

Bemerkungen zu Eizahlen und Eigrößen bei madagassischen Fröschen der Gattungen *Tomopterna*, *Aglyptodactylus*, *Boophis* und *Mantidactylus* (Amphibia: Ranidae)

MIGUEL VENCES, FRANK GLAW & CLAUDIA ZAPP

Abstract

Notes on number and size of oocytes in Malagasy frogs of the genera Tomopterna, Aglyptodactylus, Boophis, and Mantidactylus (Amphibia: Ranidae)

Number and diameter of eggs (oocytes) from preserved females of *Tomopterna labrosa*, *Aglyptodactylus madagascariensis*, two species of *Boophis* and 12 species of *Mantidactylus* are given. The data confirm that *Mantidactylus* generally contain less and larger eggs than most *Boophis* species. The largest eggs (diameter up to 4 mm) were recorded in *Mantidactylus* species with assumed direct development or non-feeding tadpoles (*M. cf. asper*, *M. boulengeri*, *M. redimitus*, *M. cornutus*). A high number of small eggs was found in *Boophis tephraeomystax*, *Aglyptodactylus madagascariensis*, and *Tomopterna labrosa*. Summarizing published data and data presented herein, egg numbers (N) and egg diameters (D) are: *Tomopterna labrosa* (N = 400–1526, D = 1–2 mm); *Aglyptodactylus* (N = 1325–4130, D = 1–1.5 mm); *Boophis* (N = 32–1471, D = 1–3.3 mm); *Mantidactylus* (N = 2–226, D = 2–4 mm).

Key words: Amphibia: Anura: Ranidae: Mantellinae, Rhacophorinae, Raninae; egg number; egg diameter.

Zusammenfassung

Aus konservierten Weibchen von *Tomopterna labrosa*, *Aglyptodactylus madagascariensis*, zwei *Boophis*-Arten und 12 *Mantidactylus*-Arten wurden Anzahl und Durchmesser von Eiern bestimmt. Die Daten bestätigen, daß *Mantidactylus* tendenziell weniger und größere Oozyten enthalten als *Boophis*-Arten. Die größten Oozyten fanden sich in *Mantidactylus*-Arten, für die Direktentwicklung oder nichtfressende Kaulquappen wahrscheinlich sind (*M. cf. asper*, *M. boulengeri*, *M. redimitus*, *M. cornutus*). Eine große Zahl kleiner Eier enthielten *Boophis tephraeomystax*, *Aglyptodactylus madagascariensis* und *Tomopterna labrosa*. Unter Berücksichtigung bereits publizierter Daten ergeben sich für die betrachteten Gattungen die folgenden Spannen von Eizahlen (N) und Eidurchmessern (D): *Tomopterna labrosa* (N = 400–1526, D = 1–2 mm); *Aglyptodactylus* (N = 1325–4130, D = 1–1,5 mm); *Boophis* (N = 32–1471, D = 1–3,3 mm); *Mantidactylus* (N = 2–226, D = 2–4 mm).

Schlagwörter: Amphibia: Anura: Ranidae: Mantellinae, Rhacophorinae, Raninae; Eizahlen; Eidurchmesser.

Die große Anzahl verschiedener Fortpflanzungsstrategien wird als ein wesentlicher Grund für die hohe Artendiversität von Froschlurchen betrachtet (z. B. DUELLMAN 1992). Auch die in Madagaskar vertretenen Anurenfamilien und -unterfamilien haben eine bemerkenswerte Vielfalt unterschiedlicher Fortpflanzungsmodi entwickelt (vgl. GLAW & VENCES 1994). Die verfügbaren Daten beziehen sich zum großen Teil jedoch auf kursorische Beobachtungen bei einzelnen Arten. Für die meisten Gattungen, Untergattungen und Artengruppen sind damit zwar Angaben für mindestens einen Vertreter bekannt, doch fehlen Daten für das Gros der Arten. Insbesondere im Fall der sehr heterogenen Sammelgattung *Mantidactylus* ist noch mit der Entdeckung bisher unbekannter Fortpflanzungsweisen zu rechnen, zumal diesbezüglich über zwei

