© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bonner zoologische Beiträge	Band 51 (2002)	Heft 1	Seiten 3–34	Bonn, Juni 2003

Fortpflanzungsbiologie von *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae) und die stammesgeschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe

Klaus Busse
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany

Abstract. The reproductive biology of Darwin's frog, *Rhinoderma darwinii*, is described establishing an inventory of behaviour which is complemented by drawings. Hypotheses on co-adaptation of the courtship and its modifications functionally nessessary to fit in with the special way of parental care, are discussed. A hypothesis is presented why oral brood care, other than in teleosts, is so rare among anurans. It is attributed to the problem of oxygen supply.

Key words. *Rhinoderma*, reproductive biology, parental care, courtship, behavioural releasers, evolution.

1. EINLEITUNG

Der Nasenfrosch *Rhinoderma darwinii* wurde von Duméril & Bibron (1841) beschrieben, und zwar auf der Basis von Material, das Darwin von seiner Weltumseglung auf der Beagle mitbrachte. Guichenot (1848) bearbeitete in dem Werk des franco-chilenischen Gelehrten Gay, der „Historia Física y Política de Chile", die Frösche und hielt die Exemplare von *Rhinoderma*, die Junge in sich trugen, verständlicherweise für ♀♀. Jimenez de la Espada (1872) (s.a. Weltner 1896, Wiedersheim 1900) erkannte aber beim Sezieren der Frösche, dass es sich um ♂♂ handelt, die ihre Nachzucht im Kehlsack tragen. Zu dieser Erkenntnis kam er anhand von zehn konservierten Exemplaren, die ihm R.A. Philippi, der damalige Direktor am Naturhistorischen Museum in Santiago de Chile, überlassen hatte. Anhand dieser toten Tiere konnte Jimenez natürlich nur darüber spekulieren, wie und wann die Kaulquappen in den Kehlsack gelangen und auch wieder herauskommen.

Bürger (1905) untersuchte das Kehlsack-Epithel und wies auf Grund von histologischen Ähnlichkeiten auf die Möglichkeit einer Art rudimentärer „plazentaler" Versorgung der Nachkommen im Kehlsack hin. Er stellte bereits fest, dass die Jungfröschchen erst nach Beendigung der Metamorphose den Kehlsack verlassen. Das aber wurde 20 Jahre später durch Krieg (1924) anders dargestellt. Dieser berichtete, dass Jungtiere in unterschiedlichen Entwicklungsstufen aus dem Kehlsack entlassen würden; er wies aber auch erneut auf Wissenslücken hin. Später stellte Pflaumer (1933) seine „biologischen Untersuchungen" an in Terrarien gehaltenen Nasenfröschchen vor. Er zeigte, wie die Kaulquappen in die Kehlsacktasche des Vaters gelangen, und schilderte, wie das ♂ „wie gebannt" vor dem Gelege mit den in den Eihüllen zappelnden Kaulquappen sitzt und sie nacheinander aufschnappt. Damit hat er auch den Irrtum korrigiert, dass gleich nach der Eiablage Eier aufgenommen würden.

Ebenfalls in den 1930er Jahren machte Janvier (1935) über mehrere Jahre hinweg Beobachtungen an freilebenden und auch an gefangen gehaltenen Rhinodermen; er beschrieb eine Art von Aggregation, bei der mehrere ♀♀ und ♂♂ sich zusammenfinden. Er vermittelte ein allgemeines Bild der Balz, wobei sich die Tiere gegenseitig anhüpfen sowie rückwärts einander annähern und über längere Zeiträume mit ihren Hinterenden berühren. In dieser Position soll die Befruchtung stattfinden (Janvier 1935).

Die Kenntnis über verschiedene Aspekte der Biologie von *Rhinoderma* erweiterte sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erheblich in den Bereichen Embryonalentwicklung, Larvalentwicklung, Histologie, Stoffübertragung im Kehlsack etc. Hier sind die Arbeiten der Arbeitsgruppe um R. Formas zu nennen: Garrido et al. (1972, 1974); Garrido et al: (1975); Formas et al. (1975); Jorquera et al. (1981). Hinzu kommt Lavilla (1987).

Dieser Kenntniszuwachs gilt nicht für das Verhalten. Auch als die Ethologie sich als selbständige Disziplin etablierte, erfolgte kein Wissenszuwachs über das Balz- und Brutpflegeverhalten von *R. darwinii*. Die bereits vorhandenen Beobachtungen reichen zwar, um zu zeigen, dass das Fortpflanzungsverhalten von *R. darwinii* in ganz wesentlichem Maße von dem anderer Amphibien abweicht, lassen aber auch große Lücken im Verständnis der Ethologie erkennen. In dieser Arbeit wird versucht, diese Lücken zu schließen und zu zeigen, wieweit das von anderen Anuren stark abweichende Balzverhalten von *R. darwinii* in funk-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

tionellem Zusammenhang mit seiner ebenfalls andersartigen Brutbiologie steht.

Seit über 15 Jahren wird ein Zuchtstamm von *R. darwinii* am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig (ZFMK) in Bonn gehalten, um ein möglichst vollständiges Verhaltensinventar dieser Art zu erstellen. Dies ist bei eingewöhnten Tieren im Terrarium leichter zu erreichen als im Freiland.

Im Ergebnisteil werden die arttypischen Verhaltensweisen detailliert beschrieben. In der Diskussion werden eigene Beobachtungen an *R. darwinii* Literaturangaben zu dieser Art und anderer nahe verwandter Arten gegenübergestellt, so etwa denen von Dendrobatiden, zu denen zeitweilig auch die Nasenfrösche als Unterfamilie Rhinodermatinae gerechnet wurden. Hierbei wurden insbesondere Arbeiten von WEYGOLDT (1980a, 1980b, 1984, 1986) sowie ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1988) berücksichtigt (dort jeweils weitere Literatur). Ferner wird diskutiert, wie das Verhalten von *R. darwinii* im Zuge allgemeiner Evolutionstrends im Vergleich mit diversen Froschlurchen aus anderen Gruppen entstanden sein könnte. Die nahe verwandte Art *Rhinoderma rufum* ist viel seltener und dementsprechend weniger gut untersucht. Auch für die vorliegende Arbeit konnten keine lebenden Exemplare beschafft werden, dennoch wird, wo möglich, ein Vergleich zwischen beiden Nasenfrosch-Arten gezogen.

2. MATERIAL UND METHODE

Die Hauptmethode dieser Untersuchung ist die direkte Beobachtung. Sie konnte zeitweilig im Freiland an den Orten Ñaneul in einem Waldstück des Fundo San Clemente, zum Teil in der Umgebung von Valdivia und auch in Mehuin (alles Provinz Valdivia, Chile) gemacht werden.

Die meisten Beobachtungen wurden jedoch in 3 Terrarien gemacht, die in Bonn unter freiem Himmel im Park des ZFMK aufgestellt sind.

2.1. Untersuchung im Freiland

Beobachtungen wurden bei mehreren Exkursionen in den Lebensraum von *Rhinoderma darwinii* gemacht. Was im Freiland am meisten auffällt, ist die Rufaktivität der ♂♂. Hier wurde registriert, aus welchen Standorten man die Balzrufe vernahm, und die Abhängigkeit von Wetterlage und Tageszeit notiert.

Weitere Information wurde durch Sichtung der herumhüpfenden Exemplare gewonnen. Es wurde nicht immer aktiv nach den Tieren gesucht, sondern auch abgewartet, bis man darauf stieß oder bis Exemplare spontan am Beobachtungsansitz auftauchten.

Es wurden auch Exemplare aus dem Freiland entnommen, woraus sich die bestehende Zuchtgruppe in Bonn rekrutierte.

Es wurde natürlich auch im Freiland soweit wie möglich festgehalten, ob es sich um tragende ♂♂ oder juvenile Frösche handelt. Alle anderen Details der Tiere waren schwer zu ermitteln. Es ist nicht möglich, die Geschlechter im Feld mit Sicherheit äußerlich zu unterscheiden. Die ♀♀ kann man nur dann leicht erkennen, wenn sie prall voll Laich sind, was sich in einem erweiterten Leibesumfang im Bereich der Lenden bemerkbar macht; die ♂♂ dagegen nur dann, wenn sie Junge tragen, wobei die Kehl-und Bauchregion stark aufgetrieben wirkt. Der „Antipptest" (=mit dem Finger die Bauchhaut berühren) worauf die Brut im Kehlsack mit heftigem Zappeln reagierte, erwies sich als sichere Bestätigung. Im Terrarium waren die Tiere individuell bekannt und damit auch ihr Geschlecht. Dieses erleichterte eine detaillierte Erfassung.

2.2. Untersuchung im Terrarium

Die meiste Zeit waren die Nasenfrösche als Zuchtgruppe auf drei Terrarien verteilt. Oft wurden aber auch kleinere Aushilfsterrarien verwendet, in die übergangsweise Tiere eingesetzt wurden. Die Terrarien waren mit einer abnehmbaren Frontscheibe versehen, so dass ungehindert Beobachtungen, Fotografien, Videoaufnahmen und Tonaufnahmen gemacht werden konnten.

2.2.1. Terrarienanlage. Die Terrarien (120,0 x 41,5 x 50,0 cm) sind als Aquaterrarien gebaut (Abb. 1), in denen die gesamte Grundfläche bis zu ca. 8 cm Höhe mit Wasser gefüllt ist. In der hinteren Hälfte ist eine auf Stelzen stehende Plattform als Landteil (herausnehmbar) eingebaut. Darauf befindet sich ganz hinten ein flacher, von rechts nach links abfallender „Kanal", der links in eine flache Schale einmündet. Der Überlauf dieser Schale ragt etwas über den Vorderrand der Plattform, so dass sich hier ein kleiner Wasserfall bildet. Der Landteil ist mit einer Lage Blähton versehen, worauf sich eine dünne Schicht Torf befindet. Bepflanzt ist er hauptsächlich mit Moos (*Mnium undulatum* und *Plagiothecium* sp.), aber auch andere Pflanzen (*Oxalis acetosella*) haben sich angesiedelt. Den Übergang vom Wasser- zum Landteil bilden vor allem an den Enden links und rechts befindliche, treppenförmig aufgemauerte Schiefersteine, die als Ausstiegmöglichkeit für die Frösche dienen. Auch das Javamoos (*Vesicularia dubyana*) rankt daran empor und wächst außerhalb des Wassers auf dem Landteil weiter. Je eine kleine Aquarienpumpe pumpt das Wasser in jedem Terrarium vom Wasserteil in den Kanal. Von dort sickert auch ein erheblicher Teil des Wassers über Moos, Torf und Blähton wieder nach unten und hält den bewachsenen Landteil immer feucht genug für etwaige Eiablagen. Es ist wichtig, dass im Wasserteil, das sich unter dem Landteil erstreckt, kein Labyrinth entsteht, sondern dass von jedem Punkt aus ein leichtes Herauskommen der Frösche auf das freie Wasser möglich ist.

Die Vorderfront der Terrarien besteht aus einer unteren, fest eingeklebten 10 cm hohen Frontscheibe, die auch den Wasserteil nach vorne abschließt. Die oberen 40 cm der Front werden von einer abnehmbaren Glasscheibe gebildet. Die Grenze zwischen fester und abnehmarer Frontscheibe dient als Überlaufmöglichkeit des Überschusses an Regenwasser.

Die Terrarien stehen ganzjährig draußen, so dass die Frösche, obwohl durch Bäume vor voller Sonneneinstrahlung geschützt, im Übrigen der Witterung ausgesetzt sind. Der Regen kann durch „Fliegendraht" aus Aluminium oder Plastik, der als Terrarienabdeckung in einen Aluminiumrahmen eingespannt ist, direkt einfallen. Lediglich im Winter wird durch weitere Abdeckung mit einer Noppenfolie und durch einen Aquarienheizer im Wasserteil dem Einfrieren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

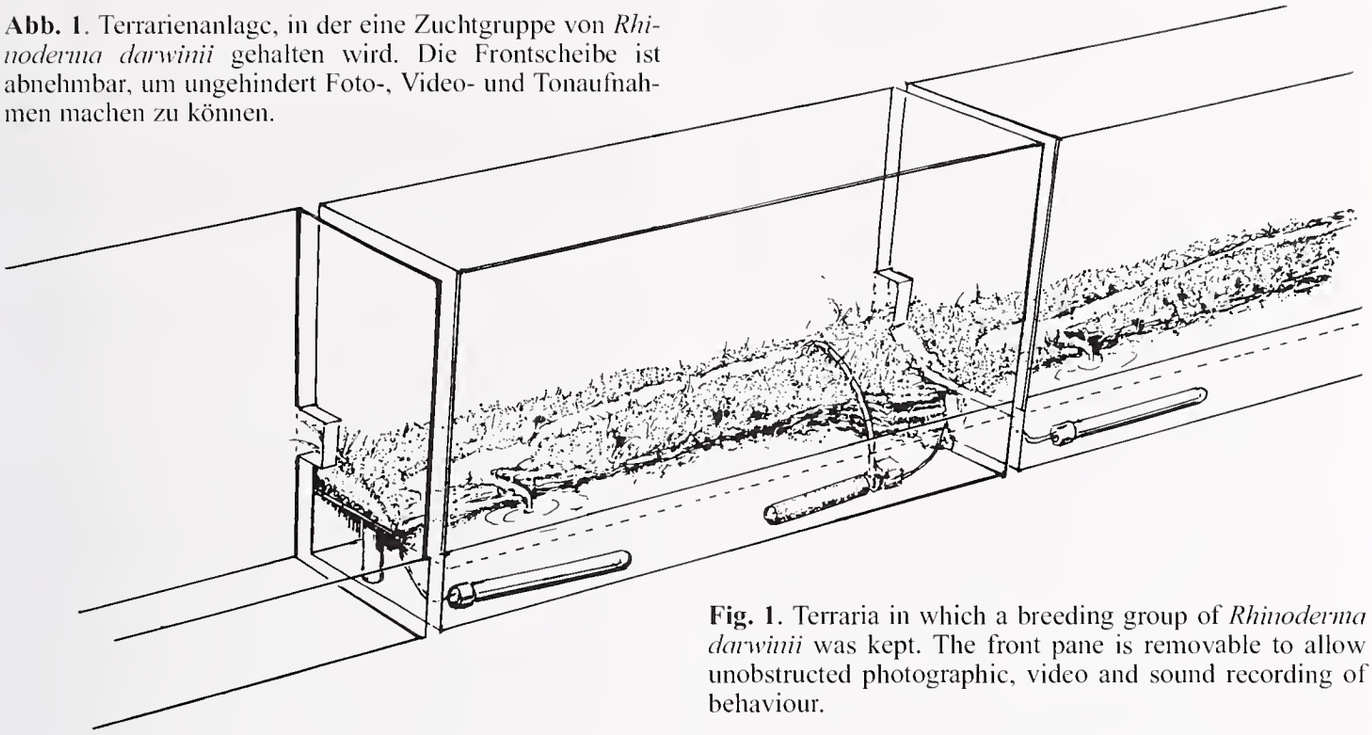


Abb. 1. Terrarienanlage, in der eine Zuchtgruppe von *Rhinoderma darwinii* gehalten wird. Die Frontscheibe ist abnehmbar, um ungehindert Foto-, Video- und Tonaufnahmen machen zu können.

Fig. 1. Terraria in which a breeding group of *Rhinoderma darwinii* was kept. The front pane is removable to allow unobstructed photographic, video and sound recording of behaviour.

vorgebeugt. Die Aquarienheizer sind durch Drehen am Einstellknopf auf 2–3 °C heruntergeregelt. Bei neueren Heizern geht das leider nur, indem man gewaltsam den Regelknopf unter die untere Begrenzung herunterdreht und in einem Eimer Wasser mit schwimmenden Eiswürfeln justiert.

2.2.2. Fütterung. Gefüttert wird 1 bis 2mal wöchentlich mit „Wiesenplankton" und/oder mit jungen Heimchen. Auch liegen meist Joghurtbehälter mit Obstabfällen, in denen sich halbwilde *Drosophila*-Zuchten befinden, in den Terrarien, was besonders den jungen Nasenfröschen zugute kommt. Speziell für junge Frösche wird mit dem Netz auch das in manchen Jahreszeiten gehäufte Aufkommen von Blattläusen unter Ahornbäumen genutzt. Schließlich spielen Kollembolen, die im Terrarienboden natürlich heranwachsen, eine Rolle als Nahrung für frisch umgewandelte Jungfrösche.

2.2.3. Individuelle Registrierung der Frösche. Die Bauchzeichnung der verschiedenen Individuen ist sehr unterschiedlich und ändert sich im Leben eines jeden Individuums nur wenig. Fotokopien der Unterseite des in einem durchsichtigen Gefäß auf den Fotokopierer gelegten Frosches lieferten eine Art von Passbild für Karteikarten, die den jeweiligen Individuen zugeordnet, und in mit den wichtigsten Lebensdaten versehen wurden.

2.2.4. Foto-, Video-, Tonaufnahmen und Zeichnungen. Es wurden zahlreiche Fotoaufnahmen gemacht. Anfangs mit einer Zeiss Ikon Contaflex mit 45 mm Brennweite und verschiedenen Vorsatzlinsen. Ein auf Schärfen-Ebene einstellbares Distanz-Stäbchenpaar, das im Sucher fokussiert und gerade noch an den Bildkanten erkennbar ist, deutete den Bildausschnitt an. Der rechte Stab trug auch den Sensor für die Blitzsteuerung (Auflicht). Durch Probeaufnahnen konnte das System auf möglichst kleine Blende geeicht werden. Wenn die Kamera so gehalten wurde, dass das Objekt genau zwischen den Stäbchenenden lag, war es scharf. Die Stäbchen störten die Frösche wenig. So war es nicht nötig, mit Kopf und Kamera den Tieren zu nahe zu kommen, was eine wesentlich größere Störung bedeutet hätte.

Später wurde nacheinander mit 2 verschiedenen Nikon Kameramodellen mit einem 105 mm Objektiv, Autofokus und TTL Blitzmessung gearbeitet. Die lange Brennweite hat wiederum den Sinn, nicht mit dem Kopf zu nahe kom-

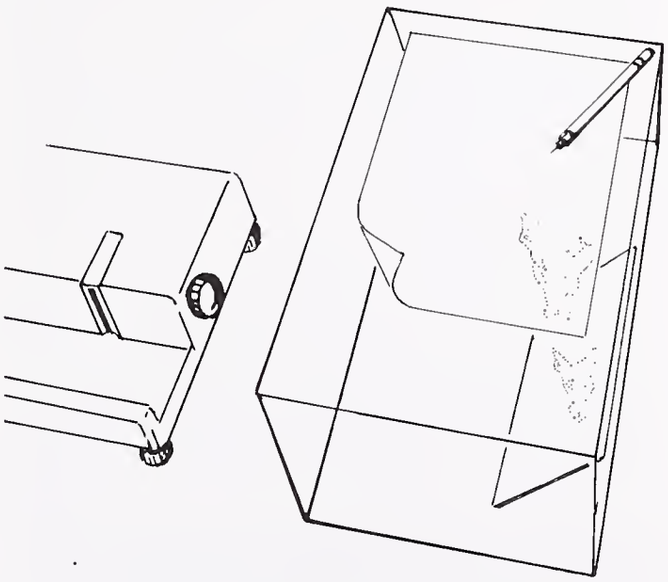


Abb. 2. Einrichtung zur Erstellung von Zeichnungen ausgehend von Dias oder Video-Prints. Der Diaprojektor ermöglicht, den geeigneten Vergrößerungsmaßstab zu wählen.

Fig. 2. Device to make drawings based on slides or video prints. The slide projector allows to choose the appropriate scale of magnification.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

men zu müssen. Dieses erspart zwar den Einsatz von Distanzstäbchen, aber das Schärfentiefen-Ergebnis war nicht immer optimal.

Es wurde auch ein Video 8 Camcorder Sony mit Zoom-Objektiv (11–66 mm) und Autofokus eingesetzt. Die Vorsatzlinsen der Contaflex passen dazu und wurden verwendet, um nah genug an das Objekt heranzukommen. Ein spezielles Stativ, vor dem Terrarium aufgestellt, ermöglichte es, mit der Videokamera bei abgenommener Frontscheibe ein Stück in das Terrarium einzufahren. Es wurden etwa 15 Stunden Videoaufnahmen gedreht.

Oft geschehen die Vorgänge in einem Versteck zwischen dem Moos, so dass für Foto und Video kaum ein Zugang besteht. Gegebenenfalls konnten kleine Vegetationsteile vorsichtig entfernt werden. Die Möglichkeiten sind aber hier begrenzt, da man dadurch die Frösche verschrecken kann. Daher wurden die Illustrationen in dieser Arbeit durch Bleistiftzeichnungen ergänzt.

Ebenso wurden Tonaufzeichnungen angefertigt, und zwar sowohl mit einem Uher Tonbandgerät als auch durch die Simultan-Aufzeichnung der Videoaufnahmen (Video 8 Sony Camcorder). Die Bioakustische Auswertung soll jedoch anderweitig publiziert werden (Busse & Peters in Vorb).

2.3. Auswertung

Es wurde angestrebt, eine deskriptive Darstellung aller Verhaltensweisen im Sinne eines Verhaltensinventars zu erstellen. Die Verhaltensweisen wurden benannt und charakterisierende Positionen abgebildet.

