

Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllodytes luteolus* (WIED 1824) im Terrarium

(Amphibia: Salientia: Hylidae)

PETER WEYGOLDT

Mit 6 Abbildungen

Einleitung

In Süd- und Mittelamerika gibt es zahlreiche Frösche, die in Bromelien leben und deren Larven sich in den wasserhaltigen Zisternen dieser Pflanzen entwickeln. Von einigen solcher Kaulquappen vermutet man, daß sie sich im wesentlichen oder ausschließlich von arteilgen Eiern ernähren (DUELLMAN 1970, DUNN 1926, 1937). Bei *Dendrobates pumilio* (WEYGOLDT 1980), *D. histrionicus* und *D. lehmanni* (ZIMMERMANN, pers. Mitt.) sowie *D. granuliferus* (MÜHLHÄUSSER, pers. Mitt.) hat sich daraus eine Brutpflege entwickelt, bei der das Weibchen seine Larven mit unbefruchteten Eiern ernährt. Es erscheint deshalb interessant, weitere bromelienbewohnende Frösche auf ihre Fortpflanzung und larvale Biologie hin zu untersuchen. Frösche der Gattung *Phyllodytes* sind kleine Hyliden, die alle an das Leben in Bromelien angepaßt sind (BOKERMANN 1966). Ich hatte bei einigen Besuchen im brasilianischen Bundesstaat Espirito Santo Gelegenheit, *Phyllodytes luteolus* zu beobachten und zu sammeln und anschließend auch im Terrarium nachzuzüchten, und ich möchte im folgenden über diese Beobachtungen berichten.

Material und Methoden

Die Frösche, *Phyllodytes luteolus* (WIED 1824), wurden im August 1979 in den Küstendünen südlich von Vitória, Espirito Santo, gesammelt. In diesen Dünen stehen zahlreiche große Bromelien verschiedener Gattungen (*Billbergia*, *Aechmea* und andere) meist in dichten Gruppen zusammen, die unterbrochen sind von niedrigem Gebüsch oder vegetationsfreien Sandflächen. Zum Sammeln der Frösche mußten die Bromelien abgeschnitten oder ausgerissen und über einer freien Sandfläche kräftig ausgeschüttelt werden. Dabei erhält man auch die Kaulquappen sowie gelegentlich andere Frösche (verschiedene *Hyla*-Arten), Skorpione, Spinnen, Skolopender, Schaben, Heuschrecken und Ameisen. Die Frösche wurden in Freiburg in verschiedenen Terrarien gehalten, die zahlreiche Bromelien enthielten, die allerdings alle kleiner waren als die im natürlichen Lebensraum, und mit Stubenfliegen und *Drosophila* gefüttert. Die Temperatur

schwankte zwischen 26° bis 32°C an sehr warmen Tagen und 16° bis 18°C in kalten Nächten. Ein einzelnes Tier wurde außerdem im August 1977 in den Bergwäldern um Santa Teresa, Espirito Santo, gefangen und zwei Jahre lang ohne Artgenossen gepflegt.

Die Larven wurden einzeln in kleinen Kühlschranksdosen gehalten und mit Hühnereigelb und TetraMin gefüttert.



Abb. 1. *Phyllodytes luteolus* außerhalb seiner Bromelie. Länge des Tieres ca. 24 mm.
Phyllodytes luteolus outside of its bromeliad. Total length about 24 mm.

Beobachtungen

Phyllodytes luteolus (Abb. 1) ist ein kleiner, 23 bis 28 mm langer, je nach Untergrund blaßgrüner, gelbgrüner, dunkel olivgrüner oder fast grauer Hylide, der in der Umgebung von Vitória überall dort zu finden ist, wo es zahlreiche Bromelien gibt. So bewohnt die Art sowohl die Nebelwälder im Gebirge, wo sie auf Bäumen lebt und deshalb schwer zu erbeuten aber leicht zu hören ist, als auch die oft dicht mit Bromelien bewachsenen Dünen unmittelbar im Küstenbereich (Abb. 2) und schließlich die Urgesteinkegel, die wie der Zuckerhut in Rio de Janeiro auch in Vitória mitten in der Stadt emporragen, und die mit Ausnahme von Bromelien und stellenweise niederem Gestrüpp weitgehend frei von Vegetation sind (Abb. 3).