Untergattungen (*Mantidactylus* und *Laurentomantis*) bislang nichts bekannt ist. Für eine weitere Untergattung (*Phylacomantis*) liegen lediglich die Kaulquappenbeschreibungen einiger Arten und Vermutungen über Art und Weise der Eiablage und Embryonalentwicklung vor (GLAW & VENCES 1994). Um die Evolution dieser und anderer madagassischer Froschgruppen besser zu verstehen, ist es unerlässlich, weitere Daten über die Reproduktionsbiologie möglichst vieler Arten zusammenzutragen.

Im Rahmen von Mageninhaltsuntersuchungen bei insgesamt 228 Exemplaren aus den madagassischen Anurengattungen *Mantidactylus* (Ranidae: Mantellinae), *Boophis* (Ranidae: Rhacophorinae) sowie *Tomopterna* und *Aglyptodactylus* (beide Ranidae: Raninae; vgl. GLAW et al. 1998) ermittelte C.Z. Anzahl und Durchmesser (im folgenden vereinfacht als Eizahl und Eigröße bezeichnet) sowie Färbung der Oozyten von insgesamt 78 Weibchen. Alle seziierten Tiere stammen aus der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN). Sammlungsnummern, Fundorte und Kopf-Rumpf-Längen (KRL) der untersuchten Tiere sind in Tab. 1 wiedergegeben. Die Artzuordnung war in einigen Fällen aufgrund der noch nicht geklärten Taxonomie der entsprechenden Verwandtschaftsgruppe problematisch. So handelt es sich bei den hier *Mantidactylus* cf. *redimitus* genannten Tieren wahrscheinlich um eine neue, unbeschriebene Art, zu der unter Umständen auch das Exemplar MNHN 1973.912 (hier *M. cornutus* zugeordnet) gehört. Bei *Mantidactylus* cf. *asper* von Montagne d'Ambre handelt es sich vermutlich ebenso um eine noch unbeschriebene Art. Auch unter den bislang entweder als *Mantidactylus albofrenatus* und *M. opiparis*

Art	Exemplar	Fundort	KRL	N	D	Eifärbung
<i>Tomopterna labrosa</i>	MNHN 1953.199	—	69	400-500	1-2	dunkel
	MNHN 1953.201	—	59	1526	1	dunkel
<i>Aglyptodactylus madagascariensis</i>	MNHN 1975.227	Moramanga-Niagarakely	57	1325	1	?
	MNHN 1975.288	Ambalamarovandana	52	>>200	1	?
<i>Boophis tephraeomystax</i>	MNHN 1975.2525	Mahanoro	43	177	1	heller und dunkler Pol
	MNHN 1975.2529	Mahanoro	42	1471	1	dunkel
<i>Boophis laurenti</i>	MNHN 1972.241	Andringitra	43	81	1	braun
	MNHN 1972.287	Andringitra	35	123	1	schwarz
	MNHN 1972.338	Andringitra	40	206	2	gelblich-braun
	MNHN 1972.357	Andringitra	37	101	2	gelb-braun
	MNHN 1972.358	Andringitra	37	188	2	brauner und gelber Pol
	MNHN 1972.365	Andringitra	35	185	2	gelb-braun
	MNHN 1972.377	Andringitra	45	120	2	gelb-braun
	MNHN 1972.382	Andringitra	48	148	3	braun
	MNHN 1972.396	Andringitra	33	60	2	braun
	MNHN 1973.1026	Sambava	26	27	2	gelb mit braunem Pol
<i>Mantidactylus liber</i>	MNHN 1973.1029	Marojezy (1300 m)	23	15	≤3	gelb mit braunem Pol
	MNHN 1975.798	Itampolo	26	6	2	gelb mit braunem Pol
	MNHN 1975.802	Ambatoandrano	26	16	2	gelb mit braunem Pol
<i>Mantidactylus cornutus?</i>	MNHN 1973.912	Marojezy (1300 m)	42	35	≤3	gelb
<i>Mantidactylus cornutus</i>	MNHN 1991.2940	—	45	51	≤4	gelb-orange
<i>Mantidactylus granulatus</i>	MNHN 1973.914	Marojezy (300 m)	44	35	≤2	weißlich
<i>Mantidactylus</i> cf. <i>redimitus</i>	MNHN 1973.926	Marojezy (1300 m)	42	16	≤4	gelb
	MNHN 1973.928	Marojezy (600 m)	39	13	≤3	gelb
<i>Mantidactylus redimitus</i>	MNHN 1973.911	Marojezy (600-1300)	49	2	3	weiß
	MNHN 1973.938	Marojezy (600 m)	47	34	≤4	gelb
	MNHN 1973.941	Marojezy (600 m)	48	37	≤4	gelb

