

Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae)

HELMUT ZIMMERMANN & ELKE ZIMMERMANN

Mit 7 Abbildungen

Abstract

The behavioral repertoire of 32 species of the family Dendrobatidae is described on the basis of 62 behavioral parameters. According to decreasing similarities of homologous behavioral parameters 9 „species groups“ are established: I *Colostethus* group, II *Epipedobates pictus* group, III *Epipedobates tricolor* group, IV *Phobobates silverstonei* group, V *Allobates femoralis* group, VI *Phyllobates terribilis* group, VII *Dendrobates leucomelas* group, VIII *Dendrobates quinquevittatus* group, IX *Dendrobates histrionicus* group.

On the basis of characteristic behavioral parameters the species groups IV (*silverstonei*) and V (*femoralis*) are placed into two new genera, *Phobobates* nov. gen. and *Allobates* nov. gen.. Bio-acoustic measurements and behavioral studies reveal a new species within the *D. quinquevittatus* complex, described as *Dendrobates variabilis* sp. n.

The degree of similarity and divergency as well as the direction of evolutionary differentiation into species and species groups is shown in an etho-taxonomic diagram.

Taking into account climatic conditions and geomorphological factors during the tertiary and pleistocene periods a hypothesis is established how the different species and species groups may have evolved.

Key words: Dendrobatidae; taxonomy; behavior; *Dendrobates variabilis* sp. n.; *Phobobates* nov. gen.; *Allobates* nov. gen.; biogeography; evolution.

1. Einleitung

Baumsteiger- oder Pfeilgiftfrösche (Fam. Dendrobatidae) bewohnen die tropischen Regenwaldgebiete Mittel- und Südamerikas. Aufgrund der klimatischen Bedingungen konnten sie nicht fossil nachgewiesen werden (DUELLMAN & TRUEB 1986, SILVERSTONE 1975). Untersuchungen über die stammesgeschichtliche Entwicklung dieser Frösche, die sich durch ein komplexes Werberitual und ein hoch-evolviertes Brutpflegerverhalten (WEYGOLDT 1987, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1985) auszeichnen, sind nicht bekannt. Eine zusammenfassende taxonomische Revision der ganzen Familie existiert nicht.

EDWARDS (1974) führt 63 verschiedene Arten der kryptisch gefärbten und ungiftigen Gattung *Colostethus* auf, die sich hauptsächlich durch dorsale und laterale Zeichnungsmuster sowie osteologische Charaktere unterscheiden. SILVERSTONE (1975, 1976) verwendet ebenfalls morphologische Kriterien für die Bestimmung der farbigeren und giftigen Arten der Gattung *Dendrobates* mit 33 Arten und *Phyllobates* mit 28 Arten. Dagegen haben MYERS et al. (1978) aufgrund toxikologischer Untersuchungen — weiterhin unterstützt durch Albumin-Analysen von MAXSON & MYERS (1984) — nur noch 5 Arten in der Gattung *Phyllobates* belassen und die restlichen 15 Arten dieser Gattung zu der bereits sehr artenreichen und stark differenzierten Gattung *Dendrobates* gestellt. Aus dieser Gattung *Dendrobates* hat MYERS (1987) 22 Arten der neuen Gattung *Epipedobates* und 8 Arten der neuen Gattung *Minyobates* zugeordnet.

Systematiker und Ethologen stimmen darin überein, daß zur Klassifizierung nicht nur morphologische und biochemische, sondern auch ethologische Kriterien herangezogen werden sollten (HENNIG 1982, LORENZ 1978, MAXSON & MYERS 1985, MAYR 1975), da gerade bei Arten mit äußerlicher Befruchtung Balz, Rufe, Brutpflege und andere innerartlichen Beziehungen als Isolationsmechanismen bei der Artbildung eine wichtige Rolle spielen (EIBL-EIBESFELDT 1987, IMMELMANN 1983, LITTLEJOHN 1977, MARTIN 1972, SCHNEIDER 1968, 1974). Ethologische Untersuchungen an Dendrobatiden wurden aber bisher nur an wenigen Arten und dann meist nur über Teilgebiete des Verhaltens durchgeführt.

Wir haben deshalb zunächst alle von anderen Autoren und uns zu diesem Themenkreis publizierten Einzeluntersuchungen sowie unsere bisher noch nicht veröffentlichten Verhaltensbeobachtungen an 16 Arten zusammengefaßt. Die Arten mit gemeinsamen Merkmalen ergaben entsprechend LORENZ (1941) neun „Artengruppen“ (Gruppen von Arten mit homologen Verhaltensmerkmalen) mit abgestuften Ähnlichkeiten ihrer Verhaltensmerkmale. Ein auf dieser Basis aufgestelltes Etho-Taxonomie-Diagramm kann uns somit einen ersten Hinweis auf die stammesgeschichtliche Entwicklung der Dendrobatiden geben. Aufgrund morphologischer sowie vieler ethologischer Kriterien erschien es dabei geboten, die *silverstonei*- und *femoralis*-Artengruppen (IV und V) aus der Gattung *Epipedobates* herauszunehmen und beiden Artengruppen je einen eigenen Gattungsrang zuzumessen, Artengruppe IV *Phobobates* nov. gen. und Artengruppe V *Allobates* nov. gen.. Auf der Basis der dargestellten Befunde und unter Berücksichtigung erdgeschichtlicher, geomorphologischer und zoogeographischer Faktoren postulieren wir eine erste Hypothese über die Entstehung, Entwicklung und Ausbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen und -Arten.

2. Material und Methode

In den letzten 15 Jahren haben wir in eigenen Terrarienanlagen folgende 28 der hier besprochenen 32 Dendrobatidenarten gehalten: *Colostethus trinitatis*, *Epipedobates parvulus*, *E. pictus*, *E. pulchripectus*, *E. anthonyi*, *E. tricolor*, *E. boulengeri-espinosai*-Komplex, *Phobobates silverstonei*, *P. trivittatus*, *P. bassleri*, *Allobates femoralis*, *Phyllobates vittatus*, *P. lugubris*, *P. terribilis*, *Dendrobates aura-*

tus, *D. truncatus*, *D. leucomelas*, *D. tinctorius*, *D. fantasticus*, *D. reticulatus*, *D. quinquevittatus* (Typ 1), *D. imitator* (Typ 2) und *D. variabilis* sp. n. (Typ 3), *D. pumilio*, *D. granuliferus*, *D. speciosus*, *D. histrionicus* und *D. lehmanni* (Taxonomie nach EDWARDS 1974, MYERS 1978, SILVERSTONE 1975, 1976 und diese Arbeit). Die Haltungsbedingungen sind bereits mehrfach dokumentiert (ZIMMERMANN, E. 1983, ZIMMERMANN, H. 1974, 1978b, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1985a), so daß nicht mehr darauf eingegangen werden muß. Bisher konnten wir 19 Arten zum Teil bis in die F6-Generation nachzüchten (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1987a). Einzelarbeiten, Vergleiche und Zusammenfassungen über 12 der von uns gehaltenen 28 Arten wurden bereits publiziert (ZIMMERMANN, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1974-1987), die Ergebnisse unserer nicht veröffentlichten Untersuchungen an weiteren 16 Arten (*Colostethus trinitatis*, *Epipedobates parvulus*, *E. pictus*, *E. pulchripectus*, *E. anthonyi*, *E. boulengeri-epinosai*, *Phobobates silverstonei*, *P. trivittatus*, *Allobates femoralis*, *Dendrobates tinctorius*, *D. fantasticus*, *D. quinquevittatus* (Typ 1) und *D. variabilis* sp. n. (Typ 3), *D. pumilio*, *D. granuliferus* und *D. speciosus* sind in dieser Arbeit mit aufgenommen worden.

Außerdem wurden Veröffentlichungen über Verhaltensuntersuchungen an folgenden Arten hinzugezogen: *Colostethus palmatus* (EDWARDS 1974, LÜDDECKE 1974), *C. trinitatis* (EDWARDS 1974, KRINTLER 1982, SEXTON 1960, TEST 1962, WELLS 1980a), *C. collaris* (EDWARDS 1974, DOLE & DURANT 1974, DURANT & DOLE 1975), *C. inguinalis* (EDWARDS 1974, SAVAGE 1968, WELLS 1980b), *Epipedobates parvulus* (CRUMP 1974, DUELLMAN 1978, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. pictus* (AICHINGER 1985, DUELLMAN 1978, LESCURE 1976, SCHLÜTER 1980, 1984, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. pulchripectus* (SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. anthonyi* (SILVERSTONE 1976), *E. tricolor* (SILVERSTONE 1976), *E. boulengeri-epinosai* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1976), *Phobobates silverstonei* (LÜLING 1971, MYERS & DALY 1979, SILVERSTONE 1976), *P. trivittatus* (AICHINGER 1985, HENZL 1986, MYERS & DALY 1979, SCHLÜTER 1980, SILVERSTONE 1976), *P. bassleri* (SCHULTE 1981a, SILVERSTONE 1976), *Allobates femoralis* (AICHINGER 1985, CRUMP 1974, DUELLMAN 1976, HÖDL 1983, LESCURE 1976, MEEDE 1980, SCHLÜTER 1980, 1984, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1980a), *Phyllobates vittatus* (BROODMAN 1974, OOSTVEEN 1974, SILVERSTONE 1976), *P. lugubris* (SAVAGE 1968, SILVERSTONE 1976), *P. terribilis* (MYERS et al. 1978), *Dendrobates auratus* (BREEDER 1946, DUNN 1941, MYERS & DALY 1976, OESER 1932, POLDER 1973-1975, SAVAGE 1968, SENFFT 1936, SILVERSTONE 1975, WELLS 1978), *D. truncatus* (SILVERSTONE 1975), *D. leucomelas* (POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975), *D. tinctorius* (ENSINCK 1980, POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975, WEYGOLDT 1982), *D. azureus* (HOOGMOED 1969, KNELLER 1982b, POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975, ZIEGENHAGEN 1984), *D. fantasticus* (KNELLER 1983, MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. reticulatus* (MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. quinquevittatus* (Typ 1) (AICHINGER 1985, DUELLMAN 1978, LESCURE & BECHTER 1982, MEEDE 1980, MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. imitator* (Typ 2) (KNELLER 1982b, SCHULTE 1986), *D. variabilis* sp. n. (Typ 3) (SCHULTE 1981b), *D. pumilio* (BUNELL 1973, DUELLMAN 1966, GRAEFF & SCHULTE 1980, LIMERICK 1980, McVEY et al. 1981, MYERS & DALY 1976, POLDER 1973-1975, SAVAGE 1968, WEYGOLDT 1980b, SILVERSTONE 1975), *D. granuliferus* (CRUMP 1972, GOODMAN 1971, MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1975), *D. speciosus* (JUNGFER 1985, SILVERSTONE 1975), *D. histrionicus* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1973, 1975), *D. lehmanni* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1975).

Die Verhaltensbeobachtungen und -analysen für die vorliegende Arbeit erfolgten direkt über Verlaufsprotokolle, Fotoaufnahmen und Freihandskizzen sowie über ein Langzeit-Videosystem (National R) mit Panasonic Video Recorder 8050,

Panasonic Kamera mit Newvicon WV-3090 E und Canon-Zoom-Objektiv. Die Lautäußerungen wurden mit einem Uher-Electret-Kondensatormikrofon und über Uher 4200 Report Stereo-Tonbandgerät auf Tonband aufgenommen und der Schalldruckpegel mittels Impulsschall-Pegelmesser Bruel & Kjaer 2233 in einem Abstand von 20 cm (re 20μ Newton s/m²; Peak, Fast, Linear) bestimmt. Über ein zur Lautanalyse nach ZIMMERMANN (1985) ausgebautes Computersystem mc 6800 mit Peripheriegeräten wurde mittels Fast-Fourier-Transformation die Frequenz- sowie die Zeitmusteranalyse durchgeführt. Die Identifizierung der Tiere in den Terrarien erfolgte anhand von Fotoaufnahmen und durch Handzeichnungen ihrer Rückenmuster.

Die untersuchten Individuen der jeweiligen Arten und die dazugehörigen Ontogenesestadien wurden — soweit möglich — nach ihrem Ableben einzeln oder zusammen nach Populationen, Arten oder Artengruppen als Belegmaterial konserviert.

Freilanduntersuchungen haben wir im tropischen Regenwald von Ecuador 1984 und 1986 jeweils in den Monaten März/April durchgeführt. Dabei wurden speziell das Ruf- und Brutpflegeverhalten sowie die ökologischen Rahmenparameter folgender Dendrobatidenarten erfaßt: *Epipedobates-boulengeri-epinosai*-Komplex (22 km S Sto. Domingo de los Colorados, 20 km W Tinalandia, 1 km W Tandapi), *Dendrobates histrionicus* (18 km W und 21 km S Sto. Domingo de los Colorados) und *D. quinquevittatus* (Typ 1) (nahe Rio Pastaza, von Puyo bis Palora).

3. Ergebnisse













3.1 Verhaltensinventar und Etho-Taxonomie-Diagramm

Bei 32 Dendrobatidenarten haben wir zuerst 93 Verhaltensparameter pro Art registriert und sie 7 Funktionskreisen zugeordnet: Verhalten auf den Lebensraum bezogen, Agonistisches Verhalten, Werbeverhalten, Akustisches Verhalten, Ab-lauchverhalten, Brutpflegeverhalten und Verhalten der Larven. Diejenigen Verhaltensparameter, die in zwei (oder mehr) Funktionskreisen auftraten, wurden (Tab. 1 u. 2 am Ende dieser Arbeit) nur einmal aufgelistet (zum Beispiel können in den beiden Funktionskreisen Agonistisches Verhalten und Werbeverhalten folgende Parameter des Imponierens auftreten: Vorderkörper Aufrichten und Rufen, Aufstellen des ganzen Körpers, Aufpumpen des Körpers mit Luft, ruckartiges Gehen, hochbeiniges Staksen, Auf- und Abwippen mit Oberkörper, Kopfnicken).

Die in den Tabellen 1 und 2 aufgelisteten Merkmale mußten folgenden Forderungen entsprechen:

- „Homologiekriterien“ nach REMANE (1952). Bei niederen Taxa wie Arten einer Familie (hier Dendrobatidae) treffen sie zu.