Im Wald, wo *Phyllodytes* wahrscheinlich mit zahlreichen anderen bromelienbewohnenden Fröschen konkurriert, ist die Besiedlungsdichte viel geringer als in den Dünen oder Felsen-Lebensräumen. Zwischen einzelnen rufenden Männchen liegen Strecken von 50 bis 100 m. In den Dünen, wo die Tiere vor allem bei regnerischem Wetter oft schon nachmittags rufen, scheinen zwischen rufenden



Abb. 2. Der Lebensraum von *Phyllodytes luteolus*: Dünen und Sandflächen im Küstenbereich, bestanden mit zahlreichen Bromelien.

The habitat of *Phyllodytes luteolus*: Sand dunes near the sea shore with many bromeliads.



Abb. 3. Der Lebensraum von *Phyllodytes luteolus*: Blick von einem der Urgesteinkegel in Vitória auf die Bucht von Vitória. Im Vordergrund zahlreiche Bromelien.

The habitat of *Phyllodytes luteolus*: One of the rocks in the city of Vitória, in the foreground many bromeliads inhabited by the frogs.

Männchen nur wenige Meter zu liegen. Wenn man eine ganze Gruppe von Bromelien von 1 bis 2 m² ausleert, dann findet man zumeist nur ein bis drei Tiere. Da die Geschlechter im Leben nicht zu unterscheiden sind, und ich die Tiere nicht fixiert habe, weiß ich nicht, ob es sich dabei um jeweils ein territoriales Männchen und ein bis zwei Weibchen handelt oder ob auch Männchen nahe zusammen vorkommen können.

Territorialverhalten im Terrarium

Ein einzeln gehaltenes Männchen besetzt im Terrarium die größte Bromelie und ruft nachts von dieser Warte aus (Abb. 4). Zur Nahrungssuche verläßt das Tier zeitweilig seine Bromelie, kehrt aber morgens oder bei Störungen sofort dahin zurück. Tagsüber sitzt das Tier halb im Wasser der zentralen Zisterne oder einer Blattachsel, bei Gefahr taucht es ganz unter und bleibt lange in der Tiefe verborgen. Offensichtlich brauchen die Tiere das Wasser der Bromelie während des Tages. Tiere, die keine Bromelie besetzen können, ruhen tagsüber am Rand des Wasserteils des Terrariums.

Zwei Rufe werden von der Bromelie aus, die möglicherweise als Schalltrichter und Verstärker wirkt, produziert. Der erste ist ein Einzelruf, ein rauhes und scharfes, lautes „rrrepp“ (Abb. 5c). Der zweite ist eine Serie von 8 bis 15 ähnlichen Silben. Dies ist wahrscheinlich der Revierruf (advertisement call). Er beginnt oft mit einem besonders lauten Ruf, und man hat den Eindruck, daß die Tonhöhe zum Ende der Serie abnimmt, und die Intervalle zwischen den Silben zunehmen. Das Abnehmen der Tonhöhe beruht auf dem Fortfall von Oberfrequenzen (Abb. 5a). Tagsüber, vor allem bei einsetzendem Regen, werden oft leisere Rufe produziert, wobei in einer Serie Tonhöhe, Lautstärke und Länge der Einzelsilben zu Anfang deutlich zunehmen (Abb. 5b). Alle Rufe sind stark geräuschhaft, mit Hauptfrequenzen zwischen 2 und 6 kHz, die aber bei einzelnen Rufen durchaus verschieden sein können, und schwächeren Frequenz-Anteilen, die bis über 8 kHz hinausgehen können. Laute Rufe beginnen oft mit einem sehr kurzen „Zick“- oder „Knack“-Laut.

