

Zur Fortpflanzungsstrategie des Pfeilgiftfrosches *Phyllobates terribilis* MYERS, DALY & MALKIN, 1978

(Salientia: Dendrobatidae)

HELMUT ZIMMERMANN & ELKE ZIMMERMANN

Mit 12 Abbildungen

Abstract

The reproductive behavior of the diurnal poison-arrow frog *Phyllobates terribilis* from the tropical rain forest of south-western Columbia was studied under seminatural terrarium conditions.

Reproductive activity of males and females is not seasonally dependant. Reproduction will be released by different endogenous factors and by external behavioral mechanisms. Dependant on the behavior of receptive females, males produce two phonetically and physically different call types, a trill call for long range courtship (Fig. 3, 4; Tab. 1) and a croaking call for short range courtship (Fig. 7, 8; Tab. 1). Calls were analyzed by computer spectrograms and oscillograms. Phonotactic and/or tactile responses of female to the male courtship display signalize female sexual responsiveness. Courtship behavior with joining oviposition was documented by diagrams. Male-male competition consists of a call display combat, the male who vocalizes most assiduously will have the greatest reproductive success. Agonistic female-female interactions with leaping against conspecific, back-clasping and pressing down seem to stimulate reproductive activity of females and lead to synchronous oviposition.

Parental care is performed exclusively by males. It is primitive compared with other dendrobatids. Males moisten their clutches only one time after oviposition and transport the larvae after hatching on their backs to water holes on the ground. Intensive egg and tadpole attendance with regularly clutch moistening and nest defence, which is typical for other dendrobatids, lack in this species. Intraspecific oophagie by conspecific egg cannibals was not detected. The possible functional causes for the evolution of this reproductive strategy as well as its relative costs and benefits are discussed.

I. Einleitung

Drei Arten der Färber- oder Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae), nämlich *Phyllobates aurotaenia*, *P. bicolor* und *P. terribilis*, besitzen ein besonders stark wirkendes Hautgift (Batrachotoxin), ein Alkaloid mit neurotoxischer Wirkung, das sonst nur im Pflanzenreich anzutreffen ist. Verschiedene Indianerstämme Südamerikas benut-

zen es zur Präparation ihrer Pfeilspitzen. Die stärkste Toxizität mit 700-1900 µg pro Tier hat nach Untersuchungen von MYERS et al. (1978) das Hautsekret des 1978 erstmals beschriebenen *Phyllobates terribilis*. Bereits 2 bis 200 µg können auf den Menschen letal wirken, was bei der Handhabung von Wildfängen unbedingt beachtet werden muß. Allerdings sinkt die Giftmenge nach einem Jahr Terrarienhaltung bereits auf 50 %, und bei Fröschen der F1-Generation konnte dieses starke Hautgift nicht mehr nachgewiesen werden (MYERS et al. 1978). Auch wir konnten während der fast fünfjährigen Haltung unserer Nachzuchtfrösche der F1- bis F3-Generation keine Giftwirkung mehr feststellen.

Während für *Phyllobates terribilis* bereits einige ökologische Rahmendaten vorliegen (MYERS et al. 1978), fehlen detaillierte Angaben zu seiner Ethologie. In dieser Arbeit wollen wir deshalb die bisher noch wenig bekannte Fortpflanzungsbiologie dieser Art, insbesondere das Werbe- und Brutpflegeverhalten sowie die Rufformen vorstellen und sie vergleichend zu den bisher vorliegenden Arbeiten dieses Themenkreises bei der Familie der Dendrobatidae diskutieren.

II. Material und Methode

Im Verlauf der letzten drei Jahre haben wir fünf Gruppen in folgender Zusammenstellung untersucht: 1) 1 Männchen und 1 Weibchen, 2) 1 Männchen und 2 Weibchen, 3) 2 Männchen und 2 Weibchen, 4) 2 Männchen und 3 Weibchen, 5) 3 Männchen und 3 Weibchen.

Der Fundort der Elterntiere ist unbekannt. Wie bei Nachzuchten vieler Anuren sind auch die hier untersuchten 20 adulten Nachzuchttiere mit 36-40 mm etwas kleiner als die Wildfänge mit 37-46 mm. Sie gleichen in Farbe und Habitus aber den von MYERS et al. (1978) beschriebenen *Phyllobates terribilis*. Voraussetzung für eine kontinuierliche Fortpflanzung im Terrarium sind „harmonisierende“ Partner, vitamin- und mineralstoffreiche Ernährung, geeignete Laichplätze, eine Lufttemperatur von 22-30° C sowie eine relative Luftfeuchte von 60-100 %. Die Haltung unserer *P. terribilis* entspricht der von *Dendrobates leucomelas* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1980a, 1981, ZIMMERMANN 1983).

Verhaltensbeobachtungen erfolgten direkt über Verlaufsprotokolle sowie über ein Langzeit-Videosystem (National R). Die Lautäußerungen wurden mit einem UHER-Electret-Kondensatormikrofon und einem UHER 4200 Report Stereotonbandgerät (9,5 cm/s Bandgeschwindigkeit) auf Tonband aufgenommen und der Schalldruckpegel (SPL) mittels Impulsschall-Pegelmessers (Bruel & Kjaer 2233) in 20 cm Abstand (re 20µ Newtons/m²; Peak, Fast, Linear) bestimmt. Über einen Speicheroszillographen (Tektronix 5113) erfolgte die Zeitmusteranalyse der Rufe und über ein Microcomputersystem (CBM 8032) mittels Fast-Fourier-Transformation die Frequenzanalyse (ZIMMERMANN, A. 1985).

III. Ergebnisse

Fortpflanzungsaktivität

Über das ganze Jahr hinweg sind Männchen und Weibchen von *P. terribilis* fortpflanzungsaktiv; ihre Fortpflanzung unterliegt keiner saisonalen Rhythmik. Die Zuchtgruppe 1, ein Männchen und ein 1 ½ Jahre altes, gerade geschlechtsreifes Weibchen, hatte 29 Gelege pro Jahr mit 305, bis zu 95 % besamten Eiern produziert, die Zuchtgruppe 2, ein Männchen und zwei, etwa 3 Jahre alte Weibchen zusammen während eines Jahres bis zu 596 Eier bei 39 Gelegen (Abb. 1). Während das junge Weibchen nur 7-15 Eier pro Gelege produzierte, legten die älteren Weibchen weniger oft, dafür aber 11-23 Eier pro Gelege. Das kürzeste Intervall zwischen zwei Gelegen betrug sechs Tage. Zwei oder mehr adulte Weibchen in einer Zuchtgruppe stimulierten sich gegenseitig und synchronisierten ihre Eiablage. So hatte zum Beispiel die Zuchtgruppe 2 von den genannten 39 Gelegen pro Jahr 24 Gelege gleichzeitig, beziehungsweise innerhalb von 24 Stunden produziert. Nach etwa 12 Monate dauernden Fortpflanzungsaktivitäten folgten Ruhephasen der Weibchen bis zu 7 Monaten.