Bemerkungen zu Eizahlen und Eigrößen bei madagassischen Fröschen

Art	Exemplar	Fundort	KRL	N	D	Eifärbung
<i>Mantidactylus boulengeri</i>	MNHN 1972.1880	Chaines Anosyennes	25	5	≈3	gelb
	MNHN 1972.1937	Chaines Anosyennes	27	22	≤3	gelb
	MNHN 1972.1982	Chaines Anosyennes	29	24	3	gelb
	MNHN 1972.1986	Chaines Anosyennes	25	12	≤3	gelb
	MNHN 1972.2032	Chaines Anosyennes	28	>2	2	gelb
	MNHN 1972.2041	Chaines Anosyennes	26	8	3	gelb
	MNHN 1972.2046	Chaines Anosyennes	33	27	2	gelb
<i>Mantidactylus femoralis</i>	MNHN 1972.2053	Chaines Anosyennes	27	17	3	gelb
	MNHN 1973.849	Andringitra	46	76	2	gelb mit kleinem braunen Pol
	MNHN 1973.865	Marojezy (1300 m)	58	12	3	gelb mit kleinem braunen Pol
	MNHN 1973.874	Marojezy (600 m)	45	19	2-3	bläulich-rot bis bräunlich
<i>Mantidactylus lugubris</i>	MNHN 1972.1577	Chaines Anosyennes	33	56	≤2	heller und dunkler Pol
	MNHN 1972.1675	Chaines Anosyennes	32	12	1	schwarz
	MNHN 1972.1584	Chaines Anosyennes	32	84	3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.1585	Chaines Anosyennes	32	34	≤2	dunkel, das größte Ei gelb
<i>Mantidactylus cf. asper</i>	MNHN 1972.1595	Chaines Anosyennes	37	82	3	gelb mit schwarzem Pol
	MNHN 1975.322	Montagne d'Ambre	38	43	≤2	gelblich
	MNHN 1975.325	Montagne d'Ambre	34	103	≤3	gelb
	MNHN 1975.329	Montagne d'Ambre	37	34	≤4	orange
	MNHN 1975.332	Montagne d'Ambre	35	107	≤2	beige
<i>M. opiparis/albofrenatus</i>	MNHN 1972.573	Montagne d'Ambre	33	74	<1	gelb
	MNHN 1930.412	—	37	89	≤3	beige
	MNHN 1935.154	—	43	85	≤3	beige mit dunklem Pol
	MNHN 1935.155	—	40	45	≤3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1935.156	—	40	72	20=4 52<1	hellbraun schwarz
	MNHN 1935.157	—	42	41	≤3	beige mit dunklem Pol
	MNHN 1935.158	—	36	54	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1953.98	—	36	77	≤3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1953.99	—	32	38	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1953.100	—	34	18	≤3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1953.101	—	29	24	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.537	Moramanga	32	57	≤2	beige
	MNHN 1972.544	Col Ivohibe	33	26	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.547	Soavala	42	38	≤2	beige
	MNHN 1972.549	Ambohitately	29	22	≤2	gelb
	MNHN 1972.1335	Chaines Anosyennes	38	21	≤2	fast schwarz
	MNHN 1972.1334	Chaines Anosyennes	37	72	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.1345	Chaines Anosyennes	37	61	≤3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.1349	Chaines Anosyennes	38	73	≤3	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1972.1350	Chaines Anosyennes	35	24	≤1	überwiegend dunkel
	MNHN 1972.1351	Chaines Anosyennes	35	25	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1975.372	Marojezy (600 m)	32	31	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1975.375	Marojezy (1300 m)	32	43	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1975.377	Marojezy (600 m)	28	36	≤2	gelb mit dunklem Pol
	MNHN 1989.3577	—	38	14	≤3	beige
<i>Mantidactylus betsileanus</i>	MNHN 1972.1495	Chaines Anosyennes	37	7	2	weißer und brauner Pol
<i>Mantidactylus ulcerosus</i>	MNHN 1893.224	Mararaomby	47	144	2	gelblich mit braunem Pol
	MNHN 1893.227	Mararaomby	46	179	2	gelblich mit braunem Pol
	MNHN 1893.230	Mararaomby	48	142	2	gelblich mit braunem Pol
	MNHN 1962.870	Montagne d'Ambre	44	226	2	gelblich mit braunem Pol
	MNHN 1975.670	Ambilobe	35	133	2	gelblich mit braunem Pol

