, das oft nicht so schnell wieder loskam, in einem Fall erst nach etwa 1 min. Es flüchtete danach immer ohne zu rufen.

Aggressives Verhalten zwischen Weibchen fiel mir nie auf.



### c. Paarung und Laichabgabe

Den Vorgang der Paarung und des Laichens habe ich fünfmal von Anfang bis Ende und etwa ein dutzendmal teilweise beobachtet. Ein Ablauf einschließlich der dabei stattfindenden Rufaktivität am 26. 9. 1982 sei hier wiedergegeben.

Den ganzen Morgen ruft ein Männchen von einem exponierten Ast (Typ I). 10.06 Uhr: Ein Weibchen nähert sich dem rufenden Männchen, dieses wendet sich zum Weibchen hin. Bei einem Abstand von etwa 8 cm wechselt das Männchen zum Ruftyp II. 10.07 Uhr: Das Männchen verläßt den Ast und kriecht auf ein Bromelienblatt. Ruf II. Das Weibchen folgt. Das Männchen kriecht in eine wassergefüllte Blattachsel und verharrt dort kurz. 10.08 Uhr: Das Männchen verläßt die Achsel und entfernt sich etwa 15 cm weit. Das Weibchen kriecht in die Blattachsel. 10.09 Uhr: Das Männchen kommt zurück, das Weibchen verläßt die Achsel. Das Männchen entfernt sich wieder, das Weibchen folgt auf dem Fuße. Das Männchen sucht eine etwa 40 cm entfernte Bromelie auf, das Weibchen folgt im Abstand von etwa 15 cm. Auf der Pflanze angelangt, dreht sich das Männchen zum Weibchen hin und gibt einige Rufe (Typ II) ab. Das Weibchen folgt auf das Blatt. 10.12 Uhr: Das Männchen fängt an zu „klopfen“: Ungefähr die hintere Hälfte des Rumpfes hat Kontakt zum Blatt, der Frosch hebt ein Hinterbein leicht an, setzt den Fuß auf das Blatt und schiebt ihn nach hinten-außen, so daß er eine kurze Strecke auf dem Blatt entlangwischt. Dann nimmt das Bein wieder die normale Sitzhaltung ein und das andere Hinterbein wird ebenso eingesetzt. Beim Aufsetzen des Fußes auf das Blatt entsteht jeweils ein klopfendes Geräusch. Das Männchen klopft insgesamt siebenmal. Das Blatt wird feucht. Nun beginnt auch das Weibchen zu klopfen. 10.13 Uhr: Das Männchen sitzt passiv neben dem Weibchen, das weiterhin klopft. Es preßt dabei die ganze untere Rumpfsseite und oft auch noch den Kopf auf die Unterlage. Gelegentlich führt das Weibchen auch mit den Vorderbeinen Bewegungen nach außen aus. Es kriecht während des Klopfens etwa 2 cm weit mit dem Bauch am Boden des Blattes entlang, richtet sich dann auf und wählt eine andere Richtung. 11.15 Uhr: Das Männchen, das die ganze Zeit nahezu regungslos war, bewegt sich nun etwa 2 cm weit nach vorne und kommt dabei mit dem Vorderfuß auf den Rücken des Weibchens. Die Körperachsen beider Tiere stehen im Winkel von etwa 20° zueinander, wobei das Männchen hinter dem Weibchen sitzt. Beide verharrten so etwa 8 s. Die Lateralseiten des Männchens ziehen sich etwas zusammen, so daß der Eindruck entsteht, es presse Flüssigkeit ab. Danach verläßt es das Blatt und bleibt auf einem benachbarten sitzen. Das Weibchen setzt sich nun so, daß die Ventralseite nur noch unterhalb der Kloakenregion Kontakt mit dem Blatt hat. Die Fersen der Hinterbeine berühren sich. Ein Ei tritt aus und wird durch kurzes Heben des Körpers nach vorne befördert, liegt also nun unter dem Frosch. Nach 1:10 min (min : s) dreht es sich um etwa 45° im Gegenuhrzeigersinn — der Körper bleibt etwa in derselben Lage — und legt ein weiteres Ei. In den folgenden 30 min dreht es sich insgesamt sechzehnmal (die letzten beiden Male in entgegengesetzter Richtung) im Winkel von etwa 5-90° ( $\bar{x} = 38^\circ$ ) in Zeitabständen von 0:10-2:15 min ( $\bar{x} = 0:41$  min). Nicht nach jeder Drehung wird ein Ei gelegt. 11.19 Uhr: Das Männchen entfernt sich weiter. Ruf I. 11.36 Uhr: Das Weibchen verläßt das Blatt. Neun Eier wurden abgelegt.