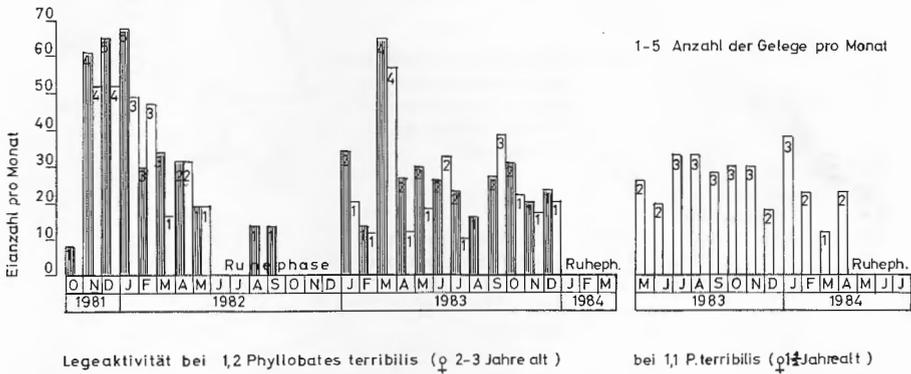


Abb. 1. Laichaktivität von *Phyllobates-terribilis*-Weibchen. Zwei im Terrarium beieinander lebende Weibchen haben ihre Fortpflanzungsaktivitäten synchronisiert.
Egg-laying activity of *Phyllobates terribilis* females. Two females, kept together in one terrarium with one male synchronized their egg-laying activities.

Werbung und Eiablage

Wie bei allen bisher bekannten Dendrobatidenarten erfolgen auch bei *P. terribilis* Werbung und Eiablage außerhalb freier Gewässer, hier speziell an feuchten, lichtgeschützten Bodenstellen. Weder Männchen noch Weibchen besitzen Reviere. Sie weisen keinen Geschlechtsdimorphismus auf. Wichtige Auslöser für das Erkennen

eines fortpflanzungsbereiten Partners sind für das Weibchen die Rufe des Männchens, für das Männchen hingegen die Körperfülle sowie die phonotaktische und taktile Verhaltensantwort eines graviden Weibchens. Während der sich oft über mehrere Tage erstreckenden Werbung synchronisieren beide Partner durch Aus-

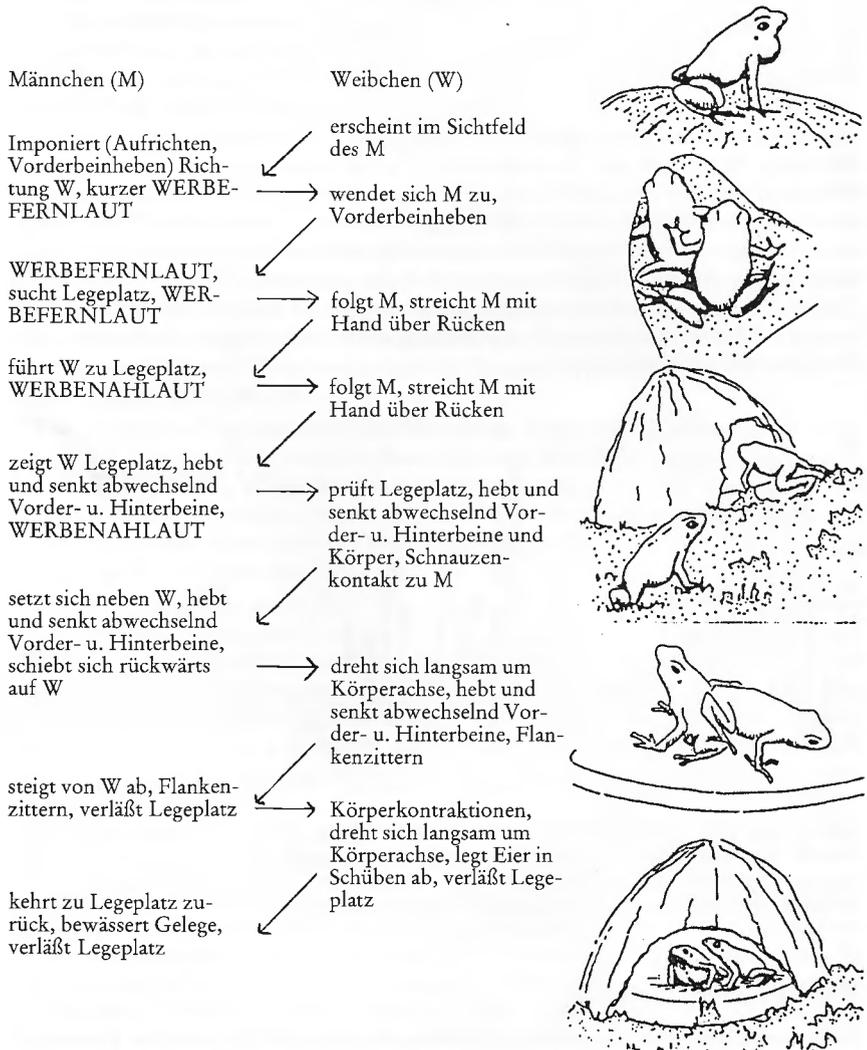


Abb. 2. Reaktionskette: Werbung und Eiablage bei *P. terribilis*.
Courtship display and oviposition in *P. terribilis*.

tausch zahlreicher taktiler, visueller und akustischer Signale ihre Fortpflanzungsaktivität. Der idealisierte Ablauf einer solchen Werbezereemonie mit Eiablage ist durch Abbildung 2 veranschaulicht. Es können dabei mehrere potentielle Eiablagestellen aufgesucht werden, an denen sich einzelne Werbephasen wiederholen.