Im Freien werden wahrscheinlich ganze Gruppen von Bromelien als Territorium verteidigt. Im Terrarium ist das nicht deutlich; die Tiere gewöhnen sich daran, nahe beieinander zu rufen. Ein Männchen, das eine bestimmte Bromelie besetzt hat, verteidigt diese jedoch vehement gegen andere Männchen. Bei solchen Kämpfen hört man oft einen Ruf, der einem Revierruf aus nur drei bis fünf Silben ähnelt (Abb. 5c). Bei den Kämpfen ringen die Tiere nicht mit den Armen, wie so viele andere Frösche, sondern beißen sich gegenseitig. Das angreifende Tier packt seinen Gegner mit den Kiefern, wo es gerade zubeißen kann: am Hinterschapel, an der Körperseite oder, besonders oft, am Kopf (Abb. 6). Es hält dann fest und versucht, den gepackten Körperteil so weit in seinen Mund zu bekommen, wie es geht. Wenn ein Tier am Kopf gepackt worden ist, dann verschwindet der Kopf schließlich fast im Maul des anderen Tieres, und der so behandelte Frosch ist dann allein auf die Hautatmung angewiesen. Nach einiger Zeit lassen die Tiere einander plötzlich los, ob auf ein Befreiungssignal hin oder spontan, konnte ich nicht entscheiden, und der Revierinhaber begibt sich wieder

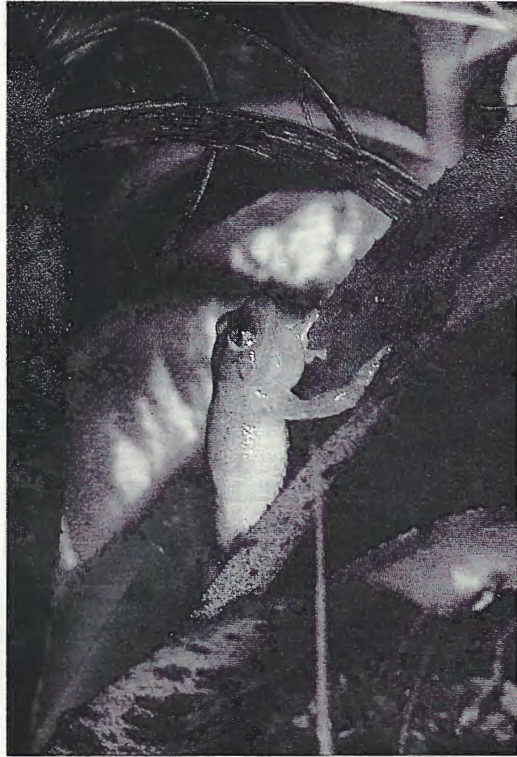


Abb. 4. Ein Männchen von *Phyllodytes luteolus*, rufend in seiner Bromelie (*Billbergia* sp.).

A male *Phyllodytes luteolus* calling in its bromeliad (*Billbergia* sp.).

in seine Bromelie, wenn er bei dem Kampf herausgefallen sein sollte. In der Regel folgt das andere Tier kurz darauf nach und kann nun seinerseits versuchen, den Gegner mit den Kiefern zu packen. Solche Kämpfe können sich im Terrarium über eine Stunde hinziehen; schließlich jedoch gibt einer auf und sucht sich eine andere Bromelie.

Fortpflanzung

Die Eiablage habe ich nicht beobachtet. Das ablagebereite Weibchen begibt sich zu einem rufenden Männchen. Die Eier werden in die Bromelie, zumeist in der zentralen Zisterne dicht unter der Wasseroberfläche, abgelegt. Die Gelegegröße schwankt zwischen drei und sieben Eiern, meist liegt sie nur zwischen drei und fünf (nach BOKERMANN [1966] werden im Freien nicht mehr als zwei bis drei Eier gelegt). Ein Weibchen kann ein- bis zweimal in der Woche Eier legen. Charakteristisch ist, daß beide, Männchen und Weibchen, die Bromelie nach der Eiablage verlassen. Das Männchen sucht sich eine andere Bromelie, in der es in der nächsten Nacht ruft, und die es als neues Revier verteidigt. Wenn man mehrere Tiere in einem Terrarium mit nur einer großen Bromelie hält,

werden die Eier stets in die zentrale Zisterne gelegt, und nach der Eiablage verlassen Männchen und Weibchen diese und halten sich in seitlichen Blattachseln auf.