Die gesamten Bewegungsabläufe sind nicht ohne erheblichen Aufwand darstellbar, daher sind lediglich Standbilder in den jeweiligen Positionen, die den Bewegungsablauf am besten charakterisieren oder erahnen lassen, ausgewählt worden. Ausgegangen wurde von Farbdias, Video-Standbildern und Bleistiftzeichnungen. Zur Vereinheitlichung wurde jedoch alles mit Tusche abgezeichnet. Der Versuch, nur einfache Umrisszeichnungen anzufertigen, gab keine befriedigenden Ergebnisse, weil dadurch Details der Räumlichkeit wegfallen und einen stark verfälschten Eindruck vermitteln. Daher wurden möglichst gegenständliche, mit punktierten Schattierungen gezeichnete Abbilder der Foto- bzw. Videostandbilder wiedergegeben.

Es wurde bewusst auf abstrahierende Zeichnungen von Verhaltensweisen verzichtet. Protokollskizzen fanden nur Eingang nach Abgleich mit Foto- und Videomaterial, so dass die Abbildungen Standbilder tatsächlich da gewesener Stellungen darstellen. Zwei Verbesserungsmöglichkeiten wurden allerdings dabei genutzt: Unschärfen konnten korrigiert werden und durch Gegenstände verdeckte Körperteile konnten herausgearbeitet werden. Es wurde möglichst wenig ergänzt, so dass davon ausgegangen werden kann, dass, wenn etwa eine Extremität abgebildet ist, sie auch in der Tat der Original-Lage entspricht. Es zeigte sich, dass ohne nennenswerte Interpretation von fotografisch nicht optimalen Dias oder Videoprints recht gute Zeichnungen gemacht werden konnten.

Ein Hilfsmittel für das Auswerten von Diamaterial war ein auf eine der Frontseiten gestelltes kleines Aquarium. Ein Diaprojektor wirft ein Bild auf einen in 45° darin aufgestellten Spiegel, der es nach der oberen Frontseite umlenkt, wo es auf Pergamentpapier abgepaust werden kann (Abb. 2). Ein Dimmer an der Elektrozuleitung des Projektors erlaubt die Justierung der Helligkeit.

Für die Bearbeitung des Videomaterials stand ein Hitachi Videoprint Auswertgerät zur Verfügung. Hier konnte teils direkt in Originalgröße auf der Glasoberfläche des obigen auf der Seite liegenden Aquariums abgepaust werden, teilweise wurden über Zwischen-Fotokopien Maßstabsanpassungen vorgenommen.

Die Verhaltensabläufe wurden mosaikartig aus geschriebenen allgemeinen Protokollen zusammengestellt; natürlich geschah das auch immer wieder in Abgleich mit Videoaufnahmen. Auch die Karteikarten mit den individuellen Eckdaten leisteten gute Hilfe.

Es ist zwar eine große Anzahl an Einzelbeobachtungen vorhanden, trotzdem wurde auf rechnerische statistische Auswertung verzichtet, da jeder Fall in den Nuancen wiederum anders ist und keine Standardisierung von „Versuchsbedingungen" zulässt. Dennoch sind statistische Überlegungen von Bedeutung: Wenn ein Fall nur ein oder sehr wenige Male auftrat, wurde er als „Zufall" gewertet. Wenn andererseits bei einer bestimmten Situation ein Fall 5mal auftrat, der Alternativ-Fall jedoch kein Mal, dann wurde er als zufallsunabhängig gewertet und als erwähnenswert erachtet.

3. ERGEBNISSE

3.1. Die Verteilung im Gelände

Der Lebensraum von *Rhinoderma darwinii* ist der sommergrüne Laubwald und der immergrüne Regenwald der gemäßigten Klimazone des westlichen Südamerika (Terminologie nach Schmithüsen et al. 1956: 34ff). Der besondere Verbreitungsschwerpunkt liegt dabei in dem Bereich des valdivianischen Regenwaldes. Hier herrschen *Nothofagus*-Arten (Südbuchen) vor. Dieser Wald ist aber auch reich an anderen Bäumen wie Myrten- (Myrtaceae) und Lorbeergewächsen (Lauraceae). Ferner sind Vertreter der folgenden Familien für diese Pflanzengesellschaft charakteristisch: Proteaceae, Winteriaceae, Cunoniaceae. Die Verteilung von *R. darwinii* im Wald ist recht ungleichmäßig, so dass über längere Strecken keine Exemplare zu finden sind, obgleich einem der Biotop geeignet erscheint. Andererseits gibt es Bereiche, in denen eine Häufung auftritt. Dort findet man Besiedlungsdichten von bis zu mehreren Individuen je Quadratmeter. Dabei sind bisweilen alle Altersstufen von Juvenilen über Adulte bis zu brut-tragenden ♂♂ vorhanden.

Eine Charakteristik dieser Fundorte ist, dass der Wald dort etwas lichter ist; etwa wo durch einen gefallenen Baumriesen ein Loch in das Blätterdach geschlagen wurde, so dass am Boden kriechende *Netrera*-Pflanzen genügend Licht zum Wachsen vorfinden und vermoderndes Holz, Baumstämme oder auch Steine umranken oder aber sich halb schwimmend über kleine Wasserrinnsale ausbreiten.

Eine wichtige Erscheinung ist, dass diese Aggregationen von Nasenfröschen nur in der Nähe von Oberflä-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

chenwasser anzutreffen sind und seien die Wasserkörper noch so klein. Dabei kann es sich beispielsweise um das an einer Wegböschung herunterrieselnde Sikkerwasser oder um von einem Rinnsal gespeiste Sumpfflächen handeln, welche von kleinen Wasserlöchern durchzogen sind, wie sie manchmal durch die Trittspuren von Rindern in dem humusreichen Boden entstehen.

Die Stellen gehäuften Auftretens der Nasenfrösche bleiben trotz einiger Veränderungen in der Vegetationsdecke über Jahre erhalten. Aber auch hier sind Grenzen gesetzt, bei deren Überschreitung die Frösche verschwinden. Mir sind einerseits Orte bekannt, die über mehrere Jahre besiedelt waren, bis sie in der Folge massiver anthropogener Eingriffe zu land- oder forstwirtschaftlicher oder gar baulicher Nutzung so weitgehend verändert wurden, dass sie von *Rhinoderma* verlassen wurden. Andererseits beobachtete ich auch eine Fläche von wenigen hundert Quadratmetern von 1962–1969, die eine Brutaggregation dieser Art beherbergte. Auch bei einem neuerlichen Besuch im Jahre 1985 war sie zahlreich besiedelt. Zwei Jahre später allerdings, 1987, war das Gebiet mit der autochtonen Vegetation vollkommen zugewuchert, wonach kein einziger Nasenfrosch mehr zu sehen oder zu hören war. Der Biotop darf demnach weder zu stark exponiert noch zu stark bewaldet sein, so dass immer noch genügend Licht für eine Bodenvegetation aus Gräsern, *Netrera* und Moosen vorhanden ist.

3.2. Allgemeine Balzaktivität und Rufe

In ihrem natürlichen Lebensraum fallen die Standorte der Frösche durch die Rufaktivität der ♂♂ auf. An einem kleinen Wasserlauf hört man die Einzelindividuen von ihren Standorten, die ein bis mehrere Meter voneinander entfernt liegen, rufen. Es wird jedoch viel weniger gerufen, als die Anzahl der tatsächlich vorhandenen ♂♂ erwarten lässt; ein relativ hoher Anteil schweigt, so dass nicht so intensiv rufende Chöre entstehen wie bei manchen anderen Froschlurchen. Das Rufen einzelner ♂♂ kann die Lautgebung anderer sowohl stimulieren als auch hemmen. Ältere und somit meist kräftigere ♂♂ rufen im Allgemeinen mehr, aber es sind auch einzelne, relativ schmächtige, viel rufende Exemplare beobachtet worden.

3.2.1. Aktivitätsschwankungen und äußere Faktoren. In der Rufaktivität ist eine Tagesperiodik zu beobachten. Als tagaktive Tiere sind sie während der ganzen hellen Tageszeit zu hören, in der Nacht jedoch wenig oder garnicht. Hierin decken sich die Befunde im Freiland und auch im Terrarium. Rufaktivitätsmaxima stellen sich jedoch in der Morgen- und in der Abenddämmerung ein.

In Bezug auf den jahreszeitlichen Wechsel wurde sowohl im Freiland als auch in Gefangenschaft festgestellt, dass die Rufaktivität während der ganzen günstigen Jahreszeit mit gewissen Schwankungen anhält, sofern die Temperatur zwischen 8 und 25°C liegt. Es gibt jedoch momentane Wetterbedingungen, die die Rufaktivität beeinflussen: an kühlen regnerischen Frühlings- oder Sommertagen wird besonders viel gerufen; an trockneren und zu warmen Tagen lässt die Rufaktivität nach oder wird ganz eingestellt. In dem besonders warmen und trockenen Sommer 1995 in Bonn, bei dem die Tiere an den Rand ihrer Temperatur-Toleranzen kamen, waren sie besonders inaktiv. Während trocken-warmer Sommerphasen sind auch in ihrer Heimat keine Balzrufe zu hören. In den Terrarien wurde bei steigender Temperatur und trockener Witterung die Rufaktivität als erstes eingestellt. Die Tiere gingen dann aber immer noch der Futteraufnahme nach und waren tagsüber im Terrarium zu sehen. Erst in Zeitabschnitten, in denen die Tagesmaxima in die Nähe von 30°C kamen, blieben sie – zumindest tagsüber – versteckt. Die Haltungserfahrungen zeigten ebenfalls, dass die Tiere, die in Bonn unter Wohnraum- bzw. Laborbedingungen gehalten wurden, wenig riefen und sich auch nicht fortpflanzten, sondern vielmehr kränkelten und teilweise dahinstarben. Als die Überlebenden jedoch in die im Freiland stehenden Terrarien umgesetzt wurden und nun dem Regen sowie kühleren Temperaturen ausgesetzt waren, änderte sich ihr Verhalten sehr schnell: die Rufaktivität nahm stark zu, und bereits nach 14 Tagen fand die erste Eiablage statt.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich schließen, dass das Aktivitäts-Optimum für *R. darwinii* bei Temperaturen unter 20°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit möglichst nahe dem Sättigungspunkt liegt. Wenn diese Bedingungen gegeben sind, halten sich die Tiere viel im Freien außerhalb ihrer Verstecke auf. Sowohl im Gelände als auch im Terrarium gehen sie dabei ihren Aktivitäten wie Nahrungserwerb und/oder Balz nach. Ebenso wie an heißen Sommertagen verkriechen sie sich auch dann, wenn die nächtlichen Temperaturen unter 5°C absinken, in tieferen Verstecken. Sie können bedingt auch Temperaturen unter dem Gefrierpunkt vertragen, denen sie in ihrem natürlichen Lebensraum ebenfalls ausgesetzt sind. Ein Exemplar überlebte in einem Terrarium, dessen Wasserteil unter Bildung einer 5 cm dicken Eisschicht zufror.

3.2.2. Ungerichtetes Balzverhalten. Hier sollen zunächst die Verhaltensweisen der Balz angesprochen werden, die stattfinden, bevor zwei Tiere einander begegnen, und somit nicht auf bestimmte Individuen ausgerichtet sind, sondern ungerichtet erfolgen. Die Einzelheiten des Balzverhaltens konnten am besten im Terrarium beobachtet werden. Dort haben einige ♂♂ einen oder mehrere bevorzugte Aufenthaltsorte, an denen sie rufen. Dabei lassen sich verschiedene

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Steigerungsphasen erkennen, die in den folgenden Abschnitten erläutert werden.

Balzplatz im Zusammenhang mit Ortsveränderungen und Fressaktivität. Zunächst sitzen die ♂♂ beispielsweise in wenige Zentimeter voneinander entfernten Unterständen oder leichteren Versteecken. Sie bewegen sich mal auf ihr jeweiliges Versteck zu und entfernen sich erneut; dabei lassen sie in Abständen ihren Balzruf hören. Das Versteck kann eine kleine Höhle im Gestein, oder ein kleiner freier Raum unter Holzstücken sein, meistens ist es aber nur ein kleiner Einschlupf in die dichtere bodendeckende Vegetation. Im Freien wurden die Tiere oft an Stellen gefunden, an denen sie hinter sich einen Bereich mit dichterem Bodenbewuchs und vor sich noch einige Zentimeter bemoostes Ufer vor einer kleinen Bodenvertiefung hatten, die mit Wasser gefüllt war. Manchmal saßen sie gerade dort, wo ein Sonnenstrahl den Waldboden erreichte.

Vor dem Versteck lassen sie in Abständen von einigen Sekunden bis zu mehreren Minuten zunächst ungerichtet ihre Rufe ertönen. Manchmal rufen sie auch – den Blick auswärts gewandt – direkt aus dem Versteck heraus. Während der Rufaktivitätsphasen sind sie durchaus auch bereit zu fressen und schnappen ein vorbeihuschendes Insekt in gewohnter Weise. Nach einer kleinen Pause wird dann erneut gerufen. Durch Futtergaben lässt sich die Balzaktivität nur kurzfristig unterbrechen. Es konnte festgestellt werden, dass Futtergaben insgesamt die Balzaktivität erhöhten, da nach Beendigung der Mahlzeit erneut und in verstärktem Maße gerufen wird.

In dieser Intensitätsphase des Balzverhaltens können die Tiere tagelang verbleiben. Es gibt dann aber auch immer wieder Zeiten, in denen die Rufaktivität wieder abnimmt, um danach wieder für einige Tage zuzunehmen. Hier lässt sich ein positiver Zusammenhang mit feuchtem Wetter feststellen. Eine Erhöhung der Rufaktivität, die bereits vor der Wetterveränderung eintritt, konnte ebenfalls beobachtet, aber nicht unzweifelhaft abgesichert werden. Es ist wahrscheinlich, dass die Rufaktivitätsphasen auch von endogenen Rhythmen gesteuert werden, welche sich mit den exogenen Faktoren überlagern.

Der Balzruf der ♂♂. Der Balzruf ist eine Abfolge von 3 bis 5 aufeinander folgenden Pfeiftönen, die in Abständen von etwa einer halben Sekunde abgegeben werden. PENNA & VELOSO (1990) zeigen ein Klangspektrogramm und Oszillogramm, welches sogar aus 7 Einzeleinheiten besteht. Jede Einheit oder Silbe ist der anderen sehr ähnlich und kann eine gewisse Zweiteilung aufweisen. Die Pause zur letzten Silbe kann gelegentlich etwas länger ausfallen (BUSSE & PETERS in Vorb.).

Ruf-Interaktion verschiedener Individuen. Es konnten wechselseitige Einflüsse im Zusammenwirken verschiedener rufender ♂♂, deren Standorte meterweit auseinander liegen, festgestellt werden. Im Allgemeinen alternieren die Rufe; ein geschlossener Chor, wie bei manchen anderen Froschlurchen (vgl. BUSSE 1971) kommt nicht zustande. Eine Kommunikation der Tiere untereinander findet sicher statt; je nach Abstand ändert sich jedoch die Funktionsweise der Interaktion zwischen den Einzelindividuen.

Wenn zwei ♂♂ in einem Terrarium zusammengesperrt waren, konnte beobachtet werden, dass sie zwar anfangs beide riefen – ein Zustand, der mehrere Tage anhalten konnte. Auf die Dauer wurde jedoch eines davon „mundtot gemacht", es stellte das Rufen ein.

Rufaktivität, Territorialität und Geschlechterverhältnis. Der beobachtete häufigere Standortwechsel der nicht-rufenden ♂♂ würde im Freiland dazu führen, dass sie einen größeren Abstand zu ihrem rufenden Rivalen erreichen, wo sie dann die Möglichkeit haben, sich erneut in ihre Rufaktivität hineinzusteigern. Wie aus dem Geschilderten hervorgeht, dürfte das Balzrufen eine wichtige Rolle bei der Regelung der Territorialität spielen. In der Enge des Terrariums funktioniert dies nur ansatzweise. Im Freiland jedoch wirkt dieser Vorgang sich in der Weise aus, dass es zu einem fließenden Gleichgewicht zwischen den die Individuen zusammenführenden und den die Individuen trennenden Tendenzen kommt, so dass auf diese Weise die Abstände zwischen den rufenden ♂♂ reguliert werden. Wahrscheinlich genügt zur Etablierung der momentanen Dominanzverhältnisse die Intensität des Rufverhaltens, die ihrerseits mit der jeweiligen momentanen Fortpflanzungsbereitschaft gekoppelt ist. Die Individuen wechseln in nicht genau vorgegebenen Zeitabständen und auch sehr ungleichen Zeitanteilen zwischen balz- bzw. rufaktiven Phasen und solchen ohne Rufaktivität.

Auch in den Terrarien konnte festgestellt werden, dass verschiedene ♂♂ zeitlich zueinander versetzt territorial wurden, was aber nicht bei allen Individuen auftrat. In der Natur sowie auch in unseren Nachzuchten ist das Geschlechterverhältnis generell zugunsten der ♂♂ verschoben, was womöglich in einem sinnvollen Zusammenhang mit ihrem durch die Brutpflege bedingten wesentlich größeren Zeitaufwand pro aufgezogener Brut steht als es bei den ♀♀ der Fall ist, die bald nach einer Eiablage potentiell wieder für eine weitere Brut zur Verfügung stehen können (siehe Diskussion).

3.2.3. Partiell gerichtetes Verhalten. Diese Verhaltensphase spielt sich ab, solange zwar das ♀ eine Information erhält, die vom rufenden ♂♂ ausgeht, dieses aber umgekehrt noch keine Information vom ♀♀ hat, da es die potentielle Partnerin noch nicht sieht. Es gibt also keine Rückkopplung zum ♂, das noch unge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

richtet sendet, während das ♀ schon grob akustisch auf den Rufer ausgerichtet ist. Der Ruf-Suchvorgang kann mehrere Stunden dauern. Er läuft auch nicht immer mit der gleichen Intensität ab, sondern geschieht in Schüben. Zwischendurch ebbt entweder die Suchintensität des ♀ ab, oder auch das Rufen des ♂ lässt nach, um dann nach Stunden oder erst nach Tagen wieder einzusetzen. Hierbei spielen die Wetterbedingungen eine wichtige Rolle.

Es hat sich deutlich gezeigt, dass sich laichbereite ♀♀ in ihrer Reaktion auf die Balzrufe der ♂♂ stark von allen anderen Individuen unterscheiden.

Das Hüpfen des ♀ zum rufenden ♂. Wenn ein rufendes ♂ sich im benachbarten Terrarium befand, begaben sich laichbereite ♀♀ in die Nähe der Trennwand der Behälter und versuchten, diese zu überwinden. Wenn man sie dann umsetzte, brauchten sie nur wenige Minuten der Eingewöhnung, um das Suchverhalten fortzusetzen. Die Verhaltensfolge geschieht in der Form, dass unmittelbar nach einem Ruf das ♀ grob in die Richtung, aus der der Balzruf des ♂ kommt, hüpft. Nicht jeder Ruf löst eine sichtbare Reaktion des ♀ aus. Manchmal vergehen einige Rufe, ehe das ♀ erneut durch Hüpfen reagiert. Die Wiederholung kann unter Umständen eine Richtungskorrektur oder auch eine Richtungs-Verschlechterung beinhalten, die dann erst bei einer der nächsten Aktionen wieder korrigiert wird.

Über das Ziel schießen und Richtungskorrektur. Manchmal bewegt sich das ♀ am Versteck des ♂ vorbei und korrigiert die Richtung erst dann, wenn es schon ein erhebliches Stück (10 bis 20 cm) über das Ziel hinausgehüpft ist. Dies kann sich unter Umständen mehrmals wiederholen. Gerichteter wird das Verhalten erst, wenn Sichtkontakt zustande gekommen ist.

3.2.4. Wechselseitiges Annäherungsverhalten. In diesem Kapitel wird das ganze Paarungs-Vorspiel und das agonistische Verhalten beschrieben, das abläuft, sobald die Tiere in Sichtkontakt stehen. Es besteht eine wechselseitige visuelle Rückkopplung. Sehr häufig ist dabei zu erkennen, dass Bewegungen eines Individuums die sofortige Reaktion des anderen auslösen. Im Freiland ist es praktisch nicht möglich, diesen Verhaltensablauf zu untersuchen, weil der Beobachter die Frösche stört. Aus diesem Grunde sind die in diesem Kapitel dargestellten Beobachtungen ausschließlich im Terrarium an eingewöhnten Tieren gemacht worden, was wiederum Artefakte durch die künstliche Situation der Gefangenhaltung beinhalten kann.

Das Annäherungsverhalten besteht aus vielen Elementen, die sich wiederholen können; andererseits kann es sein, dass unter bestimmten Bedingungen einzelne Elemente ausgelassen werden, so dass der Ablauf auf ein sehr frühes Stadium zurückfällt, dass der Ablauf auch völlig abgebrochen wird oder dass – falls bei ♂♂ *und* ♀♀ die Bereitschaft zum Ablaichen erreicht ist – alle Handlungen bis zur Gametenabgabe in sehr verkürzter Form stattfinden. Der Ablauf kann auch dadurch modifiziert werden, dass die Tiere verschieden groß oder unterschiedlich sexuell motiviert sind.

Nach den vorliegenden Fakten erscheint es aber wahrscheinlich, dass alle Elemente des hier geschilderten Annäherungsverhaltens im Freiland tatsächlich vorkommen; sie werden hier in der Reihenfolge geschildert, in der sie am häufigsten vorkamen. Ihre Funktion wird später unter dem Blickwinkel der abweichenden Fortpflanzungsbiologie diskutiert.

