

Einige Ergebnisse aus Feldbeobachtungen an *Phyllobates palmatus* (Amphibia, Ranidae) in Kolumbien

Von

HORST LÜDDECKE

Mit 1 Abbildung und 2 Tabellen

Zusammenfassung

Bisher wurde *Phyllobates palmatus* nur in Kolumbien nachgewiesen, hier sind die Frösche ausschließlich in Gewässernähe anzutreffen. Die Zusammenballung zahlreicher Individuen in einem scharf begrenzten Areal ist kennzeichnend für ihre Lebensweise. Innerhalb dieser Areale leben die Tiere vorwiegend in Einzelterritorien, rufende Männchen bevorzugen erhöhte Geländepunkte.

Drei Ruftypen sind unterscheidbar:

Der am häufigsten zu hörende scheint die Funktion eines Paarungsrufes zu haben; der zweite Ruftyp steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Reviersicherung, der dritte schließlich tritt nur unmittelbar vor der Paarungseinleitung auf. Häufig kommt es zwischen zwei benachbarten Männchen zu Wechselgesängen.

Ebenso wie Temperaturunterschiede Einzelheiten des Rufes beeinflussen, sind auch Zusammenhänge zwischen der Rufaktivität und der Intensität des Lichtes nachweisbar.

Im Hinblick auf die das ganze Jahr über anhaltende Rufaktivität kann man annehmen, daß jederzeit Paarungen stattfinden können. Alle mit Larven auf dem Rücken angetroffenen Tiere waren Männchen, die, ohne ortstreu zu sein, in kleinen Etappen ihre Wohngewässer entlang wanderten.

Die vorliegende Untersuchung beruht auf Beobachtungen, die im Jahre 1970 entlang der Verbindungsstraße Bogotá—Villavicencio durchgeführt wurden.

Resumen

Se presentan datos sobre el comportamiento y la ecología de *Phyllobates palmatus*, una rana, la cual hasta el momento solamente ha sido encontrada en Colombia. La especie vive exclusivamente cerca del agua. Con frecuencia forma agrupaciones de muchos individuos en un area bien definido. Dentro de este viven en su mayoría en territorios individuales. Los machos prefieren puntos elevados de su territorio como lugar para sus cantos.

Se observaron tres tipos de cantos:

El primer tipo parece tener la función de un canto de apareamiento; el segundo está, probablemente, relacionado con la defensa del territorio y el tercer tipo de canto se observa solamente inmediatamente ante la introducción a la

postura de los huevos. A menudo se observan cantos alternos entre dos machos vecinos.

Tanto la temperatura como la intensidad de la luz influyen el canto, determinando así la duración, el comienzo y el final del mismo. De acuerdo con la permanente actividad de cantar, todo el año pueden encontrarse parejas en apareamiento.

Todos los individuos encontrados con larvas en la espalda eran machos. Sin ser limitados a regiones definidas se mantienen migrando a lo largo de los arroyos.

El presente trabajo trata sobre observaciones hechas en el año 1970 a lo largo de la carretera Bogotá—Villavicencio.

Phyllobates palmatus gehört mit etwa 60 anderen Arten (SAVAGE, 1968) in die Unterfamilie der Dendrobatinae innerhalb der Ranidae (COCHRAN & GOIN, 1970). Diese Unterfamilie zeichnet sich durch eine streng neotropische Verbreitung aus. *Phyllobates palmatus* ist nach der bisherigen Kenntnis auf das Gebiet der Republik Kolumbien beschränkt. Ich untersuchte diese Art im Jahre 1970 zwischen Bogotá und Villavicencio, wo sie entlang der Straße zwischen den von der Hauptstadt aus zählenden Kilometersteinen 28 und 92 in Höhenlagen von etwa 2200 m bis etwa 900 m häufig vorkommt. Aus allen Fundorten wählte ich fünf Punkte in unmittelbarer Nähe der Straße aus, die ich in unregelmäßigen Abständen ungefähr zweimal wöchentlich besuchte. Sie werden im folgenden entsprechend ihrer Entfernung von Bogotá mit km 28,5, km 41,5, km 65, km 83 und km 92 bezeichnet.

Phyllobates palmatus kommt nur in Gewässernähe vor. Im Gebiet oberhalb von Cácieza findet man die Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft der die Straße begleitenden und die Viehweiden durchziehenden Gräben und Bäche, unterhalb von Cácieza besiedeln sie außerdem die neben der Straße aufragenden, von Wasser überrieselten Felswände, wo sie sich vor den Löchern und Spalten aufhalten.