Entwicklung und larvale Biologie

Die Eier haben einen Durchmesser von 1 bis 1,2 mm. Sie entwickeln sich bei 25°C in vier bis fünf Tagen zu kleinen Larven mit noch äußeren Kiemen. Im Alter von wenigen Tagen zeigen diese bei Begegnungen ein charakteristisches Verhalten. Sie schwimmen mit eckigen, ruckartigen Bewegungen gegeneinander und umeinander herum und versuchen sich zu beißen. Wahrscheinlich wird dadurch im Freien gewährleistet, daß in einer Zisterne immer nur eine Larve überlebt. In kleinen Zuchtschalen, in denen die Larven ausweichen können, verschwindet dieses Verhalten nach einigen Tagen wieder, und man kann die Larven zusammen halten. Allerdings treten dann bald starke Wachstumsunterschiede auf. Die Larven sind Allesfresser. Man kann sie mit Hühnereigelb aufziehen, sie fressen aber auch arteigene Eier, TetraMin und anderes. Im Freien gesammelte und fixierte Larven enthielten im Magen und Darm Arthropoden-Bruchstücke, Insekteneier, Ostracoden und viel nicht identifizierbares Kleinmaterial. Ihr Mund ist unspezialisiert und mit zwei oberen und vier bis fünf unteren Reihen von Hornzähnen bewehrt (BOKERMANN 1966). Die Larven wachsen in sechs bis acht Wochen zu einer Körperlänge von 10 bis 13 mm (Gesamtlänge 30 bis 36 mm) heran und metamorphosieren dann zu kleinen Jungfröschen, die zunächst noch im Wasser der Bromelie bleiben.

Diskussion

Das Leben und die Entwicklung der Kaulquappen in Bromelien bringt offensichtlich Vorteile für die Frösche. Sie brauchen nicht mehr weit entfernte Brutplätze aufzusuchen, sondern können sich in ihrem ständigen Lebensraum fortpflanzen. Eier und Larven sind dem Zugriff aquatischer Räuber entzogen, außerdem der Konkurrenz mit zahlreichen anderen Arten. Das Leben in Bromelien bringt aber auch Probleme mit sich. Bromelien sind in ihrer Anzahl begrenzt und die Wasserreservoirs sind klein.

Territorial- und Kampfverhalten

Daß Bromelien beschränkte Ressourcen darstellen und darum verteidigt werden, ist einleuchtend. Daß eine bestimmte Bromelie nur ein zeitlich begrenztes Revier darstellen kann, ist ebenso verständlich; wegen der geringen Wassermenge muß sie verlassen werden, sobald sie mit Eiern belegt worden ist, weil sich nur wenige oder nur eine Larve darin entwickeln können. Es wäre noch wichtig zu überprüfen, ob im Freien mehrere Bromelien zum Revier eines Männchens gehören.

Merkwürdigerweise kämpfen die Männchen von *Phyllodytes* durch Zubeißen. Die meisten anderen Frösche, bei denen territoriale Kämpfe beobachtet