Anhüpfen. Wenn ein ♀ in das Gesichtsfeld eines ♂ kommt, reagiert dieses in der Regel, indem es sich in Richtung auf die soeben wahrgenommene Veränderung ausrichtet und gegebenenfalls einmal darauf zuhüpft; dabei kann ein kurzer Laut (s.u.) auftreten. Bewegungen eines Tieres können dann Bewegungen des anderen auslösen, so dass eine kurze Reaktionskette von kleinen Sprüngen und gegenseitigen Ausricht-Bewegungen ablaufen kann, die aber meist schnell wieder zum Erliegen kommt (vgl. JANVIER 1935). Sowohl optische Wahrnehmung der Bewegung als auch taktile Reize lösen eine Reaktion des Partners aus. In den Hüpfpausen kann dann wieder der Balzruf des ♂ ertönen, der das ♀ wieder zu neuer Aktivität anregt, so dass wieder eine Serie von Anhüpf-Versuchen erfolgt, bis schließlich ein Exemplar das andere so trifft, dass es auf dessen Rücken gerät. Beide Geschlechter können die Aufsitzposition einnehmen. Wenn aber das ♀ oben sitzt, ist sie nur von kurzer Dauer, da sich das ♂ entweder sofort oder nach einigen Sekunden herauslöst, und das Anhüpfen von neuem beginnen kann. In dieser Phase des Verhaltens hat sich das ♂ durch sein Hüpfen mehr oder weniger weit von seinem Versteck entfernt, sofern sich überhaupt eines in der Nähe befand. Selbst wenn das ♂ bei dem Fortgang des Anhüpfens in geeigneter Position auf dem ♀ zu sitzen kommt und dieses nicht auskeilt (s. Auskeilen), so führt das ohne geeignetem Versteck nicht zum Ablaichen und das Paar trennt sich wieder.

Anhüpflaut. Während des Anhüpfens oder auch bei den Positionskorrekturen äußern beide Geschlechter oft einen charakteristischen Laut, der aus einem kurzen einsilbigen Piepen besteht. Er ist nicht mit dem mehrsilbigen Balzruf (s. o.) zu verwechseln. Der Anhüpflaut ist zwar meist an die Bewegung gekoppelt, kann aber vor allem bei fortgeschrittenem Vorspiel auch ohne gleichzeitige Bewegungen abgegeben werden. Obgleich die ♂♂ den Anhüpflaut häufiger vorbringen, gibt es auch Situationen, bei denen ♀♀

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

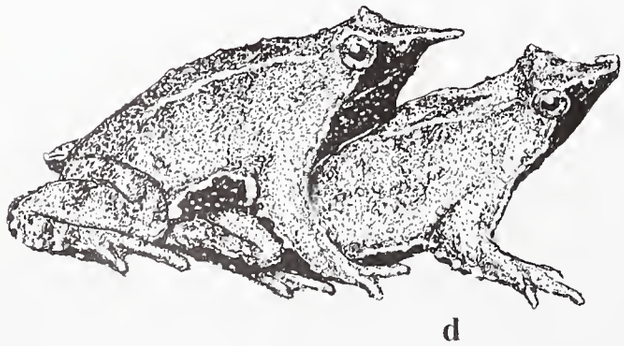


Abb. 3. Direktes Annäherungs- und Paarungs-Verhalten: In dieser Form findet die Annäherung nur dann statt, wenn das ♂ schon sehr stark auf sein Versteck fixiert ist, und das ♀ sich schon in sehr fortgeschrittener Ablaichbereitschaft befindet. (Dieses ♀ hatte sich zuvor, beim Versuch zum im Nachbarterrarium rufenden ♂♂ zu hüpfen, die Nase verletzt). **a** Gerichtete Annäherung des ♀ an das ♂, sobald es beim ersten Sichtkontakt dessen Bewegung wahrnimmt; **b** das ♂ richtet sich bei Wahrnehmung des ♀, indem es kleine Seitwärtsschritte mit den Vorderextremitäten macht, auf dieses aus, was ein erneutes Annähern des ♀ auslösen kann; **c** In einigen Fällen kommt es zu einem Kopfsprung des ♀ unter das ♂ und dabei einwärts in das Versteck; **d** Sobald das ♀ unter dem ♂ ist, dreht es sich wieder in Auswärtsrichtung, was durch das ♂ gegenkompensiert wird, und was zur Appositionsstellung führt, wobei beide aus dem Versteck herausschauen. Nur wenn dies im Versteck geschieht, kann es schließlich zur Eiablage kommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gegenüber wenig aktiven ♂♂ den Anhüpflaut häufig äußern (dabei auch oft ohne Hüpfen). In einem Fall wurde er sogar bei zwei ♀♀, die sexuell hoch motiviert waren, durch das Tonband-Abspielen des männlichen Balzrufs ausgelöst, und zwar in dem Augenblick, als das eine ♀ das andere hüpfen sah. Als jenes wiederum die Bewegung eines in diesem Moment wenig sexualbereiten ♂ sah, äußerte es ebenfalls den Anhüpflaut. Sowohl beim ♂ als auch beim ♀ signalisiert dieser Laut einen hohen Grad an sexueller Erregung.

Anvisieren. Wenn das ♂ schon sehr auf sein Versteck fixiert ist, dann verlässt es dieses in der Regel nicht mehr. Falls nun durch Rufen ein ♀ in den Sichtbereich des ♂ gelangt, wird es aus dem Versteck heraus anvisiert (Abb. 3 a, b). Hierbei macht das ♂ Positionskorrekturen und richtet seine Längsachse auf das ♀ aus. Ausgelöst werden die Positionskorrekturen von Bewegungen bzw. Positionsänderungen des ♀. Die einzelnen Hüpfer des ♀ können vom Anhüpflaut begleitet sein, was möglicherweise die Wirksamkeit unterstreicht.

Stempeln. Auf Bewegungen des ♀ reagiert das ♂ durch immer erneutes frontales Anvisieren. Die Körperachse wird immer wieder auf die neue Position des ♀ ausgerichtet. Dazu macht das ♂ mit den Vorderbeinen kleine Schritte seitwärts. Wenn nun aber keine Positionskorrektur mehr nötig ist, weil das ♀ direkt vor dem Versteck steht, macht es manchmal diese Schrittbewegung mit den Vorderbeinen trotzdem. Es tritt auf der Stelle, ohne die Körperposition nennenswert zu verändern.

Auskeilen (Wegschleudern). Das Auskeilen ist das Wegschleudern eines anderen Individuums durch einen gezielten Tritt mit dem Hinterbein. Es tritt als Reaktion auf Berührung auf. Aus einer mehrfachen wechselseitigen Abfolge dieser Verhaltensweise entsteht das charakteristische Anhüpf-Auskeil-Verhalten. Typisch ist etwa folgender Ablauf: Ein ♀ sitzt am Wasser, zwei oder drei ♂♂ sitzen im Umkreis. Bei einer Bewegung des ♀ hüpft ein ♂ darauf zu, und nach einigen gerichteten Sprüngen berührt es das ♀. Eine mögliche Reaktion ist die Flucht. Eine andere Reaktion ist, dass das ♂ vom ♀ sofort weggeschleudert wird.

Der Bewegungsablauf des Auskeilens bzw. Wegschleuderns konnte erst genauer anhand von Videoaufnahmen beobachtet werden. Wenn das anhüpfende Tier mehr von hinten kommt, keilt das sitzende Individuum mit dem Hinterbein kräftig nach hinten aus; wenn es dagegen von der Seite kommt, führt es die Extremität mit etwas erhöhtem Fuß auf der Seite des Zudringlings nach vorn und schleudert ihn seitlich weg. Es zeigte sich auch, dass hier Korrekturen vorgenommen werden können. Wenn das Wegschleudern beim ersten Mal nicht gelingt, wird unmittelbar danach ein zweiter Tritt nachgesetzt. Auch ein mehrmaliges „Rudern" mit der erhobenen Hinterextremität wurde von einigen ♀♀ gezeigt.

Wegschleudern ist immer als Antwort auf Anhüpfen oder Anstoßen (reduzierte Form des Anhüpfens s. jeweils dort) aufgetreten. Es wird besonders durch ♀♀ ausgeführt. Allerdings schleuderten nach einigen Wegschleuderaktionen eines ♀ auch ♂♂ das entsprechende ♀, wenn auch mit geringerer Intensität und weniger erfolgreich. Ein ♀ schleuderte auch zwei ♂♂ im Wechsel, wobei der jeweils vorletzte zurückkam und erneut geschleudert wurde (Abb. 4).

Nach länger anhaltendem Anhüpf-Auskeil-Verhalten kommt es manchmal zu Szenen, die schon jenen ähnlich sind, die die Kopula einleiten (z. B. Aufsitzen mit Kehlsack-Betrillern). Aber zum Ablaichen kann es hier nicht kommen, weil das Anhüpfen-Auskeilen immer an einer für das Ablaichen ungeeigneten Stelle stattfindet. Wenn amplexus-ähnliche Situationen vorkommen, kann auch hier das ♀ die obere oder die untere Position einnehmen.

Verminderung der Fluchtreaktionen. Nach einer längeren Balz nimmt die Hüpfaktivität ab. Meistens ist es dann das ♂, das sich einem Versteck nähert oder sogar in ein Versteck schlüpft. Dort immer ortsbeharrlicher werdend und immer wieder darin postiert, kann schließlich ein ♀ in das Versteck hereingelockt werden. Dann kann es zum Ablaichen im Revier des ♂ kommen.

Auch abseits des Verstecks eines ♂ vermindern sich nach einiger Zeit der Balz die Fluchtreaktionen, was dort aber nicht zur Eiablage führen kann. Es muss dann vor der Gametenabgabe immer eine erneute Trennung der Partner geben, da die ♀♀ das ♂ nicht – wie bei manchen anderen Froschlurchen – huckepack zum Ablaichplatz tragen (s. Diskussion).

Fig. 3. Direct form of approach and mating behaviour: This form of approach only occurs, when the male is already strongly attached to his hide and the female is ready to spawn. (This female had injured her nose earlier in trying to jump into the neighbouring terrarium where a male called). **a** Straight approach of the female towards the male, as soon as she sees his movement; **b** The male directs his body axis towards the female by doing small sideward steps with the forelegs. This might elict a further approach reaction of the female; **c** Sometimes the female jumps into the male's hide under his belly performing a kind of head bouncer; **d** As soon as the female is under the male, she reorients herself to face outside the hide. This movement has to be compensated also by the male, so that both face outside coming into the apposition posture. Only if this occurs within the hide spawning will follow.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

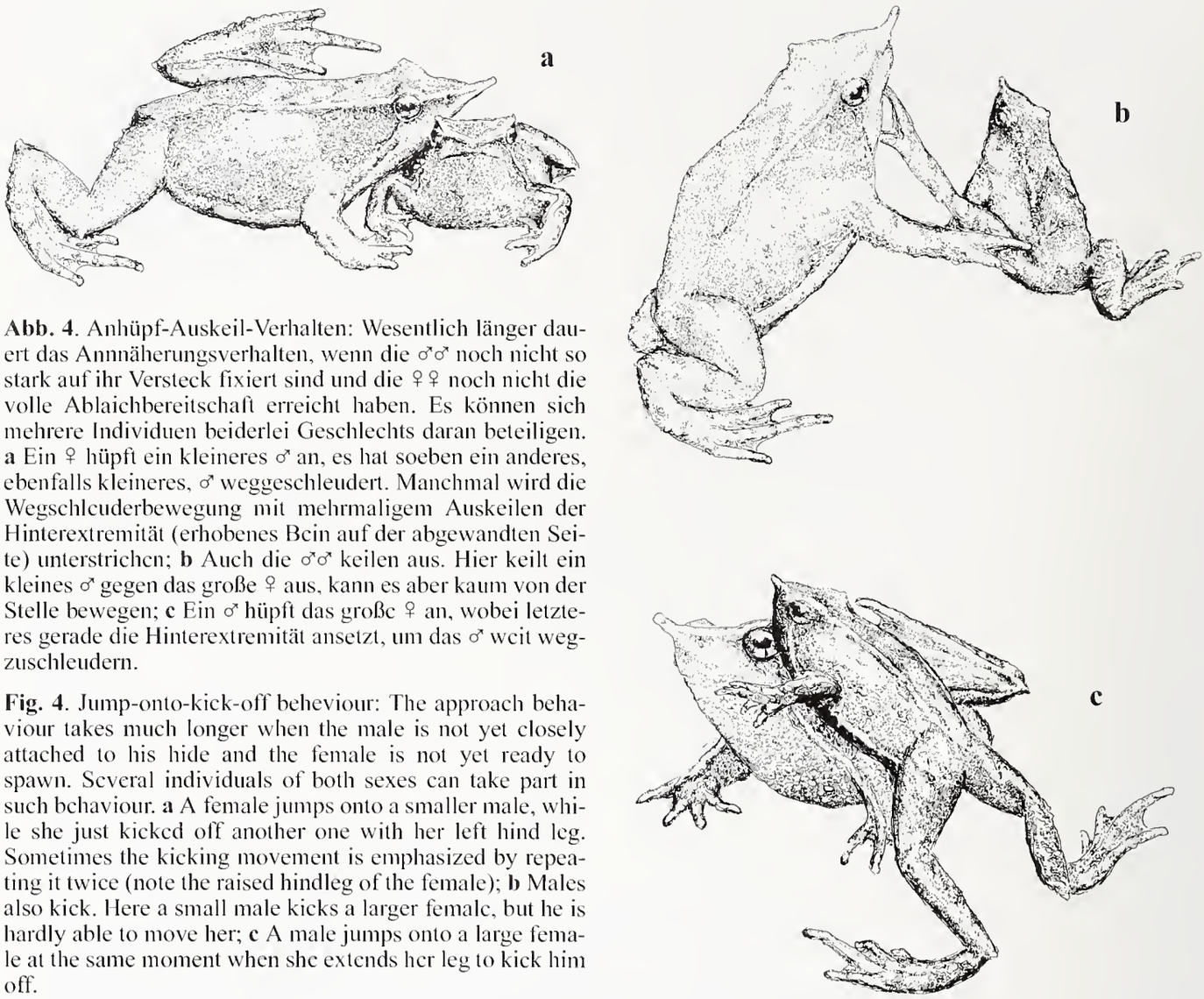


Abb. 4. Anhüpf-Auskeil-Verhalten: Wesentlich länger dauert das Annnäherungsverhalten, wenn die ♂♂ noch nicht so stark auf ihr Versteck fixiert sind und die ♀♀ noch nicht die volle Ablaichbereitschaft erreicht haben. Es können sich mehrere Individuen beiderlei Geschlechts daran beteiligen. **a** Ein ♀ hüpft ein kleineres ♂ an, es hat soeben ein anderes, ebenfalls kleineres, ♂ weggeschleudert. Manchmal wird die Wegschleuderbewegung mit mehrmaligem Auskeilen der Hinterextremität (erhobenes Bein auf der abgewandten Seite) unterstrichen; **b** Auch die ♂♂ keilen aus. Hier keilt ein kleines ♂ gegen das große ♀ aus, kann es aber kaum von der Stelle bewegen; **c** Ein ♂ hüpft das große ♀ an, wobei letzteres gerade die Hinterextremität ansetzt, um das ♂ weit wegzuschleudern.

Fig. 4. Jump-onto-kick-off beheviour: The approach behaviour takes much longer when the male is not yet closely attached to his hide and the female is not yet ready to spawn. Several individuals of both sexes can take part in such behaviour. **a** A female jumps onto a smaller male, while she just kicked off another one with her left hind leg. Sometimes the kicking movement is emphasized by repeating it twice (note the raised hindleg of the female); **b** Males also kick. Here a small male kicks a larger female, but he is hardly able to move her; **c** A male jumps onto a large female at the same moment when she extends her leg to kick him off.

Handauflegen. Es hat auch Situationen gegeben, in denen bei Berührung durch das herannahende ♀ das ♂ (oder umgekehrt das herannahende ♂ das ♀) das berührte Vorderbein sofort anhebt und auf den Rücken des Partners auflegt; meistens trennen beide sich danach wieder und es kommt dann eventuell bei späterer Gelegenheit zum Unterschieben oder zum Kopfsprung (s.o.). Je nach Ausgangsposition kann die Hand auf ganz verschiedenen Körperteilen zu liegen kommen. Wenn das ♂ von der Seite kommt, kann es die Hand auch auf den Kopf des ♀ legen; recht häufig wird die Hand auf die Hand oder den Fuß des anderen gelegt (Abb.5) (s. auch: Umfassen der Nase). Das Handauflegen wurde bei beiden Geschlechtern beobachtet. Es kann von vornherein auch in der Lendengegend stattfinden, so dass es dem Erscheinungsbild eines schwachen Amplexus gleichkommt. Auch dies kann bei beiden Geschlechtern vorkommen. Manchmal führt Handauflegen durch Positionskorrekturen oder Übereinanderrutschen schließlich zur Apposition. Das Handauflegen kann nur dann funktionieren, wenn Fluchtreaktion oder Auskeilreaktion schon weit abgebaut ist.

Umfassen der Nase. Wenn sich das ♂ von der Seite dem ♀ nähert, wird oft die Hand nicht auf dessen Rücken gelegt, sondern zum vorderen Kopfende geführt und die Nase umfasst. Sie wird dabei ein wenig herabgedrückt, was zu einer Position des Kopfes des ♀ führen kann, die schon eine weitergehende Verhaltensphase andeutet, bei der das ♀ mit dem Kopf unter die Kehle des ♂ gebracht wird (vgl. Kopfsprung). Ausgeführt wurde das Naseumfassen nach den Protokollen nur vom ♂♂. Diese Verhaltensweise wurde zu oft beobachtet, als dass man sie zu den „Zufallserscheinungen" rechnen könnte. Eine Funktion des Nasenfortsatzes als „Anfasser" ist denkbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Körperumfassen. Diese Verhaltensweise kann als Weiterentwicklung des Handauflegens interpretiert werden, bei der ein Individuum (♂ oder ♀) versucht, das andere zu umfassen, was manchmal schon direkt auf die Lendenregion gerichtet ist. Es ist aber nicht nötig, dass dabei die Partner gleich ausgerichtet sind, weshalb das Körperumfassen deutlich von der eigentlichen Appositionsstellung unterschieden sein kann. Wenn beide Tiere sich in der gleichen Intention nähern, kann das folgende Verhaltenselement entstehen.

Gegenstemmen und Schulter-Umschlingen. Wenn ein ♂ vor einem ♀ sitzt, das ihm das Vorderbein um die Flanke legt (Appositionsandeutung), kann sich das ♂ gegen die Kehle des ♀ stemmen (Abb. 5a). Eine andere Position kann dann entstehen, wenn die Partner nebeneinander sitzen und sich gegenseitig das zugewandte Vorderbein auf den Rücken legen, wobei das jeweils abgewandte Vorderbein auf dem Boden bleibt.

Anstoßen. Wenn die Tiere einander nahe genug sind und vor allem, wenn das Fluchtverhalten stark abgebaut ist, wird das Anhüpfen minimiert, wobei die Tiere einander lediglich mit der Kehlpartie (♂ oder ♀) oder Schnauzenspitze (♀) leicht anstoßen; dabei kann ebenfalls der Anhüpflaut geäußert werden. Diese Verhaltensweise leitet beim ♀ schon zu den nächsten Phasen des Vorspiels über, weil sie Tendenzen zum Unterschieben (s.u.) oder zum Kopfsprung (s. u.) erkennen lässt und dadurch zustande kommt, dass das ♀ bei seinen Annäherungen den Kopf senkt (Abb. 5 b).

Aufhüpfen. Nachdem es schon einige Berührungen durch Anhüpfen oder Anstoßen gegeben hat, kann es sein, dass das ♂ in appositions-ähnlicher Stellung auf dem Rücken des ♀ auftrifft (Aufhüpfen). Sofern das ♀ nicht sofort davonspringt oder auskeilt, kann es nach Positionskorrekturen zum Aufsitzen kommen. Dieses Aufsitzen unterscheidet sich von der „Kopula" durch Apposition (s.u.) dadurch, dass das Paar sich nicht in einem zur Eiablage geeigneten Versteck befindet, weil es entweder nicht in der Nähe des Verstecks des ♂ war, oder weil es sich durch das vorausgegangene Anhüpfen-Auskeilen davon entfernt hat. In dieser Situation fällt das Pärchen bald wieder auseinander.