Auf Grund aller Beobachtungen ergibt sich folgender schematischer Ablauf:

1. Männchen: Rufe Typ I. Bei Annäherung eines Weibchens: Typ II.
2. Das Männchen sucht Wasser in einer Blattachsel auf.
3. Das Weibchen folgt.
4. Das Männchen führt das Weibchen zum Eiablageort. Gelegentlich Rufe Typ II.
5. Initiierendes Klopfen des Männchens. Das Blatt wird feucht.
6. Das Weibchen klopft und rutscht mit der Ventralseite auf der Unterlage. Der Kopf wird gesenkt.
7. Kurzer Körperkontakt beider Tiere, ausgelöst durch das Männchen. Flankenzeitern des Männchens.
8. Das Männchen verläßt den Ablageort.
9. Das Weibchen

laicht. Zwischenzeitlich Körperdrehungen, der Körpermittelpunkt bleibt etwa an derselben Stelle. Der Laich wird unter den Körper geschoben. 10. Das Weibchen verläßt den Ablageort (vgl. Abb. 4).

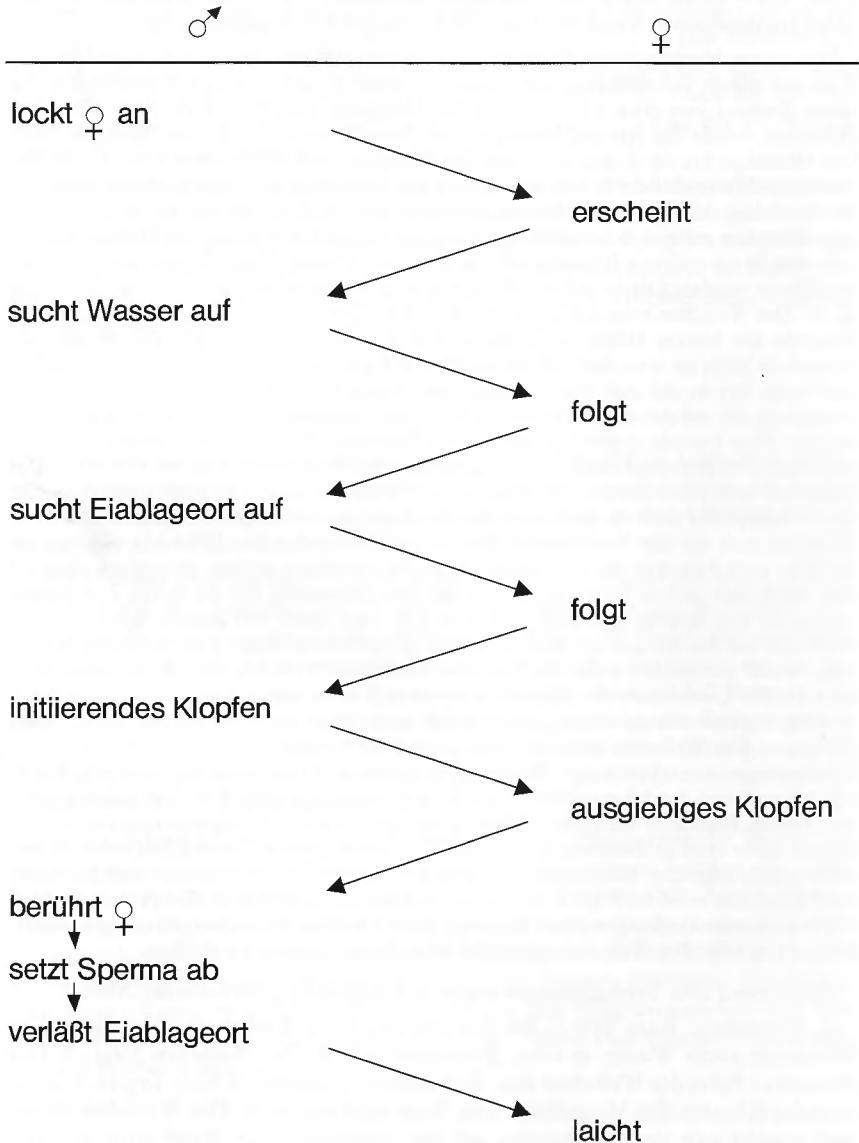


Abb. 4. Diagramm des Paarungsablaufes bei *Dendrobates speciosus*.  
Diagram of the courtship behaviour of *Dendrobates speciosus*.