Für die Lebensweise von *Phyllobates palmatus* ist eine Zusammenballung zahlreicher Individuen in einem scharf begrenzten Areal charakteristisch. Jeder der 5 Beobachtungspunkte umfaßte eine solche Froschkolonie. Eine Zonierung des Wohngebiets nach Geschlechtern ließ sich nicht feststellen. Das Geschlechterverhältnis innerhalb einer Population scheint ausgewogen zu sein. Einige Stichproben verschiedener Herkunft von insgesamt 180 Tieren ergaben je 90 Männchen und Weibchen. Die Populationsdichte schwankte von Kolonie zu Kolonie und auch innerhalb einer Kolonie und erreichte maximal 24 Individuen/m². Berücksichtigt man, wie sich bei späteren Terrarienbeobachtungen ergab, daß die Tiere vorwiegend in Einzelterritorien leben, so ergibt sich daraus eine Minimalgröße von ca. 4 dm² pro Territorium. Einige Feld- und zahlreiche spätere Laborbefunde sprechen dafür, daß *Phyllobates palmatus* aktiv für mehrere Wochen an einem bestimmten Platz festhalten, den sie gegen Artgenossen verteidigen.

Die Fortpflanzungsaktivität von *Phyllobates palmatus* scheint, auf die Gesamtpopulation bezogen, keinen periodischen Schwankungen zu unterliegen. Von April bis Dezember 1970 fand ich in allen Wasseransammlungen im Untersuchungsgebiet Larven zwischen etwa 14 und etwa 60 mm Gesamtlänge, d. h. gerade geschlüpfte und kurz vor der Metamorphose stehende Tiere. In demselben Zeitraum konnten ständig die Rufe der Männchen (Weibchen sind stumm) registriert sowie larventragende Männchen angetroffen werden.

Rufende Männchen beschränken sich auf ein Areal von ca. 2—4 dm². Nach einer Flucht ins Wasser kehren sie genau an ihren alten Platz zurück, bevor sie erneut rufen. Sie bevorzugen erhöhte Geländepunkte, z. B. Moospolster, Steine, Felsvorsprünge, erklettern aber keine Pflanzen und halten sich beim Rufen nicht im Wasser auf. Die Rufer sind unregelmäßig über die Kolonie verteilt. Es gibt keine Ansammlungen mehrerer rufaktiver Männchen an bestimmten Stellen. Der durchschnittliche Mindestabstand zweier Rufer beträgt ca. 2 m. Bei rufaktiven Tieren nimmt der gewöhnlich mittelbraune Hautfarbton der Dorsalseite eine nahezu schwarze Tönung an, die sich auch auf die Ventralseite, besonders die Kehlgasse, erstrecken kann.

Es sind drei Ruftypen unterscheidbar, die sich durch unterschiedliche, jeweils charakteristische zeitliche Anordnung der Schallimpulse und Frequenzzusammensetzung auszeichnen. Die Normalserie (NS), der am

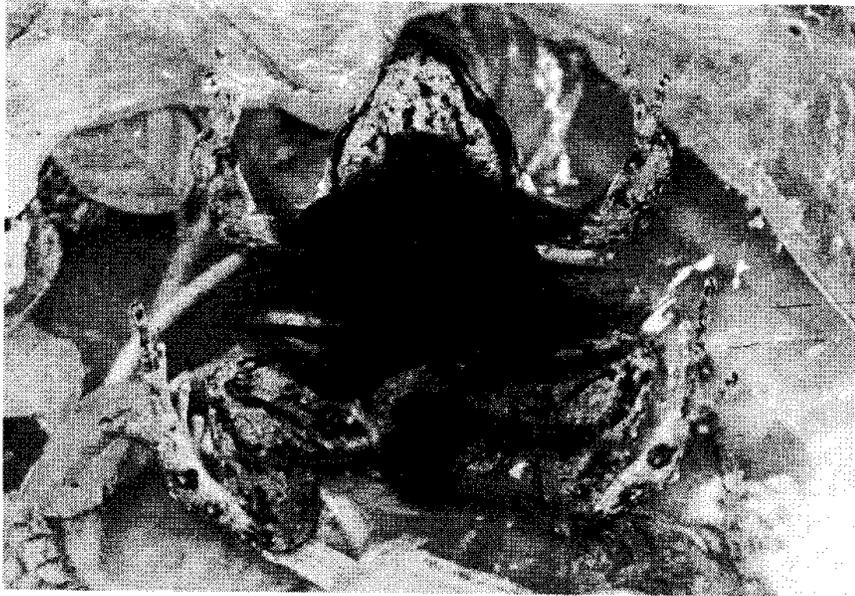


Abb. 1. Untergetauchtes *Phyllobates palmatus*-Männchen, dessen Rücken dicht mit Larven besetzt ist und deren Anordnung an den freischwebenden Schwänzen zu erkennen ist. Aufnahme bei km 28,5 an der Straße von Bogotá nach Villavicencio.