Tabelle 1. Anzahl (N), Durchmesser (D, in mm) und Färbung von Oozyten in konservierten Weibchen von *Tomopterna*, *Aglyptodactylus*, *Boophis* und *Mantidactylus*. KRL = Kopf-Rumpf-Länge des betreffenden Exemplars (in mm).

Number (N), diameter (D, in mm) and colouration („Eifärbung“) of oocytes in preserved females. KRL = snout-vent length of the corresponding specimen (in mm).

eingordneten Individuen der Untergattung *Chonomantis* sind weitere kryptische Arten zu unterscheiden, weswegen sie hier vorläufig als *M. opiparis/albofrenatus* zusammengefaßt werden. Ebenfalls revisionsbedürftig ist die Untergattung *Brygoomantis*, weswegen auch die Bestimmung der hier *Mantidactylus ulcerosus* und *M. betsileanus* zugeordneten Exemplare unter Vorbehalt zu betrachten ist.

Bei der Interpretation der Ergebnisse (Tab. 1) muß berücksichtigt werden, daß bei der Bestimmung von Eigröße und Eizahl durch Präparation der Oozyten aus konservierten Weibchen gewisse Ungenauigkeiten nicht auszuschließen sind. Besonders die ermittelte Eigröße ist unter Vorbehalt zu betrachten, da einige Weibchen offensichtlich nur unreife Oozyten enthielten, die ihre endgültige Größe noch nicht erreicht hatten. Ebenso muß bedacht werden, daß nicht immer alle Oozyten die gleiche Größe aufwiesen (z.B. bei *M. opiparis/albofrenatus*, MNHN 1935.165). Es ist möglich, daß nicht alle Eier auf einmal abgelegt werden, sondern daß in einer Saison mehrere Gelege produziert werden; die (kleineren) Oozyten des zweiten Geleges (und weiterer Gelege) könnten dann neben den (größeren) Oozyten des ersten Geleges bereits nachweisbar sein.