Alle Männchen zeigten deutliche Vorlieben für bestimmte Ablageorte, an die sie immer wieder Weibchen führten. Die Gelege bestanden aus 1-16 Eiern, meistens waren es acht. Nicht immer wechselte das Froschpaar nach dem Aufsuchen einer wassergefüllten Blattachsel den Ort. Oft war dieses Blatt auch der Ablageplatz.

Während das oben erwähnte Männchen nach dem initiierten Klopfen immer passiv blieb, behielt das andere die Klopfbewegungen, von kurzen Pausen abgesehen, immer bei. Dieses Verhalten und das Rutschen des Weibchens auf dem Bauch stellen offenbar Wischbewegungen dar, die die Unterlage säubern und den Feuchtigkeitsfilm verteilen. Das Sperma wird anscheinend in Phase 7 abgegeben, während der Feuchtigkeitsfilm, der ab Phase 5 entsteht, nur Wasser ist, das vorher aufgenommen wurde. Anderenfalls hätten die Männchen in einigen Fällen zweimal hintereinander Sperma abgeben müssen, weil Weibchen bei Störungen in Phase 5 den Ort verließen. Die Männchen, die dann sofort wieder in Phase 1 begannen, wählten beim zweitenmal meist einen anderen Ablageort als beim erstenmal. Hatten die Männchen aber den Ablageort erst einmal verlassen (Phase 8), so wurde das Weibchen zunächst nicht mehr beachtet. Zu diesem Zeitpunkt war die Spermaabgabe abgeschlossen, da Laich, der sofort nach dem Abbläuen entfernt wurde, befruchtet war. Die Spermaabgabe erfolgt also vor der Laichablage.

Die Körperachsen beider Tiere in Phase 7 standen in unterschiedlichen Winkeln zueinander. Es waren gelegentlich weniger als  $20^\circ$ , oder das Männchen näherte sich dem Weibchen von der Seite.

Ablageorte waren meist lebende Blätter von Bromeliaceen. Die Frösche wählten aber auch andere Blätter, zum Beispiel von Anthurien, tote Bromelienblätter oder Petrischalen unter halbierten Kokosnußschalen.

Die Drehbewegungen der Weibchen während der Eiablage waren gleichmäßig (fast immer  $45^\circ$ ), wenn die Unterlage nicht wie im angeführten Fall ein leicht eingerolltes Bromelienblatt war, sondern eine größere plane Fläche bot.

#### d. Versorgung des Laichs

Das Gelege wurde immer noch am Tag der Ablage von den Eltern mit Wasser versorgt, was an einem vergrößerten Feuchtigkeitsfilm um das Gelege herum und an Fußspuren noch nach einiger Zeit festgestellt werden konnte. Im Lauf der Entwicklung der Eier sah ich meist das Weibchen wässernd auf dem Gelege, während ich Männchen dort nur die ersten beiden Tage nach dem Laichen antraf.

#### e. Transport der Larven

Obwohl ich häufig Larven in Blattachseln von Bromelien fand, war ich nie anwesend, wenn die Elterntiere ihre Kaulquappen transportierten. Beobachtungen an Weibchen und Larven in Blattachseln (siehe unten) ließen aber vermuten, daß das Verhalten ähnlich dem von *D. pumilio* (GRAEFF & SCHULTE 1980, WEYGOLDT 1980a) und *D. histrionicus* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1982) sein könnte. Deshalb entfernte ich Gelege aus dem Terrarium und brachte sie bis zur