Abb. 1. Darstellung einiger charakteristischer Verhaltensweisen nach Tabelle 1.
Representation of some typical behavioral parameters according to tab. 1. ▷

 <p style="text-align: center;">3</p>	 <p style="text-align: center;">12</p>	 <p style="text-align: center;">14</p>
Vorderkörper aufrichten	Frontales Umwerfen	Dorsales Umklammern
 <p style="text-align: center;">31</p>	 <p style="text-align: center;">19</p>	 <p style="text-align: center;">27</p>
Körper/Anal-Berührung	Larventransport wenig Kq	"M-StreicheIn"
 <p style="text-align: center;">16</p>	 <p style="text-align: center;">38</p>	 <p style="text-align: center;">36</p>
"Ducken"	Hochbeiniges Staksen	Eiablage ohne M
 <p style="text-align: center;">54</p>	 <p style="text-align: center;">54 (I)</p>	 <p style="text-align: center;">52</p>
Kopffamplexus	Aufsteigen	Kehle zeigen (M,W)

- „Phyletische Homologien“ nach WICKLER (1965). Merkmale sind „angeboren“, im „Genom verankert“. Alle Verhaltensweisen, die — soweit bekannt und überprüfbar — durch Terrarienhaltung bedingt sein dürften, wie zum Beispiel das Verhalten bei der Fütterung oder das Revierverhalten innerhalb des Terrariums (nicht in der Natur) wurden aus diesem Verhaltenskatalog eliminiert.
- Keine „unzuverlässigen oder nichtssagenden Merkmale“ nach MAYR (1975). Hier sind Irrtümer nicht ganz auszuschließen, insbesondere, wenn auf verschiedenartige Merkmalsbeschreibungen anderer Autoren zurückgegriffen werden mußte. Deshalb haben wir zum Beispiel alle onomatopoetischen Beschreibungen von Froschrufen ausgeschieden, wenn für sie nicht zusätzlich physikalische Rufparameter oder Lautspektrogramme vorlagen.
- Keine ungenau beschriebenen, seltenen oder einmaligen Beobachtungen. Es wurden zum Beispiel nicht aufgeführt das nur wenige Male aufgetretene Unterschieben des W. unter das M während der Werbezeremonie bei *Phyllobates vittatus* (eig. Beobachtungen), die Werbung mit sogenanntem „toedance“ bei *Colostethus collaris* (DOLE & DURANT 1974), das „Kopfbeißen“ bei *Phobobates silverstonei* (=bicolor) (LÜLING 1971).

Unter Berücksichtigung dieser Kriterien verblieben noch für die 32 Arten insgesamt 62 phylogenetisch verwertbare Einzelmerkmale, die wir in Tabelle 1 beschrieben, in derselben Reihenfolge in Tabelle 2 aufgeführt und in Abbildung 1 teilweise dargestellt haben. Diese Aufstellung der „gemeinsamen Merkmale“ ergab ein Bild von den „abgestuften Ähnlichkeiten“ der Verhaltensweisen und eine erste Aussage über die verwandtschaftlichen Beziehungen der 32 Arten Pfeilgiftfrösche. Wir konnten sie nun in 9 merkmalspezifische Gruppen untergliedern:

- Artengruppe I *Colostethus*-Gruppe (4 Arten). (Die Gattung *Colostethus* wurde als „Artengruppe“ aufgeführt, da an ihr nur über 4 Arten genauere Verhaltensuntersuchungen vorlagen und deshalb zur Zeit eine weitere Differenzierung nicht möglich ist).
- Artengruppe II *pictus*-Gruppe (3 Arten)
- Artengruppe III *tricolor*-Gruppe (3 Arten)
- Artengruppe IV *silverstonei*-Gruppe (3 Arten)
- Artengruppe V *femoralis*-Gruppe (1 Art)
- Artengruppe VI *terribilis*-Gruppe (3 Arten)
- Artengruppe VII *leucomelas*-Gruppe (5 Arten)
- Artengruppe VIII *quinquevittatus*-Gruppe (5 Arten)
- Artengruppe IX *histrionicus*-Gruppe (5 Arten)

Im Vergleich zu anderen Anuren ist das akustische Verhalten der Dendrobati- den sehr komplex. Es lassen sich auch nicht alle akustischen Parameter in das taxonomische Diagramm des Verhaltens entsprechend Tabelle 2 problemlos einordnen. Zum Beispiel tritt bei der *leucomelas*-Gruppe (AG VII) nur eine einzige Rufform pro Art auf und zwar entweder als Triller oder als Quärrlaut (Abb. 2 A, B). Dagegen weist die *tricolor*-Gruppe (AG III) fast alle bekannten Rufformen der

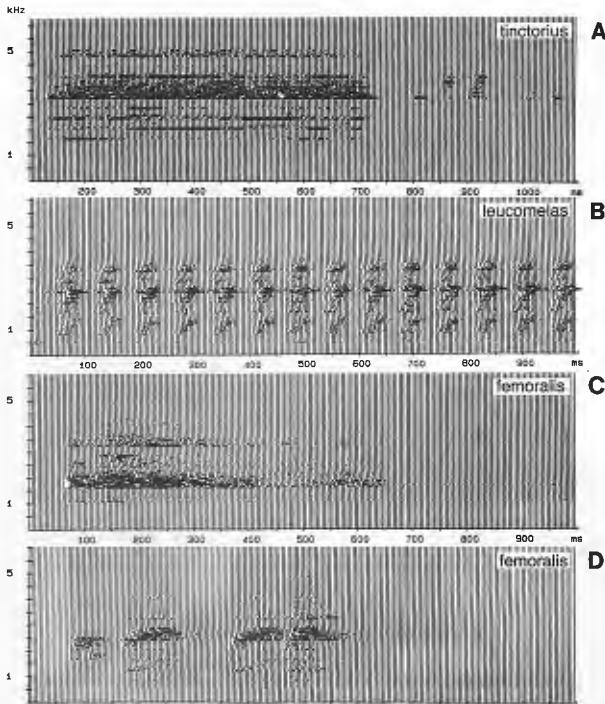


Abb. 2. Lautspektrogramme (Frequenzauflösung = 25 Hz, Zeitauflösung virtuell = 5,5 ms, Temp. = 24 °C). A = Werberuf von *Dendrobates tinctorius*. B = Werberuf von *Dendrobates leucomelas*. C = Werbeaufnahme von *Allobates femoralis*. D = Werberuf von *Allobates femoralis*.

Sound spectrograms (Frequency resolution = 25 Hz, time resolution virtual = 5,5 ms, $t = 24\text{ }^{\circ}\text{C}$). A = Advertisement call of *Dendrobates tinctorius*. B = Advertisement call of *Dendrobates leucomelas*. C = Short range courtship call of *Allobates femoralis*. D = Advertisement call of *Allobates femoralis*.

Dendrobatiden vom Einzelpuls über Triller bis zum kombinierten Puls-Quärrlaut auf (Detaillierte Analysen des akustischen Verhaltens in ZIMMERMANN & RAHMANN 1987, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1986, 1987 d und in „Acoustic signals in dart poison frogs and their implication for taxonomic and phylogenetic relationships“, in Vorb.).

3.2 *Dendrobates variabilis*, eine neue *Dendrobates*-Art

Die in dieser Arbeit besprochenen und von uns untersuchten Tiere von *Dendrobates quinquevittatus* sensu SILVERSTONE (1975), *Dendrobates quinquevittatus* (Typ 1), *Dendrobates imitator* (Typ 2) und *Dendrobates variabilis* (Typ 3), betrachten wir im Gegensatz zu SILVERSTONE (l. c.) als Geschwisterarten (MAYR 1967), also als eigene Arten. Nach SCHULTE (1986) kommen Typ 2 (*D. imitator*, grüngefleckter „Zweipunker“) und Typ 3 (*D. variabilis*, grüngefleckter „Einpunker“) im Departamento San Martin, Peru, sympatrisch vor ohne zu hybridisieren. Auch wir konnten bei unseren Tieren aus diesem Gebiet bei Terrarienhaltung keine Hybridisierungen feststellen. Wir ziehen als zusätzliches Kriterium (siehe Einleitung zu dieser Arbeit) wie bei den Primaten (ZIMMERMANN, E. et al., in Druck) zu den morphologischen und ethologischen Merkmalen die physikali-

schen Charakteristika der Rufe als Artunterscheidungsmerkmal (siehe auch SCHNEIDER 1968, 1974) hinzu. Detaillierte Angaben, insbesondere zur Diagnose, erfolgen in einer weiteren Arbeit (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, in Vorb.).

Im Sinne des Tier- und Artenschutzes erscheint uns eine Konservierung der derzeitig noch lebenden und reproduzierenden Paratypen nicht verantwortbar. Sie werden nach ihrem Ableben dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) zur Verfügung gestellt.

Dendrobates variabilis, sp. nov.

Holotypus: Nr. 7054 SMNS, Fundgebiet Departamento San Martin, Peru; leg. R. SCHULTE 1983.

Paratypen: lebend im Besitz der Verfasser, sonst wie bei Holotypus (Abb. 3).



Abb. 3. *Dendrobates variabilis* sp. n., Paratypus/paratype, Peru.

Ethymologie: „*variabilis*“ deutet auf die große Variabilität in Form, Größe und Anzahl der Flecken hin.

Definition: Sehr kleiner *Dendrobates* mit 15,5-17,8 mm Körperlänge. Weibchen größer als Männchen. Rücken und Seiten intensiv grüne bis grüngelbe Grundfarbe mit abgerundeten und manchmal ineinanderfließenden schwarzen Flecken. Auf Kopf über Nase immer ein runder schwarzer Fleck. Kehle hellgrün mit wenig schwarzen Punkten, Bauch blaugrün mit vielen kleinen schwarzen Punkten. Vorder- und Hinterbeine grün mit kleinen schwarzen Flecken oder Punkten. Länge der ersten Zehe des Hinterfußes variabel, von kaum erkennbar bis deutlich ausgebildet.

Diagnose: *Dendrobates variabilis* unterscheidet sich äußerlich wenig von *D. imitator*, hat jedoch immer nur einen runden schwarzen Fleck auf der Nasenregion, während *D. imitator* an diese Stelle immer zwei Flecken aufweist, die gelegentlich in unterschiedlicher Form ineinanderfließen können. Wesentliche Unterscheidungsmerkmale und Isolationsmechanismen sind die Rufe (siehe „Rufparameter des *D. quinquevittatus*-Komplexes“, Tab. 3 am Ende dieser Arbeit), die hier auch als Oszillogramme und Lautspektrogramme (Abb. 4 B, C, D) dar-

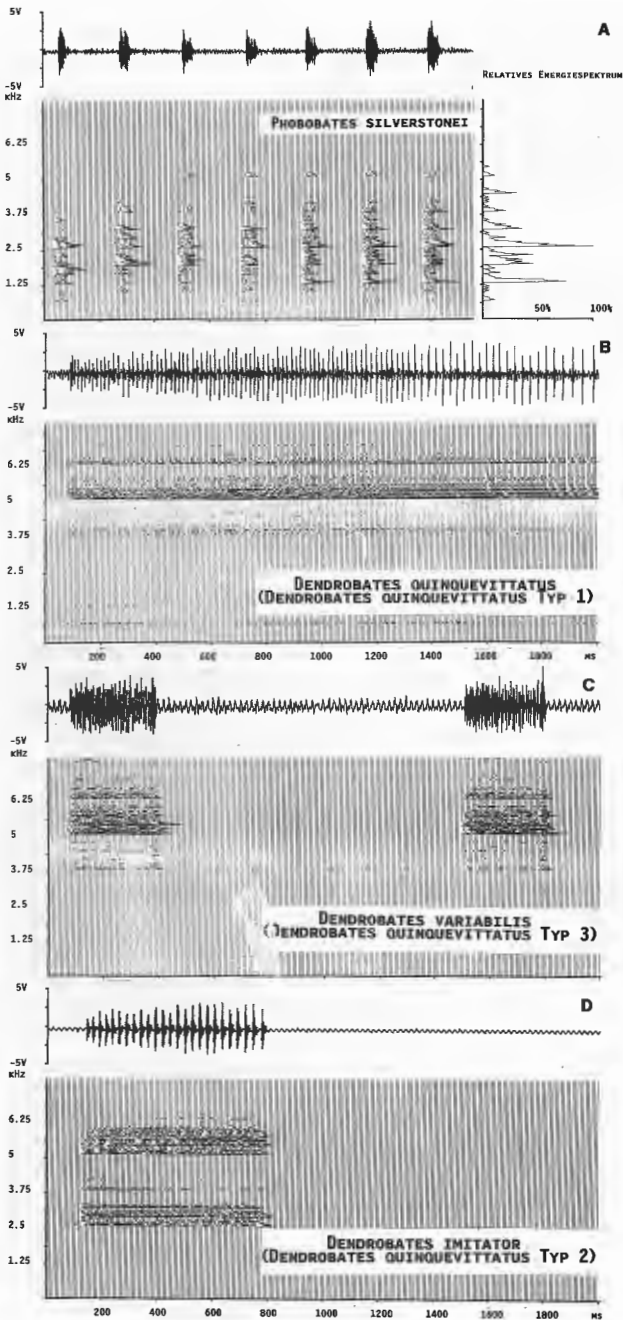


Abb. 4. Lautspektrogramme (Frequenzauflösung = 20 Hz, Zeitauflösung virtuell = 10 ms, Temp. = 24 °C), korrespondierendes Oszillogramm und relatives Energiespektrum (Summation über 13 800 ms). A = Werbefernruf von *Phobobates silverstonei*. B = Werberuf von *Dendrobates quinquevittatus* (Typ 1). C = Werberuf von *D. variabilis* (Typ 3). D = Werberuf von *D. imitator* (Typ 2).
 Sound spectrograms (Frequency resolution = 20 Hz, time resolution virtual = 10 ms, $t = 24\text{ }^{\circ}\text{C}$), corresponding oscillogram and power spectrum (summation over 13 800 ms). A = Advertisement call of *Phobobates silverstonei*. B = Courtship call of *Dendrobates quinquevittatus* (type 1). C = Courtship call of *D. variabilis* (type 3). D = Courtship call of *D. imitator* (type 2).

gestellt sind. Ebenfalls durch die Rufe unterscheidet sich *D. variabilis* von *D. quinquevittatus* (Tab. 3, Abb. 4 B, C, D). Ein äußerliches Unterscheidungsmerkmal ist die gelbe Grundfarbe des Körpers mit zwei schwarzen, manchmal unterbrochenen Längsstreifen auf dem Rücken von *D. quinquevittatus*, die bei manchen Populationen zu einem breiten Streifen verschmolzen sind und vor dem schwarzen Punkt auf dem Kopf sich Y-förmig aufteilen.

3.3 Zwei neue Gattungsnamen, *Phobobates*, nov. gen., für die Angehörigen der Artengruppe IV (*silverstonei*-Gruppe) und *Allobates*, nov. gen., für die Angehörigen der Artengruppe V (*femoralis*-Gruppe).