Aufsteigen. Manchmal tendieren beide Geschlechter nach einiger Zeit des gegenseitigen Anhüpfens dazu, sich im nahegelegenen Versteck oder in der Vegetation rückwärts zu verkriechen. In einigen Fällen bezogen beide Unterstände, die etwa 5 cm auseinander lagen, aus denen sie sich wechselseitig herauszulocken versuchten. In den Fällen, in denen das ♂ nicht so ortsbeharrlich war wie das ♀, konnte beobachtet werden, dass das ♂ sich schließlich zum ♀ begab, das aus dem Versteck herausschaute. Es zwängte sich dann in das Versteck des ♀ und stieg von der Flanke

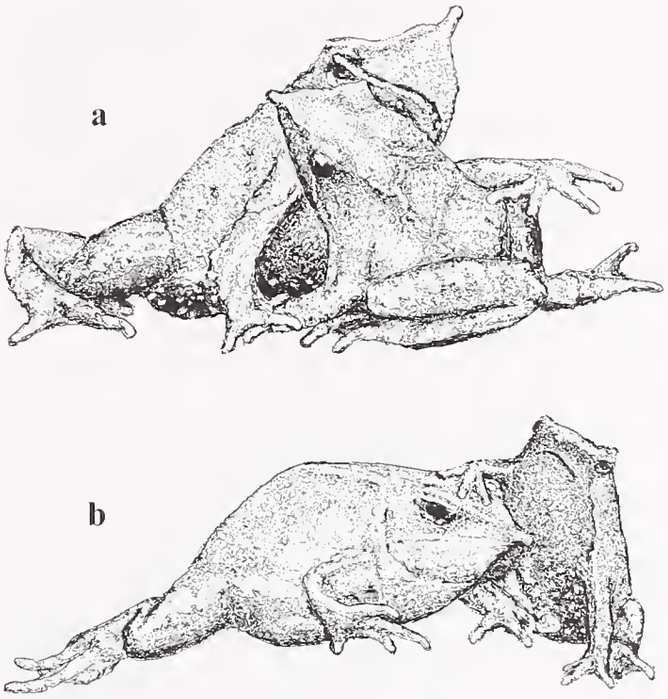


Abb. 5. Fortgeschrittenes Anhüpf-(Auskeil)-Verhalten: Bei fortgeschrittenerer Situation bewirkt nicht jede Bewegung und jede Berührung ein Auskeilen oder eine Flucht des Angehüpften, sondern die Tiere lassen sich vom potentiellen Partner berühren. **a** Hier versucht das große ♀ das kleinere ♂ zu klammern. Letzteres reagiert mit Gegenstemmen. Die Vorderextremität des ♀ ist auf der des ♂. Diese Verhaltensweisen sind bei beiden Geschlechtern vorhanden; **b** Das große ♀ macht eine angedeutete Unterschlupf-Bewegung, welche schon einen Kopfsprung wie bei Abb. 3.c) andeutet, der aber wie hier außerhalb des Versteckes nicht zustandekommt. Währenddessen zeigt das ♂ das Handauflegen

Fig. 5. Advanced stage in the jump-onto-(kick-off) behaviour: At an advanced stage not each movement or touch by the partner results in a kick or flight of the other individual but they tolerate the touch of the partner. **a** Here the large female tries to embrace the male, he reacts with wrestling. The hand of the female rests on the male's hand. The behaviour of embracing and frontleg touch is shown by either sex; **b** The large female makes an intention movement to slip underneath the male's belly. This looks like an intention movement to perform a head bouncer similar to fig 3 c). Nevertheless, this is not done while the frogs are outside the hide. At the same time the male shows the frontleg touch.

her auf das ♀ und drehte sich vorwärts, so dass die Längsachsen beider Tiere übereinander lagen, womit die normale Appositions-Stellung erreicht war. Dies kann zur Eiablage führen, falls nicht das ♀ bereits bei der Berührung durch das ♂ aus dem Versteck herausspringt oder sich ein Partner nach einer Weile ohne ersichtlichen Grund entfernt.

Unterschieben. JANVIER (1935: 200) beschreibt, dass die Frösche sich „...à reculons...", also rückwärts,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

nähern. Dies geschieht aber nach unseren Protokollen erst nach vorausgegangenem Körperkontakt und höchstens als eine Art von Korrekturbewegung. Zunächst nähern sich die ♀♀ jedoch vorwärts. Eine Tendenz nach unten deutet sich durch Senken des Kopfes etwa unter die Kehle des ♂ an (Abb. 5 b). Dann kann es geschehen, dass entweder das ♂ aufsteigt oder dass das ♀ sich dreht und rückwärts unter das ♂ rutscht; es kann sich aber auch ein Stück vorwärts unterschieben und dann erst drehen.

Das Unterschieben kann auch nach dem Handauflegen stattfinden. Dazu muss das ♂ jedoch aktiv aufsteigen, wobei es seine Stellung so weit verändert, dass – selbst wenn alles bereits im Versteck geschieht – es wiederum nicht die optimale Position im Versteck einnimmt. Dazu ist ein erneutes Zentrieren in der Höhle notwendig. In einer weiter fortgeschrittenen Phase ist die Ortsbeharrlichkeit des ♂ so stark, dass es sich nicht mehr fortbewegt. In diesem Fall schiebt sich schließlich das ♀ unter das ♂, was auch rückwärt geschehen kann (Janvier 1935: 200). Doch im Gegensatz zu Janviers Beschreibung sind es nicht beide Tiere, die sich bis zur Berührung ihrer Hinterenden rückwärts annähern, sondern es ist nur das ♀, das sich rückwärts ein wenig unter Kehle und Bauch des ♂ schiebt (s. Diskussion).

Kopfsprung. Die Art und Weise, wie das ♀ anrückt, hängt von der Intensitätsstufe der Ablaichbereitschaft des ♀ ab. Im Extremfall wurde beobachtet, dass das ♀ sich aktiv mit dem Kopf voran unter das ♂ schiebt. Die Aktion des Unterschiebens des ♀ war manchmal derart vehement, dass ich diesen Ablauf als „Kopfsprung" bezeichnet habe. Der Kopfsprung wurde gezielt unter die Kehle und/oder den Bauch des ♂ ausgeführt, wobei sich das ♀ mit aller Kraft darunterstemmte, um sich anschließend um 180° zu drehen und dann, ebenfalls vorwärts aus dem Versteck herausschauend, die untere Appositionsstellung einzunehmen (Abb. 3 c und d). Dieser Kopfsprung leitete in einigen Fällen ohne nochmalige Trennung der Partner eine Eiablage ein, bedurfte dennoch meist einer Positionskorrektur (s. u.).

Der Kopfsprung steht meist am Ende eines Verhaltensablaufes mit hoher Ablaichbereitschaft und Synchronisations-Übereinstimmung beider Partner. Die Vorbedingungen wurden experimentell dadurch geschaffen, dass die Geschlechter getrennt in zwei Terrarien gehalten wurden. In einem rief das ♂ intensiv, im anderen versuchte das ♀ verstärkt, die Terrarienwand zum Behälter des ♂ zu überwinden. In einem Fall ging das so weit, dass das ♀ sich dabei den Nasenfortsatz beschädigte. Beim Umsetzen des ♀ in das Terrarium des ♂ kam es in wenigen Stunden zur Apposition und sogar zur Gamentenabgabe. Unter solchen Bedingungen werden viele der oben aufgezählten Elemente der Verhaltensabfolge stark reduziert oder fallen gar ganz weg. Anvisieren, Ausrichten, Anhüpflaut (ggfs. ohne Anhüpfbewegung des ♂) kann vorher kurz stattfinden. Das Auskeilen und damit das ganze Anhüpf-Auskeil-Verhalten findet hier überhaupt nicht statt, es ist hingegen ein Anzeichen von nur geringer Synchronisierung und ungleicher Ablaichbereitschaft der Partner.

Positionskorrektur. Nach dem Kopfsprung – der in die Abfolge von Elementen gehört, die bei hoher Ablaichbereitschaft beider Geschlechter gezeigt wird – bedarf es nur noch weniger Bewegungen, um in die richtige Appositionsstellung (Abb. 3 d) zu gelangen. Sie bestehen nur aus der Kompensation des ♂ gegen die Kehrtwendung des ♀, das sich um 180° unter ihm wegdreht, so dass beide schließlich in gleicher Richtung aus dem Versteck hinausschauen. Aus dieser Situation kommt es in der Regel zum Ablaichen, sofern das Paar nicht spontan durch Heraushüpfen eines oder beider Partner aus dem Versteck den Ablauf unterbricht. Die Verhaltensweise, die hier als Positonskorrektur bezeichet wird, entspricht dem Übereinanderrutschen, wobei die Positionskorrektur die besser koordinierte, reduzierte (und daher unspektakuläre) Form bei einem gut synchronisierten Paar ist.

Übereinanderrutschen. Manchmal ist die Positionskorrektur beider Geschlechter ein schneller Ablauf von Bewegungen. Dabei kann der Positionsfehler überkompensiert werden, so dass das ♂ über das Ziel schießt und mit dem Vorderkörper wieder herunterrutscht. Da auch das ♀ kompensiert, wird daraus meist ein ungeordnetes Aufeinanderherumrutschen. Das führt in der Regel dazu, dass das Paar zunächst wieder auseinander fällt. Danach muss dann eine erneute Verhaltenskette ablaufen – etwa mit Anhüpfen, Handauflegen, Kehlsack-Betrillern, Unterschieben, erneutem Übereinanderrutschen etc. –, bis es zu einer beständigen Apposition kommt.

Kehlsack-Betrillern. Wenn ein Kontakt zwischen der Kehle des ♂ und dem Körper des ♀ stattfindet, der nicht sofort wieder durch eine andere Verhaltensweise unterbrochen wird, dann kann nach einer Weile das ♂ anfangen, in Abständen vibrierende Bewegungen des Kehlsackes gegen die Haut des ♀ zu machen. Es betrillert in dieser Weise zum Beispiel die Flanke des ♀ (Abb. 6 a). Dieses Verhaltensmuster kann in Kombination oder im Wechsel mit anderen Verhaltensweisen des fortgeschrittenen Vorspiels – also auch vor der Apposition – stattfinden. Besonders deutlich und regelmäßig ist es jedoch während der Apposition (s. u.) zu beobachten.

3.2.5. Das Zustandekommen des Ablaichaktes. Alle oben aufgeführten Verhaltensweisen führen nicht zur Eiablage, wenn sie außerhalb des Ablaichversteckes

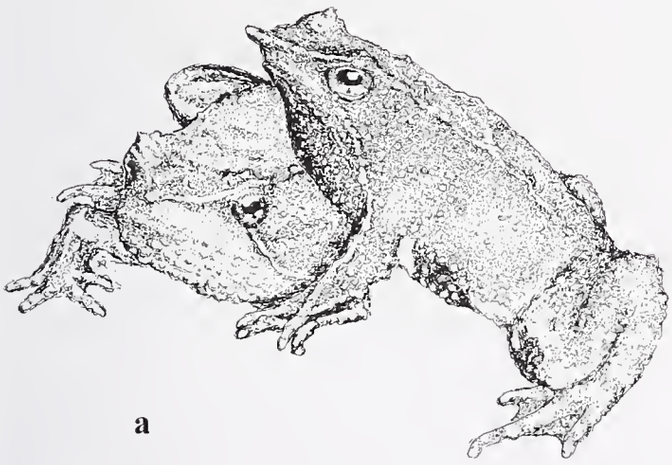
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

stattfinden. Erst von dem Moment an, wenn das Paar am richtigen Ablaichort ist, kann man – sofern es nicht spontan unterbricht – damit rechnen, dass zum richtigen Zeitpunkt die Gameten abgegeben werden. Es besteht offenbar ein Hemm-Mechanismus, der die Eiablage verhindert, solange die richtige Positionierung im Versteck nicht erreicht ist. Er bewirkt, dass das Paar eher wieder auseinander fällt, als dass es an ungeschütztem Ort ablaicht (s. Diskussion).

Bedingungen und Verhaltensabläufe des Aufsitzens. Aus dem vorigen Kapitel geht hervor, dass es mehrere Wege gibt, die zum Ablaichakt führen können, und dass sie vom Synchronisations-zustand der Geschlechter oder auch räumlichen Umständen beeinflusst werden. Die Gametenabgabe findet aber erst statt, wenn das Paar in zueinander passender Ablaich-Synchronisations-Stufe in seinem Unterstand zentriert sitzt. Aber selbst wenn diese Bedingungen gegeben sind, kann das Aufsitzen wieder abgebrochen werden, das Paar trennt sich ganz oder fällt auf eine relativ anfängliche Stufe der Balz zurück, von der aus sich das Geschehen erneut steigern kann, bis eventuell die für die Laichabgabe geeigneten Voraussetzungen gegeben sind.

Aufsitzen oder Apposition. Einen eigentlichen Amplexus oder Kopula mit Klammergriff nach allgemeiner Art der Froschlurche gibt es bei *R. darwinii* nicht. Es ist vielmehr ein Aufsitzen, wobei das ♂ die Vorderextremitäten von beiden Seiten an die Flanken des ♀ anlegt, ohne sich dabei festzuklammern. Die Hände werden am Boden abgestützt. Auch die Hinterextremitäten ruhen dabei auf dem Untergrund (Abb. 3 d). Da der „Amplexus" als Festpunkt und Begriff im Verhalten der Froschlurche gilt, wird in dieser Arbeit der Ausduck in Anführungsstrichen verwendet, ansonsten wird aber der Ausdruck: „Aufsitzen" oder „Apposition" bevorzugt. Er unterscheidet sich von der klassischen Form des Klammerns durch seine Schwäche. Die Verhaltensabläufe, die zum Aufsitzen führen, können wie oben geschildert in Abhängigkeit der Abstimmung und Synchronisation der Partner aufeinander sehr variabel sein.

Dieser Verhaltensabschnitt hingegen beinhaltet einen bereits hohen Grad an Abstimmung der Partner, was



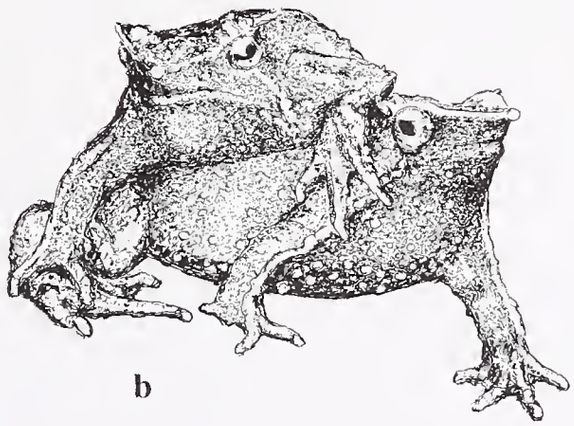


Abb. 6. Kehlsack-Betrillern und Übereinanderrutschen. In dieser Phase sind Fluchtreaktionen und Auskeilen nicht mehr vorhanden. Diese Verhaltensweisen können sowohl im oder am endgültigen Eiablageversteck ebenso wie abseits davon stattfinden. **a** Bereits bei den ersten Kontaktaufnahmen ohne Flucht kann eine Berührung der Kehle des ♂ mit dem Rücken oder den Flanken des ♀ stattfinden. Dabei treten nach einiger Zeit der Kehlbewegung des ♂ mit normaler Atemfrequenz kurze Abschnitte mit einer zitternden Kehlbewegung gegen die Haut des ♀ auf. Dieses Kehltrillern findet in Intervallen während der ganzen Zeit des Zusammenseins des Paares bis zur etwaigen Eiablage statt; **b** Nachdem ein ♂ auf ein ♀ gehüpft ist, rutscht es darüber her und vollzieht Positionskorrekturen zur gleichsinnigen Paralellausrichtung. Auch das ♀ kompensiert, dadurch entsteht oft eine Überkompensierung, die zu einem hastigen Übereinanderherrutschen führen kann, bei dem das ♂ meist wieder herunterfällt.

Fig. 6. Throat quiver and sliding over each other. At this stage flight reactions and kicking do no longer occur. This behaviour can occur inside or close to the definitive spawning site as well as away from it. a. Already during the first contacts without flight of the female, the male's throat touches the back or the flanks of the female. After some time with throat movements of the male at the normal breathing frequency, his throat starts short bouts of quivering movements against the female's skin. Such specific throat movements of the male occur at intervals for the whole time the pair stays together until spawning; **b** After a male has jumped onto a female, he slides over her and adjusts his position to be parallel with her and have the same orientation of the body axis. As the female also tries to correct her body orientation these movements often result in an overcompensation so that a hectic series of movements begins and often the male falls off.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ein synchrones Abgeben der Gameten ermöglicht. Die im Folgenden beschriebenen Verhaltensweisen sind mit Ausnahme des Rufens im Zusammenhang mit einem erfolgreichen Ablaichen immer aufgetreten.

Rufen während des Aufsitzens. Während sich das ♂ auf dem ♀ befindet, reagiert es erneut besonders intensiv auf fremde Rufe. Es genügt hier, den Balzruf der Nasenfrösche nachzuahmen, und das in Paarung befindliche ♂ „fällt einem förmlich ins Wort", noch bevor die Zeile beendet ist. Der unter diesen Umständen geäußerte Laut ist dem Balzruf gleich. In der Praxis erwies sich das Nachpfeifen des Rufes als gute Kontrolle, um festzustellen, ob sich in einem der Terrarien gerade ein Paar in Apposition befindet. Bei jedem Balzruf, der aus der Ferne vernehmbar ist, wird der eigene dagegengesetzt. Dabei ändert sich auch zwangsläufig das Bewegungsmuster des taktilen Reizes, den der Kehlsack des ♂ auf den Rücken des ♀ ausübt. Die Beobachtung des Paares zeigte, dass selbst wenn nicht sofort durch eine Lautgebung geantwortet wird, doch sogleich eine Veränderung der Atemfrequenz eintritt: der Atem stockt, als wolle das ♂ zum Ruf ansetzen. Dies ist nicht mit dem Kehlsack-Betrillern zu verwechseln.

Wie bereits erwähnt, hat der Ruf der Nasenfrösche auch territoriale Funktion (s. Diskussion), der die Distanz zwischen den einzelnen ♂♂ reguliert. Wenn nun schon an einem Platz abgelaicht wird, verhindert er so auch, dass in unmittelbarer Nähe ein anderes Gelege zustandekommt, welches für das spätere Auffindeverhalten der eigenen Brut und der Minimierung von Verwechslungen von Bedeutung ist (s. u.: Gelege-Standort).

Kehlsack-Betrillern während des Aufsitzens. Während der Apposition berührt der Kehlsack des ♂ den Rücken des ♀ im Rhythmus der Atmung. Nach einigen normalen Atemzügen folgt eine Serie von kurzen Vibrationen des Kehlsackes, wobei der Körper dichter angedrückt wird. Dies wird hier als Bestandteil der schließlich zur Eiablage führenden Stimulation des ♀ gedeutet. Unabhängig davon kann in Abständen ein kaum merklicher Tremor durch den ganzen Körper des ♂ gehen. Es ist nicht geklärt, ob dies ebenfalls der Stimulation des ♀ dient oder gar schon ein angedeutetes Vorpressen zur Samenabgabe ist. Das Kehltrillern ist nicht ausschließlich an die Apposition gebunden. Es wird bereits in einer viel früheren Phase des Verhaltens gezeigt. Es kann alle Verhaltensweisen mit etwas anhaltender Berührung zwischen ♂♂ und ♀♀ begleiten. Dem Kehlsack-Betrillern wird eine Bedeutung als Stimulans zur Eiablage beigemessen (s. Diskussion).

Aufrichten / Absenken und Flankendrücken. Gestützt auf die Vorderextremitäten, vergrößert oder verkleinert das ♂ den Kontakt seiner Ventralfläche zum Rücken des ♀. Die Zeitabstände, in denen diese Umstellungen vorgenommen werden, betragen etliche Sekunden bis Minuten. Dabei wird zwangsläufig in diesen Abständen die Art und Weise und vor allem die Flächenbezogenheit der Stimulierung durch die Atembewegung und das Betrillern des Rückens verändert.

Ebenfalls in unregelmäßigen Abständen, aber unabhängig von den obigen Verhaltensweisen, drückt das ♂ mit einer zuckenden Bewegung die Vorderextremitäten beidseitig enger an die Flanken des ♀ an, was unabhängig von der Aufricht-Absenk-Bewegung geschieht.

3.2.6. Gameten-Abgabe. Das Aufrichten, das Absenken und das Flankendrücken haben mit einer schon fortgeschrittenen Situation in Vorbereitung der Gametenabgabe zu tun, aber selbst hier kann die Handlung noch abgebrochen werden. Daher wurden sie bereits im vorigen Kapitel abgehandelt. Es ist möglich, dass diese Bewegungen bereits die Eiabgabe einleiten. Letztlich wird diese aber erst durch das Kreuzdurchbiegen des ♀ deutlich.

Abdominalkontraktionen und Zehen-Klonus. Es konnten auch abdominale Kontraktionen des ♂ beobachtet werden, die möglicherweise eine Steigerung des oben erwähnten Tremors sind. Äußerlich ähneln sie aber auch den Kontraktionen bei einer Urinabgabe. Ob hier Sperma oder Urin zur generellen weiteren Anfeuchtung des Milieus abgegeben wird, konnte nicht geklärt werden.

In einer späteren Phase sah man auch weitergehende Kontraktionen, die krampfartiger wirkten, manchmal in die Extremitäten übergingen und schließlich zum Erzittern der Zehen führten.

Kreuzdurchbiegen und Abgabe der Eier. Der Moment des Abstoßens der Eier konnte im Terrarium bisher nicht auf die Stunde genau festgestellt werden, da die Hinterenden der Frösche beim Ablaichakt im Versteck verborgen sind. In einem Falle wurde jedoch beim Fotografieren ein Paar bei der Eiablage gestört, so dass das ♂ absprang. Hier wurde eine Ablaich-Position des ♀ mit bauchwärts durchgebogenem Rücken deutlich (Abb. 7). In dieser Lage verharrte es noch eine Viertelstunde bewegungslos, obgleich das ♂ nicht mehr dabei war. An der nachfolgenden Entwicklung der Eier konnte nachgewiesen werden, dass die Sperma-Abgabe des ♂ schon stattgefunden haben musste. das ♂ hat trotz der Störung später die Kaulquappen abgeholt, (s. u. Aufnahme der Kaulquappen, 2. Absatz).

3.2.7. Der Gelege-Standort. Das gegenseitige Anhüpfen zur Einleitung der Aufsitzens (s. o.: Ungerichtetes Balzverhalten und ff.) bewirkt Stand-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ortveränderungen, die dafür ausschlaggebend sind, wo am Ende das Gelege seinen Platz bekommen wird. Im Allgemeinen wird dies das Versteck (oder eine der anderen Unterschlupfmöglichkeiten) im Territorium des ♂ sein, in welches es sich zurückzieht, gefolgt vom ♀.