vollständigen Entwicklung halb mit Wasser bedeckt in Petrischalen unter. Waren die Larven geschlüpft, so wurde das Muttertier herausgefangen und zwischen die Larven gesetzt, oder es wurde eine Larve auf einen beliebigen Körperteil, zum Beispiel die Hinterbeine gebracht. Jedesmal führten die Larven sofort oder nach kurzer Zeit schlängelnde Bewegungen aus. Das Weibchen, das sich vorher vielleicht noch bewegt hatte, erstarrte sofort und drückte den Rücken nach unten durch, so daß eine Eindellung entstand. Diese Position sei hier Schüsselrückenstellung genannt (Abb. 5). Eine Larve, die an der Haut des Weibchens haftete, führte nun regelrechte Schwimmbewegungen aus, die sie über den ganzen Körper des Weibchens, einschließlich des Bauches und der Kehle führen konnte. Es dauerte bis zu einer halben Stunde, bis die Larve schließlich mit dem Körper in der schüsselförmigen Vertiefung des Froschrückens war. Der Schwanz lag ausgestreckt in Richtung der Analregion des Frosches. War diese Position eingenommen, so begann das Weibchen sich wieder zu bewegen, ohne daß die Schüsselrückenstellung völlig aufgegeben wurde. Wieder im Terrarium, wurde die Larve meist nach wenigen Minuten in einer wassergefüllten Blattachsel abgesetzt und auch weiter versorgt.



Abb. 5. Schüsselrückenstellung eines weiblichen *Dendrobates speciosus*.  
Bowl-back position of a female *Dendrobates speciosus*.

#### f. Versorgung und Entwicklung der Larven

Mehrfach konnte ich Weibchen vor Blattachseln beobachten, in denen sie eigene Larven deponiert hatten. Dabei starrte das Weibchen jeweils längere Zeit in die Achsel. Die Larve schwamm an die Oberfläche und führte vibrierende Bewegungen mit dem Schwanz aus, die auch die Wasseroberfläche zum Schwingen brachten. Der Schwanz war dabei ausgestreckt. Es fand nur eine geringe Vorwärtsbewegung statt. Das Weibchen drehte sich daraufhin um und kroch rückwärts in die Achsel, wo sie jeweils etwa fünf Minuten, zeitweise ganz untergetaucht verharrte. Die Larve machte weiter ihre vibrierenden Bewegungen. Nachdem das Weibchen die Achsel verlassen hatte, befanden sich Eier im Wasser.

An Larven, die mit solchen Eiern aus Blattachseln entfernt worden waren, ließ sich beobachten, daß sie die Gallerthülle des Laichs durchbeißen und die Eier fressen.

Ein Versuch zeigte, daß das Verhalten der Weibchen und Larven von *D. speciosus* offenbar genau identisch ist mit dem von *D. pumilio* (WEYGOLDT 1980a). Einem laichreifen, mit etwa 18 mm aber wesentlich kleineren weiblichen *D. pumilio* von Cayo Nancy, Provinz Bocas del Toro, Panama, setzte ich eine frisch geschlüpfte *Speciosus*-Larve auf den Körper. Es nahm die Schlüsselrückenstellung ein (wie übrigens auch bei eigenen Larven). Nachdem die Kaulquappe dort die entsprechende Position eingenommen hatte, transportierte das Weibchen sie zu einer Blattachsel, in der sie vorher schon eigene Larven großgezogen hatte. Die Kaulquappe wurde im weiteren gefüttert und entwickelte sich zum Jungfrosch. Die Zahl der von einem einzelnen *D.-speciosus*-Weibchen gleichzeitig versorgten Larven betrug 1-4 Tiere. Acht eingehend beobachtete Kaulquappen verblieben 78-84 Tage im Wasserteil der Blattachsen. Eine regelmäßig kontrollierte Larve wurde im Abstand von 3-6 Tagen mit 4-10 Eiern versorgt. Auch nach der Metamorphose blieben die Jungfrösche noch mehrere Tage in den Achseln und tauchten bei Beunruhigung tief hinein. Später verließen sie die Bromelie.

#### g. Brutverschränkung

Das Verhalten der Grabwespe *Ammophila campestris* (Hymenoptera: Sphecidae), mehrere verschiedenaltige Bruten gleichzeitig zu versorgen, nennt BAERENDS (1941) Brutverschränkung. Auch innerhalb der Gattung *Dendrobates* (sensu SILVERSTONE 1975) kommt Brutverschränkung vor: Männliche *D. auratus* können mehrere verschiedenaltige Gelege gleichzeitig versorgen (WELLS 1978a, pers. Beob.). Dabei beschränkt sich aber ihre Tätigkeit auf das Wässern der Eier und den Transport der Larven.