Rufe

Abhängig von der Reaktion gravider Weibchen produzieren *P.-terribilis*-Männchen zwei phonetisch und physikalisch verschiedene Lautäußerungen. Ein trillender Ruf, den MYERS et al. (1978) als „a long melodious call“ beschrieben, und den wir im folgenden als „Werbefernlaut“ (Abb. 3, 4, 5, Tab. 1) bezeichnen, wird dann abgegeben, wenn das Männchen in größerer Entfernung (mehr als circa 10 cm) ein Weibchen erblickt. Dieser Ruf wirkt bereits ohne zusätzlichen visuellen Stimulus auf eine rezepptive Partnerin attraktiv und wird durch sofortige Phonotaxis (Lokalisation der Rufquelle durch Kopfdrehen und Körperwendung, gerichtetes Zuhüpfen (Abb. 6)), ähnlich wie bei *Phyllobates tricolor* (ZIMMERMANN 1985, ZIMMERMANN & RAHMANN 1985) beantwortet. Danach erfolgt anhaltendes Rufen, wobei der Triller im Verlauf der Werbung unregelmäßig oft, jedoch nicht mehr als 6 × pro Minute, wiederholt wird.

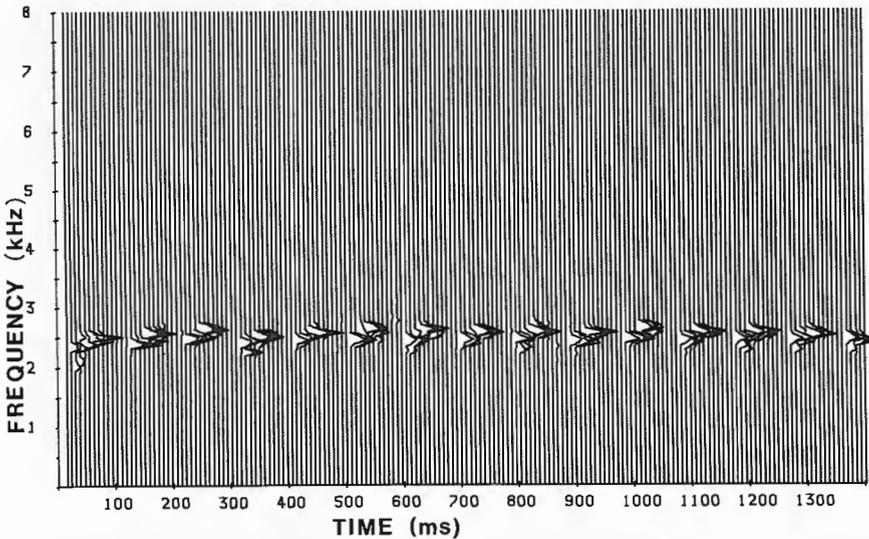
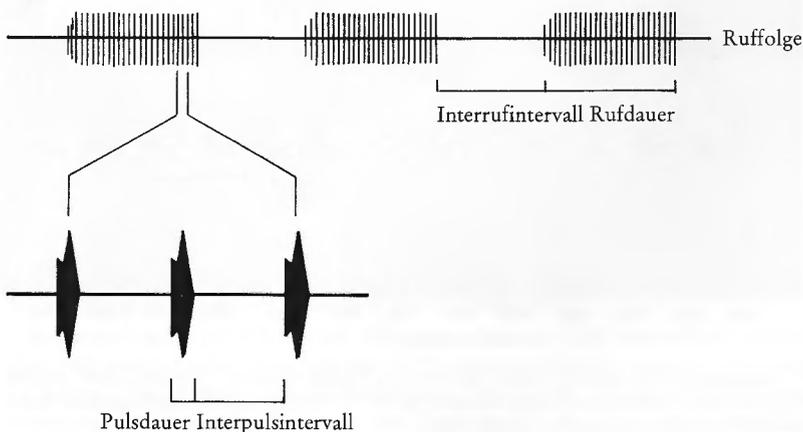


Abb. 3. Computerspektrogramm eines typischen „Werbefernlautes“ (Triller) eines 34 mm großen *P.-terribilis*-Männchens (aufgenommen bei 25° C). Dargestellt ist ein Ausschnitt eines 2,4 s langen Rufes. Frequenzauflösung 62,5 Hz.

Computer spectrogram of a typical trill call of a 34 mm *P. terribilis* male (recorded at 25° C). A part of the 2,4 s is shown. Frequency resolution 62,5 Hz.

Tabelle 1

Physikalische Rufcharakteristika von <i>P. terribilis</i> Physical characteristics of call in <i>P. terribilis</i> (Mittelwert \pm Standardabweichung; mean \pm SD)		
Ruftyp call type	Triller trill call	Krächzer croaking call
Frequenzbereich (Hz) Frequency range	1987–2749 (± 160) (± 146)	1739–2875 (± 162) (± 296)
Dominanzfrequenz (Hz) Dominant frequency	2450 ($\pm 38,7$)	2375 ($\pm 84,4$)
Rufdauer (ms) Call duration	3845 (± 838)	606 (± 243)
Ruf-Wiederholrate (n/m) Call repetition rate	unregelmäßig	unregelmäßig
Pulsrate (Anzahl/s) Pulse rate	10,5 ($\pm 0,28$)	—
Pulsdauer (ms) Pulse duration	62,9 ($\pm 22,6$)	—
Interpulsintervall (ms) Inter-pulse interval	48,2 ($\pm 16,0$)	—
Schalldruckpegel (dB) Sound pressure level	max. 92	max. 83
Anzahl d. untersuch. Rufe (n) Number of analyzed calls	15	12



Schematische Darstellung der aus den Oszillogrammen ermittelten zeitlichen Rufparameter.

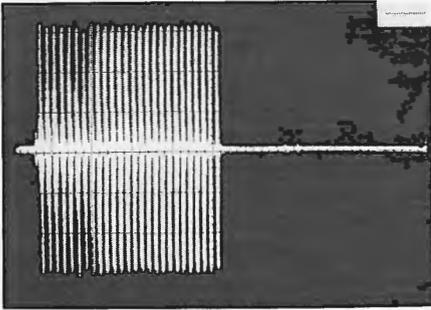


Abb. 4. Korrespondierendes Oszillogramm des „Werbefernlautes“. Zeitmarke 200 ms.

Corresponding oscillogram of a trill call. Time mark 200 ms.

Dagegen wird bei der Werbung auf kurze Distanz (weniger als circa 10 cm) ein noch nicht beschriebener Ruf, ein Krächzer, (Abb. 7, 8, Tab. 1) abgegeben. Dieser von uns als „Werbenahrlaut“ bezeichnete Einzelruf besitzt eine ganz andere phonetische und physikalische Struktur und ist wesentlich leiser als der Triller. Er löst beim Weibchen weitere Werbehandlungen, wie zum Beispiel intensives „Streicheln“ (Abb. 2 u. 9) aus. Am ausgewählten Laichplatz folgt die Eiablage nach wechselseitiger taktiler Stimulation, wie Körper- und Schnauzenkontakt, Übereinanderkriechen, „Treteln“, Umkreisung und Analberührung, ähnlich wie bei *Dendrobates histrionicus* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982). Die Weibchen von *P. terribilis* geben — wie alle bisher von uns untersuchten 23 Dendrobatidenarten — keine Rufe ab. Auch Befreiungs- oder Protestlaute, die bei vielen Anuren durch Umklammern ausgelöst werden können, wie zum Beispiel bei *Rana temporaria* (BRZOSKA et al. 1977, SCHNEIDER 1977) und bei *Dendrobates histrionicus*, *D. lehmanni*, *D. pumilio* und *Phylllobates vittatus* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981) haben wir bei dieser Art weder beim Männchen noch beim Weibchen festgestellt.