Meistens sind auf einem Raum von wenigen Quadratdezimetern mehrere Versteckmöglichkeiten wie überwachsene Lücken im Gestein oder zwischen Holzstücken oder eine Art von Sasse, die mit Vegetation überdeckt ist, in welcher das Paar ablaicht. Der endgültige Gelegestandort braucht nicht unbedingt das Versteck zu sein, von dem aus das ♂ ursprünglich rief, sondern hängt von der wechselseitigen Lock- und Folge-Aktivität der Tiere vor dem Laichakt ab. Auch im Terrarium waren es in allen beobachteten Fällen entweder ganz oder zumindest zum großen Teil von Vegetation überdeckte Mulden.

Obgleich Wasserrinnsale in den Ablaichbiotop von *Rhinoderma darwini* gehören (s. o.: Verteilung im Gelände), wurden die Eier immer außerhalb des Wassers, ja sogar in gewisser Hinsicht annähernd überflutungssicher abgelegt. So wurden auch im Terrarium die Versteckmöglichkeiten bevorzugt, die 3 bis 5 cm über dem Spiegel des Wasserteils gelegen waren und sich sozusagen oberhalb der Uferböschung befanden. Obgleich das Anhüpfverhalten manchmal bewirkt, dass die Tiere einfach ins Wasser plumpsten, so kamen direkt im Wasser nie weiterführende Balzhandlungen zustande. Im Wasser abgelegte Eier wären für die Aufzucht verloren, da das ♂ sie später dort nicht aufnehmen kann. (s. Diskussion). Bezeichnenderweise ist das Aufsitzen eines ♀ auf einem ♂, und nicht umgekehrt!, schon einmal im Wasser beobachtet worden. Dieser Fall ist jedoch – im Sinne eines an falschem Ort abgelegten Geleges – belanglos, da es in dieser Art der Zusammensetzung nicht zur Eiablage kommen kann.

3.2.8. Die Zeit nach der Eiablage. Der Ablagetermin selbst konnte nur auf den Tag genau, nicht aber auf die Stunde genau ermittelt werden (s. o. Kreuzdurchbiegen und Abgabe der Eier), da der Eiaustritt verdeckt geschieht. Dennoch ist dies der Beginn eines wichtigen Lebensabschnittes, der bis zur Kaulquappenaufnahme dauert. Während dieser Zeit entwickeln sich die Eier im luftfeuchten Mikroklima im Inneren des Versteckes, also außerhalb des Kehlsackes, bis die Kaulquappen schlüpfen und vom ♂ aufgenommen werden. Bis dahin müssen sie 20 Tage oder mehr warten (s. u. Entwicklung der Eier). Eine Entwicklungstabelle wurde von JORQUERA et al. (1972) erarbeitet (vgl. auch JORQUERA et al. 1981).

Verhalten nach der Eiablage. Bis auf einen Fall, in dem das ♂ durch eine Störung verscheucht wurde

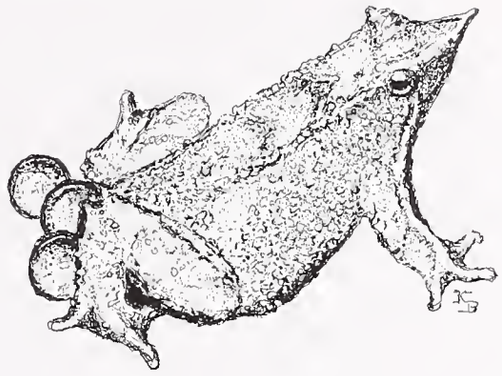


Abb.7. ♀ mit abgelegten Eiern und durchgebogenem Rükken. Das Paar wurde beim Ablaichen gestört. das ♂, das sich vorher noch in Appositionsstellung (vgl. Abb. 3 d) befand, ist gerade weggehüpft.

Fig. 7. Female with eggs and an overextended back. The pair was disturbed during spawning. The male formerly in apposition (see fig. 3 d) just jumped off.

(Abb. 7), war es immer das ♀, das den Ablaichplatz zuerst verließ. das ♂ blieb dann auf den Eiern oder daneben sitzend zurück. In den nächsten Stunden oder am nächsten Tag verschwand es im Allgemeinen ebenfalls.

Auch das ♂ verhält sich dann wieder in einer sehr ähnlichen Weise, wie es bereits vor dem Paarungsakt war. Es können dann wieder Balzrufe auftreten. Es ist nicht geklärt, ob in dieser Zeit auch etwa mit einem anderen ♀ ein weiteres Gelege produziert werden kann. In den wenigen Fällen, in denen in den Terrarien ein weiteres ♀ zur Verfügung stand, geschah das jedenfalls nicht, was allerdings auch an mangelnder Bereitschaft des zweiten ♀ gelegen haben kann. Alle Tiere im Terrarium verhalten sich, als sei nichts geschehen, fressen normal weiter und machen ihre üblichen Exkursionen durch das Terrarium.

Erneutes Erscheinen der ♂♂ beim Gelege. Einige der ♂♂ wurden in unregelmäßigen Abständen wieder bei ihrem Gelege gesehen. Selten saß ein ♂ sogar mal darauf. Von einer regelmäßigen Bewachung oder Brutpflege kann hier nicht die Rede sein. Es konnte auch nicht nachgewiesen werden, ob diese erneute Kontaktaufnahme überhaupt etwas mit den Eiern zu tun hat oder sonst irgendwie mit der vorher erfolgten Eiablage ursächlich gekoppelt ist. Das ♂ befindet sich sowieso im Umkreis seines Revieres, so dass auch die Wahrscheinlichkeit, dass es sich direkt beim Gelege befindet, vorhanden ist. Oft konnte aber kein einziger Nachweis in dem Zeitabschnitt bis zum Schlupftermin für die Anwesenheit des ♂ beim Gelege erbracht werden. Als sicher kann gelten, dass ♂♂ und Brut über

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

längere Zeitabschnitte durch einen gewissen Abstand räumlich getrennt sind (Diskussion).

Entwicklung der Eier. Da JORQUERA et al. (1972, 1981) eine detaillierte Entwicklungstabelle veröffentlichten, brauchen hier keine Angaben zu den Einzelstadien gemacht zu werden. Diese Autoren beließen die Eier bei einer konstanten Temperatur von 18°C. In unserem Falle dauerte die Entwicklung etwa ebenso lang bei einer Temperatur von etwa 13 bis 15°C (mit Extremen zwischen 8 und 22°C). Es ist also festzustellen, dass eine um rund 5°C geringere Mitteltemperatur die Entwicklung nicht verlangsamte. Temperaturschwankungen können stimulierend sein und entsprechen überdies mehr den Verhältnissen in der Natur. Bei weiterem Absinken der Temperaturen allerdings (das heißt: im Mittel nur 7 bis 10°C), bedeutete das eine wesentliche Verzögerung: die Entwicklungszeit bis zum Schlüpfen wurde laut Protokollen bis auf 28 Tage verlängert.

Hier muss darüber hinaus auf ein weiteres Temperatur-Problem hingewiesen werden, das vielleicht mit den Besonderheiten der Terrarienhaltung in Zusammenhang stehen kann: Da die Tiere im Terrarium, wenn man die Geschlechter nicht trennte, im sehr zeitigen Frühjahr ablaichten, sobald etwas milderes Wetter eintrat, konnten aufkommende Temperaturstürze bewirken, dass die Eier sehr niedrigen Temperaturen ausgesetzt waren. Unter einem Mittel von 10°C konnte es geschehen, dass Schimmelpilze, die sich für gewöhnlich auf unbefruchteten Eiern entwickeln, nun auch ihr Wachstum auf die befruchteten Eier ausdehnten. In diesem Falle waren die Embryonen im Entwicklungswettlauf den Pilzen unterlegen und wurden schließlich von diesen überwuchert und getötet. Bei etwas höheren Temperaturen gewannen im Allgemeinen die Embryonen den Wettlauf. Es zeigte sich dann, dass die Hyphen der Pilze an den Hüllen der gesunden Eikapseln Halt machten. Sicherlich geht von den gesunden Eiern oder Embryonen eine antibiotische Wirkung auf die Pilze aus, wie sie auch vom Laich anderer Froschlurche bekannt ist.

Während der Entwicklung zappeln die Kaulquappen in den Eikapseln bereits lange vor dem Schlüpfen (vgl. JORQUERA et al. 1972: 3 und Abb. bzw. Stadium 10 der Embryonalentwicklung; dieses entspricht etwa dem Stadium 18 nach der Standardtabelle von LIMBAUGH & VOLPE 1957). Auch wenn sich das ♂ in der Nähe der Eier befand, konnte keine eindeutige Reaktion desselben auf die Bewegung im Inneren der Kapseln festgestellt werden. Auch in den Zeitabschnitten, in denen die Bewegung in den Eikapseln mehr und mehr zunahm, war das ♂ auch kaum einmal beim Gelege anwesend.

Schlüpfen der Kaulquappen. Der Schlüpfungsakt tritt durch Auflösung der Eihülle ein. Die Kaulquappen schwimmen dann in einer Substanz mit einer Konsistenz wie dünnflüssiges Gelee, welches die gesamte Brut in einer Masse zusammenhält und zunächst auch verhindert, dass die Feuchtigkeit in den darunterliegenden Boden absickert. Dieses bietet den Kaulquappen immer noch einen gewissen Schutz vor Austrocknung und wahrscheinlich auch ein geeignetes aquatisches Atem-Milieu. Dennoch nimmt die Viskosität des Gelees ständig ab, so dass, wenn die Brut nicht rechtzeitig „abgeholt" wird, nach etwa 2 Tagen alles restlos im Boden versickert und die Tiere ungeschützt liegen bleiben. Meistens ist jedoch, sobald das Schlüpfen beginnt, das ♂ zur Stelle.

Das Kaulquappen-Zappeln. PFLAUMER (1933: 133) beschreibt sehr eindrucksvoll das Bild, das entsteht, wenn die Kaulquappen sich in den Eikapseln bewegen: Wenn sie sich dabei vor- und zurückwenden, würde abwechselnd ihre helle und ihre dunkle Seite sichtbar, welches wie ein Blinkfeuer erschiene. Das ♂ würde wie gebannt davorsitzen und danach schnappen und so die Brut aufnehmen. Diese auffällige Bewegung in den Eikapseln konnte auch ich beobachten. Wegen der Auffälligkeit könnte man darin ein geradezu ideales Signal vermuten, das das ♂ zum Zuschnappen veranlasst. Dennoch konnte ich nie eine Aufnahme beobachten, solange die Kaulquappen noch in der Eikapsel waren, sondern stets erst nach dem Schlüpfen. Aber auch dann weisen die Tiere auffällige Bewegungsmuster auf, welche Signalcharakter haben könnten. Wie bereits in den Kapseln wenden sich die Kaulquappen in Abständen von mehreren Minuten oder Stunden mehrmals hintereinander hin und her; danach tritt erneut eine Bewegungspause ein. Der Bewegungsablauf ist ein Schlängeln, bei dem der Schwanz mal an der rechten, mal an der linken Flanke entlanggeführt wird. Meistens sind die Tiere dabei in Bauchlage. Es kommen aber auch Drehungen vor, bei denen der Bauch mit dem hellen Dottersack kurzzeitig nach oben weist. Vor allem, wenn die Masse der Gelatine bereits stärker abgenommen hat, ragt manchmal in einer typischen S-Bewegung der nach oben abgewinkelte Schwanz der Larve, die sich dabei in Bauchlage befindet, aus der gallertarigen Masse heraus. Dieses ist aber nicht eine zur Aufnahme nötige Voraussetzung. Es dürfte vielmehr eine weitere Intensivierung des Signals darstellen, wenn das Individuum nach längerem Warten immer noch nicht aufgenommen wurde. Da nicht bekannt ist, ob dies ein spezifisches Sondersignal ist, wurde hier darauf verzichtet, dieser Bezeichnung einen eigenen Status zuzuordnen. Die Kaulquappen zappeln ausdauernd. Im Falle der Nichtaufnahme nimmt schließlich die Intensität und auch die Häufigkeit der Bewegung ab. Es tritt ein Erschöpfungszustand ein. Nur sich bewe-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gende Kaulquappen werden aufgenommen (vgl. folgende Abschnitte).

Die Schattenreaktion der Kaulquappen. Das Zappeln der Kaulquappen, sowohl innerhalb als auch bereits außerhalb der Eihülle, ließ sich leicht durch kurzes Beschatten mit der Hand auslösen oder durch einen schnellen Wechsel in der Lichtintensität, was sich auch beim Hantieren während des Fotografierens zeigte. Bei sukzessiven Wiederholungen der Lichtintensitätsänderung trat jedoch schnell ein Nachlassen der Reaktion ein. Die Annäherung des ♂ bewirkt ebenfalls einen optischen Reiz im Sinne einer Lichtintensitätsänderung, der die Kaulquappen zum Zappeln veranlasst. Dieses wiederum kann das Zuschnappen des ♂ auslösen, meistens aber zunächst nur das Anvisieren. Das Zuschnappen geschieht dann nach einer der nächsten spontanen Zappelaktionen der Kaulquappe.

Aufnahme der Kaulquappen. In unseren Terrarien erschien das ♂, soweit es dabei beobachtet werden konnte, meistens erst bei oder nach dem Schlüpfen der Brut erneut am Gelege. Selbst wenn es zu früheren Terminen einmal anwesend war, nahm es die noch in den Eiern befindliche Nachzucht nicht auf, auch dann nicht, wenn sich die Embryonen in den Eikapseln schon lebhaft bewegten. Ist der Schlüpfungsakt aber eingetreten, dann sitzt das ♂ oft stundenlang vor den Larven, die im viskosen Schleim der verflüssigten Eihüllen schwimmen.

Beim Beobachten ließ sich ein gewisses Maß an Störung der Tiere nicht vermeiden, zumal das Versteck oft durch Beiseitebiegen der Vegetation einsehbar gemacht werden musste. Einmal wurde festgestellt, dass – vielleicht auch störungsbedingt – sich das ♂ in zwei aufeinander folgenden Sätzen, die jeweils unter Abgabe des Anhüpflautes vonstatten gingen, vom Nest entfernte. Dennoch war dieses Tier innerhalb zwei bis drei Stunden wieder beim Nest und hat die letzte noch verbleibende Kaulquappe abgeholt. Normalerweise wird keine einzige zurückgelassen.

Der Zeitpunkt der Kaulquappenaufnahme in Bezug auf den Verflüssigungsgrad der Gelatine kann variieren. Auch Aufnahmen der Brut, wenn die Gelatine weitgehend verschwunden ist (s. o.: Das Kaulquappen Zappeln), konnten an unserer Zuchtgruppe belegt werden. Entgegen Angaben von PFLAUMER (1933) gab es keine Aufnahmen vor dem Schlupf. Andererseits können aber auch etwas ältere Kaulquappen, die schon einmal im Kehlsack waren, nach künstlicher Entnahme erneut aufgenommen werden (vgl. BUSSE 1971). Das Verhaltensmuster, das für den Vater als Auslöser wirkt, kann demnach eine relativ große Variationsbreite haben; es hat also weitgesteckte Grenzen, innerhalb derer es immer noch funktioniert (s. Diskussion).

Kaulquappen-Schnappen. Die Aufnahme der Brut erfolgt als momentane Reaktion auf die Bewegung der geschlüpften Kaulquappen. das ♂ stürzt sich dabei Kopf voran in die gallertartige Masse. Obgleich die Situation Ähnlichkeit mit dem Beutefangverhalten hat (Abb. 8), ist der Bewegungsablauf durch die hohe Viskosität des Mediums in der Form verändert und erheblich verlangsamt. Das Vorschnellen der Zunge funktioniert im Schleim nicht, so dass sich das ♂ mit dem Maul vielmehr überstülpen muss. Die dennoch vorhandene motorische Ähnlichkeit des Kaulquappen-Schnappens legt nahe, dass es evolutiv aus dem Beutefangverhalten entstanden ist (s. Diskussion).

Nach der eigentlichen Aufnahme jeder einzelnen Kaulquappe bleibt das ♂ mit seinem Maul relativ lange im Schleim eingetaucht (Abb. 8). Anschließend wird der Kopf wieder aus der zähen Masse herausgehoben, wobei die Maulspalte erst dann richtig geschlossen wird, wenn das breitfächerige Schleimband abgerissen ist. Die Atembewegung der Kehle des Vatertieres ist in dieser Situation besonders unauffällig und von geringer Amplitude.

Überleitung der Brut in den Kehlsack. In dem Augenblick, wenn die Larve im Maul des ♂ ist, muss es eine gänzlich andere Steuerung der Bewegungsabläufe als beim Fressverhalten geben. Obgleich das Verschlucken einzelner Larven nicht ganz auszuschließen ist, so landen sie doch meistens im Kehl-

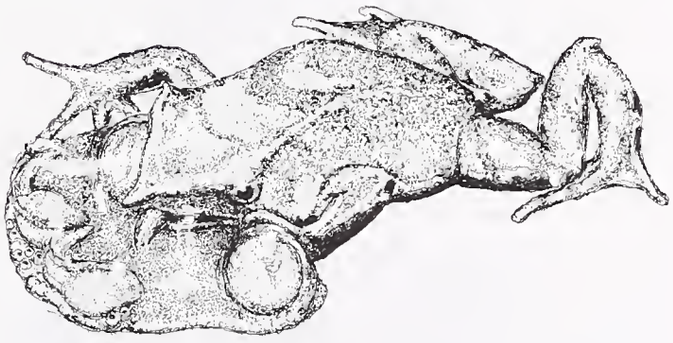


Abb. 8. Die in der Gallerte der sich auflösenden Eihüllen zappelnden Kaulquappen werden vom ♂ aufgenommen, wobei der Vorgang – bedingt durch den Schleim – langsamer als beim Beutefang vor sich geht. Aus dem Maul ragt noch das schleimüberzogene Schwanzende einer gerade aufgenommenen Kaulquappe heraus. Zwei Kaulquappen sind noch vor dem ♂. Links und rechts seines Kopfes sind zwei verdorbene (unbefruchtete) Eier.

Fig. 8. The tadpoles whiggling in the jelly of the dissolving egg capsules are taken up by the male. Due to the viscosity of the slime, the performance is slower than catching prey. The tail of one tadpole covered with slime is still protruding from the mouth. Two more tadpoles are still lying in front of him, a decomposing (unfertilized) egg can be seen on each side of the head.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

sack, wo die Voraussetzungen für die Aufzucht gegeben sind. Nach der zahlenmäßigen Kontrolle fehlten manchmal einige der aufgenommenen Individuen bei der Endabrechnung der nach dem Austragen abgegebenen Jungfröschchen. Trotzdem ist die physiologische Fehlerquote gering. Die Larvensterblichkeit ist selbstverständlich viel geringer als bei Arten mit freilebenden Kaulquappen.

3.2.9. Das Austragen der Brut. Nachdem die ♂♂ die Larven aufgenommen haben, verhalten sie sich ähnlich wie andere nichtreproduktive Tiere auch. Gelegentlich kehren sie zum Versteck zurück, aber die Neigung, zum Unterstand zurückzukehren, ebbt ab und die normalen Streifzüge durch das Terrarium werden wieder aufgenommen. Während der Entwicklung der Kaulquappen breitet sich der Kehlsack über die gesamte Bauchfläche aus (Abb. 9). Bei unserer Zuchtgruppe dauerte das Austragen etwa zwei Monate. FORMAS (1979) gibt mit 34 Tagen eine kürzere Tragzeit an (s. Diskussion). In den wenigen Fällen, in denen ♂♂ mit der Brut in die Winterruhe gingen, dauerte das Austragen ein Mehrfaches davon.

Abb. 9. Tragendes ♂ mit Kaulquappen in relativ fortgeschrittenem Entwicklungszustand. (Präparation eines lange nach der Konservierung aufgeschnittenen Exemplares).

Fig. 9. "Pregnant" ♂ with tadpoles in a relatively advanced state of development. (Collection specimen dissected long after preservation).

Nahrungsaufnahme tragender ♂♂. Da die aufgenommene Brut nicht etwa im Maul, wie bei einigen maulbrütenden Fischen der Familie Cichlidae, oder gar im Magen, wie etwa bei dem Froschlurch *Rheobatrachus silus* (vgl. TYLER 1983: 36ff.), sondern in der Kehlsacktasche ausgetragen wird, bleibt der Verdauungstrakt frei und der Futteraufnahme steht nichts im Wege. Tragende *R. darwinii* ♂♂ fressen normal weiter, was auch bei der langen Tragzeit von etwa 2 Monaten notwendig ist. Die Behauptung von KRIEG (1924: 160), tragende ♂♂ würden nichts fressen, ließ sich nicht bestätigen. Eine Beeinträchtigung der Nahrungsaufnahme ist, sofern überhaupt vorhanden, sicherlich nicht groß. Es konnte lediglich beobachtet werden, dass die Tiere manchmal nach Abgabe der Jungen recht „eingefallen" aussehen, also bis zu einem gewissen Grade abgemagert sind.

Aktivitäten der Kaulquappen im Kehlsack. Die Kaulquappen sind durch die stark pigmentierte und undurchsichtige Kehl- und Bauchhaut des ♂ nicht direkt zu sehen. Das Antippen des Bauches eines tragenden Exemplares bewirkt aber manchmal, dass die Brut in der Tasche anfängt, wild umherzuzappeln, wobei eine Larve die andere mit der Bewegung ansteckt. Man kann die schwimmenden oder schlängelnden Bewegungen daran erkennen, dass sich die Oberflächen der Tiere durch die Ventralhaut reliefartig durchdrücken, so dass Körper und Schwanz und später auch die Extremitäten erkennbar werden. Position, Anzahl und Entwicklungsstand können auf diese Weise grob abgeschätzt werden.