DUELLMAN & TRUEB (1986) unterscheiden vier Stadien der Oozytenentwicklung bei Amphibien: (1) zahlreich vorhandene Zellnester, aus denen sich die Generation der Eizellen für die folgende Eiablage entwickelt; (2) prävitellogene Follikel; (3) schnellwachsende vitellogene Follikel, die in hoher Geschwindigkeit Nährstoffe einlagern; (4) postvitellogene Eier, die ihre endgültige Größe erreicht haben. Nach unseren Erfahrungen ist bei laichreifen Weibchen, bei denen die Oozyten bereits die weitgehend endgültige Größe erreicht haben (also nahezu Stadium 4), meist fast die gesamte Bauchhöhle mit diesen Eiern ausgefüllt. Weitere Indizien der Eireife sind zum Beispiel der Arbeit von CRUMP (1974: 8) zu entnehmen: Danach werden pigmentierte Eier generell mit zunehmender Reife dunkler, die Farbe unpigmentierter Eier wird mit zunehmender Reife gelblicher.

Alle in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Oozyten befanden sich mit hoher Wahrscheinlichkeit in den Stadien 3–4 nach obigem Schema. Nach unseren Beobachtungen ist davon auszugehen, daß von jeder einbezogenen Art bei mindestens einem Exemplar weitgehend vollständig entwickelte Eier vorlagen. Während es vertretbar erscheint, zur Ermittlung der Eizahlen der untersuchten Gattungen alle ermittelten Werte (vgl. Tab. 1) heranzuziehen, sollten bei der Betrachtung der Oozytengröße sicherheitshalber nur die jeweiligen Maximalwerte der untersuchten Arten Berücksichtigung finden. Bei den entsprechenden unten zusammengefaßten Angaben zur Oozyten- beziehungsweise Eigröße von *Mantidactylus* werden daher die Minimalwerte von 1 mm (für die Arten *M. cf. asper*, *M. albofrenatus/opiparis* und *M. lugubris*) ausgeschlossen; in den drei Fällen handelt es sich um Einzelbeobachtungen, die übrigen Exemplare dieser Arten wiesen deutlich größere Oozyten auf.

Schließlich ist zu bedenken, daß durch die Alkoholkonservierung der Frösche ein Schrumpfen der Oozyten durch Wasserentzug erfolgt sein kann, so daß der tatsächliche Eidurchmesser bei der Eiablage größer sein kann als hier angegeben. Unterschiede der Eifärbungen innerhalb derselben Art lassen sich vermutlich auf den unterschiedlichen Reifegrad der Eier (s.o.), aber auch auf unterschiedliche Konservierung oder individuelle Variation zurückführen.

Trotz dieser Einschränkungen läßt sich durch unsere Daten im wesentlichen bestätigen, daß *Mantidactylus*-Arten im Vergleich zu *Boophis* tendenziell weniger und größere Eier legen. Besonders große Eier und eher geringe Eizahlen finden sich bei solchen Arten, für die direkte Entwicklung (*M. boulengeri*, *M. cf. asper*) oder

nichtfressende Kaulquappen (*M. redimitus*, *M. cornutus*) wahrscheinlich sind. Die Zahl von nur zwei Eiern bei einem *M. redimitus* stellt nicht unbedingt ein Artefakt dar; ein im Freiland gefundenes Gelege von *M. eiselti*, der Direktentwicklung aufweist, bestand aus nur vier Eiern (GLAW & VENCES 1994).

In der Gattung *Boophis* findet sich eine relativ große Spanne von Eizahlen und Eigrößen (GLAW & VENCES 1997a), die auch von den hier präsentierten Daten bestätigt wird. So enthielt ein *B. tephraeomystax* 1471 kleine Eier, während in *B. laurenti* (bei ähnlicher Kopf-Rumpf-Länge) zum Teil weniger als 100 Eier vorhanden waren. Dabei muß berücksichtigt werden, daß die untersuchten Exemplare von *B. laurenti* zum Teil (MNHN 1972.241, 287) nur unreife Oozyten enthielten.