häufigsten zu hörende Typ, scheint hauptsächlich die Funktion eines Paarungsrufs zu haben. Die NS schwanken in ihrer Dauer zwischen 29 ± 7 und 34 ± 10 sec und enthalten in serialer Anordnung 179 ± 54 bis 241 ± 70 Schallimpulse. Die Dauer dieser Impulse liegt zwischen ca. 37 und 56 msec. Die NS ist bezüglich ihres Lautmusters charakterisiert durch einen fortlaufenden Anstieg der Wiederholungsrate bis zu einem konstanten Wert, der für im Mittel 53% der NS-Dauer beibehalten wird. Die Frequenz der einzelnen Impulse liegt in einem engen Bereich um 2800 Hz. Zwischen den Mittelwerten der Impulse pro Serie verschiedener Beobachtungspunkte bestehen teilweise signifikante Unterschiede, während die Mittel der Seriedauer weitgehend übereinstimmen (Tab. 1).

Tab. 1. Mittelwerte mit Standardabweichung und Maximalwerte zweier Parameter von Normalserien bei *Phyllobates palmatus*-Männchen verschiedener Populationen entlang der Straße von Bogotá nach Villavicencio.

Ort	Seriedauer in sec		Impulse pro Serie	
	Mittel	Max.	Mittel	Max.
km 28,5	$30,5 \pm 7,4$	52	179 ± 54	317
km 41,5	$33,8 \pm 9,6$	68	222 ± 77	488
km 83	$29,4 \pm 6,8$	41	241 ± 47	366

Man kann vermuten, daß die mittlere Seriedauer artspezifisch festgelegt ist, während die mittlere Impulszahl pro Serie, die mit sinkender Höhe über dem Meeresspiegel steigt, dem Einfluß der zunehmenden Durchschnittstemperatur unterworfen ist. An im Labor gehaltenen Tieren konnte ich nachweisen, daß sich mit steigender Temperatur unter sonst gleichen Bedingungen die Anzahl der pro sec produzierten Schallimpulse im Serienteil mit konstanter Wiederholungsrate von im Mittel 7 bei 10°C auf im Mittel 14 bei 28°C erhöht.

Der zweite Ruftyp, die Kurzserie (KS), besitzt nur eine Dauer von im Mittel 3,4 sec und setzt sich aus etwa 16 Impulsen zusammen, die hinsichtlich Dauer und Frequenzaufbau keine Unterschiede zu denen der NS zeigen. KS stehen vermutlich in Zusammenhang mit der Reviersicherung. Sowohl KS wie NS können sich auch aus krächzend klingenden Impulsen aufbauen, wobei der Klang von geräuschhaften Anteilen überlagert wird. Bei sonstiger Übereinstimmung mit den klanghaften Impulsen liegt deren energiereichste Frequenz bei etwa 2200 Hz innerhalb eines breiten Frequenzbandes bis hinab zu ca. 1300 Hz. KS treten hauptsächlich während der Morgenstunden (05.30—09.00 Uhr) und am späten Nachmittag (nach 17.00 Uhr) auf.

Ein dritter Lauttyp, von mir als Lockruf bezeichnet, tritt, ebenfalls serial, nur unmittelbar vor der Paarungseinleitung auf. Die Dauer der

Serien (5—30 sec) und der einzelnen Schallimpulse (60—350 m/sec) unterliegt einer großen Variabilität. Die klangliche Zusammensetzung der einzelnen Impulse schwankt auch innerhalb einer Serie stark. Hauptenergieträger sind Frequenzen in einer breiten Bande um 2600 Hz innerhalb eines Spektrums von ca. 900—9400 Hz.

Abgesehen von deutlichen individuellen Unterschieden der Rufaktivität, die wahrscheinlich auf endogenen Faktoren beruhen, machen sich die Wirkungen von Außenfaktoren auf die Lautäußerungen bemerkbar. Sämtliche Rufparameter der NS verändern sich unter dem Einfluß der Lufttemperatur, der Lichtintensität und beim Hören der art eigenen Rufe.