Balzaktivitäten tragender ♂♂. Normalerweise lassen sich bei tragenden ♂♂ keine Balzaktivitäten mehr erkennen. Das Balzrufen wird generell eingestellt. Selten hört man aber auch von tragenden Exemplaren ein leises und etwas gequetschtes Piepen. Eine klare Ausnahme bildete nur ein Exemplar, welches unbeobachtet im sehr zeitigen Frühjahr 1988 an eine Brut, die aus nur 2 Kaulquappen bestand, kam. Die Tragzeit fiel in einen Jahresabschnitt, in welchem vornehmlich gebalzt wird; so ließ dieses tragende ♂ im Gegensatz zu anderen den Balzruf der nichttragenden Artgenossen hören. Ob es in dieser Situation auch zur erfolgreichen Zeugung und parallelen Zeitigung eines 2. Wurfes hätte kommen können, konnte nicht geprüft werden. In den Terrarien geschah es jedenfalls nicht, was auch an Gefangenschaftsbedingungen und der jeweiligen An- oder Abwesenheit von anderen ablaichbereiten Individuen gelegen haben kann. Selbst wenn unter natürlichen Bedingungen eine Aufnahme neuer Brut von ♂♂, die bereits Junge tragen, möglich wäre, so ist sie auch im Freiland selten, was daran zu ersehen ist, dass der Inhalt der Bruttasche eines Tieres (fast) immer aus gleichaltrigem Nach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

wuchs besteht (vgl. u.: Diskussion, Steuerung der Brutentlassung).

3.2.10. Das Entlassen der Brut. Ohne erkennbare vorherige Ankündigung tauchten in den Terrarien, in denen sich ein tragendes ♂ befand, ein oder mehrere Junge auf. Mit etwas Glück konnte dann gelegentlich noch gerade die Freigabe der restlichen noch im Kehlsack verbliebenen Brut beobachtet werden, welches durch charakteristische Bewegungsabläufe gekennzeichnet ist.

Ausspeien der Jungfrösche. Der Vater entledigt sich des Nachwuchses durch einen auffälligen motorischen Vorgang (Abb. 10). So gelangen die fertig umgewandelten Jungfröschchen nacheinander ins Freie. Der Abstand zwischen einem und dem nächsten beträgt Minuten oder Stunden, ist aber, sofern der Vorgang beobachtet werden konnte, binnen eines Tages abgeschlossen.

Maulöffnen mit Rumpf-Kontraktionen. Bevor die Jungen in Erscheinung treten, öffnet der Vater einige Male das Maul, bei einer der Öffnungen treten krampfartige Kontraktionen des Rumpfes auf, bei denen jedes Junge einzeln ausgestoßen wird (Abb. 10a). Die Bewegung erinnert an das Sichwinden, das manchmal beim Schlucken schwieriger Beute auftritt. Im Gegensatz dazu wird aber das Maul weit geöffnet. Die Kontraktionen sind außerdem heftiger. Gelegentlich wird mit den Vorderextremitäten nachgeholfen, und zwar in gleicher Weise, wie auch andere Froschlurche sich etwa einer ungeeigneten Beute entledigen (vgl. JANVIER 1935: 202).

Herausgleiten bei wenig geöffnetem Maul. Noch bevor das herausschießende Junge ins Freie gelangt, wird das Maul wieder teilweise geschlossen, so dass es das letzte Stück auf dem Weg nach draußen zwischen den Kiefern des Vaters abgebremst wird und manchmal noch sekundenlang am Hinterbein vom Maul des Vaters herabhängt (Abb. 10b, c).

3.2.11. Das Verhalten nach der Jungenabgabe. Nachdem die Jungen entlassen wurden, war oft eine erhöhte Unruhe des ♂ zu beobachten, das sich dann viel im Terrarium bewegte, als wolle es das Gebiet verlassen, was sich aber nach einigen Tagen legte. Es trat wieder das Normalverhalten ein, bei dem die Streifzüge auf das für die Nahrungsaufnahme notwendige Maß eingeschränkt wurden.

Ende der Brutpflege und Standortwechsel. Wenn die Jungen entlassen sind, endet die eigentliche Brutpflege. Oft ist dies auch mit einer erhöhten Wanderaktivität des ♂ verbunden.

Kannibalismus-Hemmung. Anfangs hatte ich die Jungen immer gleich nach ihrer Entlassung vorsorglich aus dem Terrarium entfernt, weil ich befürchtete, dass die erwachsenen Tiere sie auffressen würden. Es

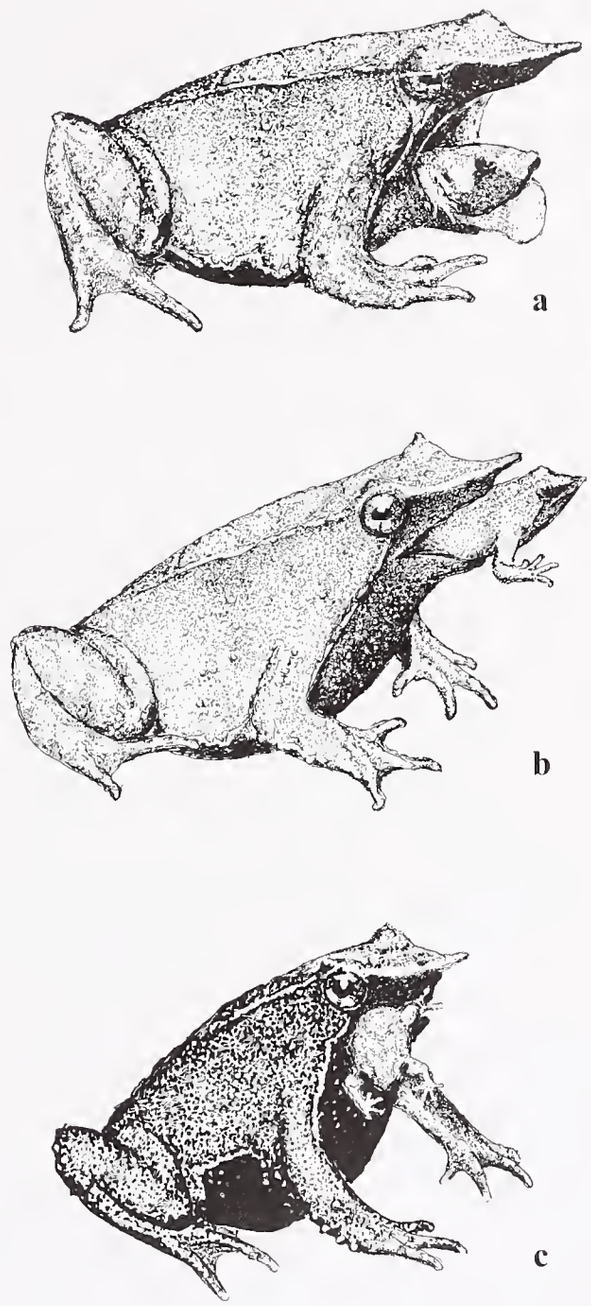


Abb. 10. Entlassung der fertig metamorphosierten Jungfrösche durch das ♂. **a** Das Ausstoßen der Jungfrösche wird durch vehemente Rumpfkontraktionen des ♂ mit gleichzeitigem extremen Maulaufreißen eingeleitet, bis ein Junges erscheint; **b** Das Junge schießt schnell heraus, aber bevor es ganz draußen ist, wird das Maul wieder annähernd geschlossen; **c** Manchmal hängt das Junge, bevor es auf den Boden fällt, noch an den Hinterbeinen kurz vorwärts oder seitwärts aus dem Maul herab. (das hier dargestellte ♂ ist ein anderes Exemplar als das von Abb. a und b).

Fig. 10. Release of fully metamorphosed froglets by the male. **a** The expulsion of the froglets is preceded by strong abdominal contractions and extremely wide opening of the mouth of the male until the froglets emerge; **b** The froglets emerge quickly, but the mouth is already nearly closed again before the froglet is fully emerged; **c** Sometimes froglets still hang from the mouth of the male being held by him. (The male figured here is another individual than the one figured in figs. a and b).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gibt viele Froschlurch-Arten, die andere Frösche fressen, wobei selbst Artgenossen oder gar die eigene Nachzucht nicht verschont werden. Diese Befürchtung war bei *R. darwinii* unbegründet: Obgleich sich die Jungfröschchen sehr ähnlich wie kleine Grillen – eine Vorzugsbeute der Nasenfrösche – bewegen, werden sie von adulten Artgenossen beiderlei Geschlechts nicht angegriffen und können getrost im gleichen Behälter aufgezogen werden. Es muss eine Fähigkeit geben, Gestalt- und/oder Bewegungsmuster der Jungfröschchen zu erkennen, die als Verhaltenssperre gegen ein auf junge Individuen gerichtetes Beuteschnappen dient und somit den Kannibalismus wirksam verhindert.

Verhalten der Jungfrösche. Gleich nach der Entlassung verhalten sich die Juvenilen sehr ähnlich wie nichtreproduktive adulte Tiere und unternehmen kleine Streifzüge durch das Terrarium. Nach wenigen Tagen bis zu einer Woche beginnen sie mit der Futteraufnahme, wobei in unseren Terrarien Collembolen, Blattläuse und *Drosophila melanogaster* sowie später auch die größere *D. funebris* eine wichtige Rolle spielen.

3.2.12. Das Aufwachsen und die Vervollständigung des Lebenszyklus. Bezüglich des zeitlichen Ablaufes der Jugendentwicklung, Erlangung der Geschlechtsreife und Lebenserwartung musste auf in den Terrarien gewonnene Daten zurückgegriffen werden. Diese können erheblich von den Freilandbedingungen abweichen. Dennoch könnten hier Aussagen zur Form und Färbungsänderung während der Entwicklung gemacht werden.

Jugendentwicklung und Wachstum. Frisch entlassene Jungfrösche sind in ihrer äußeren Form den Erwachsenen schon recht ähnlich. Die Nasenfortsätze sind im Verhältnis jedoch noch nicht voll ausgeprägt (Abb. 10). Es können auch manchmal noch mehr oder weniger starke Reste der Schwanzflosse vorhanden sein, die sich aber in wenigen Tagen zurückbilden. Bis ein Exemplar voll ausgewachsen ist, dauert es 3 bis 4 Jahre.

Entwicklung und Änderungen des Farbmusters. Die Jungfrösche haben zunächst noch eine wie bei den Kaulquappen etwas durchscheinende Bauchhaut. Daher ist auch das Bauchmuster zunächst diffus. Erst innerhalb der ersten Lebenswochen vermehrt sich die Einlagerung von Guanin und Melanin, die das kontrastreiche „plakative" Aussehen der Bauchhaut entstehen lässt. Dieses verändert sich danach nur langsam. Die Rückenfärbung ist weniger konstant. Sie kann sich bei einem Individuum mehrmals im Leben von bräunlichen zu grünlichen Tönen in wechselnder Fleckung beider Farben ändern. Frappierend war hierbei das Beispiel eines Exemplares, das ursprünglich hellbraun war, sich dann aber eine Zeit vorwiegend in einem Bereich mit vielen hellgrünen Teichlinsen *Lemna* sp. aufhielt. Es entwickelte auf der Rückenfläche hellgrüne Flecken. Die Flecken vermittelten den Eindruck, als wären einzelne Teichlinsen beim Auftauchen aus dem Wasser auf dem Rücken haften geblieben.

Erreichen der Geschlechtsreife. Ab dem zweiten Sommer kann man gelegentlich junge ♂♂ rufen hören. Der Ruf der jüngeren ist höher, aber auch leiser als der voll erwachsener Tiere. Im Allgemeinen ist aber erst nach dem dritten oder vierten Sommer eine nennenswerte Beteiligung eines jungen ♂ an den allgemeinen Rufinteraktionen im Terrarium feststellbar. Bei manchen Individuen konnte auch wesentlich später noch kein intensives Rufen vermerkt werden. Das erstmalige, äußerlich sichtbare Anlegen von Laich – an einer deutlichen Zunahme des Körperumfanges der ♀♀ zu erkennen – findet ebenfalls im dritten oder vierten Sommer statt. Aber auch hier kann es sich wesentlich hinauszögern. Alte Tiere, zum Teil über 10 Jahre, haben einen wesentlich höheren Anteil an der allgemeinen Ruf- und Balzaktivität als jüngere (s. o.: Allgemeine Balzaktivität und Rufe).

Lebenserwartung. Die ältesten Tiere erreichten im Terrarium ein Alter von 15 Jahren, wobei die Reproduktionsaktivität in der letzten Saison immer noch nicht nachgelassen hatte. Es gab aber in jedem Jahr einige wenige jüngere Tiere, die vorzeitig starben. Meistens war die genaue Todesursache unbekannt. Nur in einigen Fällen war es klar, dass einzelne an den Folgen zu hoher Temperaturen im Terrarium starben.

4. DISKUSSION

4.1. Allgemeines

Wir müssen davon ausgehen, dass die Evolution ein Vorgang ist, bei dem in jedem aktuellen historischen Moment der Organismus als Ganzes und im Speziellen seine Fortpflanzungs-Biologie eine funktionierende Einheit sein muss. Wenn sich eine bestimmte Modalität selektiv durchsetzt, ist das ein Zeichen dafür, dass sie unter den gegebenen Bedingungen noch besser als die vorausgegangene funktioniert. Das geht nur, wenn alle Teile der Physiologie, worunter hier auch die Verhaltens-Physiologie zu verstehen ist, zueinander passen. Es besteht also die Forderung, dass die Einzelteile sich wechselseitig einander anpassen müssen. Das ist eine Anpassung des Organismus an sich selber. Darüber hinaus ist zu betrachten, dass es Passungen (Präadaptationen) gibt, die manchmal der Ansatzpunkt sind, wo die Selektion ansetzen kann und die Evolution in eine gewisse Richtung gedrückt wird. In kleinen Schritten eines quantitativen Kontinuums lässt sich ein evolutiver Prozess gut verstehen. Problematisch ist jedoch heute nach wie vor, die Evolu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

tionsmechanik von „alles oder nichts"-Schritten zu begreifen, wie etwa Maulbrüten oder Nichtmaulbrüten, wo Zwischenstufen funktionell schwer vorstellbar sind. Auch Begriffe wie „systemische Mutationen" helfen nicht weiter, denn der genetische Code ist zwar ein Ergebnis aus seiner Vergangenheit, weiß aber nichts von seiner Zukunft. So ist auch sehr unwahrscheinlich, dass bei großen Mutationen alle Teile ihres Ergebnisses auch physiologisch zusammenpassen werden. Obgleich im Verständnis der Entstehung des Maulbrütens bei *Rinoderma* solche Unklarheiten bestehen, lässt sich partiell doch auf einige evolutiv notwendige, funktionelle Verquickungen verschiedener Verhaltensbereiche rückschließen.

In dieser Diskussion sollen zunächst die Eigenheiten der Biologie von *Rhinoderma* im Lichte eigener und fremder Ergebnisse verglichen werden, wobei auch auf Widersprüche aufmerksam gemacht wird. In der Hauptsache aber wird die oben angesprochene Verquickung der Einzelelemente im Hinblick auf ihre Funktionalität als physiologische Gesamtheit in jedem Punkt ihrer Entstehung diskutiert.

4.2. Zusammenhang zwischen Land-Ablaichen und Brutpflege bei Anuren

In den letzten Jahren sind unter den Amphibien immer mehr Fälle bekannt geworden, bei denen der Fortpflanzungszyklus von der Modalität mit einem wasserbewohnenden Kaulquappenstadium mehr oder weniger stark abweicht. Häufig werden im freien Wasser ablaufende Entwicklungsphasen der Embryonal- oder Larvalentwicklung reduziert, was bis zum gänzlichen Wegfall der wasserbewohnenden Entwicklungsetappen führen kann. Heute kann man die Anuren als die an unterschiedlichsten Fortpflanzungsweisen reichste Wirbeltiergruppe betrachten. Revisionen hierzu finden sich bei CRUMP (1995), DUELLMAN (1989, 1992), DUELLMAN & TRUEB (1986), LAMOTTE & LESCURE (1977), WUNDER (1932) und NOBLE (1931). Diese Übersichten zeien darüber hinaus, dass Formen der Brutpflege hauptsächlich bei an Land (oder in sehr kleinen Wasserkörpern) ablaichenden Arten entstanden sind. Dies trifft auch für *Rhinoderma* zu. Auch bei Krabben der Familie Sesarmidae zeigt sich ein Beispiel von Brutpflege an Land, das eine frappierende Ähnlichkeit zu dem der Dendrobatiden aufweist, und ebenfalls mit der Verlagerung der Fortpflanzung auf das terrestrische Milieu verbunden ist (DIESEL & SCHUBART 2000).

Es ist allgemein anerkannt, dass der Besitz von Larven, die sich einen ganz anderen Lebensraum und andere Nahrungsressourcen als die adulten Tiere erschließen, einen Schlüssel zum Erfolg darstellt. Dies mag auch allgemein für die Entwicklungsweise der Anuren mit aquatischen Kaulquappen zutreffen. Andererseits stellt aber der Gegensatz zwischen Land- und Wasserleben von Adulten und Larven gleichzeitig eine räumliche Barriere für die Entstehung von Brutpflege dar, zumal die Brut auf diese Weise förmlich „in eine andere Welt" entlassen wird. Bei Fischen fällt diese räumliche Barriere weg, da beide Lebensphasen meist aquatisch sind, so dass sich hier oft Brutpflege entwickeln konnte.

4.3. Abstimmung zwischen Land-Ablaichen, Austrocknungsschutz und Balzverhalten

Das Ablaichen an Land ist, wie oben erwähnt, mit dem Entstehen besonderer Brutpflegeformen wahrscheinlich als Präadaptation evolutiv gekoppelt einhergegangen. Bei den meisten Landablaichern sind die Eier dabei nicht durch Schaumnester geschützt, auch nicht bei *Rhinoderma*. Das beinhaltet wiederum die physiologische Sonderbedingung, dass die Eier 20 Tage an der Luft überdauern müssen. Zum Schutz vor Austrocknung müssen sie bei annähernd 100 % relativer Luftfeuchtigkeit aufgehoben werden. Dieses ist am besten möglich, wenn in einem tiefen Versteck in der Bodenvegetation abgelaicht wird. Hierauf muss das ganze Verhalten abzielen, was einen Komplex von Zwängen beinhaltet, was letztlich das besondere Balzverhalten bedingt, bei dem dem ♀ eine aktivere Rolle zukommt, als es bei anderen Froschlurchen der Fall ist. Nicht nur das ♂ folgt dem♀, sondern auch umgekehrt. Es musste darüberhinaus ein Hemmmechanismus entstehen, der ein Ablaichen außerhalb des Versteckes oder gar im Wasser verhindert.

Bei anderen Froschlurchen gibt es ebenfalls Beispiele von Annäherungsverhalten von ♀♀ wie bei Wasserfröschen, *Rana* kl. *esculenta* (vgl. GÜNTHER 1990). Ansätze weiblichen Annäherungsverhaltens sind vielleicht bei Anuren weiter verbreitet als gemeinhin erkannt wird, so dass sich aus diesem Ansatz bei *Rhinoderma* das aktive Annäherungsverhalten der ♀♀ entwickelt haben könnte. das ♂ ist zwar auch balzaktiv, muss sich aber gleichzeitig auf das Versteck fixieren. Es braucht sich nicht das ♀ zu greifen, sondern muss es in das Versteck hereinlocken. Es besitzt zwar noch die klassischen Verfolgungs-, Anhüpf- und Klammer-Verhaltensweisen anderer Frösche, sie haben aber vornehmlich die Rolle eines Vorspieles übernommen und wurden von weiteren Verhaltenskomponenten überlagert und modifiziert.

4.4. Abstimmung zwischen Land-Ablaichen und Revierverhalten

Wenn ein räumlicher Bezug zwischen Brut (Gelege an Land) und einem brutpflegenden Elternteil besteht, bewirkt eine Abgrenzung der individuellen Reviere eine Minimierung der Verwechslungswahrscheinlichkeit mit Nachbargelegen. Als Beipiel dafür kann die Terriorialität von *Eleutherodactylus cundalli* stehen, bei denen selbst experimentell fortgetragene ♀♀ zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ihren Eiern zurückkehren (DIESEL et al., 1995). Bei vielen brutpflegenden Froschlurchen werden die Reviere schon früh während der Balz festgelegt, so auch bei *R. darwinii* und Dendrobatiden.

Die Wirkung der Rufaktivität der *R. darwinii*-♂♂, entferntere Individuen zu aktivieren, aber näher plazierte oft zum Verstummen zu bringen, hat sicher eine territoriumsregulierende Wirkung (s. ungerichtetes Balzverhalten, Ruf-Interaktion verschiedener Individuen und ff.). Dass nichtrufende öfter ihren Standort wechseln, bestärkt diese Annahme nur und bestimmt wahrscheinlich auch im Freiland die Verteilung am Ablaichplatz. Diese Erscheinung ist in ihrem Ergebnis vergleichbar mit der, die WEYGOLDT (1980a: 218) für *Phyllobates femoralis* beschreibt. Während im Nahbereich der Ruf des einen den anderen unterdrücken kann, scheint auf etwas größere Entfernung eher eine gegenseitige Stimulation stattzufinden und außerdem auch weitere Individuen anzulocken. Dieses kann auch als Erklärung dafür dienen, wie es in freier Natur zu den beobachteten Balzaggregationen kommt. Die Aggregationen rufender ♂♂ haben anlockende Wirkung auf ablaichbereite ♀♀ (s. o. Partiell gerichtetes Verhalten, Hüpfen des ♀ zum rufenden ♂).