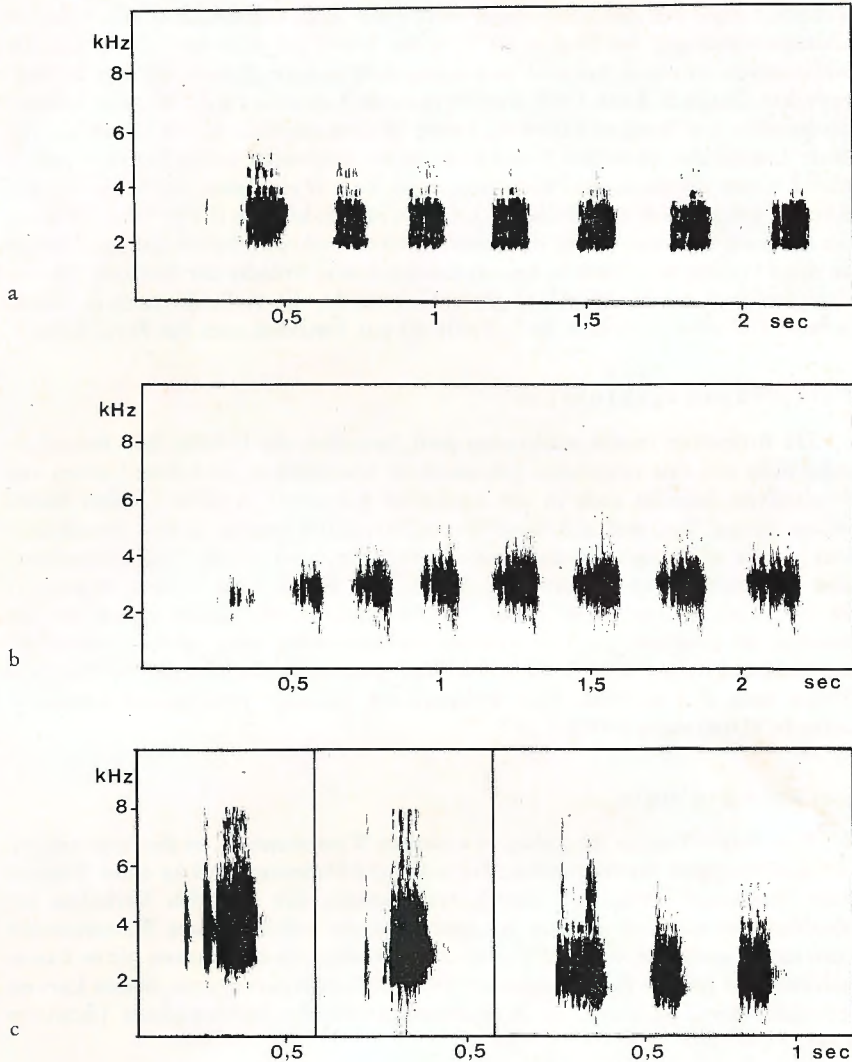


Abb. 5. Rufe von *Phyllodytes luteolus*. (a) Der nächtliche Revierruf (advertisement call); die Aufnahme zeigt die ersten sieben von zwölf Silben. (b) Ein am Tage produzierter Ruf; die ersten acht von 13 Silben. (c) Links zwei Einzelrufe, rechts ein Kampfruf. — Alle Aufnahmen wurden im Terrarium gemacht, Temperatur ca. 23°C.

Sonagrams of calls of *Phyllodytes luteolus*. (a) The advertisement call produced at night, the sonagram shows the first seven notes of a series of twelve. (b) A call produced during the day, shows the first eight of 13 notes. (c) On the left two single calls, on the right an aggressive call produced during fighting. — The calls were recorded in the terrarium, temperature about 23°C.

wurden, ringen mit den Armen oder stoßen mit ihren Köpfen oder Hinterbeinen (Zusammenfassung bei WELLS 1977). Nur von *Pipa pipa* und *Leptodactylus melanonotus* ist bisher bekannt geworden, daß sie beim Kampf mit den Kiefern zupacken (RABB & RABB 1963, BRATTSTROM & YARNELL 1968). Manche Frösche, die intensiv um Reviere kämpfen, haben Waffen entwickelt, mit denen sie sich unter Umständen verletzen können. So haben zahlreiche große Hyliden an der Hand einen dornartigen Praepollex, und von *Hyla faber* ist bekannt, daß Kämpfe gelegentlich zum Tode des Gegners führen können (LUTZ 1960). Frösche der Gattung *Crossodactylus*, die ebenfalls territorial sind, haben hornige Dornen an den Händen, und zwar in beiden Geschlechtern. Frösche der Gattung *Phyllodytes* besitzen am Mandibulare große Odontoide, die vielleicht auch in diesem Sinne als Waffen zu deuten sind. Vielleicht gilt ähnliches auch für *Hyla picadoi*.

Fortpflanzungsbiologie

Da Bromelien immer vorhanden sind, brauchen die Frösche ihre Fortpflanzung nicht auf eine bestimmte Jahreszeit zu beschränken. Daß man Larven von *Phyllodytes luteolus* auch in der trockenen Jahreszeit in allen Größen findet, deutet darauf hin, daß sich diese Art während des ganzen Jahres fortpflanzt. Das gleiche wird auch für die bromelienbewohnenden Arten *Hyla bromeliacia* und *H. dendroscarta* angenommen (DUELLMAN 1970). Eine weitere Anpassung an das Leben in Bromelien ist die Fähigkeit, sehr kleine Gelege in kurzen Abständen zu produzieren. Das können wahrscheinlich auch andere bromelienbewohnende Arten. Von *Hyla zeteki* wird angenommen, daß die Gelege zwar größer sind, daß aber das Paar während der Eiablage verschiedene Bromelien aufsucht (DUELLMAN 1970).