MYERS et al. (1978) haben von 22 Arten der Gattung *Phyllobates* aufgrund toxikologischer Merkmale 16 Arten zur Gattung *Dendrobates* gestellt. Die Autoren vertreten bereits in derselben Arbeit die Auffassung, daß weitere Anstrengungen für eine stabilere Klassifizierung insbesondere der Gattung *Dendrobates* gemacht werden sollten. MAXSON & MYERS (1985) weisen darauf hin, daß zum Beispiel *E. espinosai* und *P. trivittatus* (dieser nach WEYGOLDT (1980a) para- oder sogar polyphyletischen Sammelgattung *Dendrobates*) weder zur Gattung *Dendrobates* noch zu *Phyllobates* gehören und eine oder mehrere weitere Linien präsentieren dürften. 1987 hat MYERS die beiden Arten *E. espinosai* und *P. trivittatus* und weitere 20 Arten *Dendrobates* zu der neuen Gattung *Epipedobates* zusammengefaßt, wobei die Unterschiede zu *Dendrobates* meist in der Länge des 1. Fingers, der schmälere Fingerspitzen und bei vielen dieser Arten im Vorhandensein von Zähnen liegen.

Daß morphologische Kriterien, wie zum Beispiel Zähne, nicht immer klare Kriterien bei der Gattungsabgrenzung der Dendrobatiden sind, darin stimmen bereits SILVERSTONE und MYERS et al. (in MYERS et al. 1978) überein, da dieses Merkmal in mehr als einer Linie der Familie Dendrobatidae verlorengegangen ist. Doch selbst ein wesentlich klareres Unterscheidungsmerkmal, die Zusammensetzung und die Stärke der Hautgifte, erweist sich für die Klassifizierung der Art (oder Artengruppe) *A. femoralis* nach MYERS et al. (1978) als unbefriedigend. Weiterhin wird bei DALY et al. (1987) festgestellt, daß bei Hautproben von *A. femoralis* zum Teil wenig, zum Teil auch keine Alkaloide (zum Beispiel bei einigen Exemplaren aus Kolumbien, Peru, Ecuador und Surinam) nachgewiesen werden konnten.

In dieser Arbeit werden deshalb zu den morphologischen und biochemischen zum ersten Mal ethologische Merkmale einer vorläufigen Klassifizierung der Dendrobatiden und der Abgrenzung ihrer Artengruppen und Gattungen zugrunde gelegt. Dabei zeigt es sich, daß die ethologisch zu den Gruppen II und III so unterschiedlichen Arten der Gruppe IV und der Gruppe V aus der neuen großen Gattung *Epipedobates* herauszunehmen sind und ihnen jeweils ein eigener Gattungsrang zuzumessen ist.

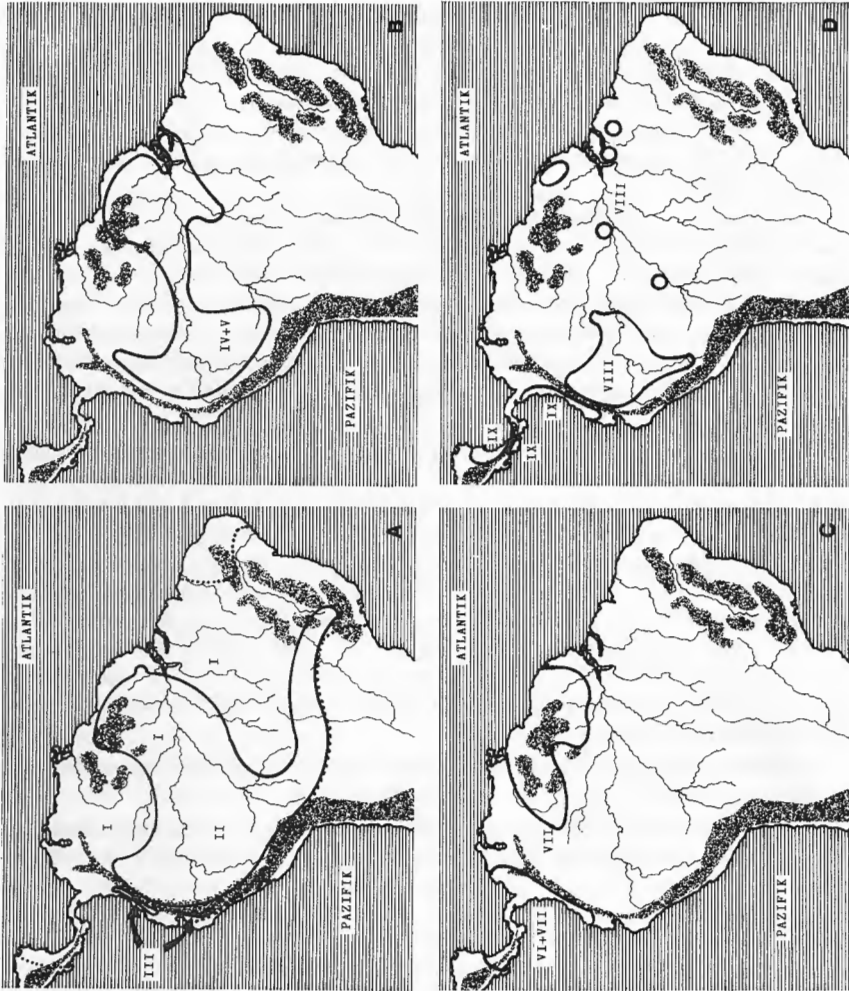


Abb. 5. Geographische Verbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen. A = Artengruppen I, II und III. B = Artengruppen IV und V. C = Artengruppen VI und VII. D = Artengruppen VIII und IX.

Geographic distribution of the species groups. A = Species groups I, II and III. B = Species groups IV and V. C = Species groups VI and VII. D = Species groups VIII and IX.

Phobobates nov. gen.

Typus-Art: *Dendrobates silverstonei* MYERS & DALY, 1979.

Etymologie: *Phobobates* leitet sich ab von gr. phobos = Furcht, Flucht und von gr. bates = Läufer, Geher. Der Name weist darauf hin, daß die Angehörigen dieser Gattung sehr schreckhaft sind und bei Annäherung schon aus größerem Abstand fliehen.

Diagnose: Größte Formen der Familie Dendrobatidae (bis auf *D. tinctorius*). Adulti 32-50 mm Körperlänge (KL). Weibchen (W) größer als Männchen (M). Zähne vorhanden (nicht bei *trivittatus*). Körperfarben intensiv rot, orange, grün mit schwarz kombiniert. Rückenhaut stark granuliert. Zehen ohne Schwimmhäute. M territorial. Bei Werbung Werbefernruf als lange Folge von Einzelpulsen (Abb. 4 A), M folgt W, „Streicheln“, Kopfnicken, Körper-Körper-Kontakt. Brutpflege durch M, Gelegebewässern, Larventransport meist alle Larven auf einmal (Tab. 2).

Phobobates unterscheidet sich von *Dendrobates*, *Phyllobates* und *Allobates* durch einfacher strukturierte Werberufe, ein einfacheres Werbe- und Brutpflegeverhalten (es fehlen die Merkmale 31-49 der Tab. 2) und durch die Größe (alle anderen Dendrobatiden — außer *D. tinctorius* — haben nur 16,5-45,0 mm KL). Von *Epipedobates* unterscheidet sich *Phobobates* durch die intensiven Körperfarben, das Fehlen vieler Verhaltensmerkmale bei Werbung und Brutpflege (es fehlen die Merkmale 54-62 der Tab. 2), insbesondere des Kopfplexus, der nur bei allen in der Gattung *Epipedobates* verbleibenden Arten auftritt, durch die Größe (*Epipedobates*-Arten bleiben mit 16,5-27,0 mm KL immer wesentlich kleiner) und durch die, insbesondere zur *E.-tricolor*-Gruppe unterschiedlichen Werbefernrufe (Einzelpulse statt Triller).

Enthaltene Arten: *Dendrobates basleri* MELIN, 1941; *Dendrobates silverstonei* MYERS & DALY, 1979; *Hyla trivittata* SPIX, 1824.

Verbreitung: West-, Zentral- und Ostamazonien, Peru, Ecuador, Kolumbien, Brasilien, Guayana, Surinam. Tieflandregenwald bis Bergregenwald max. 1 700 m (Karte, Abb. 5 B).

Allobates nov. gen.

Typus-Art: *Prosterapis femoralis* BOULENGER, 1884.

Etymologie: *Allobates* leitet sich ab von gr. allos = verschieden, ein anderer und von gr. bates = Läufer, Geher. Der Name weist darauf hin, daß die Angehörigen dieser Gattung (unter *femoralis* sind bisher zwei bioakustisch unterschiedliche Formen bekannt) im Habitus und Verhalten, besonders aber in der Toxizität und in den Werbefernrufen ganz verschieden zu allen anderen Arten der Dendrobatidae (außer *Colostethus*) sind.

Diagnose: Mittelgroße Form der Familie Dendrobatidae. Adulti 20,0-33,5 mm KL. W größer als M. Zähne vorhanden. Rücken schwarz oder dunkelbraun. Dorsolateralstreifen goldfarben bis gelb (Ecuador, Peru), oder weiß (Brasilien, Guaya-

na). Ventrolateralstreifen grünbronze bis weiß (Peru, Ecuador, Kolumbien) oder silberweiß (Brasilien, Guayana). Rückenhaut stark granuliert. Zehen basale Schwimmhäute. M territorial (Peru). Bei Werbung Werbeferruf als Folge von 4 Einzelpulsen (Abb. 2 D) (Brasilien) oder 3 Einzelpulsen (Peru), bei brasilianischer Form Brutpflege nur Larventransport durch M bekannt.

Allobates unterscheidet sich von *Epipedobates* und *Phobobates* durch die Körpergröße (Angehörige der Gattung *Epipedobates* kleiner, der Gattung *Phobobates* größer als *Allobates*), von *Phobobates*, *Phyllobates* und *Dendrobates* durch die wenig intensiven Körperfarben, von *Epipedobates*, *Phobobates*, *Phyllobates* und *Dendrobates* durch einige Verhaltensparameter (Tab. 2), durch eine geringe oder gar keine Toxizität und durch die spezifischen Werbeferrufe (Abb. 2 D), die aus einer Folge frequenzmodulierter Dreier- oder Viererpulse bestehen und bei Dendrobatiden (außer *Colostethus*) bisher nicht bekannt sind.

Enthaltene Art: *Prosterapis femoralis* BOULENGER, 1884.

Verbreitung: Nordwest-, Zentral- und Ostamazonien (Ecuador, Kolumbien, Brasilien, Guayana), Variante Südwestamazonien (Peru). Tieflandregenwald bis Bergregenwald max. 1 750 m (Karte, Abb. 5 B).

3.4 Ursprung und Ausbreitung der Dendrobatiden — eine Hypothese

Um Hinweise auf die Evolution der Pfeilgiftfrösche zu erhalten, wurden dieser Arbeit bisher nur die Verhaltensweisen der Vertreter gut bekannter Arten zugrunde gelegt. Von den gesamten Verbreitungsgebieten der rezenten Arten ausgehend, haben wir zur Rekonstruktion der vermuteten stammesgeschichtlichen Entwicklungsvorgänge ergänzende biogeographische, geomorphologische und erdgeschichtliche Faktoren mit herangezogen.

Geomorphologisch wird das heutige Verbreitungsgebiet der Dendrobatiden in der Neotropis charakterisiert durch die Gebirgszüge und Ausläufer der nördlichen Anden, die Guayana- und Brasilianischen Schilder und die dazwischen liegende Amazonasniederung. — In der späten Kreidezeit soll im Norden noch eine Landverbindung mit Zentral- und Nordamerika existiert haben. Dann riß diese im Paläozän ab und erhielt erst wieder vom Pliozän an durch die Bildung der Panama-Landbrücke ihre derzeitige Ausbildung.

Die Entstehung der Kordilleren entlang der ganzen Westküste Südamerikas — vielleicht das wichtigste Ereignis für die Diversität der Dendrobatidenarten — begann im Erdmittelalter als Folge der Kontinentaldrift und durch Aufschieben des Erdteils auf die ozeanische Kruste, die Nazca-Platte (Subduktion und Faltung). Sie erfolgte in mehreren Abschnitten und Schüben. Erst zum Ende des Tertiärs und zu Beginn des Quartärs wurde die letzte Lücke im nördlichen Teil des langen Gebirgszugs geschlossen.

Das riesige Amazonasflachlandbecken, die biogeographische Provinz „Hylaea“, hatte ursprünglich Meeresverbindung sowohl zum Pazifik durch das „Tor von Guayaquil“ als auch zum Atlantik (FITTKAU 1974). Erst nach der Schließung

dieser letzten Lücke durch neue Gebirgserhebungen der Anden im Pliozän und nach Auffüllung des Amazonasbeckens zu einem riesigen Binnenmeer suchten sich die Wassermassen dann durch Überflutung der Ränder der Guayana-Brasilien-Schilder endgültig den Abfluß zum Atlantik. Im Verlauf der geomorphologischen Ausgestaltung dieser riesigen Region im Tertiär und in Verbindung mit mehrmaligem Klimawechsel von feucht-tropischem über kalt-trockenes Klima bis zu den Eis- und Zwischeneiszeiten im Pleistozän entstand und entwickelte sich der größte Teil der heutigen Flora und Fauna — und somit auch der Herpetofauna — Südamerikas (HAFFER 1979, SAVAGE 1973).

Innerhalb dieser Faunenelemente haben sich die Dendrobatiden als eine relativ junge Familie entwickelt. Nach LYNCH (1971, 1973) dürften sie mit den Elosiinae (= Hylodiinae), die heute im Süden Südamerikas im Anschluß an das Verbreitungsgebiet der Dendrobatiden vorkommen, gemeinsame Vorfahren (Leptodactylidae) haben. Beide Familien besitzen einige gemeinsame morphologische und ethologische Merkmale. Beide sind tagaktiv, und auch einige der Elosiinae sollen Hautgifte besitzen. Das erste Auftreten der Dendrobatiden beziehungsweise ihrer direkten Vorfahren wird zum Beginn der Erdneuzeit angenommen, jedoch von verschiedenen Autoren zu unterschiedlichen Epochen (BAEZ & GASPARINI 1979: Tertiär; MAXSON & MYERS 1985: 5 Mill. Jahre für *Phyllobates*; SAVAGE 1973: Tertiär; SILVERSTONE 1975: 44 Mill. Jahre). Aufgrund unserer Analysen der Verhaltensmerkmale der Artengruppen dürfte das erste Auftreten der direkten Vorfahren der heutigen Dendrobatidenarten nach Trennung der ersten Landverbindung von Süd- und Zentralamerika zum Ende des Paläozäns (ca. 60 Mill. Jahre) und vor Auffaltung der nördlichen Gebirgskette der Anden und ihrer Ausläufer nach Zentralamerika und Schließung des „Tor von Guayaquil“ im Pliozän (ca. 10 Mill. Jahre) erfolgt sein.