Tätliche Auseinandersetzungen nach Art einiger Dendrobatiden (vgl. DUELLMAN 1966, WEYGOLDT 1980a, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1988) wurden bei unseren Nasenfröschen nicht erkennbar. Tatsächliche Berührungen zwischen rivalisierenden ♂♂ sind dennoch möglich, da die Tiere sich gegenseitig – ungeachtet des Geschlechts – anhüpfen, was ein einstweiliges Ausweichen des Angehüpften bewirkt. Die Unterlegenen werden hierdurch möglicherweise ebenso wie durch das Rufen auf Distanz gebracht. Eine körperliche Beeinträchtigung wie bei Dendrobatiden scheint nicht stattzufinden, sehr wohl aber werden die Rivalen sexuell ausgeschaltet, da nicht rufende auch keine oder zumindest geringere Chancen haben, an ein ♀ zu kommen. Eine weitere Interaktion mit Körperberührungen ist das Anhüpf-Auskeil-Verhalten. Es kann zwar auch innergeschlechtlich stattfinden, wurde aber hauptsächlich in zwischengeschlechtlichen Interaktionen beobachtet (s. o. Wechselseitiges Annäherungsverhalten, Auskeilen).

4.5. Anhüpf-Auskeil-Verhalten und Brutpflege durch das ♂

Das Anhüpf-Auskeil-Verhalten (s. o.: Wechselseitiges Annäherungsverhalten) könnte dem ♀ die Möglichkeit geben, die Stärke der ♂♂ zu prüfen und dabei indirekt Einfluss darauf zu nehmen, wie viele Kaulquappen die Metamorphose erreichen werden. Im Zusammenhang mit der besonderen Brutpflege ist die Stärke (Größe und Gewicht) des ♂ sicher auch korreliert mit seinem Fassungsvermögen für Kaulquappen. Kleinere ♂♂ werden weiter weggeschleudert als größere. Hier fällt eine Parallele zu dem Verhalten auf, bei dem Käferweibchen ihren potentiellen Partner „wiegen". Bei der Tenebrioniden-Art (*Parastizopus armaticeps*) ist der Bruterfolg mit der von der Körpergröße abhängigen Fähigkeit zum Graben tiefer Bruthöhlen korreliert (RASA 1997; RASA et al. 1998), wobei die ♀♀ auch in der Tat die schwereren ♂♂ bevorzugen.

4.6. Verschiedene Wege und Intensitätsstufen der Balz

Je nach Intensität der sexuellen Motivation bzw. Synchronisatiosstufe in der Ablaichbereitschaft der potentiellen Partner kann die Balz nach stark unterschiedenen Mustern ablaufen. Zwei Extreme sind die einfache oder direkte Annäherungsform und das komplexe Paarungsvorspiel. Dazwischen gibt es Übergänge.

Die einfache Form tritt dann auf, wenn beide Partner sich in fortgeschrittener Laichbereitschaft befinden. Beim ♂ drückt sich das dadurch aus, dass es bereits sehr stark auf sein Versteck zentriert ist und von dort ruft. Das sexuell stark motivierte bzw. voll ablaichbereite ♀ bewegt sich in diesem Fall direkt auf den Partner zu. Viele der im Ergebnisteil diskutierten Elemente des Annäherungsverhaltens sind reduziert oder fallen ganz weg. Im Extremfall reduziert sich alles auf das Herbeihüpfen (Anhüpfen) des ♀ (ggfs. mit Anhüpflaut), beidseitiges Anvisieren – Anhüpflaut des ♂ (ohne Anhüpfbewegung) – Kopfsprung – Positionskorrektur – Apposition. Das Kehlbetrillern tritt dann typischerweise erst nach Erreichen der Appositionsstellung auf (Abb. 3).

Die komplexe Form ist gegeben, wenn – bei geringer Ablaichbereitschaft beider Partner – das ♂ noch zwischen mehreren Verstecken wählt und das ♀ sich noch nicht für ein bestimmtes ♂ entschieden hat. Zwischen den ersten Sichtkontakten und der Gametenabgabe können dann viele Tage bis Wochen liegen. Ein herausragendes Merkmal bei solchen Bedingungen ist das Anhüpf-Auskeil-Verhalten (Abb. 4), das bei der einfachen Form nicht auftritt. Man findet dann folgende Elemente: Anhüpfen mit Anhüpflaut – Auskeilen – allmähliche Verminderung der Fluchtreaktion – Stempeln – Handauflegen – Aufhüpfen – Anstoßen – Aufsteigen – Umfassen der Nase – Gegenstemmen und Schulterumschlingen – Unterschieben – Kehlsack-Betrillern bereits vor der Apposition – Übereinanderrutschen (Abb. 5, 6).

Das Kehlbetrillern vor der Apposition zeigt eine Parallelle zu *Mantella laevigata*, bei der Heying (2001) ein zumindest auf ersten Blick ähnliches Kehlberührungsverhalten beschreibt (s. u.: Besonderheiten des Amplexus).

4.7. Optische Auslöser

Ein heller Saum, der von der einen Vorderextremität über Augenlid, Canthus rostralis, Nase bis zur anderen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Vorderextremität verläuft, fasst die dunkle oder zumindest andersfarbige Kehlpartie ein und könnte eine Art von hell eingerahmter Höhlenatrappe darstellen (BUSSE 1991) oder einen Reizverstärker, der dem ♀ den Zielort des Unterschiebens oder des Kopfsprunges signalisiert (s. o. Wechselseitiges Annäherungsverhalten, Kopfsprung). Der helle Saum an der Vorderextremität, der sich beim Stempeln wie ein helles Wischen über die Bildfläche an beiden Seiten der Kehlpartie ausnimmt, könnte ebenfalls als Reizverstärker funktionieren.

4.8. Besonderheiten des Amplexus (Apposition)

Der Amplexus ist dem anderer Froschlurche auf erstem Blick ähnlich und als ventral oder inguinal einzustufen. Wegen seiner Schwäche wird er hier schlicht als Apposition bezeichnet, aber er wird daher möglicherweise durch das Kehlsack-Betrillern und durch das Rufen verstärkt und/oder ergänzt. Das Paar schaut aus dem Eingang des Verstecks hinaus, wobei das ♂ das ♀ mit den Vorderbeinen umspannt, aber ohne, wie andere Froschlurche, richtig zu klammern.

Die von JANVIER (1935: 200) beschriebene Verhaltensweise, die Geschlechtspartner würden sich „a recoulons" , also rückwärts einander annähern, sich mit den Hinterenden berühren und schließlich in dieser Situation ablaichen, konnte ich nicht bestätigen. Stattdessen ist hier das komplexe Verhalten des Unterschiebens, Aufsteigens, Übereinanderrutschens etc. und im Extremfall der Kopfsprung des ♀ beobachtet worden. Ebenso konnte bei *Rhinoderma* weder beim Paarungsvorspiel noch beim eigentlichen Ablaichen eine Position nachgewiesen werden, bei der sich die Tiere, in entgegengesetzter Richtung sitzend, kloakal berühren, wie sie von POLDER (1974), LAMOTTE et al. (1977: 272) und ZIMMERMANN et al. (1988) für Dendrobatiden beschrieben wird.

Von Mantellinen (*Gephyromantis* sp. und *Mantella* sp.) ist ebenfalls bekannt, dass sie keinen eigentlichen Klammergriff haben. So stellte BLOMMERS-SCHLÖSSER (1975, vgl. dort S. 23 u. 24) die Hypothese auf, dass es ein chemischer Reiz sei, der über die Haut vom ♀ wahrgenommen wird, und die Eiablage induziert. Dieser Reiz ginge von den drüsigen Unterseiten der Schenkel der ♂♂ aus. Bei *R. darwinii* ist die gesamte Bauchhaut drüsig granuliert. Ob es auch hier einen chemischen Reiz zur Eiablage gibt, ist ungeklärt. Vielleicht genügen jedoch die verschiedenen, im Ergebnisteil angesprochenen, taktilen Reize vom Kehlsack-Betrillern bis zum Flankendrücken (s. o. unter den entspr. Abschnitten). Bei *Mantella laevigata* wurde von HEYING (2001) eine Verhaltensweise beschrieben, bei der das ♂ das ♀ mit der Kehlpartie berührt, die dort mit „chinning" benannt wird. Allerings wird es von der genannten Autorin nur im Bereich von vorkopulatorischen Handlungen beschrieben. Auch das Kehlbetrillern kann bei *Rhinoderma* bereits vorkopulatorisch auftreten. Ein gleichzeitiges Trillern mit der Kehlpartie beschreibt Heying nicht, aber der begleitende leise Ruf des ♂ ist sicher auch mit einer entsprechenden Kehlvibration verbunden.

Wenn man bedenkt, wie locker der Kontakt zwischen den Geschlechtern bei *R. darwinii* ist, andererseits aber berücksichtigt, wie stark das Piepen ablaichbereite ♀♀ anzieht und wie leicht ein ♀ wegspringen kann, muss hier ein anderer „psychischer Festhalte-Mechanismus" angenommen werden. So wird hier die intensive Lautäußerung des ♂ während der Apposition als Sicherung gegen eine Abwerbung der ♀♀ durch andere ♂♂ gedeutet. Die Intensivierung der Rufaktivität während der Paarung und die sofortige Erwiderungsbereitschaft hebt *Rhinoderma* von anderen Froschlurchen ab. Bei letzteren ist dieses Verhalten, falls überhaupt vorhanden, nicht derart ausgeprägt. Bei diesen klammert das ♂ sich fest an das ♀ und wird bei Fortbewegung einfach mitgenommen.

Der im Ergebnisteil beschriebene Zehen-Klonus ist auch von anderen Froschlurchen bekannt (vgl. FIRSCHEIN 1951). Auch bei Dendrobatiden ist eine solche Erscheinung verbreitet (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1988: 154, 159). Sie ist eine Begleiterscheinung bei verschiedenen Erregungszuständen, sowohl vor dem Zuschnappen beim Beutefang als auch beim Klammern.

4.9. Bewachung oder Nichtbewachung des Geleges und rechtzeitiges Auffinden der Kaulquappen durch das ♂

Aus dem im Ergebnisteil gezeigten Verhaltensbild des ♂ geht hervor, dass es sich – anders als Dendrobatiden oder *Eleutherodactylus* – praktisch nicht um das Gelege kümmert. Es ist erstaunlich, dass das Auffinden der Kaulquappen überhaupt funktioniert und noch dazu so pünktlich, denn selbst in den Fällen, in denen das ♂ in der Zeit zwischen Ablage und Schlüpfen nicht bei den Eiern gesichtet wurde oder gar in einem anderen Bereich des Terrariums seinen Daueraufenthalt ausgesucht hatte, hat es trotzdem die Brut rechtzeitig aufgenommen. Die Mechanismen, die das Auffindeverhalten steuern, konnten bisher nur indizienweise und durch Ausschluss eingegrenzt werden. Vier hypothetische Möglichkeiten, die mir als denkbar erscheinen, seien erwähnt:

1. Regelmäßiges Absuchen des bekannten Revieres und dabei (zufälliges?) Finden der geschlüpften Kaulquappen. Diese Annahme ist wenig wahrscheinlich, da das ♂ das Revier nur unregelmäßig durchwandert und es viel zu selten so nahe an das Gelege gerät, als dass sich dadurch die hohe Eintreffquote zum genauen Schlupftermin auf diese Weise erklären ließe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

2. Endogene Zeitgeber. Denkbar wäre, dass ein endogener Zeitgeber vorhanden ist, der auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier synchronisiert ist und das ♂ zum richtigen Zeitpunkt wieder zum Versteck hinführt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier wird durch die Temperatur verändert. Selbst wenn eine innere Uhr des ♂ vorhanden und in gleicher Weise wie die Eientwicklung thermisch verstellbar wäre, würde keine vollständige Synchronisation erfolgen, weil das ♂ bei den Ortsveränderungen anderen Temperaturen ausgesetzt wäre als das Gelege.

3. Akustische Kommunikation. Das Zappeln der Kaulquappen in der Gelatine erzeugt sicher niederfrequente Vibrationen sowohl in der Luft als auch im Boden darunter. Also ist es auch eine akustische Erscheinung. Ob diese aber vom ♂ als Signal wahrgenommen werden kann, ist fraglich. Die Übertragung über Boden und/oder Luft dürfte viel zu schwach sein. Aus diesem Grunde halte ich diese Möglichkeit ebenfalls für unwahrscheinlich.

4. Olfaktorische Kommunikation. Dieses wäre die Hypothese, der die größte Wahrscheinlichkeit zukommt. Einer Kommunikation über Pheromone käme möglicherweise ein höherer Grad an Findewahrscheinlichkeit zu und wäre biologisch denkbar, da bei Anuren auch im Bezug auf Beute- sowie auch Heimfindeverhalten der Geruchssinn eine Rolle spielen kann. (vgl. Duellman & Trueb 1986: 52 und 232, Sinsch 1990: 74; dort jeweils weitere Literaturangaben). Sie hätte zusätzlich den Vorteil, dass sie selbst bei stärkeren Veränderungen in der Vegetationsdecke während der Entwicklungszeit oder auch bei weiterer Entfernung des ♂ wirken könnte. Andererseits besteht aber wiederum das Problem, dass auch fremde ♂♂ angelockt werden könnten.

Die prompte Reaktion des ♂ legt eine Kommunikation nahe, die von den schlüpfenden Kaulquappen ausgeht und auf eine gewisse Entfernung wirkt, wie auch immer ihre Natur sein möge. Die laufenden Untersuchungen streben eine Klärung auf der Basis speziell angelegter Versuche an.

4.10. Optische Kommunikation zwischen Kaulquappe und ♂

Während der Vorgang, der das *Rhinoderma*-♂ zum Versteck mit der Brut führt, weitgehend ungeklärt ist und die spezifischen Auslöser oder Informations-Übertragungsweisen unbekannt sind, sind die Vorgänge, die von dem Moment des Erreichens des Sichtumkreises des Geleges und in einem gegenseitigen Auslösemechanismus ablaufen, plausibel erklärbar und durch Beobachtung spezieller Verhaltensweisen belegt, da das ♂ direkt auf die Bewegung reagiert. Daher ist auch naheliegend, dass sich diese Form des Brutpflegeverhaltens stammesgeschichtlich aus dem Beutefangverhalten entwickelt hat. Bei beiden löst die Wahrnehmung der Bewegung das Schnappen nach dem bewegten Objekt aus.

Aus der Sicht der optischen Reize, die auf die Kaulquappe wirken, ist Folgendes zu berücksichtigen: Dass Lichtreize Bewegung bei Embryonen oder Kaulquappen auslösen können, ist bei Froschlurchen eine verbreitete Erscheinung. Auch der Schatten des Vaters ist ein geeigneter Reiz, um ein Zappeln der Kaulquappen auszulösen, was wiederum die Wahrscheinlichkeit des Aufgeschnappt-Werdens erhöht. Es ist naheliegend, dass diese Erscheinung durch ihren positiven Selektionswert evolutiv verstärkt wurde.

4.11. Kaulquappen-Aufnahme

Im Ergebnisteil wurde gezeigt dass die optischen Auslöser, zur Aufnahme der Kaulquappen sowohl zeitlich wie optisch innerhalb weit gesteckter Grenzen noch funktionsfähig sind. Eine zu starke Einengung der Auslöser würde erwartungsgemäß die Aufnahmewahrscheinlickeit verringern. Zwei Angaben aus der Literatur muss hier jedoch widersprochen werden, da sie zu Fehlinterpretationen führen: Laut Tyler (1984: 31) sollen die Kaulquappen in das geöffnete Maul des ♂ hineinschwimmen, eine Formulierung, die ein falsches Bild vermittelt, da vielmehr der Vater aktiv die Kaulquappe aus der Gallerte aufnimmt. Nicht auszuschließen ist jedoch, dass die Eigenbewegung der Kaulquappen anschließend bei der Weiterleitung in den Kehlsack (s. nächster Abschnitt) eine Rolle spielen kann. Andererseits lässt sich aus der Arbeit von Pflaumer (1933: 133) herleiten, dass die Kaulquappen bereits innerhalb der Eihülle zusammen mit derselben aufgenommen werden, was auch Eingang in weitere Literatur gefunden hat, sich aber nach unseren Ergebnissen nicht bestätigt. Die Aufnahme geschieht erst nach dem Schüpfen.

4.12. Überleitung der Kaulquappen in den Kehlsack

So weit wie die Grenzen der Auslöser, die zur Kaulquappenaufnahme führen, auch sein mögen, danach muss es einen eng eingegrenzten, trennscharfen Diskriminationsmechanismus geben, der das Abschlucken der eigenen Nachzucht einerseits auf ein Minimum herabsetzt, anderseits aber auf jeden Fall verhindert, dass ein Beutetier in den Kehlsack fehlgeleitet wird. Die Mechanismen, die dies steuern, können verschiedenartiger Natur sein:

1. Mechanische Reize: Form und Hautoberfläche der Kaulquappen könnten eine Rolle bei der „Erkennung" als in den Kehlsack überzuleitendes Objekt sein.

2. Bewegung: Auch die spezielle Bewegungsart der Kaulquappe könnte eine Bedeutung haben, um die motorischen Abläufe des ♂ zu steuern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

3. Chemische Reize: Wenn, wie im o. Abschnitt (Diskussion; Bewachung oder Nichtbewachung...) angenommen, das Finden der Brut über geruchliche Kommunikation stattfindet, könnte die Steuerung in dieser Verhaltensphase auf einer verwandten Sinneswahrnehmung beruhen, nämlich geschmackliche Auslösemechanismen.

Die Steuermechanismen können natürlich auch aus einer Kombination der obigen bestehen. Es soll versucht werden, Genaueres über ihre Natur und Wirkungsweise zu erfahren; beispielsweise, indem Atrappen dargeboten werden, wie etwa artfremde Larven.

Wie das Weiterleiten in den Kehlsack funktioniert, konnte bisher anhand äußerlich feststellbarer Verhaltensweisen nicht geklärt werden. Vielleicht steht das relativ lange Verharren des ♂ mit dem Maul in der Schleimmasse auch im Zusammenhang mit einem während dieser Zeit stattfindenden „Umlenkungsmechanismus" der Kaulquappen in den Kehlsack anstatt in den Magen.

4.13. Überleitung der Kaulquappen in den Magen anstatt in den Kehlsack

Anhand der Zählung der aufgenommenen Kaulquappen und abgegebenen Jungfrösche kann man ableiten, dass ein kleiner Anteil der Kaulquappen schlicht geschluckt wird. Fressen von Brut (oder Eiern) ist bei Anuren möglich. Eine Parallele zum Verhalten einiger Dendrobatiden fällt auf, bei denen das Aufnehmen der Eier die Funktion hat, durch fremde ♂♂ gezeugte Brut zu vernichten. Eine ovo- oder larvophile Prädisposition der ♂♂ könnte bei *Rhinoderma* hingegen der Ausgangspunkt für die Evolution des Brutpflegeverhaltens gewesen sein. Auch hier hätte ein Funktionswechsel einer homologen Verhaltensweise stattgefunden. Ein gelegentliches „Fehlleiten" der Nachzucht in den Magen von *Rhinoderma* bestärkt diese Annahme nur. Das könnte ein Hinweis sein, dass der Mechanismus – auch heute noch – nicht perfekt ist. Es kann aber auch zutreffen, dass er bereits auf diesem evolutiven Niveau bei den Nasenfröschen sein adaptives Optimum erreicht hat, denn eine kleine Nahrungs-Zulage für den brutpflegenden Vater und somit für seine restliche Nachzucht kann, trotz des Verlustes an Einzelindividuen, durchaus einen positiven Wert für seine Gesamt-Nachkommensbilanz darstellen. Es käme einer trophischen Unterstützung des ♂ durch das ♀ gleich.

Diese Erscheinung kann nun wiederum indirekt mit dem Dazulegen unbefruchteter Eier verglichen werden, womit einige Dendrobatiden ihre Kaulquappen in ihren Bromelientrichtern füttern, welches bei einigen Arten eine positive Bedeutung oder gar Voraussetzung für den Bruterfolg darstellt (vgl. WEYGOLDT 1980b, 1984, 1986; WEYGOLDT & JUNGFER 1993). Ein Kannibalismus der Kaulquappen untereinander im Kehlsack von *R. darwinii* im Sinne einer echten Adelphophagie konnte nicht nachgewiesen werden, ist auch bei der geringen Mundbewehrung der Larven unwahrscheinlich. Als Ursache für die erwähnte gelegentliche Differenz in der Gesamtzahl zwischen aufgenommenen und entlassenen Jungtieren ist ein gelegentliches Verschlucken der Brut seitens des Vaters wahrscheinlicher.

4.14. Steuerung der Brut-Entlassung

In unseren Terrarien konnten nur Tiere beobachtet werden, die gleichaltrige Junge trugen; dementsprechend wurden diese auch etwa am gleichen Tag ausgestoßen. Es geschah in einem Entwicklungsstand gemäß Metamorphose-Stadium 14–15 nach JORQUERA et al. (1972), welches in der Standardtabelle von LIMBAUGH & VOLPE (1957) den Stadien 44–46 entspricht. Interessant wäre eine Untersuchung an ♂♂ mit einer altersmäßig heterogen zusammengesetzten Brut, was eher die Ausnahme ist. Dieses könnte Aufschlüsse darüber erbringen, ob der Zeitpunkt der Freigabe eher vom Vater oder von der Brut bestimmt wird.