Larvale Biologie

Eine Anpassung an das Leben in kleinsten Wassermengen ist die Aggressivität der Kaulquappen untereinander, die wohl gewährleistet, daß in einer Zisterne oder Blattachsel jeweils nur eine Larve überlebt. Ein ähnliches Verhalten beobachtet man auch bei anderen Kaulquappen, die sich in kleinen Wassermengen entwickeln, zum Beispiel bei *Dendrobates tinctorius*, dessen Larven oft in Baumhöhlen leben (eigene Beobachtungen) und bei *D. quinquevittatus*, dessen Larven, jedenfalls im Terrarium, in Bromelien-Blattachsen heranwachsen (SCHULTE 1981).

Abb. 6. Kämpfe bei *Phyllodytes luteolus*. (a) Ein Männchen hat in seiner Bromelie einen Eindringling mit den Kiefern und Armen gepackt. (b) und (c) Beide Tiere fallen aus der Bromelie heraus; der Revierinhaber hält sich noch mit einem ausgestreckten Hinterbein daran fest.

Fighting in *Phyllodytes luteolus*. (a) A territorial male has grasped an intruder with his jaws and arms. (b) and (c) Both frogs are falling out of the bromeliad, the territorial male still holds onto it and hangs down with one outstretched leg.



a



b



c

Im übrigen sind die Larven von *Phyllodytes luteolus*, die in großen Bromelien leben, wenig spezialisiert. Sie können weder, wie es offenbar für die Larven von *Hyla bromeliacia* und *H. dendroscarta* gilt (DUELLMAN 1970), über feuchte Flächen kriechen und so von einer Blattachsel in die andere gelangen, noch sind sie auf eine bestimmte Nahrung, zum Beispiel artemisene Eier, angewiesen, wie es für *Hyla zeteki*, *H. brunnea*, *H. lichenata*, *H. marianae* und *H. wilderae* (DUNN 1926, 1937, DUELLMAN 1970) gilt. Auch ihr Mund ist unspezialisiert; die Dentikelreihen, die bei oophagen, aber auch bei räuberischen Kaulquappen häufig mehr oder weniger reduziert sind oder sogar völlig fehlen, sind bei den Larven von *Ph. luteolus* gut entwickelt.

Das Verhalten der adulten *Ph. luteolus*, eine bestimmte Bromelie nach der Eiablage zu verlassen, ist sicher eine Anpassung daran, daß die Larven artemisene Eier oder jüngere Kaulquappen fressen können. Interessant wäre es, zum Vergleich das Verhalten solcher Frösche zu untersuchen, deren Larven auf Eier als Nahrung angewiesen sind. Wenn es wirklich hauptsächlich artemisene Eier sind, die die Kaulquappen fressen, dann sollte ein starker Selektionsdruck darauf hinwirken, daß die Weibchen ihre Eier nicht zufällig in schon bewohnte Bromelien legen, sondern vorwiegend zu eigenen Nachkommen, das heißt, die Entwicklung sollte in Richtung auf eine Brutpflege zeigen, vielleicht ähnlich wie bei den genannten Dendrobatiden. Die von DUNN (1926) untersuchten Hyliden von Jamaika haben vielleicht ein anderes Verhalten. Es handelt sich um große Frösche, *H. lichenata* gehört zu den größten *Hyla*-Arten überhaupt, und sie legen ihre Eier ins Zentrum großer Bromelien. Hier ernähren sich die zuerst geschlüpften Kaulquappen wahrscheinlich von Eiern des gleichen Geleges und fressen später Geschwisterlarven. Es wäre sicher interessant, das Verhalten des Weibchens und die Rolle des Männchens dieser und anderer oophager Frösche vergleichend zu untersuchen.