Für die Gattung *Aglyptodactylus* bestätigen unsere Daten, daß typischerweise eine große Zahl kleiner Eier produziert wird. Das Exemplar MNHN 1975.288 enthielt neben 200 zählbaren Eiern eine große Anzahl nicht zählbarer, mazerierter Eier, so daß auch für dieses Exemplar eine hohe Eizahl angenommen werden muß. Besonders interessant sind die ebenfalls hohen Eizahlen von *Tomopterna labrosa*, für die hier erstmals Angaben publiziert werden. Damit ist eine weitere Übereinstimmung zwischen *Aglyptodactylus* und *Tomopterna labrosa* belegt, was als zusätzlicher Hinweis auf die von GLAW et al. (1998) postulierten engen phylogenetischen Beziehungen zwischen ihnen verstanden werden kann.

Berücksichtigt man den in GLAW & VENCES (1994, 1997a) zusammengefaßten Kenntnisstand sowie die Angaben in CADLE (1995), GLAW & VENCES (1997b), GLAW et al. (1998) und in der vorliegenden Arbeit, so ergeben sich für die hier betrachteten Gattungen die folgenden Spannen von Eizahlen (N) und Eidurchmessern (D):

Tomopterna labrosa (N = 400–1526, D = 1–2 mm); *Aglyptodactylus* (N = 1325–4130, D = 1–1,5 mm); *Boophis* (N = 32–1471, D = 1–3,3 mm); *Mantidactylus* (N = 2–226, D = 2–4 mm). Die vorliegende Arbeit liefert damit erstmals Daten über madagassische *Tomopterna*, die maximale bislang bekannte Eizahl für die Gattung *Boophis*, sowie die minimalen und maximalen bislang bekannten Eizahlen für die Gattung *Mantidactylus*.

Danksagung

Wir danken ALAIN DUBOIS und ANNEMARIE OHLER (Paris), die die Präparation und Untersuchung der Exemplare aus dem MNHN gestatteten. KLAUS HENLE und einem anonymen Gutachter sei für konstruktive Kritik an einer ersten Manuskriptversion gedankt.

Schriften

- CADLE, J.E. (1995): A new species of *Boophis* (Anura: Rhacophoridae) with unusual skin glands from Madagascar, and a discussion of variation and sexual dimorphism in *Boophis albilabris* (Boulenger). – Zool. J. Linnean Soc., **115**: 313-345.
- CRUMP, M.L. (1974): Reproductive strategies in a tropical amphibian community. – Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., Miscellaneous Publ., Lawrence, **61**: 1-68.
- DUELLMAN, W.E. (1992): Fortpflanzungsstrategien von Fröschen. – Spektrum der Wissenschaft **1992**(9): 64-74.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York (Mc Graw-Hill), 670 S.
- GLAW, F. & M. VENCES (1994): A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. Second edition. – Köln (Vences & Glaw), 480 S.
- (1997a): Neue Ergebnisse zur *Boophis goudoti*-Gruppe aus Madagaskar: Bioakustik, Fortpflanzungsstrategien und Beschreibung von *Boophis rufioculis* sp. nov. – Salamandra, Rheinbach, **32**(4): 225-242.

- (1997b): Neue Daten über die *Mantidactylus*-Untergattung *Spinomantis* aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art. – *Salamandra*, Rheinbach, **32** (4): 243-258.
- GLAW, F., M. VENCES & W. BÖHME (1998): Systematic revision of the genus *Aglyptodactylus* Boulenger, 1919 (Amphibia: Ranidae), and analysis of its phylogenetic relationships to other Madagascan ranid genera (*Tomopterna*, *Boophis*, *Mantidactylus*, and *Mantella*). – *J. zool. Syst. Evol. Res.*, Berlin, **36** (1):17-37.

Eingangsdatum: 2. Januar 1998

Verfasser: MIGUEL VENCES, CLAUDIA ZAPP, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn; FRANK GLAW, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München