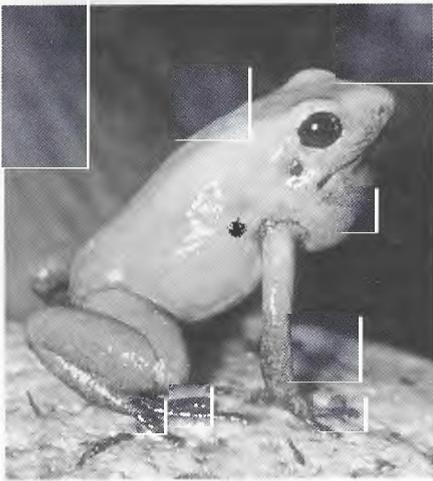


Abb. 5. Das Männchen signalisiert durch Abgabe von „Werbefernlauten“ von einer exponierten Stelle aus seine Fortpflanzungsbereitschaft, wenn es ein rezeptives Weibchen in größerer Entfernung erblickt.

When a receptive female pass by at longer distance, a sexually active male signalizes its motivation to court by producing trill calls.



Abb. 6. Rezeptive Weibchen reagieren auf „Werbefernlaute“ mit sofortiger Phonotaxis. Rufen zwei Männchen alternierend, wenden sich die Weibchen dem jeweils rufenden zu. Receptive females show phonotactic responses to trill calls. If two males call alternately, females face the vocalizer.

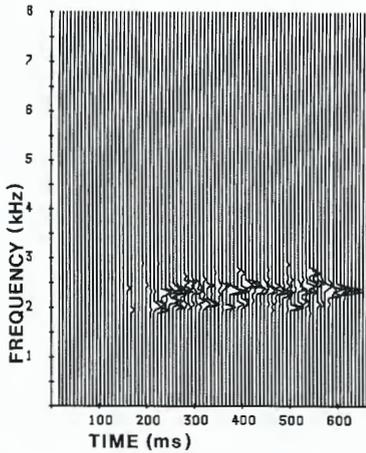


Abb. 7. Computerspektrogramm eines typischen „Werbenahlautes“ (Krächzer) eines 34 mm großen *P. terribilis*-Männchens (aufgenommen bei 25°C). Frequenzauflösung 62,5 Hz.

Computer spectrogram of a typical croaking call of a 34 mm *P. terribilis* male (recorded at 25°C). Frequency resolution 62,5 Hz.

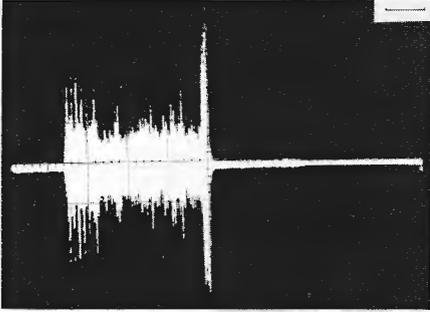


Abb. 8. Korrespondierendes Oszillogramm des „Werbenahlautes“. Zeitmarke 100 ms.

Corresponding oscillogram of a croaking call. Time mark 100 ms.

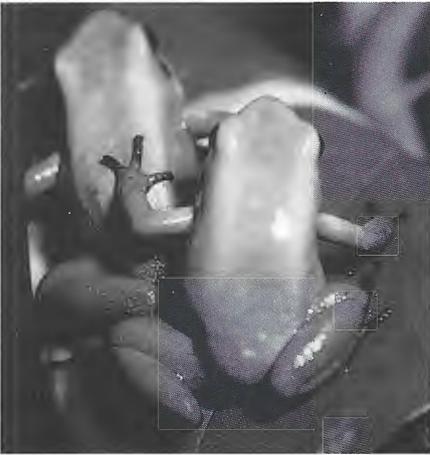


Abb. 9. Unter Abgabe eines leisen „Werbenahlautes“ (Krächzer) führt das Männchen seine Partnerin zum Laichplatz. Sie gibt ihre Laichbereitschaft durch „Streicheln“ (mit der Hand über den Rücken des Männchens streichen) zu erkennen.

The male leads the female to an egg-laying site while emitting croaking calls. The female signalizes its egg-laying motivation by stroking the back of the male.

Brutpflege

Das Gelege eines Weibchens enthält bis zu 23 Eier. Die Eier haben einen Durchmesser von 2 mm und liegen in circa 10 mm großen Gallertkugeln, die noch mit zusätzlicher Gallertmasse umgeben sind. Im Vergleich zu den meisten anderen Dendrobatidenarten findet bei *P. terribilis* eine einfache Form der Brutpflege statt. Sie wird ausschließlich vom Männchen ausgeübt. Kurz nach der Eiablage kehrt es noch einmal zum Gelege zurück, um die Eier durch Abgabe von Wasser aus der Analblase zu befeuchten. Dadurch quellen Gallerte und Gallertkugeln auf, letztere bis auf 13 mm. Vermutlich werden die Eier beim Befeuchten auch besamt, ähnlich wie bei *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981). Entfernt man das Gelege vor dem Befeuchten durch das Männchen, entwickeln sich die trocken erscheinenden Eier nicht. Von den befeuchteten Eiern entwickeln sich etwa 90 % zu Embryonen. Deformationen der Eier treten sehr selten auf. Das Gelege wird vom Männchen weder bewacht noch verteidigt. Erst

zwei Wochen nach der Eiablage, wenn die Larven kurz vor oder schon beim Ausschlüpfen sind, kehrt das Männchen zum Gelege zurück und setzt sich mit tief an den Boden gedrückter Bauchseite auf das Gelege. Die Larven bewegen sich in ihren Gallertkugeln lebhaft hin und her und können sich in den nächsten Tagen auch allein freischwimmen. Durch die ruckartigen Beinbewegungen des Männchens beginnen sie jedoch noch stärker in den Gallerthüllen zu schwänzeln, bis sie diese gesprengt haben. Sie schlängeln sich dann über die Oberschenkel auf den Rücken des Männchens. Dort reihen sie sich nebeneinander auf und lassen die Schwänze rechts und links von seinen Seiten herabhängen (Abb. 10). Gewöhnlich trägt das Männchen sie 1 bis 3 Tage im Terrarium umher. Es kommt jedoch auch vor, daß die Larven bis zu 3 Wochen auf seinem Rücken verbleiben und dabei von 11 mm bis auf 14 mm Körperlänge herwachsen, ähnlich wie es WELLS (1980b) bei *Colostethus inguinalis* in der Natur beobachtet hat. Hält sich das Männchen aber längere Zeit in einer Wasseransammlung auf, lösen sich die Larven von seinem Rücken und schwimmen in das Wasser. Die Brutpflege des Vaters ist damit beendet.