Auf den Einfluß der Lufttemperatur wurde bereits eingegangen. Die Lichtintensität steuert hauptsächlich den täglichen Beginn und das Ende der Rufaktivität. An allen Beobachtungspunkten setzte die Rufaktivität zwischen 05.00 und 05.30 Uhr am Morgen ein und klang abends zwischen 18.00 und 18.40 Uhr aus. Im Allgemeinen waren Beginn und Ausklang durch zu- bzw. abnehmende Seriedauer, ab- bzw. zunehmende Pausenlänge und Zu- bzw. Abnahme der Impulszahl pro Serie charakterisiert, während sich die Tiere in den übrigen Tagesstunden durch weitgehende Konstanz der Rufparameter auszeichneten. Die ersten morgendlichen Lautäußerungen mancher Tiere sind einige unzusammenhängende Impulse oder KS, die häufig gekrächzt klingen. Die meisten Männchen beginnen sofort mit NS. Sie sind anfänglich kurz, aber im Laufe der ersten Viertelstunde steigt die Seriedauer, deutlicher noch die Impulszahl, oft nahezu kontinuierlich an. Nach etwa 20 Paarungsrufen erreicht jedes Männchen sein individuelles Niveau, das es dann tagsüber ungefähr einhält. Das Abflauen der Rufaktivität am Abend vollzieht sich langsamer als der morgendliche Anstieg und verläuft weniger gleichmäßig. Oft werden noch bis zum Abbruch relativ lange NS geäußert, die dann allerdings durch längere Pausen voneinander getrennt sind. Die morgendlichen und abendlichen Temperaturdifferenzen an einem einzigen Punkt blieben ohne Auswirkung auf Beginn und Ende der Rufaktivität. Die Temperaturextreme bei km 41,5 zu Rufbeginn waren 10 und 15 °C. Die der jeweiligen Höhenstufe eigene Temperatur und deren Schwankungen kann man also als bestimmenden Faktor weitgehend ausschließen. Rufbeginn und Rufende sind vielmehr unmittelbar mit Sonnenaufgang und Sonnenuntergang, also mit Lichtintensitätsschwankungen, korreliert.

Häufig kommt es zwischen zwei benachbarten Männchen zu einem charakteristischen Wechselgesang. Fallen ihre Serienteile mit konstanter Wiederholungsrate zeitlich zusammen, dann treten, u. U. für mehr als 20 sec, ganz regelmäßige Impulsüberlagerungen auf, die durch leichte Abweichungen der individuellen Impulsfolge entstehen. Auf diese Weise kommt ein ständiger Wechsel zwischen Antiphonieren und Synchronrufen zustande. Die Übergänge erfolgen allmählich und sind allein durch die unterschiedlichen, konstanten Wiederholungsraten bedingt.

Soweit untersucht (SAVAGE, 1968), bewacht bei allen Färberfröschen ein Elter die am Land abgelegten Eier, nimmt die Larven nach dem Schlüpfen auf seinen Rücken und trägt sie ins Wasser, wo sie ihre Entwicklung freischwimmend fortsetzen. Alle 35 larventragenden Exemplare von *Phyllobates palmatus*, die ich in Kolumbien antraf, waren Männchen. Die Larven bilden auf dem Rücken des Vaters eine weitgehend einschichtige Lage, nur bei ganz dicht bepacktem Rücken liegen sie ausnahmsweise übereinander. Es besteht keine streng gesetzmäßige Anordnung, jedoch sind die meisten Larven quer zur Rückenmittellinie des Vaters orientiert, so daß ihre Schwänze beidseitig an seinen Flanken hinabhängen, was besonders deutlich bei einem untergetauchten Tier zu erkennen ist (Abb. 1). Die gefangenen Männchen trugen bis zu 24 Larven. Zwischen der Kopf-Rumpf-Länge des Vaters und der Larvenanzahl besteht kein Zusammenhang. Die Jungen halten sich mit Hilfe einer weiten, ventralen Haftfläche, die aber keine Saugfunktion hat (MERTENS, 1960), sondern dem Rücken des Vaters nur aufliegt; der Mund bleibt frei. Sie haften so fest, daß das Elterntier am Land Sprünge ausführen kann, ohne eine zu verlieren. Selbst bei einem Fluchtsprung ins Wasser, schnellen Schwimmstößen zum Grund und Einwühlen in den weichen Bodenmulm, bleiben alle Larven auf dem Rücken.

Larventragende Männchen verhalten sich nicht ortstreu, sondern wandern in kleinen Etappen den Bach entlang. Die dabei zurückgelegte

Tab. 2. Anzahl der von einem Elter gleichzeitig transportierten Larven bei verschiedenen Dendrobatinae (nach mehreren Autoren).