Weibliche *D. speciosus* paaren sich nicht, solange sie Larven füttern. Erst wenn diese das Wasser verlassen haben, finden wieder Paarungen statt, und es entstehen befruchtete Gelege. Die Entwicklung der Eier dauert etwa 14 Tage. Während dieser Zeit verpaart sich das Weibchen in der Regel noch ein- bis zweimal und wässert dann bis zu drei Gelege gleichzeitig. Dies könnte vorteilhaft sein, weil wohl im Freiland und auch im Terrarium (durch Verpilzen) nicht aus allen Eiern Larven hervorgehen. Die Frage war, ob das Weibchen nun alle schlüpfenden Larven transportieren und versorgen würde.

Bisher berücksichtigten alle Weibchen nur die ältesten verfügbaren Larven. Ging also aus dem ältesten verfügbaren Gelege mindestens eine Kaulquappe hervor, wurde sie transportiert und versorgt und die sich entwickelnden Larven weiterer Gelege nicht mehr beachtet. Diese starben dann ab. Ging aus dem ältesten Gelege keine Larve hervor, wurden die des nächstältesten Geleges transportiert und gefüttert. Entfernte ich alle befruchteten Gelege, so fanden weitere Paarungen statt.

Brutverschränkung beschränkt sich also auf die Versorgung des Laichs. Sie findet im Terrarium nicht bei der Versorgung der Larven statt.

Nur ein einziges Mal fand ich in einem Terrarium, in dem sich nur ein Paar der Frösche befand, ein befruchtetes Gelege, obwohl schon eine 36 Tage alte Larve versorgt wurde. Anscheinend wurde aber aus diesem Gelege keine Larve transportiert.

## h. Diskussion

Die relativ große Lautstärke des Ruftyps I deutet darauf hin, daß es sich um einen Fernruf von *D. speciosus* handelt, der Botschaften in die weitere Umgebung vermittelt. Er hat wahrscheinlich die Aufgabe, entfernte Weibchen, bestimmt aber, sich entfernende Weibchen anzulocken. Hat das rufende Tier aber einmal die Aufmerksamkeit eines potentiell paarungsbereiten Weibchens erregt, wird Ruftyp I nicht mehr verwendet.

Darüber hinaus enthält er wohl noch eine territoriale Botschaft für andere Männchen. Diese Vermutung liegt nahe, weil im Terrarium ein Revierinhaber ein anderes Männchen bekämpfte, als dieses wie das andere Tier Rufe des Typs I abgab. Auch beim nahe verwandten *D. pumilio* enthält ein Ruf, der überdies dem von *D. speciosus* sehr ähnlich ist, eine territoriale Mitteilung (BUNNELL 1973, MCVEY et al. 1981).

Doppelfunktionen haben auch Rufe anderer Froschlurche. Um diesem Rechnung zu tragen, geht WELLS (1978b) davon ab, diesen Ruftyp Paarungsruf (mating call) zu nennen, sondern verwendet den Begriff Ansageruf (advertisement call). Ein Männchen sagt sich damit einmal anderen Männchen, zum anderen paarungswilligen Weibchen an. WELLS beschreibt diesen Ruftyp auch bei Dendrobatiden (1977, 1978a, 1980a, 1980b). Funktional sehr ähnliche Rufe kommen offenbar bei vielen Vertretern aus dieser Familie vor, so bei *Dendrobates histrionicus* (SILVERSTONE 1973, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1980, 1981) und *Phyllobates femoralis* (WEYGOLDT 1980b). Bei den letzteren Autoren werden sie Revierlaut und Revierruf genannt.

Ruftyp II ist der Ruf, den *D. speciosus* während der Paarung verwendet. Das Männchen hat dann bereits die Aufmerksamkeit eines potentiell paarungsbereiten Weibchens erregt. Sobald das Weibchen keine Paarungsbereitschaft mehr signalisiert, sich also abwendet oder entfernt, benutzt das Männchen nicht mehr diesen Ruf, sondern wieder Typ I. Das Weibchen als Empfänger in unmittelbarer Nähe und die geringe Lautstärke kennzeichnen Ruftyp II als Nahbereichsruf.