Abb. 10. Das Männchen transportiert einen Teil der ausgeschlüpften Larven zur Wasserstelle am Boden.
The male transports a part of the hatchlings to a water hole on the ground.

Weibchen-Weibchen- und Männchen-Männchen-Interaktionen

Sind zwei oder mehrere gravide Weibchen in einem Terrarium, entstehen zwischen ihnen bei der Werbung um das Männchen Kämpfe. Eines der Weibchen springt beim „Männchen-folgen“ gegen das andere und versucht, es vom Männchen durch Rammstöße mit Kopf und Körper wegzudrängen. Gelingt das nicht, springt es der Rivalin auf den Rücken, umfaßt sie und versucht, sie mit dem ganzen Körpergewicht auf den Boden zu drücken (Abb. 11). Das untere Weibchen befreit sich durch ruckartiges Vorspringen, und dann hüpfen beide wieder dem Männchen nach, das entweder am Ort verharrt und die Interaktionen beobachtet oder weiterhüpft und den Werbefernlaut ausstößt. Bei diesen Kämpfen der Weibchen um den Geschlechtspartner kommt es jedoch zu keinen physischen und psychischen Beeinträchtigungen wie als Folge der Kämpfe von *D.-bistrionicus*-Männchen um die Weibchen (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982a). Vielmehr stimulieren sich die Weibchen in ihrer Fortpflanzungsbereitschaft, was wiederum zu einer Synchronisation im Laichverhalten führt. Oft erfolgen bei zwei oder drei Weibchen auch zwei oder drei Eiablagen innerhalb eines Tages am selben Laichplatz (Abb. 12).



Abb. 11. Agonistische Interaktionen von rezeptiven Weibchen während der Werbung um Männchen bestehen aus Anspringen, Umklammern und Niederdrücken.

Agonistic interactions of receptive females during courtship display consist of leaping against conspecific, back clasp and pressing down.

Agonistische Weibchen-Männchen-Interaktionen treten nur bei der Werbung in den Gruppen 3 bis 5 auf. Ein gravidas Weibchen springt jeden sich bewegenden und nicht rufenden Artgenossen an. Befindet sich ein nicht rufendes Männchen in seiner unmittelbaren Nähe, so wird es angesprungen, umfaßt und gedrückt. Mit einem kurzen Triller gibt es sich dann als Männchen zu erkennen. Sofort läßt das Weibchen von ihm ab und beginnt mit Sequenzen aus dem Werbeverhalten.

Männchen-Männchen-Interaktionen treten nur bei der Werbung in Erscheinung, aber nicht als Kämpfe mit dem Körper sondern als Rufduell (Werbefernlaut). Die Weibchen wenden sich dem jeweils Trillernden zu, bis ein Männchen aufhört zu rufen. Dann hüpfen die Weibchen zu dem allein rufenden Männchen und folgen ihm auf der Suche nach einem geeigneten Laichplatz. Das still gewordene Männchen bemüht sich dann nicht mehr um die Aufnahme eines neuen Rufduells; sein Fortpflanzungserfolg bleibt aus.

IV. Diskussion

Der tagaktive, terrestrische Pfeilgiftfrosch *Phylllobates terribilis* lebt in der Bodenzone der feuchtwarmen, tropischen Regenwaldgebiete im Südwesten Kolumbiens. Die klimatischen Bedingungen sowie das Angebot von Ressourcen, wie Nahrung, Laichplätze und Geschlechtspartner bleiben hier während des ganzen Jahres konstant (MYERS et al. 1978). In einem solchen Lebensraum ist es aus verhaltensökolo-

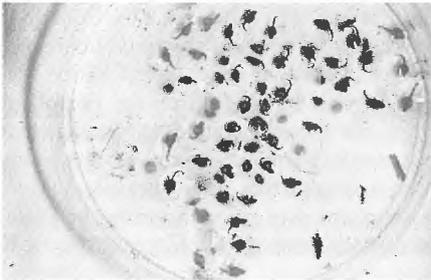


Abb. 12. Ein Rekordgelege mit 58 Eiern, produziert von drei, in ihrer Laichbereitschaft synchronisierten Weibchen. Wie hier, entwickeln sich oft nicht alle der an den Rändern der Gelege befindlichen Eier.

A big clutch with 58 eggs, produced by three females which synchronized their egg-laying cycles. Often eggs of the external edge of the clutch don't develop.

gischer Sicht zur optimalen Ausnutzung von Ressourcen vorteilhaft, die Nachkommensproduktion gleichmäßig auf alle Monate des Jahres zu verteilen, statt sie — wie Amphibienarten aus Verbreitungszonen mit starken klimatischen Schwankungen — mittels hohen Energieaufwands auf einen kurzen Zeitraum im Jahr zu beschränken (zum Beispiel SCHNEIDER 1977, WELLS 1977, MÜLLER 1984). Die Überlebensrate der potentiellen Nachkommenschaft könnte erhöht werden, wenn Larven oder Frösche durch schlecht schmeckende oder toxische Hautsekrete ungenießbar, wenn bestimmte geschützte Laichplätze ausgewählt oder wenn ein Elter oder beide Eltern Brutpflege betreiben würden.

Genau diese Fortpflanzungsstrategie scheinen die meisten Dendrobatiden, so auch *P. terribilis*, entwickelt zu haben. In der Natur besitzen alle adulten *P. terribilis* eine solch hohe Toxizität, daß sie keinen Feinden ausgesetzt zu sein scheinen, bis auf die Colubride *Leimadophis epinephelus*, die nur als Prädator für Jungfrösche in Frage kommt (MYERS et al. 1978). Ihr Hautgift dürfte sich im Verlauf der Ontogenese — vermutlich über Vorstufen aus aufgenommener Nahrung — entwickelt haben. Das könnte die geringe Toxizität der Jungfrösche (bei Larven und Eiern läßt sich noch kein Batrachotoxin nachweisen) erklären sowie die Tatsache, daß in der Haut von Wildfängen nach 7 bis 12 Monaten Gefangenschaftshaltung nur noch 50 % und bei Gefangenschaftsnachzuchten kein Gehalt an den hochgiftigen Batrachö- und Homobatrachotoxinen mehr festzustellen ist (MYERS et al. 1978). Ebenfalls auf die Toxizität dürfte das wenig scheue Verhalten des Frosches sowohl im Terrarium (bis zur Zeit in die F3-Generation) als auch in der Natur zurückzuführen sein, denn nach MYERS et al. (1978) ist er „einer der furchtlosesten von allen Dendrobatiden und macht beim Fang keinen Versuch zu fliehen“.