Wir sind dabei davon ausgegangen, daß

- die heutigen Arten und Artengruppen nicht voneinander abstammen, also nicht „hochentwickelt“ oder „primitiv“ sind, sondern
- die einzelnen Artengruppen, beziehungsweise ihre direkten Vorfahren, sich mehr oder weniger „gleichzeitig“ (in Dimensionen geologischer Zeiträume gemessen) entwickelt haben und bis in die Gegenwart hinein durch Spezialisierung neue ökologische Nischen erschlossen haben,
- die Evolution der einzelnen Artengruppen (und zum Teil der Arten) in Korrelation mit der geomorphologischen Entwicklung zu sehen ist. Nach SAVAGE (1982) war „the important phylogenetic factor (progenetic) the vicariance effect of mountain building“.

3.4.1 Entwicklung der Artengruppe I, Gattung *Colostethus* (Abb. 5 A)

Das geographische Verbreitungsgebiet von *Colostethus* entspricht ungefähr dem aller anderen Dendrobatidengattungen, ist aber refugienartig meist auf höher liegende Regionen beschränkt. Von Panama bis zum nördlichen Peru und nach

Osten bis zum Atlantik haben die Arten dieser Gattung in unterschiedlicher Dichte und in einer großen Artenvielfalt die Kordilleren und ihre Ausläufer besiedelt und zwar vom Fuß der Gebirge bis in eine Höhe von 4 000 m (andere Dendrobatiden kommen dagegen nur selten bis in Höhen von max. 2 000 m vor). Als vorwiegend „gebirgsgebundene Arten“ dürfte *Colostethus* diese spezialisierte Entwicklung hauptsächlich während der Eis- und Zwischeneiszeiten erfahren haben (EDWARDS 1974), also in einem jungem geologischen Zeitalter. Auch deshalb können wir sie nicht als „primitive“ Vertreter der Dendrobatiden — wie LYNCH (1971) und NOBLE (1931) — und eventuelle Ursprungsformen der anderen Dendrobatiden ansehen, da sie ein ähnlich komplexes Werbe- und Brutpflegeverhalten entwickelt haben wie der größte Teil der anderen Dendrobatidenarten. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arten dieser Gattung und über ihre Entwicklung Aussagen zu machen, ist noch verfrüht, da genaue ethologische Untersuchungen zur Zeit erst für wenige Arten vorliegen.

3.4.2 Entwicklung der Artengruppen II und III, *Epipedobates-pictus*- und *E.-tricolor*-Gruppen (Abb. 5 A)

Diese beiden Artengruppen unterscheiden sich — ähnlich den *Colostethus* — von den übrigen Dendrobatidenarten wesentlich in ihren Verhaltensmerkmalen (zum Beispiel tritt nur hier, bei allen Arten dieser beiden Gruppen der rein ausgebildete Kopfflexus während der letzten Werbephase auf). Untereinander zeigen sie jedoch nur so geringe Unterschiede, daß ein direkter, gemeinsamer Vorfahre angenommen werden muß. Heute sind die beiden Gruppen aber durch die unüberwindbare, bis zu 6 000 m hohe Andenbarriere geographisch getrennt, obwohl die Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete, zum Beispiel in Ecuador, nur etwa 200 km voneinander entfernt liegen. Hier scheint ein Modellfall dafür vorzuliegen, wie — nach MAYR (1975) — Populationen durch Schranken von der Ausgangsform separiert wurden, eine Zeitlang bei eingeschränktem Genfluß partiell isoliert blieben und aus dieser Unterart-Phase der Separation bei hinlänglich genetischer Differenzierung dann Art rang erreichten, das Ganze in diesem Fall übertragen auf die Arten- und Artengruppenbildung. Die Schranke wurde durch die Schließung der letzten Lücke des nördlichen Gebirgszuges der Anden (FITTKAU 1974) vor etwa 10 Mill. Jahren errichtet, zu einer Zeit, als die wesentlichen Verhaltensmerkmale — korrelierend mit den morphologischen — bereits ausgebildet waren.

Wie bereits erwähnt, ist es bemerkenswert, daß wir in unseren Terrarien Bastardierungen zwischen den Angehörigen der gesamten *tricolor*-Gruppe bis zur F3-Generation erzielen konnten und daß die Vertreter der *pictus*-Gruppe in Gefangenschaft ebenfalls bastardieren (WEYGOLDT pers. Mitt.). Für *pictus* der Artengruppe II ist es charakteristisch, daß diese Art (es könnte sich auch um mehrere Arten handeln, die sich durch ihre Rufe unterscheiden [HÖDL pers. Mitt.]) ein sehr großes Verbreitungsgebiet (Andenosthänge bis Atlantik) hat und sie den wechselhaften, auch heute noch recht unterschiedlichen Umweltbedingungen in der großen Amazonasregion gut angepaßt ist.

3.4.3 Entwicklung der Artengruppen IV und V, *Phobobates-silverstonei*- und *Allobates-femoralis*-Gruppen (Abb. 5 B) sowie VI und VII, *Phyllobates-terribilis*- und *Dendrobates-leucomelas*-Gruppen (Abb. 5 C)

Die Vertreter dieser Gruppen bewohnen den ganzen nördlichen Teil Südamerikas bis an die Atlantik- und Pazifikküsten, den Guayana-Schild, die östlichen Hänge der Anden sowie das ganze Amazonasgebiet. Trotz dieses großen Verbreitungsraumes und der großen Artenzahl besitzen sie — bis auf einige Unterschiede bei den *silverstonei-femoralis*-Gruppen — ein ähnliches Verhaltensinventar (Hybridisierungen innerhalb einzelner Artengruppen bei Gefangenschaftshaltung sind bekannt). Wie bei den Artengruppen II und III, so ist auch hier anzunehmen, daß sie wegen ihrer vielen gemeinsamen Verhaltensmerkmale aus gemeinsamen Vorfahren (je einer für die Artengruppen IV und V sowie einer für VI und VII zusammen) hervorgegangen sind, die etwa gleich „alt“ wie diejenigen der Gruppen II und III sein dürften. Bemerkenswert ist weiterhin, daß die Angehörigen der *Phyllobates-terribilis*- (VI) und der *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe (VII) nach Bildung der Panama-Landbrücke im Pliozän bis nach Costa Rica eingewandert sind (SAVAGE 1982) und Gruppe VI nach Erhebung der jungen Kordilleren, der südlichen Gebirgszüge Zentralamerikas, eine ähnliche Entwicklung beschritten hat wie etwa 2 000 km weiter südlich die Angehörigen der Gruppen II und III: Die neugebildete Gebirgsbarriere bewirkte — wie bei verschiedenen anderen Amphibien und Reptilien auch (SAVAGE 1982) — eine Populationsaufspaltung und durch weitere genetische Differenzierung eine Artenbildung, zum Beispiel in *Phyllobates vittatus* an der Pazifik- und *Phyllobates lugubris* an der Atlantikküste.

3.4.4 Entwicklung der Artengruppen VIII und IX, *Dendrobates-quinquevittatus*- und *D.-histrionicus*-Gruppen (Abb. 5 D)

Einen ganz anderen Weg der Entwicklung sind die Angehörigen dieser beiden Artengruppen gegangen. Sie erschlossen neue ökologische Nischen durch eine weitere Spezialisierung ihrer Lebensweise, insbesondere durch die für Dendrobaten typische, von Gewässern unabhängige Eiablage und Brutpflege. Ihren Lebensraum bildeten nun die mittleren und oberen Regionen des tropischen Regenwaldes, in der sie mit den nur ganz geringen Wassermengen der dort wachsenden wassersammelnden Pflanzen, wie Bromelien, für die Erhaltung ihrer Arten auskommen. *Dendrobates quinquevittatus* (Typ 1) findet man im Tieflandregenwald des Amazonas, von seinen Quellflüssen in Peru und Ecuador bis zu seinem Mündungsgebiet (inselartig nach Abb. 5 D). Fundstellen seiner Geschwisterarten (MAYR 1975) *D. imitator* und *variabilis* sp. n. (Typ 2 und Typ 3) sowie *D. reticulatus* und *D. fantasticus* beschränken sich nur auf kleine Areale an den Berghängen dieser Zuflüsse. Diese Arten, insbesondere *D. quinquevittatus*, *imitator* und *variabilis* sp. n., haben auf Grund ihrer Lebensweise in Epiphytenbiotopen (WALTER & BRECKLE 1984) des tropischen Regenwaldes neue Brutpflegestrategien entwick-

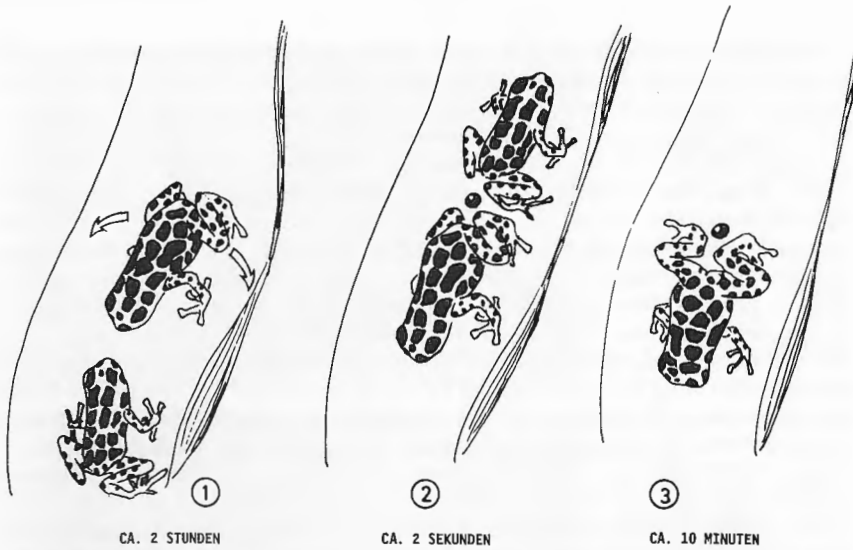


Abb. 6. Werbung und Eiablage von *Dendrobates imitator* (Typ 2). Die Werbezeremonie findet meist auf senkrechten oder schrägen, glatten Flächen statt. Das Weibchen bewegt sich halbkreisartig etwa 2 h lang immer wieder vor dem ruhig dasitzenden Männchen hin und her. Erst nach andauernden Körperkontraktionen erfolgt der Eiaustritt. Im selben Moment springt das Männchen über das Weibchen hinweg, sitzt nur 1-2 s in Anal-Anal-Stellung, ohne das Weibchen oder das austretende Ei zu berühren und springt sofort davon, während das Weibchen noch etwa 10 min beim Ei verbleibt (weiteres siehe Text).

Courtship display and oviposition in *Dendrobates imitator* (type 2). Courtship ceremony occurs in most cases at vertical leaf sites. For about 2 hours the female moves in a half circle around the male. He remains stationary and motionless, facing the female. After many body contractions the female lays one egg. In the same moment the male jumps over the female and sits for one second in anal-anal position, touching neither female nor egg. When the male turns away, the female remains in her position for about 10 minutes (for further informations see text).

kelt (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982 a, 1984, 1985, 1986, 1987 a, b, c): Das Männchen von *D. quinquevittatus* trägt die ausschlüpfenden Larven auf seinem Rücken einzeln oder zu zweit in je eine wassergefüllte Bromelienblattachsel. Das Weibchen legt in diese Blattachsen oder auf die Blätter weitere Eier. Die Larven ernähren sich von den Eiern oder ausschlüpfenden und eventuell hineinrutschenden Kaulquappen, nehmen aber auch pflanzliche Nahrung zu sich. So entwickelt sich immer nur eine Larve in einer Blattachsel. Das Weibchen von *D. imitator* (Typ 2) legt nach einer speziellen Werbezeremonie (Abb. 6) meist nur ein einziges Ei an ein schräges oder senkrecht Bromelienblatt. Das Ei wird laufend befeuchtet und bewacht und die dann ausschlüpfende Larve vom Männchen im Beisein des Weibchens in eine wassergefüllte Blattachsel transportiert. Dort füttert das Weibchen sie mit eigenen Eiern bis zur Metamorphose (KNELLER 1982 a, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982 a, 1983, 1984). Die Larve kann sich aber ebenso gut bei einer Fütterungsunterbrechung oder -einstellung auch carnivor und herbivor ernähren wie die Larven der anderen Arten der Gruppe VIII.