Funktional ähnliche Rufe sind auch bei anderen Dendrobatiden beschrieben worden. WELLS (1980b) nennt einen solchen Ruf von *Colostethus trinitatis* Nahbereichs-Werberuf (close-range courtship call). SILVERSTONE hörte diesen Ruftyp bei *Dendrobates histrionicus*, den ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1981, 1982) bei diesem Frosch Werbelaut nennen. WEYGOLDT (1980b) hörte einen offenbar entsprechenden Ruf (Kontakturf) bei *Phyllobates femoralis* und *Dendrobates tinctorius*.

## 6. Beschreibung der Larve

Eine Larve (ZFMK-H 41471) im Stadium 32 (nach GOSNER 1960) hat eine Gesamtlänge von 20,5 mm. Die Länge bis zum After beträgt 8,5 mm. Die Breite des Körpers ist größer als seine Höhe. Das Spiraculum befindet sich auf der linken Körperseite. Es ist klein und liegt eher ventral als lateral. Der After liegt median. Der dorsale Flossensaum erreicht den Körper nicht. Die Schwanzspitze ist abgerun-



det und leicht nach oben gekrümmt. Von dorsal ist der Kopf abgerundet, während der Körper caudal ausgesprochen stumpf endet (Abb. 6). Die Färbung des lebenden Tieres ist dorsal tief dunkelbraun. Eine rote Fleckung, die der Färbung der metamorphosierten Tiere entspricht, ist in diesem Stadium schon schwach sichtbar. Lateral und ventral ist der Körper dunkelbraun, der Schwanz hellbraun.

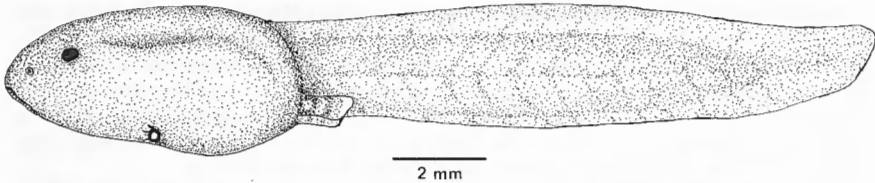


Abb. 6. Larve von *Dendrobates speciosus* (ZFMK-H 41471), Stadium 32 (GOSNER 1960).  
Larva of *Dendrobates speciosus*, stage 32.

Das Mundfeld besitzt nur eine geschlossene Reihe von Lippenzähnen unten. Ober- und Unterlippe werden durch einen schwachen lateralen Einschnitt getrennt. Eine geschlossene Reihe von Papillen begrenzt das Mundfeld ventral, während die wenigen Papillen der Oberlippe, die sich lateral an die ventralen anschließen, durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind (Abb. 7).

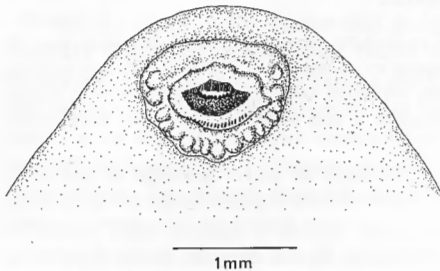


Abb. 7. Mundfeld der Larve von *Dendrobates speciosus* (ZFMK-H 41471).  
Mouth of the larva of *Dendrobates speciosus*.

#### Danksagung

Ich danke dem Fach Biologie der PH Ludwigsburg für die Bereitstellung von Geräten, Herrn PETER SIEGFRIED für Mitteilungen seiner Kenntnisse über costaricanische *Dendrobates pumilio*, Dr. G. PETERS, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig (ZFMK), Bonn, für die Anfertigung von Sonagrammen, Dr. K. BUSSE (ZFMK) für die Übersetzung der spanischen Zusammenfassung und Fr. U. BOTT (ZFMK) für das Anfertigen von Zeichnungen. Unser besonderer Dank gilt den Mitarbeitern des Instituto de Recursos Hidráulicos y Electrificación, insbesondere Ing. OCTAVISA GUERRA und Ing. EDUARDO E. FERRO F., ohne deren freundliche Hilfe in Panama uns der Regen die feuchten Abhänge der Cordillera schnell wieder hinuntergespült hätte.