Unter adäquaten Gefangenschaftsbedingungen im Terrarium zeigt *P. terribilis* keine saisonale Fortpflanzungsrhythmik, sondern eine, sich über alle Monate des Jahres erstreckende Reproduktivität. Charakteristisch für ihn — und alle bisher untersuchten anderen Dendrobatiden (SENFETT 1936, CRUMP 1972, SILVERSTONE 1973, POLDER 1973-1975, ZIMMERMANN, H. 1974, 1978a, 1978b, 1983, LÜDDECKE 1974, WELLS 1978, 1980a, 1980b, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1980, 1981, 1982, 1984, 1985, WEYGOLDT 1980 a, 1980b, 1982, 1983, ENSINCK 1980, LESCURE & BECHTER 1982, ZIMMERMANN, E. 1983) — ist im Vergleich zu den meisten anderen Anurenarten und insbesondere zu unseren einheimischen Fröschen ein recht komplex aufgebautes Werberitual mit verschiedenen kommunikativen Signalen. Welche Faktoren könnten die Ausbildung dieser relativ energieaufwendigen Form der Werbung verursacht oder begünstigt haben? — Bei den Dendrobatiden tritt ein äußerer Geschlechtsdimorphismus kaum oder wie bei *P. terribilis* überhaupt nicht in Erscheinung. Damit fehlen äußere Merkmale zur Identifikation des Geschlechtspartners genauso wie exogene Zeitgeber zur Induktion der Fortpflanzungsaktivitäten. Die Reproduktion muß deshalb über einen anderen Mechanismus wirksam gesteuert werden. Bei *Phyllobates terribilis* sowie bei den von uns bisher daraufhin untersuchten Dendrobatidenspezies erfolgt dies über spezielle Verhaltensmechanismen bei der Werbung, die mindestens drei gruppenspezifische Differenzierungen aufweisen (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982b, ZIMMERMANN, E. 1983).

Phyllobates-terribilis-Weibchen können sich — abhängig von dem individuellen, etwa 7tägigem Eireifezyklus und individuellen Ruhepausen — das ganze Jahr über in einer potentiellen Laichbereitschaft befinden. Sie laichen aber nur nach Stimulation durch ein rufendes und werbendes Männchen ab. Die Rufe des Männchens scheinen dabei über einen zentralen, neuronalen Mechanismus ähnlich wie bei *P. tricolor* (ZIMMERMANN, E. 1985, ZIMMERMANN & RAHMANN 1985) die motorische, phonotaktische Antwortreaktion des Weibchens auszulösen und zusammen mit weiteren visuellen und taktilen Signalen des Männchens sowie eventuellen Charakteristika des Laichorts über das endokrine System das Weibchen zur Eiablage zu veranlassen.

Die Männchen von *P. terribilis* können in allen Monaten des Jahres Eier besamen. Dies läßt wiederum auf eine rein endogen gesteuerte Spermiogenese schließen. Sie investieren jedoch nur dann Energie in die Werbung um ein Weibchen, wenn sie wahrnehmen, daß eine potentielle Geschlechtspartnerin gravid ist und sie sich damit einer Vaterschaft halbwegs sicher sein können. Zuerst geben sie einzelne „Werbefernlaute“ ab, um die Fortpflanzungsbereitschaft des Weibchens zu testen. Nur wenn es daraufhin mit Phonotaxis reagiert, setzt das Männchen sein Werben durch eine andauernde Abgabe des Werbefernlauts fort. Sind ein oder mehrere Weibchen auf eine Distanz zu ihm herangehüpft, die den Austausch taktiler Signale ermöglicht, geben sie durch „Streicheln“ (mit der Hand über den Rücken des Männchens streichen) ihr weiteres Interesse an der Fortpflanzung zu erkennen. Das Männchen führt sie nun unter Abgabe eines leisen „Werbenahlaufs“ zu einem geeigneten Laichplatz.

Leben mehrere Weibchen und Männchen in einem Terrarium, so kommt es zwar bei der Werbung der Weibchen um die Männchen zu den beschriebenen Weibchen-Weibchen-Interaktionen, die aber zu keinen Beschädigungen führen. Eher dürfte dieses Verhalten der Synchronisation ihrer weiteren Fortpflanzungsaktivitäten bis hin zur gemeinsamen Eiablage dienen mit dem Ergebnis, daß sich — ähnlich den Gemeinschaftsgelegen von Straußen (SAUER & SAUER 1966) und Nandus (BRUNING 1974) entsprechend KREBS & DAVIS (1981, 1984) — die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen eines Weibchens und damit der Fortpflanzungserfolg erhöhen. Es ist nämlich festzustellen, daß die am Rand eines Doppelgeleges befindlichen Eier des zweiten Weibchens zum Teil nicht besamt werden oder vertrocknen, wenn sie noch weiter außerhalb der schützenden Gallertmasse zu liegen kommen.

Charakteristisch für alle bisher untersuchten Dendrobatidenarten ist eine mehr oder weniger hoch entwickelte Brutpflege (LÜDDECKE 1974, WELLS 1978, WEYGOLDT 1980b, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1982a, 1984, 1985). Nach SIMONS (1983) und TOWNSEND et al. (1984) läge der Nutzen einer Brutpflege für terrestrisch laichende Frösche in einer höheren Überlebensrate der eigenen Nachkommenschaft und damit der Steigerung der eigenen Fitness. Die Kosten für eine solche Brutpflege könnten ihren Nutzen allerdings verringern, wenn ein Brutpfleger in diesem Zeitraum mögliche Fortpflanzungschancen nicht mehr wahrnehmen kann und/oder wenn Umweltfaktoren eine Brutpflege nahezu entbehrlich machen.