Am höchsten spezialisiert sind jedoch die Vertreter der *D.-histrionicus*-Gruppe (IX). Hier sind die einzelnen, durch das Weibchen in das Wasser je einer anderen Bromelienblattachsel transportierten Larven nur noch in der Lage, sich von den unbesamten mütterlichen Eiern zu ernähren (GRAEFF & SCHULTE 1980, JUNGFER 1985, WEYGOLDT 1980b, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1982 a, b, 1986). Wenn hier die Brutpflege aussetzt, verhungern die Larven. Diese hohe Spezialisierung der Larven und des Brutpflegeverhaltens kann nicht auf einmal entstanden sein. Ihre evolutive Wurzel liegt im Verhalten von *D. quinquevittatus* (beziehungswise seinen Ursprungsformen). Auch seine Habitate liegen, zum Beispiel in Ecuador, nur circa 200 km von denen des *D. histrionicus* entfernt, aber – wie bei denen der *E.-pictus*- und *E.-tricolor*-Gruppen – ebenfalls getrennt durch die hohe Andenbarriere. Auch hier dürften die gemeinsamen Vorfahren der Gruppen VIII und IX bereits vor der Erhebung der Anden auf ihre jetzige Höhe ein gemeinsames Verbreitungsgebiet besessen haben, weshalb sich bei beiden eine ähnliche, hohe Spezialisierung herausbilden konnte, die dann nach der Artenbildung – korrelierend mit der Auffaltung der Anden – in den konsolidierten Arten weiter erhalten blieb. Es bleibt festzustellen, daß einige Millionen Jahre später im Pliozän (SAVAGE 1982) nach Bildung der Landbrücke in Panama sich das Phänomen der Artenbildung durch eine Gebirgsbarriere auch bei der *histrionicus*-

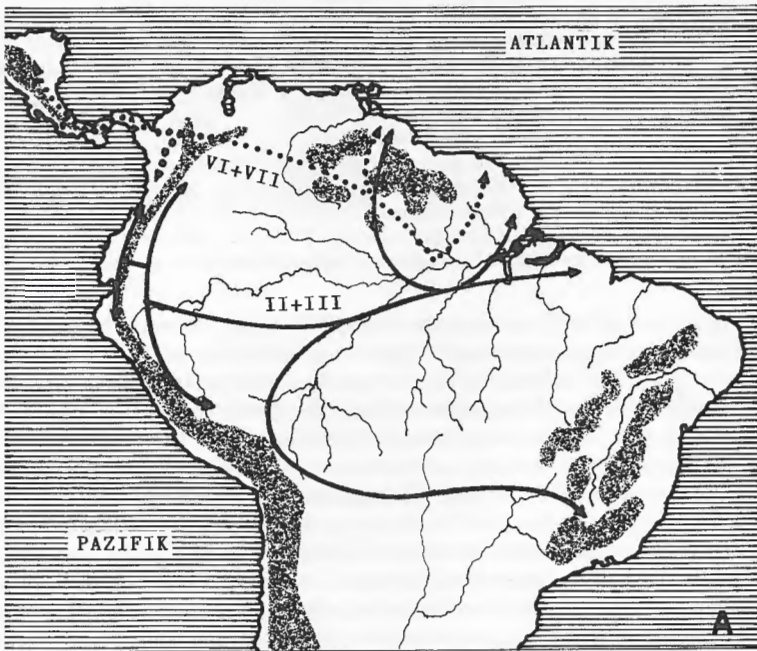
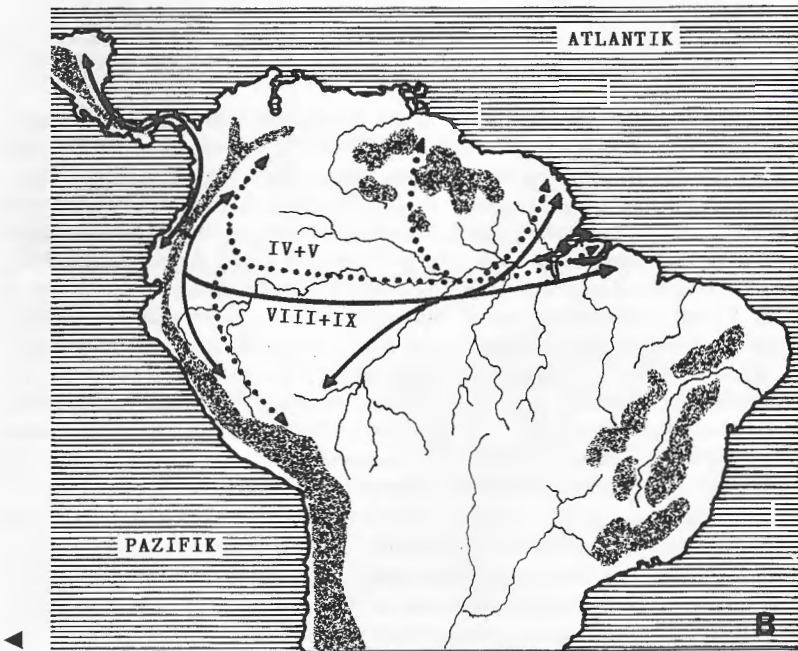


Abb. 7. Ausbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen aus der biogeographischen Region Hy-laea in das nördliche Südamerika und das südliche Mittelamerika. A = Artengruppen II und III, VI und VII. B = Artengruppen IV und V, VIII und IX.

Gruppe wiederholt hat: Die Vorfahren der *D.-histrionicus*-Gruppe, die in dieser Zeit vom Norden Südamerikas über die neue Landverbindung nach Zentralamerika bis nach Costa Rica eingewandert sind, wurden dort — wie die Vorfahren von *Phyllobates lugubris* und *P. vittatus* — durch weitere Gebirgserhebungen voneinander getrennt und bilden heute die Arten *D. pumilio* auf der Atlantikseite und *D. granuliferus* auf der Pazifikseite (SILVERSTONE 1975, SAVAGE 1982).

Besonders bemerkenswert erscheint uns, daß das für die *quinquevittatus-histrionicus*-Artengruppen spezifische Verhaltensmerkmal „Brutpflege mittels Eifütterung“ vom *quinquevittatus*-Artenkomplex im Amazonaszuflußgebiet über den *histrionicus*-Artenkomplex an der Pazifikseite der nördlichen Anden bis zu den mittelamerikanischen Artenkomplexen von *D. speciosus*, *D. granuliferus* und *D. pumilio* ausgeprägt ist. Das weist darauf hin, daß nach dem „Prinzip der sparsamsten Erklärung“ (AX 1984) die evolutive Neuheit „Eifütterung der Larven“ sich nicht konvergent an verschiedenen Stellen entwickelt haben dürfte, sondern daß sie bei einer in der Hylaea-Region ehemals verbreiteten Stammart (mit *quinquevittatus*-ähnlichen Verhaltensweisen bei der Brutpflege) einmal ausgebildet wurde und sich dann nach deren Ausbreitung und der Artenseparation als Synapomorphie bei den Vertretern der *quinquevittatus-histrionicus*-Artengruppen bis heute erhalten hat.



Dispersal of the species groups of dendrobatid frogs from the hylaea region into the north of South America and the south of Central America. A = Species groups II and III, VI and VII. B = Species groups IV and V, VIII and IX.

3.4.5 Schlußfolgerung

Aufgrund der dargestellten ethologischen und zoogeographischen Befunde stellen wir für den Ursprung und die Ausbreitung der Dendrobatidenarten folgende Hypothese auf:

- a. Immer zwei der aufgrund ethologischer Merkmale nahe verwandten Artengruppen, also Artengruppen II und III, IV und V, VI und VII sowie VIII und IX (als jeweilige Basisgruppe) sowie die Artengruppe I dürften bereits vor der derzeitigen Ausformung der Gebirgskette der Kordilleren einen gemeinsamen Vorfahren im damaligen Verbreitungsgebiet, der biogeographische Region Hylaea, gehabt haben (Abb. 7 A u. B).
- b. Die Entwicklung und Diversifikation der einzelnen Artengruppen und -komplexe dürfte vorwiegend infolge geomorphologischer Ereignisse (zum Beispiel Gebirgsbildungen) erfolgt sein.
- c. Den unter a. genannten vier Basisgruppen sowie der Gruppe I, Gattung *Colostethus*, gehört jeweils mindestens eine Art an, die noch heute ausschließlich in der Amazonasregion ihr Verbreitungsgebiet hat. Demnach ist davon auszugehen, daß als Ursprungsgebiet aller fünf Basisgruppen und damit aller Angehörigen der Familie Dendrobatidae die biogeographische Region Amazonien, die Hylaea, anzusehen ist (Abb. 5 A-D, 7 A u. B).

4. Diskussion

Im Gegensatz zu Untersuchungen über die Artbildung von Vögeln in Amazonien, zum Beispiel durch HAFFER (1969, 1970, 1977), wurde dem Prozeß der Evolution von Dendrobatiden bisher noch kaum Beachtung geschenkt. Erste Ansätze über eine „Gruppenbildung“ aufgrund morphologischer Kriterien von SILVERSTONE (1975, 1976) halten einer genauen Überprüfung in vielen Fällen nicht stand. Auf die Untersuchung einer einzigen Gruppe von 5 Arten (Gruppe VI, *Phyllobates*) beschränken sich die toxikologischen Untersuchungen von MYERS et al. (1978). Einen „preliminary report“ über Albumin-Evolution dieser *P.-terribilis*-Gruppe in Korrelation zu einigen anderen Dendrobatidenarten erstellen MAXSON & MYERS (1986). WEYGOLDT (1987) hat einen Teilaspekt der Evolution, die für Dendrobatiden charakteristische Brutpflege, aufgrund der bisher vorliegenden Publikationen zusammengefaßt und analysiert. Viele ethologische Phänomene sind darin bereits eingehend diskutiert, insbesondere die der Funktion und der möglichen Entstehung der Eifütterung aus soziobiologischer Sicht.

Wir haben in dieser Arbeit von den derzeit bekannten 143 Arten der Familie Dendrobatidae (mit 7 Gattungen: *Dendrobates*, *Minyobates*, *Phyllobates*, *Allobates*, *Phobobates*, *Epipedobates* und *Colostethus*) 32 Arten (in 6 Gattungen) hauptsächlich aufgrund ethologischer Merkmale in 9 Artengruppen zusammengefaßt, deren Gruppenangehörige untereinander nahe verwandt sein dürften. Diese ethotaxonomische Klassifikation der Dendrobatiden stellt die Grundlage dar

— entsprechend unserem ethologischen Verfahren weitere Dendrobatidenarten einordnen zu können,

- mittels der Methoden der vergleichenden quantitativen Bioakustik weitere Kriterien für die Artencharakterisierung und Prozesse der Artenseparation erarbeiten zu können und
- mittels der Methoden der Phylogenetischen Systematik die stammesgeschichtliche Entwicklung der einzelnen Arten und Artengruppen detailliert herleiten zu können.

Die Evolution dürfte jedoch nicht in evolutionären Sprüngen, sondern in vielen kleinen, nacheinander folgenden Schritten verlaufen sein (MAYR 1967). So müssen sich auch zwischen den beiden großen Entwicklungsstufen der Brutpflege (1. Larven werden getragen und gemeinsam in das Wasser abgesetzt, Artengruppen I-VII und 2. Larven werden getragen, je einzeln in das Wasser von Bromelienblattachsen abgesetzt und dort bis zur Metamorphose mit Abortiveiern gefüttert, AG VIII u. IX) mehrere Übergangsformen, ethologische „connecting links“, entwickelt haben. Wir haben herausgefunden, daß die kaum 20 mm großen Frösche der *D. quinquevittatus*-Gruppe (VIII) nicht nur die Nachfahren des Verbindungsgliedes sein dürften, sondern auch noch unter sich eine Abstufung in ihren Verhaltensmerkmalen von den weniger zu den hoch spezialisierten Arten aufweisen. *Dendrobates reticulatus*, als ein noch relativ unbeholfener Kletterer, erinnert in seinem Verhalten (zum Beispiel Eiablage auf Laub am Boden) noch stark an die Arten der *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe (VII). *Dendrobates fantasticus*, *D. quinquevittatus*, *D. imitator* und *D. variabilis* sp. n. (Typ 1-3) halten sich dagegen vorwiegend in höheren Baumregionen, meist an Bromelien, auf. Das von uns erstmalig untersuchte und hier genauer vorgestellte Brutpflegeverhalten von *D. quinquevittatus* (Typ 1) zeigt, daß infolge der zahlreichen Eiablagen eines Weibchens an einer Bromelie und dem ausgeprägten Kannibalismus der Larven meist nur die jeweils stärkste Larve in einer Bromelienblattachsel ihre Metamorphose abschließen kann.

Bei der Geschwisterart, *Dendrobates imitator* (Typ 2), hat sich ein als „höheres Sozialleben“ zu bezeichnendes Verhalten (MARKL 1974) entwickelt: Revierverhalten, Ortstreue, Erkennen des Partners beziehungsweise der Gruppenmitglieder durch optische, akustische und taktile Signale wie bei vielen anderen Dendrobatidenarten auch, dazu aber eine „familiäre Brutpflegebeziehung“ durch Paarbildung, Kooperation von Männchen und Weibchen beim Bewachen und Bewässern des meist einzigen Eies, insbesondere aber durch das Hinführen des Weibchens durch das Männchen mittels Rufen und Kreiseltanzbewegungen zur Bromelie mit der Larve, damit das Weibchen hier die Larve mit eigenen Eiern füttere.

Alle diese Untersuchungen über das komplexe und hochspezialisierte Werbe- und Brutpflegeverhalten der Dendrobatiden beruhten bisher nur auf Terrarienbeobachtungen. Zum ersten Mal konnten wir dann 1984 bei Freilanduntersuchungen in Ecuador die höchste Form der Brutpflege, die Fütterung der Larven mit Abortiveiern der Mutter, bei *D. histrionicus* bestätigt finden (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1985). Weitere Freilandhebungen 1986 in Ecuador, im Tieflandregenwald entlang des Rio Pastaza, eines großen Amazonaszuflusses, erbrachten auch die Bestätigung unserer Terrarienbeobachtungen über die Brutpflege von *D. quinquevittatus*, eine der vermuteten Zwischenformen. Nach Erkennen ihrer Rufe aus

den Trichterbromelien in mehreren Metern Höhe (bis zu den Baumwipfeln) untersuchten wir dieselben Bromelienarten auf den am Boden liegenden Bäumen der jeweils angrenzenden Rodungsgebiete. Bei frischgefallenen Bäumen fanden wir in jeder zweiten Bromelie ein Gelege von *quinquevittatus* auf den Blättern und höchstens eine Larve in einer wassergefüllten Blattachsel und dazu einige herumkletternde Adulte (bei älteren Rodungsflächen kein Gelege und keine Kaulquappen in den zum Teil vertrockneten Bromelien und pro circa 500 qm Rodungsfläche höchstens ein abgemagertes, adultes Tier). Bei dieser Art scheint sich das zu bestätigen, was Myers et al. (1984) von einer erst kürzlich in Baumbromelien entdeckten *Dendrobates*-Art Panamas, *D. arboreus*, vermuteten: Diese kleinen, auf Baumbromelien lebenden Baumsteiger sind im Laufe der Evolution zu Bewohnern von Epiphytenbiotopen (WALTER & BRECKLE 1984) mit an diesen Lebensraum adaptiertem, sehr komplexen Fortpflanzungsverhalten geworden.

Weiterführende Freilandstudien, insbesondere in der Kronendachregion der Tieflandregenwälder sind erforderlich, um die ökologischen Ursachen und die Einnischung einer solch hohen Verhaltenspezialisation dieser Anuren im komplexen Wirkungsgefüge des Ökosystems „Tropischer Regenwald“ zu erfassen.

Danksagungen

Allen, die uns für diese Arbeit mit ihrem Rat zur Seite standen, möchten wir herzlich danken, insbesondere Prof. Dr. E. DEL PINO, Prof. Dr. L. ARCOS-TERAN und Prof. T. DE VRIES, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, für ihre Unterstützung bei Freilanduntersuchungen in Ecuador, Prof. Dr. P. WEYGOLDT, Universität Freiburg, für die kritische Durchsicht des Manuskripts, ausführliche und anregende Diskussionen und den Tausch verschiedener Dendrobatiden, Prof. Dr. J. FRENKEL, University of Kansas, für die Überlassung von Tieren, wertvolle Hinweise und Beschaffung schwer zugänglicher Literatur, Prof. Dr. J. M. SAVAGE, University of Miami, Dr. R. J. WASSERSUG, Dalhousie Universität Halifax, Prof. Dr. K. W. WELLS, University of Connecticut, Prof. Dr. W. FRANK und Prof. Dr. H. RAHMANN, Universität Stuttgart-Hohenheim, für viele schriftliche und mündliche Anregungen, Dr. A. SCHLÜTER, Naturkundemuseum Stuttgart, für die Beschaffung wichtiger Literatur und die spanische Übersetzung der Zusammenfassung und K. BEURET, Zoo Basel, W. BISCHOFF, Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig, Bonn, K.-H. JUNGFER, Lauchheim, H. SCHLAITL, Weißach im Tal, C. SCHNEIDER, Pratteln, für wertvolle Gespräche beziehungsweise den Tausch von Tieren.