## Zusammenfassung

Der im Westen Panamas endemische Frosch *Dendrobates speciosus* ist ein seltener Fund. Einige ökologische Daten konnten an einer Population in 1100 m Höhe in der Regenzeit (Oktober) 1981 gesammelt werden. Die Frösche bevorzugten Temperaturen von etwa 21°C. Ihre örtliche Häufigkeit ist vermutlich auf günstige Bedingungen für Beutetiere in einem Sekundärhabitat zurückzuführen. Beobachtungen an gefangenen Tieren zeigen, daß sie überwiegend am Morgen aktiv sind, wo die Männchen rufen und Paarungen stattfinden.

Aggressives Verhalten zwischen Männchen und zwischen Männchen und Weibchen tritt auf. Männchen besitzen zwei Ruftypen. Der laute Ruftyp I wird verwendet von paarungswilligen Männchen 1. bevor ein Weibchen in Sichtweite ist, 2. wenn Männchen in der Nähe denselben Ruf produzieren und 3. wenn ein Weibchen in Sichtweite des Männchens sich von diesem entfernt. Der leise Ruftyp II wird vor und während einer Paarung verwendet, wenn ein Weibchen in unmittelbarer Nähe ist. Die Paarung und Eiablage besteht aus mindestens zehn Phasen. Dabei gibt das Männchen Sperma ab, bevor das Weibchen ablaicht.

Ein Gelege besteht aus 1-16 Eiern. Es wird vom Weibchen, manchmal auch vom Männchen gewässert. Versuche und Beobachtungen zeigen, daß Weibchen ihre Larven zu wassergefüllten Blattachseln tragen, sie regelmäßig auf ein Signalverhalten der Larven mit unbefruchteten Eiern füttern und dieses Verhalten mit dem von *Dendrobates pumilio* identisch ist.

Ein Weibchen kann bis zu drei befruchtete Gelege gleichzeitig versorgen, doch sobald Larven aus dem am weitesten entwickelten Gelege transportiert worden sind, werden jüngere Gelege nicht mehr beachtet.

Die Färbung lebender Frösche wird beschrieben. Die Larven besitzen nur an der Unterlippe eine Reihe von Lippenzähnen.

## Resumen

El anuro endémico del Oeste de Panamá *Dendrobates speciosus* es un hallazgo escaso. Se obtuvieron algunos datos ecológicos de esta especie en un lugar de 1100 m de altura durante la estación lluviosa (octubre 1981). Estos anfibios tenían su temperatura de preferencia en los 21°C. Su relativa abundancia seguramente se deba a una situación favorable, en cuanto a animales de presa en un hábitat secundario.

En ejemplares captivos pudo observarse que las horas de mayor actividad se dan en la mañana, durante la cual se mueven, horas en las cuales también se producen los apareamientos.

Se pudo observar comportamiento agresivo entre machos y también entre machos y hembras. Los machos poseen dos tipos de llamadas. La vocalización fuerte (tipo I) es producida por machos en celo de copulación (1) antes de que una hembra esté al alcance de la vista, (2) cuando otros machos cercanos producen el mismo tipo de sonido y (3) cuando una hembra, encontrándose al alcance de la vista del macho, se aleja de él. El tipo de llamada II que es suave se deja escuchar antes del apareamiento y durante esto mientras la hembra está cerca.

El apareamiento y la ovoposición consta por 10 menos 10 fases. La eliminación del esperma sucede antes de la ovoposición.

Una ovopostura puede estar formada desde 1 a 16 ovas. Estas son humedecidas por la hembra y a veces por el macho. Las observaciones y experiencias indican que son las hembras las que llevan las larvas hacia axilas de hojas llenas de agua. Estas alimentan a sus crías proporcionándoles regularmente óvulos no fecundados cuando los renacuajos señalizan por un comportamiento especial que es igual al de *D. pumilio*.

Una hembra puede criar hasta tres posturas simultáneamente. Pero en el momento de que

las larvas de la ovopostura más desarrollada han sido transportadas, ya no se preocupa de las restantes más jóvenes.

Se describe la coloración de los animales vivos. Los renacuajos poseen sólo una hilera de dientecillos en el labio inferior.