Dank s a g u n g

Der Aufenthalt in Brasilien wurde ermöglicht durch die Gastfreundschaft der Familie MÖHRING und durch die Hilfe von Prof. Dr. AUGUSTO RUSCHI in Santa Teresa. Ihnen möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken. Mein Dank gilt außerdem den Herren J. THUROW und PELKA vom Sprachlabor Freiburg für die Herstellung der Sonogramme. Dr. W. E. DUELLMAN half mir bei der Bestimmung dieser und anderer Frösche.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Phyllodytes luteolus ist ein kleiner, nur in Bromelien lebender Hylide, der in der Umgebung von Vitória, Espírito Santo, Brasilien, sehr häufig ist. Die Männchen rufen von großen Bromelien aus und verteidigen diese heftig gegen andere Männchen. Bei den Kämpfen ringen die Tiere nicht, sondern beißen einander, offenbar besonders in die Köpfe. Drei Rufe werden beschrieben: Ein Einzelruf, ein aus mehreren Silben bestehender Ruf, der wahrscheinlich der Revier- oder Paarungsruf (advertisement call) ist, und ein aggressiver Kontaktruf, den man bei Kämpfen hört.

Eier werden in Bromelien gelegt. Ein Gelege besteht nur aus zwei bis fünf, selten bis sieben Eiern, und ein Weibchen kann ein- bis zweimal in der Woche Eier legen. Nach der Eiablage verlassen Männchen und Weibchen die Bromelie.

Die Larven sind untereinander aggressiv, aber in ihrer Nahrung unspezialisiert. Sie fressen Insekten, Kleinkrebse, Froscheier, auch der eigenen Art, und anderes.

Die Beobachtungen werden mit Berichten über andere bromelienbewohnende Frösche verglichen, die zum Teil viel spezialisiertere, oophage Larven besitzen.

Summary

Phyllodytes luteolus is a small hylid frog which lives in bromeliads around the city of Vitória, Espírito Santo, Brazil. It occurs in the mountain cloud forests, in the coastal sand dunes and on rocks covered with bromeliads. Males call from bromeliads and fight vigorously for the possession of such a plant. During fighting, the animals do not wrestle but bite each other, mostly in the heads. Three calls are described: A single note call, a call consisting of several similar notes which is the advertisement call, and an aggressive encounter call produced during fighting.

Eggs are laid in bromeliads. A clutch consists of only two to five, seldom seven eggs. After oviposition, male and female leave the bromeliad and occupy another one. A female may lay eggs once or twice a week.

The tadpoles are aggressive towards each other. They are generalists feeding on various items like insects and their larvae, small crustaceans, frog eggs even of their own species and probably vegetable matters.

These observations are compared with descriptions of other bromeliad-inhabiting frogs, some of which have more specialized, oophagous larvae.

Schriften

- BOKERMANN, W. C. A. (1966): O gênero *Phyllodytes* WAGLER, 1830 (Anura, Hylidae). — Ann. Acad. brasil. Cienc., 38: 335-344. Rio de Janeiro.
- BRATTSTROM, B. H. & YARNELL, R. M. (1968): Aggressive behavior in two species of leptodactylid frogs. — Herpetologica, 24: 222-228. Lawrence, Kansas.
- DUPELLMAN, W. E. (1970): The hylid frogs of Middle America. — Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, 1: 1-753. Lawrence, Kansas.
- DUNN, E. R. (1926): The frogs of Jamaica. — Proc. Boston Soc. nat. Hist., 38: 111-130.
- — — (1937): The amphibian and reptilian fauna of bromeliads in Costa Rica and Panama. — Copeia, 1937 (3): 163-167.
- LUTZ, B. (1960): Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. — Copeia, 1960 (1): 61-63.
- RABB, G. B. & RABB, M. S. (1963): Additional observations on breeding behavior of the Surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia, 1963 (4): 636-642.
- SCHULTE, R. (1981): *Dendrobates quinquevittatus*; Ökologie, Haltung und Zucht. — Herpetofauna, 3 (10): 24-28. Ludwigsburg-Oßweil.
- WELLS, K. D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. — Anim. Behav., 25: 666-693. London.
- WEYGOLDT, P. (1980): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. SCHMIDT. — Behav. Ecol. Sociobiol., 7: 329-332. Berlin.

Verfasser: Prof. Dr. PETER WEYGOLDT, Institut für Biologie I, Albert-Ludwigs-Universität, Albertstraße 21a, 7800 Freiburg.