Bei *P. terribilis* beschränkt sich die Brutpflege lediglich auf ein einmaliges Bewässern des Geleges nach der Eiablage sowie den Transport der ausschlüpfenden

Larven zur Wasserstelle durch den Vater. Die Eltern schaffen — bei der geringen Laichbewässerung — durch die Auswahl eines geeigneten Laichortes bereits ein für die Entwicklung der Nachkommen günstiges Milieu. Das Weibchen laicht an geschützten, sehr feuchten Bodenstellen ab (Die Terrarieneinrichtung mitsamt diesen Laichplätzen wird einmal pro Tag besprüht. Im Habitat von *P. terribilis* herrscht nach MYERS et al. (1978) immer eine sehr hohe Luftfeuchtigkeit). Das umgebende, immer feuchte Substrat sowie die große Gallertmasse, in der sich die, in große Gallerthüllen eingebettete Eier befinden, dürften Eier und Embryonen ausreichend vor Austrocknung schützen. Im Gegensatz zu anderen Dendrobatidenarten mit hochentwickelter Brutpflege wie zum Beispiel *Dendrobates histrionicus* oder *Phyllobates tricolor* (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, ZIMMERMANN 1983) haben wir bei *P. terribilis* auch bei hoher Besatzdichte im Terrarium kein Eier- oder Larvenfressen durch Artgenossen feststellen können, denn auch dagegen dürfte die umfangreiche und zähe Gallerte ausreichend Schutz bieten. Vermutlich sind dies einige der Faktoren, die im Laufe der Evolution zur Entwicklung dieses, für Dendrobatiden relativ einfachen Brutpflegeverhaltens beigetragen haben. Freilanduntersuchungen müßten diese Befunde noch absichern.

Danksagungen

Frau Prof. Dr. E. DEL PINO, Pontificia Universidad Catolica del Ecuador, Quito, danken wir für die spanische Übersetzung der Zusammenfassung, Herrn cand. ing. AXEL ZIMMERMANN, Fakultät Elektrotechnik, Universität Stuttgart, für die Erstellung von Computerprogrammen zur Durchführung der bioakustischen Analysen und Herrn HORST SCHLAILE, Weissach im Tal, für die Bereitstellung seiner ersten Nachzuchttiere als Ausgangs-Zuchtgruppe unserer weiteren *Phyllobates-terribilis*-Kollektive. Für die Durchsicht des Manuskripts bedanken wir uns bei Herrn Prof. Dr. H. RAHMANN, Institut für Zoologie, Universität Stuttgart-Hohenheim und für weitere kritische Hinweise bei Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER, Zoologisches Institut der Universität Bonn.

Zusammenfassung

Die Fortpflanzungsstrategie des tagaktiven, terrestrischen Pfeilgiftfrosches *Phyllobates terribilis* aus dem tropischen Regenwald Südwest-Kolumbiens wurde an mehreren Gruppen unterschiedlicher Zusammensetzung unter möglichst natürlichen Bedingungen im Terrarium durch Direktbeobachtung und videographisch untersucht. Die Reproduktivität unterliegt keiner saisonalen Rhythmik, sondern wird endogen und über verschiedene Verhaltensmechanismen gesteuert. Das Männchen produziert in Abhängigkeit vom Verhalten rezeptiver Weibchen zwei phonetisch und physikalisch unterschiedliche Rufe, auf weite Distanz den „Werbefernlaut“, einen Triller, und auf kurze Distanz einen Krächzer, den „Werbenahtlaut“. Aus den positiven phonotaktischen und taktilen Antwortreaktionen des Weibchens erkennt das Männchen dessen Laichbereitschaft. Werbung und Eiablage wurden am Beispiel einer Reaktionskette dargestellt. Männchen-Männchen-Interaktionen beschränken sich auf ein Ruffduell; das am ausdauerndsten rufende Männchen hat den größten Fortpflanzungserfolg. Agonistische Weibchen-Weibchen-Interaktionen führen nicht zu physischer oder psychischer Beeinträchtigung, sondern zur Stimulation ihrer Laichbereitschaft und zur Synchronisation

ihrer Eiablage. Die für Dendrobatiden recht einfache Brutpflege wird allein vom Männchen ausgeführt und besteht aus einmaligem Bewässern des Geleges sowie dem Transport der Kaulquappen zur Wasserstelle. Ein Bewachen oder Verteidigen des Geleges oder Füttern der Larven fehlt. Weder Männchen noch Weibchen fressen arteigene Eier. Die möglichen funktionellen Ursachen für die Entstehung einer solchen Fortpflanzungsstrategie werden diskutiert.

Resumen

El comportamiento reproductivo de *Phyllobates terribilis*, la rana diurna con cuyo veneno se preparan flechas envenenadas y que proviene de la selva tropical lluviosa del sur-oeste de Colombia, fue estudiado bajo condiciones de terrario seminaturales. La voz fue analizada mediante espectrogramas de computación y oscilogramas.

La actividad reproductiva de los machos y las hembras no depende de las estaciones, la reproducción se inicia por diferentes factores endógenos internos y por mecanismos externos de comportamiento. De acuerdo al comportamiento de las hembras receptivas, los machos producen dos tipos de llamadas que difieren tanto fonéticamente como físicamente, la llamada de atracción 1 a larga distancia (Fig. 3, 4; tabla 1) y la llamada de atracción 2 a corta distancia (Fig. 7, 8; tabla 1). Las respuestas positivas de la hembra sean fonotácticas y/o tácticas al cortejo del macho, indican la disponibilidad sexual de la hembra. El comportamiento de cortejo junto con la ovoposición fue documentado mediante diagramas y corresponde al cortejo tipo 2 de los dendrobátidos. La competencia macho-macho consiste en una llamada de combate, el macho que vocaliza más asiduamente tendrá el mayor éxito reproductivo. Las interacciones agonísticas hembra-hembra con salto contra la conoespecífica, abrazo por la espalda y presión hacia abajo parece que sincronizan la actividad reproductiva de las hembras y conducen a una ovoposición conjunta.

El cuidado parental es llevado a cabo exclusivamente por los machos y es primitivo en comparación con el de otros dendrobátidos. Los machos mojan a las posturas solo una vez después de la ovoposición y transportan a las larvas sobre su espalda después de la eclosión hasta charcos temporales en el suelo. Esta especie carece de la asistencia intensiva de los huevos y renacuajos con humedecimiento regular de la postura y defensa del nido, la cual es típica para otros dendrobátidos. La oofagia intraespecífica por caníbales de huevos conoespecíficos no se registró. Las causas funcionales posibles para la evolución de esta estrategia reproductiva, así como sus costos y beneficios relativos serán discutidos.