## Schriften

- BAERENDS, G.P. (1941): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* JUR. — Tijdschr. Ent., The Hague, **84**: 68-275.
- BEUTELSCHIESS, J. & C. BEUTELSCHIESS (1983): *Dendrobates speciosus* — ein Rubin im Terrarium. — herpetofauna, Weinstadt, **5** (Heft 25): 6-8.
- BUNNELL, P. (1973): Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. — Copeia, New York etc., **1973** (2): 277-284.
- DUELLMAN, W.E. (1970): Hylid frogs of Middle America. — Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence, **1**: 1-753.
- DUNN, E.R. (1924): Some Panamanian frogs. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich., Ann Arbor, **151**: 1-17.
- (1931): New frogs from Panama and Costa Rica. — Occ. Pap. Boston Soc. nat. Hist., **5**: 385-401.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — Herpetologica, Lawrence, **16** (3): 183-190.
- GRAEFF, D. & R. SCHULTE (1980): Neue Erkenntnisse zur Brutbiologie von *Dendrobates pumilio*. — herpetofauna, Ludwigsburg, **2** (Heft 7): 17-22.
- MCVEY, M.E., R.G. ZAHARY, D. PERRY & J. MACDOUGAL (1981): Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). — Copeia, New York etc., **1981** (1): 1-8.
- MYERS, C. W. (1982): Spotted poison frogs: Descriptions of three new *Dendrobates* from western Amazonia, and resurrection of a lost species from "Chiriquí". — Am. Mus. Novit., New York, **2721**: 1-23.
- MYERS, C. W. & W. E. DUELLMAN (1982): A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. — Am. Mus. Novit., New York, **2752**: 1-32.
- SAVAGE, J. M. (1966): The origins and history of the Central American herpetofauna. — Copeia, New York etc., **1966** (4): 719-766.
- (1968): The dendrobatid frogs of Central America. — Copeia, New York etc., **1968** (4): 745-776.
- (1970): On the trail of the Golden Frog; with Warszewicz and Gabb in Central America. — Proc. Calif. Acad. Sci., Fourth ser., San Francisco, **38** (14): 273-288.
- (1980): A handlist with preliminary keys to the herpetofauna of Costa Rica. — Los Angeles (Allan Hancock Foundation), 111 S.
- SCHMIDT, O. (1857): Diagnosen neuer Frösche des zoologischen Cabinets zu Krakau. — Sber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **24**: 10-15.
- (1858): Deliciae herpetologicae Musei Zoologici Cracoviensis. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **14**: 237-258.
- SILVERSTONE, P. A. (1973): Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the kôkoé-pá (*Dendrobates histrionicus* BERTHOLD). — Herpetologica, Lawrence, **29** (4): 295-301.

- (1975): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* WAGLER. — Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull., 21: 1-55.
- STETTLER, P. H. (1978): Handbuch der Terrarienkunde. — Stuttgart (Franckh), 228 S.
- WAGNER, M. (1863): Die Provinz Chiriqui (West-Veragua) in Mittel-Amerika. — Mitteilungen aus Justus Perthes' geographischer Anstalt über wichtige neue Forschungen auf dem Gesamtgebiet der Geographie von Dr. A. Petermann, Gotha, 9: 16-24.
- WELLS, K. D. (1977): The courtship of frogs. — In: TAYLOR, D. H. & S. I. GUTTMAN (Hrsg.): The reproductive biology of amphibians. — New York, London (Plenum), 233-262.
- (1978a): Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). — Herpetologica, Lawrence, 34 (2): 148-155.
- (1978b): Territoriality in the Green Frog (*Rana clamitans*): Vocalizations and agonistic behaviour. — Anim. Behav., London, 26 (4): 1051-1063.
- (1980a): Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). — Behav. Ecol. & Sociobiol., Berlin, 6: 199-209.
- (1980b): Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). — Herpetologica, Lawrence, 36 (2): 189-199.
- WEYGOLDT, P. (1980a): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. SCHMIDT. — Behav. Ecol. & Sociobiol., Berlin, 7: 329-332.
- (1980b): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium. — Salamandra, Frankfurt/M., 16 (4): 215-226.
- ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN (1982 [ausgeliefert 1984]): Soziale Interaktionen, Brutpflege und Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates histrionicus*. — Salamandra, Frankfurt/M., 18 (3/4): 150-167.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1980): Durch Nachzucht erhalten: Färberfrösche. *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni*. — Aqu. Mag., Stuttgart, 14 (10): 562-569.
- (1981): Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. — Z. Kölner Zoo, 24 (3): 83-99.

Eingangsdatum: 24. Dezember 1984

Verfasser: KARL-HEINZ JUNGFER, Birkenweg 4, D-7165 Fichtenberg.