Zu besonderem Dank verpflichtet sind wir Prof. Dr. W. E. DUELLMAN und L. S. FORD, Mus. nat. Hist., The University of Kansas, Dr. C. W. MYERS, Amer. Mus. nat. Hist. New York, für lange und eingehende Diskussionen und Hinweise, letzterem insbesondere für die Überlassung einer noch unpublizierten Arbeit und Priv.-Doz. Dr. W. BÖHME, Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig, Bonn, für wertvolle Anregungen und Überprüfung der Arbeit im Hinblick auf taxonomische und Dr. W. KÄSTLE, München, im Hinblick auf ethologische Fragen.

Ohne den persönlichen Einsatz der Familienmitglieder wären langjährige Haltung, Zucht und Untersuchungen nicht möglich gewesen. Wir danken deshalb M. ZIMMERMANN, Stuttgart (Zucht und Futtertiere), Dipl.-Ing. P. ZIMMERMANN, Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe (Ökologie), Dipl.-Ing. A. ZIMMERMANN, Universität Stuttgart (Mikroelektronik und Programmierung).

Zusammenfassung

Das Verhaltensinventar von 32 Dendrobatidenarten wird anhand von 62 definierten Verhaltensparametern beschrieben. Auf der Basis abgestufter Ähnlichkeiten homologer Verhaltensmerkmale ergeben sich neun Artengruppen: Artengruppe I *Colostethus*, II *Epipedobates-pictus*-Gruppe, III *Epipedobates-tricolor*-Gruppe, IV *Phobobates-silverstonei*-Gruppe, V *Allobates-femoralis*-Gruppe, VI *Phyllobates-terribilis*-Gruppe, VII *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe, VIII *Dendrobates-quinquevittatus*-Gruppe und IX *Dendrobates-histrionicus*-Gruppe. Diese Artengruppen sind in einem Taxonomie-Diagramm dargestellt.

Zwei Artengruppen (IV und V) erhalten wegen ihrer je für sich gemeinsamen und zu anderen Artengruppen stark unterschiedlichen morphologischen und ethologischen Merkmalen Gattungsrang, *Phobobates* nov. gen. für die *silverstonei*-Gruppe (IV) und *Allobates* nov. gen. für die *femoralis*-Gruppe (V).

Eine Form von *Dendrobates quinquevittatus* wird insbesondere wegen gravierender Unterschiede in den Rufen als neue Art *Dendrobates variabilis* sp. n. beschrieben.

Anhand der verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten und Artengruppen und der geomorphologischen Ereignisse in ihren Verbreitungsgebieten wird dargelegt, wie sich die Angehörigen der Familie Dendrobatidae im Verlauf des Tertiärs und des Pleistozäns entwickelt und ausgebreitet haben könnten.

Resumen

Por medio de 62 parámetros se describe el comportamiento de 32 especies de dendrobátidos. A base de similitudes de comportamientos homólogos resultan nueve grupos. Entre ellos, por causa de características morfológicas y etológicas discrepantes a otros grupos, el IV y el V forman los nuevos géneros *Phobobates* nov. gen. y *Allobates* nov. gen.

Los nueve grupos son: (I) el género *Colostethus*, (II) el grupo *pictus* del género *Epipedobates*, (III) el grupo *tricolor* del género *Epipedobates*, (IV) el género *Phobobates* (antes grupo *silverstonei* del género *Dendrobates*), (V) la especie *Allobates femoralis* (antes *Dendrobates femoralis*), (VI) el grupo *terribilis* del género *Phyllobates*, (VII) el grupo *leucomelas* del género *Dendrobates*, (VIII) el grupo *quinquevittatus* del género *Dendrobates* y (IX) el grupo *histrionicus* del género *Dendrobates*. Se detalla estos grupos en un diagrama taxonómico.

A base de investigaciones etológicas y bioacústicas se describe la nueva especie *Dendrobates variabilis* sp. n.

Relaciones parientes entre los grupos y las especies y sucesos geomorfológicos en sus regiones de distribución permiten deducir la posible evolución y extensión de los dendrobátidos durante los períodos Terciario y Pleistoceno.

Schriften

- ATCHINGER, M. (1985): Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes: Eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguana (Peru). — Diss. Univ. Wien, 68 S.
- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. — Stuttgart, New York (G. Fischer), 349 S.
- BAEZ, A. M. & Z. B. GASPARINI (1979): The South American herpetofauna: An evaluation of the fossil record. — In: The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. Ed. by W. E. DUELLMAN. — Lawrence, Kansas: Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, 7: 29-54.
- BREDER, jr., C. M. (1946): Amphibians and reptiles of the Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes of their life history and habits. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 86 (8): 381-434.

- BROODMAN, D. (1974): Die Pflege und Zucht von *Phyllobates lugubris*. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, 27 (4): 136-141.
- BUNELL, P. (1973): Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. — Copeia, New York etc., 1973 (2): 273-284.
- CRUMP, M. L. (1972): Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus*. — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 28 (3): 195-198.
- (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. — Univ. Kansas Publ. Mus. nat. Hist., Lawrence, 61: 1-68.
- DALY, J. W., MYERS, C. W. & N. WHITTACKER (1987): Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. — Toxicon, Oxford etc., 25 (10): 1023-1095.
- DOLE, J. W. & P. DURANT (1974): Courtship behavior in *Colostethus collaris*. — Copeia, New York etc., 1974, (4): 988-990.
- DUELLMAN, W. E. (1966): Aggressive behavior in dendrobatid frogs. — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 22 (3): 217-221.
- (1978): The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — Univ. Kansas Publ. Mus. nat. Hist., Lawrence, 65: 1-352.
- (1979): The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal. — Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas. Lawrence 7, 485 S.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): Biology of amphibians. — New York, St. Louis, San Francisco (McGraw-Hill Book Comp.), 670 S.
- DUNN, E. R. (1941): Notes of *Dendrobates auratus*. — Copeia, New York etc., 1941 (2): 88-93.
- DURANT, P. & J. W. DOLE (1975): Aggressive behavior in *Colostethus* (= *Prosterapis collaris*). — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 31: 23-26.
- EDWARDS, R. S. (1974): A phenetic analysis of the genus *Colostethus*. — Diss. Univ. Kansas, 419 S.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1987): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung — Ethologie. — München, Zürich (Piper), 929 S.
- ENSINCK, F. H. (1980): De kweek van *Dendrobates tinctorius*. — Lacerta, Leiderdorp, 38 (10-11): 102-106.
- FITTKAU, E. S. (1974): Zur ökologischen Gliederung Amazoniens I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. — Amazoniana, Kiel, V (1): 77-134.
- GOODMAN, D. E. (1971): Territorial behavior in a neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. — Copeia, New York etc., 1971 (2): 365-370.
- GRAEFF, D. & R. SCHULTE (1980): Neue Erkenntnisse zur Brutbiologie von *Dendrobates pumilio*. — Herpetofauna, Ludwigsburg, 2 (7): 17-23.
- HAFFER, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. — Science, New York etc., 165 (3889): 131-137.
- (1970): Artentstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. — J. Ornithol., Berlin, 111 (3/4): 285-331.
- (1977): Pleistocene speciation in Amazonian birds. — Amazoniana, Kiel, VI (2): 161-191.
- (1979): Quarternary biogeography of tropical lowland South America. — In: The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. Ed. W. E. DUELLMAN. — Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas, 7: 107-140.
- HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. — Hamburg, Berlin (Parey), 246 S.
- HENZL, M. (1986): Freilandstudie an *Dendrobates trivittatus* in Peru. — DGHT-Tagung, Basel, (Abstract) Rundbrief 91, unpubl.

- HÖDL, W. (1983): Rufverhalten und Phonotaxis bei Männchen von *Phyllobates femoralis*. — Verh. dt. zool. Ges., Heidelberg, 76: 172.
- HOOGMOED, M. S. (1969): Notes of the herpetofauna of Surinam III. — Zoologische Mededelingen, Leiden, 12: 133-141.
- (1972): Frösche, die ihre Kaulquappen huckepack tragen. — Aqu.-Mag., Stuttgart, 6 (7): 288-293.
- IMMELMANN, K. (1983): Einführung in die Verhaltensforschung. — Berlin, Hamburg (Parey), 233 S.
- JUNGFER, K.-H. (1985): Beitrag zur Kenntnis von *Dendrobates speciosus*. — Salamandra, Bonn, 21 (4): 263-280.
- KNELLER, M. (1982 a): Die Fortpflanzung von *Dendrobates reticulatus* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. — Das Aquarium, 153: 148-151.
- (1982 b): Erfolgreiche Nachzucht des blauen Pfeilgiftfrosches *Dendrobates azureus* (Hoogmoed 1969). — Herpetofauna, Weinstadt, 4 (19): 6-9.
- (1983): Beobachtungen an *Dendrobates fantasticus* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. — Herpetofauna, Weinstadt, 5 (24): 15-18.
- KRINTLER, K. (1982): *Colostethus trinitatis*, ein interessanter Frosch von der Insel Tobago. — Herpetofauna, Weinstadt, 4 (18): 22-26.
- LESCURE, J. (1976): Etude de deux têtards de *Phyllobates* (Dendrobatidae): *femoralis* et *P. pictus*. — Bull. Soc. zool. Fr., Paris, 101 (2): 299-306.
- LESCURE, J. & R. BECHTER (1982): Le comportement de reproduction en captivité et le polymorphisme de *Dendrobates quinquevittatus* STEINDACHNER. — Revue fr. Aquariol., Nancy, 8: 107-118.
- LIMERICK, S. (1980): Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog *Dendrobates pumilio*. — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 36 (1): 69-71.
- LITTLEJOHN, M. J. (1977): Long-range acoustic communication in anurans: An integrated and evolutionary approach. — In: The reproductive biology of amphibians. Ed. D. H. TAYLOR. — Plenum Press New York, 263-294.
- LORENZ, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Ornith., Berlin, 89: 194-294.
- (1978): Vergleichende Verhaltensforschung, Grundlagen der Ethologie. — Wien, New York (Springer), 307 S.
- LÜDDECKE, H. (1974): Ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzung von *Phyllobates palmaris*. — Diss. Univ. Mainz, 206 S.
- LÜLING, K.-H. (1971): Der Färberfrosch *Phyllobates bicolor* BIBRON der Cordillera Azul (Peru). — Bonn. zool. Beitr. 22 (1/2): 161-174.
- LYNCH, J. D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. — Univ. Kansas Publ. Mus. nat. Hist., Lawrence, 53: 1-238.
- (1973): The transition from archaic to advanced frogs. — In: Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems. Ed. J. D. VIAL. — Columbia Univ. Missouri Press: 133-182.
- LYNCH, J. D. & P. M. RUIZ-CARRANZA (1982): A new genus of the species of poison-dart frog (Amphibia: Dendrobatidae) from the Andes of northern Colombia. — Proc. biol. Soc. Washington, 95 (3): 557-562.
- MARKL, H. (1974): Die Evolution des Soziallebens der Tiere. — In: Grzimeks Tierleben. Verhaltensforschung, Ed. K. IMMELMANN. — Zürich (Kindler): 461-485.
- MARTIN, W. F. (1972): Evolution of vocalisation in the toad genus *Bufo*. — In: Evolution in the Genus *Bufo*. Ed. W. F. Blair. — Austin Univ. Texas Press.: 279-309.
- MAXSON, L. R. & C. W. MYERS (1985): Albumin evolution in tropical poison frogs (Dendrobatidae): A preliminary report. — Biotropica, Washington D. C., 17 (1): 50-56.

- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. — Hamburg, Berlin (Parey), 617 S.
 — (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Hamburg, Berlin (Parey), 370 S.
 — (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. — Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (Springer), 766 S.
- MCVEY, M. E., R. G. ZAHARY, D. PERRY & J. M. DOUGAL (1981): Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). — Copeia, New York etc., 1981 (1): 1-8.
- MEEDE, U. (1980): Beobachtungen an *Dendrobates quinquevittatus* und *Phyllobates femoralis*. — Salamandra, Frankfurt/M., 16 (1): 38-51.
- MYERS, C. W. (1982): Spotted poison frogs: Description of three new *Dendrobates* from Western Amazonia, and resurrection of a lost species from „Chiriqui“. — Am. Mus. Novit., New York, 2721: 1-23.
 — (1987): New generic names for some neotropical poison frogs (Dendrobatidae). — Papéis Dep. Zool., S. Paulo, 36 (25): 301-306.
- MYERS, C. W. & J. W. DALY (1976): Preliminary evaluation of skin toxins and vocalization in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 157 (3): 173-262.
 — (1979): A name for the poison frog of Cordillera Azul, Eastern Peru, with notes on its biology and skin toxins (Dendrobatidae). — Am. Mus. Novit., New York, 2674: 1-24.
- MYERS, C. W., J. W. DALY & B. MALKIN (1978): A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Embera indians of Western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., New York, 161 (2): 307-365.
- MYERS, C. W., J. W. DALY & V. MARTINEZ (1984): An arboreal poison frog (*Dendrobates*) from Western Panama. — Am. Mus. Novit., New York, 2783: 1-20.
- NOBLE, G. K. (1931): The biology of the amphibia. — New York. (Mc. Graw-Hill Book Co.) 577 S.
- OBST, F. J., K. RICHTER & U. JACOB (1984): Lexikon der Terraristik und der Herpetologie. — Hannover (Landbuch), 466 S.
- OESER, R. (1932): Die Zucht des Baumsteigers *Dendrobates tinctorius*. — Bl. Aquar.- u. Terrarienk., Stuttgart, 43: 196-200.
- OOSTVEEN, H. (1974): Terrarienhaltung und Zucht des Blattsteigers *Phyllobates lugubris*. — Das Aquarium, Wuppertal, 64 (10): 455-457.
- PETZOLD, H.-G. (1982): Aufgaben und Probleme bei der Erforschung der Lebensäußerungen der Niederen Amnioten. — Milu Berlin, (4/5): 485-788.
- POLDER, W. N. (1973-1975): Pflege und Fortpflanzung von *Dendrobates azureus* und anderer Dendrobatiden. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, (12): 424-428; (1): 28-32; (7): 44-249; (9): 319-323; (11): 389-392; (12): 424-427.
- REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig (Akad. Verl. Ges), 400 S.
- SAVAGE, J. M. (1968): The dendrobatid frogs of Central America. — Copeia, New York etc., 1968, (4): 745-776.
 — (1973): The geographical distribution of frogs: Patterns and predictions (from Evolutionary biology of the anurans). Ed. J. L. VIAL. — Univ. Miss. Press Columbia (13): 351-445.
 — (1982): The enigma of the central american herpetofauna: Dispersal or vicariance? — Ann. Missouri bot. Gard., St. Louis, (69): 64-547.
- SCHLÜTER, A. (1980): Bioakustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru. — Salamandra, Frankfurt/M., 16 (4): 227-247.
 — (1984): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. — Diss. Univ. Hamburg, 300 S.