Schriften

- BRUNING, D. F. (1974): Social structure and reproductive behaviour in the Greater Rhea. — *Living Bird*, Ithaca, 13: 251-294.
- BRZOSKA, J., W. WALKOWIAK & H. SCHNEIDER (1977): Acoustic communication in the grassfrog (*Rana t. temporaria*) L.: Calls, auditory thresholds and behavioral responses. — *J. Comp. Physiol.*, New York, 118: 173-186.
- ENSINCK, F. H. (1980): De kweek van *Dendrobates tinctorius*. — *Iacerta*, Leiderdorp, 38: 102-106.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIS (1981): Öko-Ethologie. — Berlin und Hamburg (Parey), 377 S.
- (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. — Stuttgart/New York (G. Thieme), 356 S.
- LAMOTTE, M. & J. LESCURE (1977): Tendances adaptives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. — *Terre Vie*, Paris, 31: 225-311.

- LESCURE, J. & R. BECHTER (1982): Le comportement de reproduction en captivité et le polymorphisme de *Dendrobates quinquevittatus* STEINDACHNER. — Revue fr. Aquariol., 8 (4): 107-118.
- LÜDDECKE, H. (1974): Ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzung von *Phyllobates palmatus*. — Diss. Univ. Mainz, 206 S.
- MÜLLER, B. (1984): Bioakustische und endokrinologische Untersuchungen an der Knoblauchkröte *Pelobates fuscus fuscus*. — Salamandra, Bonn, 20 (2/3): 121-142.
- MYERS, C. W., J. W. DALY & B. MALKIN (1978): A dangerously toxic frog (*Phyllobates*) used by Embera Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. — Bull. Am. Mus. nat. Hist., New York, 161 (2): 311-365.
- POLDER, W. N. (1973-1975): Pflege und Fortpflanzung von *Dendrobates azureus* und anderer Dendrobatiden. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, 26 (12): 424-428; 28 (9): 319-323; 28 (11): 389-392; 28 (12): 424-427.
- SAUER, E. G. F. & E. M. SAUER (1966): The behavior and ecology of the South African Ostrich. — Living Bird, Ithaca, 5: 45-75.
- SCHNEIDER, H. (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the european tree frog, *Hyla arborea* (L.). — In: TAYLOR, D. H. & S. J. GUTTMANN (Hrsg.): The reproductive biology of amphibians: 295-335. — New York (Plen. Publ. Comp.).
- SENFETT, W. (1936): Das Brutgeschäft des Baumsteigerfrosches (*Dendrobates auratus* GIRARD) in Gefangenschaft — Zool. Gart., Leipzig, 8 (4/6): 122-131.
- SILVERSTONE, P. A. (1973): Observations on the behavior and ecology of a Columbian poison-arrow frog, the cokoe-pa (*Dendrobates histrionicus* BERTHOLD). — Herpetologica, Lawrence/Kansas, 29: 295-301.
- SIMON, M. P. (1983): The ecology of parental care in a terrestrial breeding frog from New Guinea. — Behav. Ecol. & Sociobiol., Heidelberg, 14: 61-67.
- TOWNSEND, D. S., M. M. STEWART & F. H. POUGH (1984): Male parental care and its adaptive significance in a new-tropical frog. — Anim. Behav., London, 32: 421-431.
- WELLS, K. D. (1977): The social behaviour of anurian amphibians. — Anim. Behav., London, 25: 666-693.
- (1978): Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). — Herpetologica, Lawrence/Kansas, 34 (2): 148-155.
- (1980a): Behavioral ecology and sozial organisation of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). — Behav. Ecol. & Sociobiol., Heidelberg, 6: 199-209.
- (1980b): Evidence for growth of tadpoles during parental transport in *Colostethus inguinalis*. — J. Herpet., Athens/Ohio, 14 (4): 428-430.
- WEYGOLDT, P. (1980a): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium. — Salamandra, Frankfurt/M., 16 (4): 215-226.
- (1980b): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs *Dendrobates pumilio* O. SCHMIDT. — Behav. Ecol. & Sociobiol., Heidelberg, 7: 329-332.
- (1982): Durch Nachzucht erhalten: Der Färberfrosch *Dendrobates tinctorius*. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 16 (1): 6-13.
- (1983): Durch Nachzucht erhalten: Blattsteigerfrösche. Drei Arten aus der *Phyllobates pictus*-Gruppe. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 17 (11): 566-572.
- ZIMMERMANN, A. (1985): Analysesystem für NF-Signale. — Computeranwendung im Labor, Heidelberg, 1: 53-55.
- ZIMMERMANN, E. (1983): Das Züchten von Terrarientieren. — Stuttgart (Franckh/Kosmos), 238 S.
- (1985): Verhaltensphysiologische Studien zur akustischen Kommunikation sowie Einfluß

- akustischer Stimulationen auf den Glykokonjugatstoffwechsel im ZNS neotropischer Pfeilgiftfrösche (*Phyllobates tricolor*, Dendrobatidae, Anura). — Diss. Univ. Hohenheim, 82 S.
- ZIMMERMANN, E. & H. RAHMANN (1985): Acoustic key stimulus alters ^3H -2-Deoxyglucose uptake in the brain of the frog *Phyllobates tricolor*. — Naturwiss., Berlin 72: 543.
- ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN (1982a [ausgeliefert 1984]): Soziale Interaktionen, Brutpflege und Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates histrionicus*. — Salamandra, Frankfurt/M., 18 (3/4): 150-167.
- (1982b): Fortpflanzungsbiologie und Brutpflegestrategien bei Dendrobatiden. — DGHT-Tagung, Frankfurt/M., (Abstract).
- (1985): Brutpflegestrategien bei Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). — Verh. dt. zool. Ges., Stuttgart, 78, (im Druck).
- ZIMMERMANN, H. (1974): Die Aufzucht des Goldbaumsteigers *Dendrobates auratus*. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 8 (12): 526-531.
- (1978a): Tropische Frösche. — Stuttgart (Franckh/Kosmos), 72 S.
- (1978b): Verhaltensbeobachtungen an Färberfröschen. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 12 (9): 458-462.
- (1983): Durch Nachzucht erhalten: *Phyllobates tricolor*. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 17 (1): 17-22.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1980a): Durch Nachzucht erhalten: Der Baumsteiger *Dendrobates leucomelas*. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 14 (5): 211-217.
- (1980b): 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.
- (1984): Durch Nachzucht erhalten: *Dendrobates quinquevittatus* und *D. reticulatus*. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 18 (1): 35-41.

Eingangsdatum: 12. Februar 1985

Verfasser: HELMUT ZIMMERMANN, Abraham-Wolf-Straße 39, D-7000 Stuttgart 70; Dr. ELKE ZIMMERMANN, Institut für Zoologie, Universität Stuttgart-Hohenheim, D-7000 Stuttgart 70.