Art	Anzahl der transportierten Larven	Autor
<i>Dendrobates auratus</i>	1—3	SENFFT, 1936; DUNN, 1941
<i>Dendrobates azureus</i>	2	HOOGMOED, 1969
<i>Dendrobates pumilio</i>	1	SAVAGE, 1968
<i>Dendrobates trivittatus</i>	10—18	DUNN, 1941
<i>Phyllobates espinosai</i>	2—3	FUNKHOUSER, 1956
<i>Phyllobates flotator</i>	3	DUNN, 1931
<i>Phyllobates fuliginosus</i>	bis 25	DUNN, 1941; GOIN, 1960
<i>Phyllobates inguinalis</i>	20—35	DUNN, 1941; SAVAGE, 1968
<i>Phyllobates lugubris</i>	3—6	SAVAGE, 1968;
	10—15	BROODMAN, 1974
<i>Phyllobates nubicola</i>	2—15	SAVAGE, 1968
<i>Phyllobates palmatus</i>	etwa 25	DUNN, 1941
	bis 31	eigene Befunde an Terrarientieren
<i>Phyllobates pratti</i>	1—8	SAVAGE, 1968
<i>Phyllobates subpunctatus</i>	bis 24	STEBBINS und HENDRICKSON, 1959
<i>Phyllobates talamancae</i>	8—29	SAVAGE, 1968
<i>Phyllobates trinitatis</i>	15	BEEBE und CRANE, 1947;
	mehr als 10	LYNN, 1959

Strecke beträgt bis zu 5 m pro Stunde. Sie legen sie tauchend zurück, wobei sie zeitweise auch zum Gewässergrund hinabstoßen und dort bis zu ca. 5 min bewegungslos am Boden liegen. Zwischenzeitlich rasten sie im Flachwasser oder unmittelbar am Ufer. Bei km 28,5 saß ein Männchen 90 min lang im Flachwasser, ohne daß sich eine der untergetauchten Larven von seinem Rücken trennte.

In der Größenordnung stimmt die Transportkapazität von *Phyllobates palmatus* mit den meisten anderen Vertretern der Gattung überein (Tab. 2). Die Registrierung larventragender Tiere im kolumbianischen Untersuchungsgebiet erstreckte sich über die Monate Juni bis November 1970. Über die gesamte Zeitspanne hinweg traf ich 35 Exemplare an. Im Hinblick auf die das ganze Jahr über anhaltende Rufaktivität und die Larvenfunde kann man annehmen, daß jederzeit Paarungen stattfinden können.

Schrifttum

- BEEBE, W. und J. CRANE: Ecology of Rancho Grande, a subtropical cloud forest in Venezuela. — *Zoologica*, 32, 43—60, 1947.
- BROODMAN, D.: Die Pflege und Zucht von *Phyllobates lugubris*. — *Aqua.-Terr.-Z.*, 27, 136—141, 1974.
- COCHRAN, D. M. und C. J. GOIN: Frogs of Colombia. — *Bull. Smithsonian Inst.*, 288, Washington 1970.
- DUNN, E. R.: The amphibians of Barro Colorado Island. — *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5, 403—421, 1931.
- Notes on *Dendrobates auratus*. — *Copeia*, 88—93, 1941.
- FUNKHOUSER, J. W.: New frogs from Ecuador and southwestern Colombia. — *Zoologica*, 41, 73—80, 1956.
- GOIN, C. J.: Amphibians, pioneers of terrestrial breeding habits. — *Ann. Rep. Smithsonian Inst.* 1959, 427—445, Washington 1960.
- HOOGMOED, M. S.: Notes on the herpetofauna of Surinam. 3. A new species of *Dendrobates* (Amphibia, Salientia, Dendrobatidae) from Surinam. — *Zool. Med. Leiden*, 44, 133—144, Leiden 1969.
- LYNN, W. G.: Some reptiles and amphibians from Trinidad. — *Herpetologica*, 15, 113—117, 1959.
- MERTENS, R.: Die Larven der Amphibien und ihre evolutive Bedeutung. — *Zool. Anz.*, 164, 337—358, 1960.
- SAVAGE, J. M.: The dendrobatid frogs of Central America. — *Copeia*, 745—776, 1968.
- SENFFT, W.: Das Brutgeschäft des Baumsteigerfrosches *Dendrobates auratus* GIRARD in Gefangenschaft. — *Zool. Garten*, 8, 122—131, 1936.
- STEBBINS, R. C. und J. R. HENDRICKSON: Field studies of amphibians in Colombia, South America. — *Univ. California Publ. Zool.*, 56, 497—540, 1959.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H. LÜDDECKE, Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Apartado Aéreo 2261, Villavicencio (Meta), Kolumbien.