- SCHNEIDER, H. (1968): Bioakustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol., Berlin, (61): 369-385.
- (1974): Structure of the mating calls and relationship of the European tree frogs. — Oecologia, Berlin, (14): 99-110.
- SCHULTE, R. (1981 a): *Dendrobates bassleri* — Freilandbeobachtungen, Haltung und Zucht. — Herpetofauna, Ludwigsburg, 3 (12): 23-28.
- (1981 b): *Dendrobates quinquevittatus*; Ökologie, Haltung und Zucht. — Herpetofauna, Ludwigsburg, 3 (10): 24-28.
- (1986): Eine neue *Dendrobates*-Art aus Ostperu (Amphibia: Salienta: Dendrobatidae). — Sauria, Berlin, 8 (3): 11-20.
- SCHULZE, F. E., KÜENTHAL, W. & K. HEIDER (Hrsg): (1926, 1928, 1932, 1935, 1938): Nomenclatur animalium generum et subgenerum. — Berlin (Preuß. Akad. Wiss.), 3717 S.
- SENFFT, W. (1936): Das Brutgeschäft des Baumsteigerfrosches (*Dendrobates auratus* GIRARD) in Gefangenschaft. — Zool. Gart., Leipzig, 8 (4/6): 122-131.
- SEXTON, O. J. (1960): Some aspects of the behavior and the territory of a dendrobatid frog, *Prostherapis trinitatis*. — Ecology, Brooklyn etc., 41 (1): 107-115.
- SILVERSTONE, P. A. (1973): Observation on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the KOKOE-PA (*Dendrobates histrionicus* BERTHOLD). — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 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.
- (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* BIBRON in Sagra (Family Dendrobatidae). — Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Bull. (21): 1-53.
- TEST, F. H. (1962): The highly developed courtship of the frog, *Prostherapis trinitatis*. — Amer. Zool., Lawrence, Kansas, (2): 452.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1984): Ökologie der Erde, Bd. 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. — Stuttgart (G. Fischer), 743 S.
- WELLS, K. D. (1978): Courtship and parental behavior in a panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 34 (3): 148-155.
- (1980a): Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). — Herpetologica, Lawrence, Kansas, 36 (2): 189-199.
- (1980b): Behavioral ecology and social organisation of a Dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). — Behav. Ecol. Sociobiol., Heidelberg, 6: 199-209.
- WEYGOLDT, P. (1980a): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium (Amphibia: Salienta: Dendrobatidae). — 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*. — Aqua. Mag., Stuttgart, 16 (1): 6-13.
- (1983): Durch Nachzucht erhalten: Blattsteigerfrösche. Drei Arten aus der *Phyllobates pictus* Gruppe. — Aqua. Mag., Stuttgart, 17 (11): 566-572.
- (1987): Evolution of parental care in dart poison frogs. — Z. zool. System. Evol.-Forsch., Hamburg, 25 (1): 51-67.
- WICKLER, W. (1965): Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. — Naturwissenschaften, Berlin, 52 (15): 441-444.
- ZIEGENHAGEN, J. (1984): Durch Nachzucht erhalten: Der azurblaue Baumsteiger. — Aqua. Mag., Stuttgart, 18 (11): 528-532.
- ZIMMERMANN, A. (1985): Analysesystem für NF-Signale. Computeranwendung im Labor. — Heidelberg 1: 53-55.

- ZIMMERMANN, E. (1983): Das Züchten von Terrarientieren. — Stuttgart (Franckh), 238 S.
- (1985): Verhaltensphysiologische Studien zur akustischen Kommunikation sowie Einfluß akustischer Stimulationen auf den Glycokonjugatstoffwechsel im ZNS neotropischer Pfeilgiftfrösche (*Phyllobates tricolor*, Dendrobatidae, Anura). — Diss. Univ. Stuttgart-Hohenheim, 82 S.
- ZIMMERMANN, E., BEARDER, S. K., DOYLE, G. A. & A. B. ANDERSON (1988): Variations in vocal patterns of lesser bushbabies (*Galago senegalensis* and *Galago moholy*) and their implications for taxonomy relationship. — *Folia primatologica*, Basel etc., in press.
- ZIMMERMANN, E. & H. RAHMANN (1985): Acoustic key stimulus alters 3H-2-Deoxyglucose uptake in the brain of the frog *Phyllobates tricolor*. — *Naturwissenschaften*, Berlin, 72: 543.
- (1987): Acoustic communication in the poison-arrow frog *Phyllobates tricolor*: Advertisement calls and their effects on behavior and metabolic brain activity of recipients. — *J. Comp. Physiol. A*, Berlin, 160: 693-702.
- ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN (1982 a): Fortpflanzungsbiologie und Brutpflegestrategien bei Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). — DGHT-Tagung, Frankfurt/M., (Abstract) Rundbr. 75, unpubl.
- (1982 b): Soziale Aktionen, Brutpflege und Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates histrionicus*. — *Salamandra*, Frankfurt/M., 18 (3-4): 150-167.
- (1983): Zur sozialen Kommunikation bei Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). — DGHT-Tagung, Zürich, (Abstract) Rundbr. 80, unpubl.
- (1985): Brutpflegestrategien bei Pfeilgiftfröschen (Fam. Dendrobatidae). — *Verh. dt. zool. Ges.*, Stuttgart, 78: 220.
- (1986): Zur Evolution akustischer Signale beim Fortpflanzungsverhalten von Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). — *Verh. dt. zool. Ges.*, Stuttgart, 79: 194.
- ZIMMERMANN, H. (1974): Die Aufzucht des Goldbaumsteigers *Dendrobates auratus*. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 8 (12): 526-531.
- (1976): Froschaufzuchten. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 10 (2): 50-58.
- (1978 a): Verhaltensbeobachtungen an Färberfröschen. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 12 (9): 458-463.
- (1978 b): Tropische Frösche. Pflege und Zucht. — Stuttgart (Franckh), 72 S.
- (1981): Haltung und Zucht einiger Dendrobatiden. — *Sauria*, Berlin, 1: 5-12.
- (1982): Durch Nachzucht erhalten: *Phyllobates vittatus* und *P. lugubris*. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 16 (2): 109-112.
- (1983): Durch Nachzucht erhalten: *Phyllobates tricolor*. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 17 (1): 17-22.
- (1984): Larventransport bei Pfeilgiftfröschen. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 18 (3): 116.
- (1987): Erhaltungszucht von Anuren über Generationen. — DGHT-Tagung, Düsseldorf, (Abstract) Rundbr. 96, unpubl.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1980 a): Durch Nachzucht erhalten: Der Baumsteiger *Dendrobates leucomelas*. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 14 (5): 211-217.
- (1980 b): Durch Nachzucht erhalten: Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni*. — *Aqua. Mag.* 14 (10): 562-569.
- (1980 c): Bemerkungen zum Sozial- und Fortpflanzungsverhalten einiger Dendrobatiden. — DGHT-Tagung, München, (Abstract) Rundbr. 67, unpubl.
- (1981): Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. — *Z. Kölner Zoo* 24 (3): 83-99.
- (1982): Frosch frißt Kaulquappen (*Dendrobates histrionicus*). — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 16 (5): 289.
- (1983): Das Phänomen der Eierfresser. — *Aqua. Mag.*, Stuttgart, 17 (1): 44.

- (1984): Durch Nachzucht erhalten: Baumsteigerfrösche *Dendrobates quinquevittatus* und *D. reticulatus*. — Aqua. Mag., Stuttgart, 18 (1): 35-41.
- (1985 a): Der gelbe Pfeilgiftfrosch — *Phyllobates terribilis*: Verhalten und Pflege. — Aqua. Mag., Stuttgart, 19 (10): 424-427.
- (1985 b): Der gelbe Pfeilgiftfrosch — *Phyllobates terribilis*: Werbung und Eiablage. — Aqua. Mag., Stuttgart, 19 (11): 460-463.
- (1985 c): Zur Fortpflanzungsstrategie des Pfeilgiftfrosches *Phyllobates terribilis* MYERS, DALY & MALKIN, 1978. — Salamandra, Bonn, 21 (4): 281-297.
- (1986): Untersuchungen an Pfeilgiftfröschen im tropischen Regenwald von Ecuador. — DGHT-Tagung, Basel, (Abstract) Rundbr. 91, unpubl.
- (1987 a): Mindestanforderungen für eine artgerechte Haltung einiger tropischer Anurenarten. — Z. Kölner Zoo 30 (2): 61-71.
- (1987 b): Zur Situation der Baumsteiger- oder Pfeilgiftfrösche (Fam. Dendrobatidae) in der Natur sowie ihre Artenerhaltung durch Zucht und ihren Schutz durch Gesetze. — Herpetofauna, Weinstadt, 9 (49): 31-34.
- (1987 c): Zucht und Arterhaltung von Anuren am Beispiel von Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). — In: HORN, H.-G. (Hrsg.): Erfolge und Probleme bei der Zucht von Wildtieren in menschlicher Obhut. — Köln (BNA), 133-148.

Eingangsdatum: 23. Oktober 1987

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

Tabelle 1 zu ZIMMERMANN & ZIMMERMANN

Nr.	Verhaltensparameter	Beschreibung	Kontext
1.	Flanken- und/oder Kehlezittern Pulsation of flanks and/or throat	Kehle pulsiert in regelmäßigen Serien, Flanken pulsieren unregelmäßig	Erblicken von Rivalen u/o Geschlechtspartnern
2.	Zehenzittern Toe-trembling	Mittlere Zehe wird einige Male schnell auf- und abbewegt	wie 1 und Erblicken von Beutetieren
3.*	Vorderkörper aufrichten Upright posture	Angewinkelte Arme werden ausgestreckt, Oberkörper hoch aufgerichtet	wie 1
4.	Eiablage unabhängig von Gewässern Oviposition independent from water sites	Laich wird meist an überdeckte, feuchte, glatte Stellen abgelegt (nicht ins Wasser)	Reproduktion
5.	„Treteln“ mit Hand oder Fuß, „Winken“ Shaking of fore or hind limbs	Kurze Auf- und Abwärtsbewegungen von Hand oder Fuß	Werbung
6.	Weibchen folgt M Female follows male	Weibchen folgt dem Männchen beim Werbefern- o. Werbenahrufruf	Werbung
7.	W-Überkriechen Crawling over f.	Männchen kriecht über Rücken des Weibchens	Werbung
8.	„Kopframmen“ Head-ramming	Einer stößt den anderen mit Kopf gegen Körperseite	Aggressive Interaktionen
9.	„Körperstoßen“ Body-pushing	Vorspringen und Stoßen mit ganzem Körper gegen Körperseite des anderen Frosches	Aggressive Interaktionen
10.	Frontal Anspringen Jumping against head	Frontales Anspringen gegen Kopfgregion des anderen	Aggressive Interaktionen
11.	Frontales Umklammern Fore limbs hugging	Gegner stehen auf Beinen u. umklammern sich mit den Armen	Aggressive Interaktionen
12.*	Frontales Umwerfen Overthrow	Umwerfen des anderen auf Rücken oder Seite	Aggressive Interaktionen
13.	Dorsales Aufspringen Jumping on the back	Seitlich oder von hinten auf Rücken des Gegners springen	Aggressive Interaktionen
14.*	Dorsales Umklammern Clasping dorsally	Dorsales Klammern um die Hüfte des Gegners	Aggressive Interaktionen

Fortsetzung auf der folgenden Seite.

Nr.	Verhaltensparameter	Beschreibung	Kontext
15.	Dorsales Drücken Body pressing	Rivalen niederdrücken mit ganzem Körper	Aggressive Interaktionen
16.*	„Ducken“ Ducking	Rangniederer duckt sich vor Dominanten	Werbung, Submission
17.	Eier- u/o Larvenfressen von Adulti Eggs and larvae eaten by adults	Adulte Tiere schnappen nach Eiern oder Larven und schlingen sie hinunter	?
18.	Larven carnivor u/o herbivor Larvae carnivorous a/o herbivorous	Larven nehmen tierische und/oder pflanzliche Nah- rung auf	Nahrungsaufnahme
19.*	Larventransport von ein- zelnen oder wenigen Kaulquappen Larvae carried singu- larly or in small groups	Männchen (selten W.) trans- portieren eine einzelne oder bis zu 10 Larven eines Gele- ges auf Rücken zum Wasser	Brutpflege
20.	Larventransport von vielen Kaulquappen Larvae carried in large groups	Männchen transportieren viele Larven oder ganzes Gelege auf einmal zum Wasser	Brutpflege
21.	Ruf als unregelmäßige Einzelpulsfolge Call as irregular single pulses	Männchen rufen in unregel- mäßigen Einzelpulsen (tonal/harmonisch)	Ortsanzeige Werbung
22.+	Ruf als unregelmäßige Einzelpulsfolge Call is a single pulse series, (retarded trill)	Männchen geben in regel- mäßigen, längeren Interval- len Einzelpulse ab (tonal/ harmonisch)	Ortsanzeige Werbung (z. B. <i>Phobobates silverstonei</i> , Abb. 4A)
23.+	Ruf als Folge von 3 oder 4 Pulsen Call consisting of 3 or 4 pulse series	Männchen geben in Inter- vallen Folge von 3 oder 4 Pulsen ab	wie 22 (z. B. <i>Allobates fe- moralis</i> , Abb. 2D)
24.+	Einzelquärrlaut Call is a single croak	Männchen geben einen einzelnen Quärrlaut ab (geräuschhaft)	wie 22 und Aggressive In- teraktionen (z. B. <i>A. femo- ralis</i> , Abb. 2C)
25.+	Ruf als regelmäßige Pulsfolge (Triller) Trills, regular single pulse series	Männchen geben Folgen regelmäßiger Pulse (Triller) ab (tonal/harmonisch)	wie 22 (z. B. <i>Dendrobates leucomelas</i> , Abb. 2B)
26.	Gelege bewässern Moistening of clutch	Meistens Männchen, selten W, geben Wasser aus Anal- blase ab	Brutpflege
27.*	„M-Streicheln“ F strokes male	Weibchen streicht mit Hand über Rücken des Männ- chens	Werbung

Fortsetzung auf der folgenden Seite.

Nr.	Verhaltensparameter	Beschreibung	Kontext
28.	„Wischen/Strecken“ Wiping jerkily with hand or foot upon the ground	Mit Hand oder Fuß ruck- artig über Boden streichen, Bauch dicht auf Boden	Werbung vor Eiablage
29.	„Kopfnicken“ „Nodding“	Ruckartiges Heben und Senken des Kopfes in Rich- tung des Partners	Werbung
30.	Körper-Körper- berührung Body touching	Weibchen, selten M., drückt sich seitlich an Körper des Partners	Werbung vor Eiablage
31.*	Körper-Anal und/oder Anal-Anal-Berührung Body-anal and/or Anal-anal-touching	Männchen berührt mit Analregion Körperseite oder Analregion des Weibchens	Werbung vor Eiablage
32.	„Umkreisung“ des Partners „Circling“	Weibchen, selten M., um- kreist Partner in Seitwärts- bewegungen	Werbung vor Eiablage
33.	Aggressor abstreifen Stripping with legs	Aggressor wird durch Bein- bewegungen vom Rücken weggestoßen	Aggressive Interaktionen
34.	„Kopfauflegen“ F puts head onto body or head of m	Weibchen legt Kopf auf Körper oder Kopf des Männchens	Werbung
35.	„Handauflegen“ F puts hand onto back of male	Weibchen legt Hand auf Körper des Männchens	Werbung
36.*	Eiablage ohne Anwesen- heit des Männchens Oviposition without male	Nach Werbung entfernt sich Männchen, dann legt Weib- chen Eier ab	Eiablage
37.	Wippen mit Vorder- körper Two-legged push up	Ruckweises Auf- und Ab- wärtsbewegen des Vorder- körpers	Werbung (Imponieren)
38.*	Hochbeiniges Staksen Strutting	Männchen stolziert langsam steifbeinig vor Weibchen/ Rivalen	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
39.	Ruckartiges Gehen Walking jerkily	Männchen bewegt sich ruckartig voran	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
40.	Körper aufstellen Arise body	Männchen erhebt Körper auf alle 4 Extremitäten	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
41.	Körper aufpumpen Inflate body	Nach Körpererheben, Körper aufpumpen mit Luft	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
42.	Geringe Eianzahl Small number of eggs	Weibchen legt 1-10 Eier pro Gelege	—

Fortsetzung auf der folgenden Seite.

Nr.	Verhaltensparameter	Beschreibung	Kontext
43.	Larven leben einzeln Solitary living tadpoles	Jede Larve lebt einzeln in Bromelientrichter/-blattachsel	—
44.	Larven ohne oder mit wenigen Lippenzähnen Larvae without, or with few denticles	Larven ohne oder mit einer nur reduzierten Anzahl Lippenzähnen	—
45.	Larven omnivor Larvae omnivorous	Larven carnivor, herbivor, oophag	—
46.	Männchen verteidigt Großrevier Male defends large territory	Männchen verteidigt (relativ zur Körpergröße) großes Revier gegen Eindringlinge	Territorialität
47.	Rufe als Quärrlautfolgen, lang Calls are regular croak sequences	Männchen gibt in remäßigen Intervallen lange Quärrlautfolgen ab (geräuschhaft)	Ortsanzeige Werbung
48.	Larvenfütterung mit Eiern durch Weibchen F feeds tadpoles with eggs	Weibchen legt Eier zur Larve ins Wasser	Brutpflege
49.	Larven nur oophag Larvae exclusively oophagous	Larven fressen nur Näreier (oder Hühnereigelb als Ersatznahrung)	—
50.	Eiablage auf feuchtem Substrat Oviposition near a stream	Weibchen laicht auf feuchtem Substrat nahe Fließwasser	Eiablage
51.	Körperfärbung des M. beim Rufen Calling male changes color	Männchen zeigt dunkle Körperfarbe beim Rufen	Aggressive Interaktionen, Werbung
52.*	Kehle zeigen Throat display	Männchen u/o Weibchen zeigen weiße, farbige oder dunkle Kehle	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
53.	Weibchen verteidigt Kleinrevier Female defends a small territory	Weibchen besitzt Kleinrevier und verjagt Männchen und andere Weibchen	Territorialität
54.*	„Kopfplexus“ bzw. bei AG I auch nur Aufsteigen „Cephalic amplexus“ or mounting in species group 1	Männchen springt auf Partnerin u. klammert sie am Kopf in Augenhöhe mit den Handaußenseiten, bei AG 1 z. T. nur „Aufsteigen“	Werbung kurz vor Eiablage

Fortsetzung auf der folgenden Seite.

Nr.	Verhaltensparameter	Beschreibung	Kontext
55.	Unterschieben des Weibchens unter M. Female crouching under male	Weibchen sitzt gegenüber Männchen und schiebt sich unter seinen Vorderkörper	Werbung
56.	„Bockeln“ Moving forward and backward in rapid sequence	Männchen bewegt mit Beinen den gebogenen Körper vor und zurück	Aggressive Interaktionen, Werbung (Imponieren)
57.	Gelege bewachen und verteidigen Guarding and defending of clutch	Männchen, selten W., sitzt bei Gelege und springt jeden vorbeikommenden Frosch an	Brutpflege
58.	Männchen-Kleinrevier verteidigen Male defends small territory	Männchen besitzt Kleinrevier und verjagt Rivalen	Territorialität
59.	Larven keine/wenig Lippenzähnnchen Larvae without or only few denticles but labial papillae	Kaulquappen haben keine oder reduzierte Anzahl Lippenzähnnchen, jedoch Lippenpapillen	—
60.	Larven meist herbivor, mikrophag Larvae mostly herbivorous, microphagous	Kaulquappen nehmen meist pflanzliches Staubfutter auf	—
61.	Ruf als kombinierter Puls-Quärrlaut Call begins as pulse series and finishes as croak	Männchen gibt einen oder mehrere Einzelpulse mit anschließendem Quärrlaut ab	Aggressive Interaktionen, Werbung
62.	Quärrlautfolgen, kurzer Gesamtruf Short sequences of croaks	Männchen gibt kurze Folge von Quärrlauten in gleichen Intervallen ab	Agonistische Interaktionen, Werbung
	Bastardierungen im Terrarium Hybridization in captivity	Fertile Reproduktion in einer oder mehreren Generationen bzw. infertile Nachzucht	

* siehe Abbildung 1 + siehe Abbildungen 2 und 4

Tab. 1. Beschreibung der registrierten Verhaltensparameter.
Description of the registered behavioral parameters of the dendrobatid frogs.

MERKMALE

ETHO-TAXONOMIE DIAGRAMM

- 62 QUERRLAUTFOLGE KURZ
- 61 PULS-QUERRLAUT KOMBINIERT
- 60 LARVEN MICROPHAG
- 59 LARVEN KEINE LIPPENZAEHNE
- 58 M VERTEIDIGT KLEINREVIER
- 57 GELEGE BEWACHEN U. VERTEID.
- 56 "BOCKELN"
- 55 W SCHIEBT SICH UNTER M
- 54 KOPFAMPLEXUS
- 53 W VERTEIDIGT KLEINREVIER
- 52 KEHLE ZEIGEN
- 51 KOERPERVERFAEBUNG B. RUFEN
- 50 EIABLAGE NAHE FLIESSWASSER
- 49 LARVEN NUR OOPHAG
- 48 LARVENFUETTERUNG DURCH W
- 47 QUERRLAUTFOLGEN LANG
- 46 M VERTEIDIGT GROSSREVIER
- 45 LARVEN OMNIVOR
- 44 LARVEN WENIG LIPPENZAEHNE
- 43 LARVEN EINZELN LEBEND
- 42 EIANZAHL GERING
- 41 KOERPER AUFPUMPEN
- 40 KOERPER AUFSTELLEN AUF EXT.
- 39 RUCKARTIGES GEHEN
- 38 HOCHBEINIGES STAKSEN
- 37 WIPPEN MIT OBERKOERPER
- 36 M BET EIABLAGE ABWESEND
- 35 HANDAUFLEGEN AUF PARTNER
- 34 KOPFAUFLEGEN AUF PARTNER
- 33 AGGRESSOR MIT HB ABSTREIFEN
- 32 "UMKRETSUNGEN"
- 31 KOERPER-ANAL/A-A-BERUEHRUNG
- 30 KOERPER-KOERPER-BERUEHRUNG
- 29 KOPFNICKEN ZUM PARTNER
- 28 "WISCHEN" BZW. "STRECKEN"
- 27 "STREICHELM"
- 26 GELEGE ANAL BEWAESSERN
- 25 REGELM. PULSFOLGE, TRILLER
- 24 EINZELQUERRLAUT
- 23 FOLGE VON MHRFACHPULSEN
- 22 FOLGE VON EINZELPULSEN
- 21 UNREGELMAESSIGE EINZELPULSE
- 20 LARVENTRANSPORT VIELE LARV.
- 19 LARVENTRANSPORT WENIG LARV.
- 18 LARVEN CARNIVOR-HERBIVOR
- 17 ADULTI FRESSEN EIER U. LARV
- 16 "DUCKEN"
- 15 DORSALES DRUECKEN
- 14 DORSALES UHKLAMMERN
- 13 DORSALES ANSPRINGEN
- 12 FRONTALES UHWERFEN
- 11 FRONTALES UHKLAMMERN
- 10 FRONTALES ANSPRINGEN
- 9 "KOERPERSTOSSEN"
- 8 "KOPFRAMMEN"
- 7 UEBERKRIECHEN M UEBER W
- 6 W FOLGT M
- 5 "TRETEN", "WINKEN"
- 4 EIABLAGE TERRESTRISCH
- 3 VORDERKOERPER AUFRICHTEN
- 2 ZEHENZITTERN
- 1 FLANKEN-/KEHLE-VIBRATION



BASTARDIERUNGEN (BISHER)
F=FERTIL N=NICHT FERTIL

MERKMALE FESTGESTELLT **BEWISSEN**
MERKMALE NICHT STARK AUSGEPRAEGT ODER MERKMALE WAHRSCHEINLICH
MERKMALE NICHT BEKANNT

x = siehe Text
(Typ 1, 2, 3)

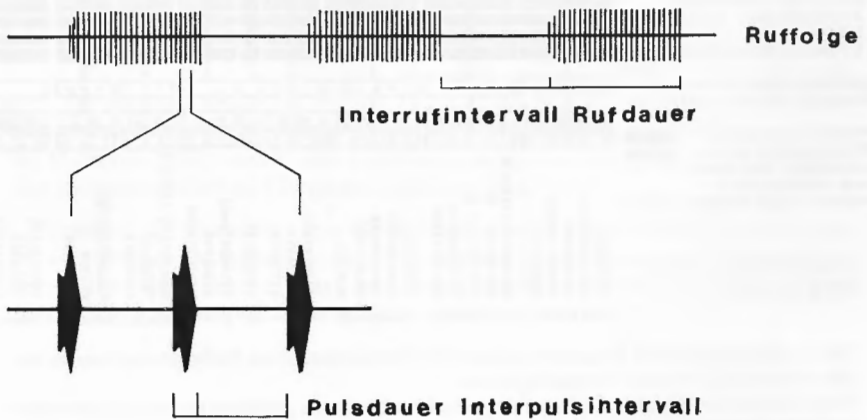
- D. LEHMANNI
- D. HISTRIONICUS
- D. SPECIOSUS
- D. GRANULIFERUS
- D. PUMILIO
- D. QUINQUEVITTATUS X
- D. IMITATOR X
- D. VARIABILIS X
- D. RETICULATUS
- D. FANTASTICUS
- D. AZUREUS
- D. TINCTORIZUS
- D. LEUCOMELAS
- D. TRUNCATUS
- D. AURATUS
- P. TERRIBILIS
- P. LUGUBRIS
- P. VITTATUS
- A. FEMORALIS
- P. SILVERSTONEI
- P. BASSLERI
- P. TRIVITTATUS
- E. BOULENGERI-ESPITHOS
- E. TRICOLOR
- E. ANTHONYI
- E. PULCHRIPPECTUS
- E. PICTUS
- E. PARVULUS
- C. TINGUALIS
- C. COLLARIS
- C. TRINITATIS
- C. PALMATUS

Tab. 2. Etho-Taxonomie Diagramm: Abgestufte Ähnlichkeiten von Verhaltensmerkmalen zeigen verwandte Arten und Artengruppen auf.

Etho-Taxonomic Diagram: Different degrees of similarities in particular behavioral parameters indicate relationships among species and species groups.

Arten Species

Rufparameter Call characteristics	Typ 1 = Ein-Punkter <i>D. quinquevitt.</i> (gelb)	Typ 2 = Zwei-Punkter <i>D. imitator</i> (grün)	Typ 3 = Ein-Punkter <i>D. variabilis</i> (grün)
Frequenzbereich Frequency range (kHz)	2,5–8,46	2,5–6,9	2,5–8,7
Dominanzfrequenz (kHz)	5,1–5,4	5,1–6,9	5,2–6,6
Formante Formant (kHz), $\bar{x} \pm SD$	5,28 \pm 0	5,67 \pm 0,78	5,64 \pm 0,33
Pulsdauer Pulse duration	kurz	lang	kurz
Pulsfolge Pulse sequence	unregelmäßig, meist erkennbare Einzelpulse	regelmäßig, deutlich erkennbare Einzelpulse	unregelmäßig, z. T. erkennbare, z. T. verschmelzende Einzelpulse
Pulsrate (n/s) Pulse rate	30–130	35–50	80–115
Rufdauer $\bar{x} \pm SD$ Bereich (ms) Call duration	1019, 6 \pm 513 337–2031	581 \pm 139 341–1098	326 \pm 78 196–502
Interruffinter- vall $\bar{x} \pm SD$, Bereich (ms) Intercallintervall	1896 \pm 1356 601–5601	2153 \pm 840 1160–3662	982 \pm 206 643–1372
Ruffolge Call sequence	stark unregelmäßig	meist regelmäßig	regelmäßig
Schalldruck- pegel (dB) Sound pressure level	max. 65	max. 84	max. 60
Besonderes Miscellaneous			Interruffintervall enthält 4–7 leise Einzelpulse
Anzahl unters. Rufe (n) Number of analyzed calls	29	57	60



Tab. 3. Physikalische Rufcharakteristika des *Dendrobates quinquevittatus*-Komplexes (Mittelwert \bar{x} , \pm Standardabweichung, Temperatur 24 °C).

Physical characteristics of calls in the *Dendrobates quinquevittatus* complex (mean \bar{x} , \pm SD, $t = 24$ °C).