4.15. Zwischenartlicher Vergleich der Tragzeit und der Brut-Entlassung

Rhinoderma darwinii ist die Art mit der längeren Kaulquappen-Tragzeit: Nach unseren Ergebissen bis etwa zwei Monate; 34 Tage nach denen von FORMAS (1979: 359). Die zweite Art , *R. rufum*, hat mit nur etwa 14 Tagen eine wesentlich kürzere Tragzeit als *R. darwini* (FORMAS 1979). Die Angaben von CRUMP (1995: 537) vermitteln den Eindruck, *R. rufum* würde seine Kaulquappen lediglich zum Wasser transportieren. Dies trifft in der Form nicht zu, denn die Brut entwickelt sich in den zwei Wochen im Kehlsack immerhin bis zu den Entwicklungsstadien 3–4 der Metamorphose nach Jorquera et al. 1974 (s. auch FORMAS et al. 1975); dieses entspricht etwa den Stadien 29–31 der Standard-Entwicklungstabelle nach LIMBAUGH & VOLPE 1957. Diese Art hat, entsprechend ihrer kürzeren Verweildauer im Kehlsack, einen wesentlich geringeren Dottervorrat, was der Kaulquappe ein gänzlich anderes Aussehen verleiht. Während der Lebensabschnitt einer freilebenden, fressenden und wachsenden Kaulquappe bei *R. rufum* zum normalen Lebenszyklus gehört, ist dies bei. *R. darwinii* nicht der Fall. Die Brut bleibt bis gegen Ende der Metamorphose (Stadien 45–46 der Entwicklungstabelle nach L. & V.) im Kehlsack und verzichtet ganz auf die wasserbewohnende Kaulquappenphase. Die Larven können zwar – künstlich aus dem Kehlsack befreit oder spontan vorzeitig abgestoßen – ebenfalls die letzte Zeit der Umwandlung im Freien oder im Wasser überleben (PFLAUMER 1933: 134; KARBE 1989: 10). Trotzdem ist die Überlebenschance von im Kaulquappenzustand ausgestoßener Brut im Vergleich zu *R. rufum* gering,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

und zwar um so mehr, je weiter die Kaulquappe noch entwicklungsmäßig vom Ende der Metamorphose entfernt ist. Die Zeitspanne, in der ein Überleben draußen möglich ist, ist daher in der Praxis kurz. Frühzeitig Entlassene haben alle Nachteile einer „Frühgeburt".

Zur experimentellen Klärung der Mechanismen, die die Entlassung einleiten, soll versucht werden, Kaulquappen der einen Art durch die andere aufziehen zu lassen und den Abgabetermin zu kontrollieren.

4.16. Kannibalismus-Hemmung und Schutz der Nachzucht

Eine Art mit einer solch geringen Zahl von Nachkommen, die auch zunächst in unmittelbarer Nähe der Erwachsenen ihren Aufenthalt finden, kann sich keinen Kannibalismus leisten. So musste wahrscheinlich ein leistungsfähiger Differenzierungsmechanismus zur Erkennung der Jungfrösche als „Nicht-Beute" evolutiv entstehen. Ganz im Gegensatz dazu steht das Verhalten des Helmkopf-Frosches *Candiverbera*, der sich auf das Verschlingen seiner zahlreichen Kaulquappen und Jungfrösche in einem ansonsten an Beutetieren armen Lebensraum spezialisiert hat (vgl. Cei 1962: 108; Busse 1989: 62). Die erhöhte Wanderaktivität der ♂♂ nach Entlassen der Jungen kann auch von positiver Bedeutung für sie sein, da bei Weggang der Adulten die Nahrungskonkurrenz im Lebensraum herabgesetzt wird.

4.17. Versorgung der Kaulquappen mit Nahrung innerhalb des Kehlsackes.

Garrido et al. (1975) zeigten die sekretorische Natur des Innenepithels des Kehlsackes anhand histologischer Untersuchungen. Aus derselben Arbeitsgruppe wiesen Goigoechea et al. (1986) den Übergang von Enzymen (Peroxydase) und radioaktiv markierten Aminosäuren auf die Kaulquappen nach. Auf der anderen Seite haben *Rhinoderma*-Eier einen reichlichen Dottervorrat, der bei *R. darwinii* besonders groß ist und bis in ein weit fortgeschrittenes Kaulquappenstadium in den Zellen der Darmwand persistiert. Der Darm ist deshalb während dieser Zeit für eine Aufnahme von Nahrung ungeeignet. Anfänglich kommt nur die Larvenhaut dafür infrage. Garrido et al. (1975: 142) beschreiben ein phagozytäres System der Kaulquappenhaut, die in der Lage sein soll, vom Innenepithel des elterlichen Kehlsackes sezernierte Nahrungsbestandteile aufzunehmen. Erst nach dem Aufbrauchen des Dotters könnte der Verdauungstrakt seine eigentliche Funktion übernehmen und durch den Mund aufgenommene Nahrung verwerten (vgl. Jorquera et al. 1982: 212–213; Goigoechea et al. 1986: 176). Dieser Zustand wird erst in einem relativ fortgeschrittenen Larvenstadium erreicht (Metamorphosestadium 10–11 nach Jorquera et al. 1972; vergleichbar den Stadien 39-41 der Standardtabelle nach Limbaugh & Volpe 1957).

Der reiche Dottervorrat spricht aber auch dafür, dass auch ihm eine wesentliche Rolle als Nahrungsreserve für die heranwachsende Kaulquappe zukommt. Jorquera et al. (1981: 70, 1982: 212–213) nehmen eine gemischte Nahrungsversorgung der Kaulquappen an, bei der der Hauptanteil durch den Dottervorrat gewährleistet ist, die Larven aber zusätzlich auf spezielle Substanzen, die vom Innenepithel des Kehlsackes des Vaters stammen, angewiesen sind. Sie vergleichen das Ernährungsmodell mit dem, das Greven (1977) für die intrauterine Entwicklung des lebendgebärenden Alpensalamanders (*Salamandra atra*) beschreibt. Die Frage, ob die *Rhinoderma*-Larven auch oral Nahrung aus dem Inneren des Kehlsackes aufnehmen, wird von Lavilla (1987: 87) verneint. Vorzeitig aus dem Kehlsack entnommene Kaulquappen nehmen dennoch beispielsweise Fisch-Trockenfutter auf (Karbe 1989: 10). Die Futteraufnahme wird dann aber bei Eintritt in die Klimax-Phase der Metamorphose – wie bei Froschlurchen üblich – eingestellt.

Ein wichtiges Indiz, dass der Hauptanteil der Nahrungsversorgung der Brut im Kehlsack durch den im Ei vorhandenen Dottervorrat abgedeckt wird, ergibt sich aus der Tatsache, dass *R. rufum*, die Art mit der kürzeren Verweildauer im Inneren, den geringeren Dottervorrat in den Eiern hat, während *R. darwinii*, entsprechend seiner längeren Verweildauer in der Bruttasche, den größeren Dottervorrat hat (vgl. Jorquera et al 1972 und 1974; In letzterer wird *R. rufum* noch als *R. darwini* [Concepción] geführt; vgl auch Formas et al 1975).

Zug et al. (2001: 114; 119) betrachten *Rhinoderma* als den ersten unter den Anuren bekannt werdenden Fall, bei dem Stoffe vom Vater als Nahrung auf die Brut übergehen. Sie belegen den Vorgang mit dem Namen „patrotrophy" (= Patrotrophie). Gemessen am Dottervorrat dürfte jedoch auch in diesem Falle der Lecithotrophie mengenmäßig eine wesentlich größere Bedeutung zukommen.

4.18. Versorgung mit Sauerstoff (internes Schaumnest)

Die starke Durchblutung der Kehlsack-Schleimhaut legt nahe, dass die Kaulquappen über den Blutkreislauf des Vaters mit Sauerstoff versorgt werden. Garrido et al. (1975: 141) deuten das Dünnerwerden des Ephithels in der Nähe von Blutgefäßen als sinnvolle Strukturanpassung zur Erleichterung der Sauerstoffversorgung der Larven aus dem väterlichen Blutkreislauf. Nun muss aber trotzdem bedacht werden, dass in diesem Falle der Sauerstoff zweimal hintereinander im Hämoglobin gelöst und wieder dissoziiert werden muss, bis er am Ende in den Geweben der Kaulquappe zur Verfügung stehen kann (sekundäre Sauerstoffversorgung). Hieraus, und aus der Prämisse, dass der Sauerstoff sich nur abwärts im Partialdruck-Gradienten bewegt, muss gefordert werden, dass das Hämoglobin der Kaulquappe eine nach links verschobene

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Dissoziationskurve haben muss (auch der Bohr-Effekt könnte hier von Bedeutung sein). Unterschiedlichkeit in der Sauerstoffaffinität der Hämoglobine ist eine Vorausetzung, wie sie bei Säugetieren vorliegt. Da aber die Verbindung der Kreislaufsysteme von Mutter und Fötus über die Plazenta viel inniger ist als bei den Fröschen, besteht bei letzteren erst recht die Notwendigkeit, dass ein solcher Unterschied der Dissoziationskurven der Hämoglobine zwischen Elterntier und Brut bestehen muss. Die bei Kaulquappen übliche Umschaltung der hämopoetischen Organe in den verschiedenen Lebensetappen (s. VIERTEL & RICHTER 1999) könnte eine Präadaptation sein, auch verschiedene Hämoglobine auszubilden. Dennoch bleibt die kaskadenartige Übertragung des Sauerstoffs von einem Hämoglobin auf das andere ein physiologisch problematischer Engpass, dessen Überbrückung mehrere gleichzeitige evolutive Umstrukturierungen erfordert.

Die effektivsten Blutsorten (der Warmblüter) können etwa soviel Sauerstoff in ihrem Blutvolumen haben wie Sauerstoff in dem gleichen Rauminhalt atmosphärischer Luft vorhanden ist. Bei Poikilothermen ist meist noch weniger Sauerstoff in einem Volumen Blut als im gleichen Volumen Luft. Noch weniger wird es durch den Umstand, dass das Hämoglobin unter normalen physiologischen Bedingungen nicht ganz gesättigt wird.

Auf der anderen Seite ist die Schallblase, wie beim Balzruf gezeigt wird, ein zumindest partiell mit Luft befüllbares Organ. Bereits JANVIER (1935: 202) berichtet, dass die Kaulquappen im Kehlsack von reichlich schaumigem Schleim umgeben sind. GOIGOECHEA et al. (1986: 171) zeigen ein aufpräpariertes tragendes *Rhinoderma*-♂. Auf dem Foto fällt auf, dass eine Vielzahl an Luftbläschen verschiedener Größe vorhanden ist, zwischen denen die Kaulquappen eingebettet sind. Insgesamt dürfte das Luftvolumen dieses Schaumes viel größer sein als das gesamte Blutvolumen der Kaulquappen und das am Kehlsack-Kreislauf beteiligte Blutvolumen des Vaters zusammen. Daher kann der Schaum viel mehr Sauerstoff enthalten als das genannte Blutvolumen und daher mehr Sauerstoff zu den Kaulquappen führen. Es wäre durchaus denkbar, dass ein erheblicher Teil – wenn nicht gar der Hauptteil – der Sauerstoff-Versorgung der Kaulquappen über diesen Schaum vonstatten geht. Ein weiterer Vorteil wäre, dass der Transport des Sauerstoffes durch Diffusion in der gasförmigen Phase (Diffusion Gas in Gas) um Größenordnungen schneller ist als in der flüssigen Phase (Diffusion von in Wasser gelöstem Gas). Daraus ergibt sich, dass die in den Bläschen vorhandene Luft durchaus ein Zuführungsweg des Sauerstoffes zu den Kaulquappen sein könnte, wobei die Rolle des Weges über den Blutkreislauf des Vaters eine untergeordnete Rolle spielen würde. Sie könnte sich im Extremfall gar umkehren, wenn der Sauerstoff-Partialdruck in den Bläschen höher als im Blutkreislauf würde.

Über die Art und Weise, wie die Luft in dieses „interne Schaumnest" des Kehlsackes hineingepumpt oder wie sie ausgetauscht wird, ist nichts bekannt. Aber allein das Vorhandensein der Bläschen legt nahe, dass über sie Sauerstoff zur Brut geführt werden kann. Dies stellt eine plausible Alternativhypothese zur Versorgung durch den Blutkreislauf dar, zumal die Modalität, dass Kaulquappen sich in (externen) Schaumnestern entwickeln, eine bei Anuren physiologisch funktionsfähige Möglichkeit ist, die Brut zu schützen, ohne die Diffusion von Sauerstoff zu sehr zu behindern.

4.19. Sauerstoff-Versorgung und Entstehen von Maulbrüten im Tierreich

Es ist erstaunlich, dass bei Fröschen nur ein Fall von Maulbrüten bekannt ist, während bei Fischen das Maulbrüten recht oft entstanden sein muss: Bei Cichliden (Haplochrominae), Apogoniden (*Pterapogon*), Welsen (*Galeichthys*, Aridae) etc. gibt es diese Fortpflanzungsmodalität. Hier herrschen aber auch sicher bessere Voraussetzungen, da die Eier (und/oder die Jungfische) sich in der durch das Atemwasser durchströmten Kiemenkammer befinden. Diese Art der Maulkonstruktion bewirkt, dass die erstmalige Aufnahme im Maul sicher in Bezug auf die Atmungsphysiologie keinen großen Unterschied zum freien Wasser in der Sauerstoffversorgung beinhaltet hat. Vielleicht war es, bedingt durch die regelmäßige Durchspülung, sogar eine Verbesserung. Ganz im Gegenteil dazu steht der Kehlsack eines Frosches. In dieser Kammer würde zunächst der Sauerstoff-Partialdruck durch das Atmen der Kaulquappen abfallen, bis die – eigentlich auf die Atmung im freien Wasser eingestellten – Kaulquappen ersticken. Der Kehlsack ist im Gegensatz zum Mundraum der Fische ein Blindsack, der nicht von Wasser durchströmt wird. Daher ist die Versorgung mit Luftblasen ein erster möglicher Weg, diesen evolutiven Schritt zu vollziehen. Vielleicht ist hier die Bedeutung der von GOIGOECHEA (1986) beschriebenen – aber nicht weiter interpretierten – Befüllung des Kehlsackes mit Luftblasen zu suchen. Ein Schaumnest ist bei Anuren im Gegensatz zum Kehlsackbrüten eine relativ häufige Erscheinung und könnte bei regelmäßigem Austausch der Bläschen auch in einem (Kehlsack)-Innenraum funktionieren.

4.20. Sauerstoff-Versorgung in Körper-Innentaschen im Vergleich zu anderen Froschlurchen

Wegen der Einzigartigkeit der Fortpflanzungsweise von *Rhinoderma* ist es schwer, Vergleichsfälle zu finden. Analog dazu aber brütet *Gastrotheca* ebenfalls in einer Körper-Innentasche die Nachkommen aus. Die Problematik der Sauerstoffversorgung ist hier ebenfalls gegeben. Demnach gibt es, wie bei *Rhinoderma*, auch bei *Gastrotheca* histologische Besonderheiten, die mit einer Sauerstoffversorgung der Brut durch den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

elterlichen Blutkreislauf stehen dürften (DEL PINO 1980). Bei *Gastrotheca* kann man sich aber besser als bei *Rhinoderma* ein graduelles Evolutionsmodell vorstellen, bei dem eine anfangs offene Rückentasche sich in kleinen evolutiven Schritten schließt (DEL PINO 1980: 16) während sich gleichzeitig die Blutkreislaufsysteme von Elter und Brut gegenseitig anpassen. Hinzu kommt, dass es Modelle von „offenen" Bruttaschen in der gleichen Familie auch heute noch gibt. Besonders eindrucksvoll ist der Fall von *Stefania evansi*. Bei dieser Art befindet sich die Brut bis zur Beendigung der Metamorphose offen auf dem Rücken des ♀. Sowohl die Embryonen als auch die Jungfrösche sind (zunächst über die Ei-Membran) der atmosphärischen Luft ausgesetzt. Die Entwicklung der Kiemen deutet darauf hin, dass sie nicht vom Elter, sondern direkt aus der Atmosphäre mit Sauerstoff versorgt werden (JUNGFER & BÖHME 1991). Die sekundäre Sauerstoffversorgung, d. h. der Umweg der Atemgase über den elterlichen Blutkreislauf, wurde nicht notwendig. Vielleicht hatten Vorfahren von *Gastrotheca* eine ähnliche Organisation. Besonders problematisch erscheint in diesem Zusammenhang wiederum der Fall von *Rhinoderma*, weil – anders als für *Gastrotheca* – Übergangsformen zwischen einem Austragen der Kaulquappen außerhalb und innerhalb des Brutraumes nicht bekannt und auch nicht vorstellbar sind. Dieses ist ein Argument, das für das „Schaumnest im Kehlsack" zumindest als Übergangsmodell sprechen könnte. Wie auch immer der Einzelfall von *Rhinoderma* entstanden sein mag: Die häufig vorhandenen Schallblasen der Anuren haben – wahrscheinlich wegen des anfänglichen Engpasses der Sauerstoffversorgung – nur selten als Präadaptation zur späteren Evolution als Brutkammern gedient.

4.21. Entsorgung der Stoffwechselrückstände

Der Abtransport des Kohlendioxyds ist mit Sicherheit viel unproblematischer als die Sauerstoffversorgung. Durch die bessere Löslichkeit des CO_2 in Wasser kann er sowohl durch den Blutkreislauf des Vaters als auch durch Abgabe über die Bläschen im Kehlsack erfolgen.

Über den Abtransport der Stickstoffverbindungen ist nichts bekannt. Hier muss aber sicher auch der väterliche Blutkreislauf eine Rolle spielen. Inwieweit feste Stoffe und Schleim aus dem Kehlsack entfernt werden, ist ebenfalls nicht bekannt. Wenn sie vom Kehlsack in den Mundraum gelangen, werden sie am wahrscheinlichsten vom Vater sofort verschluckt.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Ergebnisse von Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie von *Rhinoderma darwinii* vorgestellt, die in mehr als 15jähriger Terrarienhaltung erarbeitet und durch einige Freilandbeobachtungen ergänzt wurden. Es sind Verhaltensaspekte von Balz, Eiablage, Kaulquappenaufnahme, Brutpflege im Kehlsack bis zum Entlassen der Jungfröschchen berücksichtigt. Es wird ein Verhaltensinventar dieser Art erstellt. Die Verhaltensweisen werden mit denen einiger anderer brutpflegender und nichtbrutpflegender Froschlurche verglichen. Sie sind jenen gegenüber modifiziert.

Im Laufe der Balz verschiebt sich das Verhalten des ♂ von einer vornehmlich verfolgenden Aktivität zu einer stärker ortsbeharrlichen. Es zentriert sich zunehmend auf sein Versteck, in das es versucht, das ♀ hereinzulocken. Das ♀ muss nun stärker als ♀♀ anderer Froschlurche initiativ werden. Wenn die Ablaichbereitschaft stark genug angewachsen ist, sucht es das ♂ aktiv auf und begibt sich manchmal sogar mit einem Kopfsprung in das Versteck des ♂ unter dessen Bauch. Akustische Äußerungen, generelle Bewegung, Bewegung der Vorderextremitäten, Zeichnung der Kehle werden als in verschiedenen Etappen der Annäherung wirksame Reize zum Hereinlocken des ♀ beschrieben. ♂♂ haben 2 Lautäußerungen: den mehrsilbigen Territorialruf und den einsilbigen „Anhüpflaut". ♀♀ äußern nur den zweiten.

Wenn ein „Amplexus" außerhalb des Versteckes zustande kommt, ist er von kurzer Dauer und führt nicht zur Eiablage. Nur innerhalb des Versteckes, wo die Eier vor Austrocknung gesehützt sind, wird abgelaicht. Der Amplexus ist schwach, er wird möglicherweise zur Verstärkung durch Stimmäußerung unterstützt und zwar vor allem dann, wenn ein fremdes ♂ aus gewisser Entfernung ruft. Zusätzlich betrillert das ♂ mit der Kehle den Rücken des ♀, was als einer der möglichen Ablaich-Auslöser interpretiert wird.

Die im Verhältnis zu anderen Anuren modifizierte Balz, einschließlich des relativ starken Initiative-Anteils des ♀, das ebenso wie das ♂ den potentiellen Geschlechtspartner mit Äußerung eines Lautes anhüpft und schließlich aktiv in das Versteck des ♂ eindringt, wird als Ergebnis einer gemeinsamen Evolution in wechselseitiger Anpassung mit der Entstehung der speziellen Brutpflege gedeutet. Verhaltensweisen wasserablaichender Arten sind noch vorhanden; einige haben aber jetzt eine Rolle im Paarungsvorspiel übernommen.

Fernab von dem Versteck eines bestimmten ♂ bilden sich manchmal Aggregationen mehrerer Individuen beiderlei Geschlechts. Hier kommt es zu sehr auffälligen Interaktionen, bei denen keines der Einzeltiere auf ein Versteck zentriert ist. Es ist das „Anhüpf-Auskeil-Verhalten". Hierbei hüpft ein Tier ein zweites an. Dieses reagiert, indem es das erste mit einem Tritt mit dem Hinterbein wegschleudert. Diese Interaktionen finden sowohl innergeschlechtlich als auch zwischengeschlechtlich statt. Es gehört zum agonistischen Verhalten in weiterem Sinne, hat aber sicher auch eine Bedeutung bei der Balz. Eine mögliche Funktion könnte im Bemessen des Gewichtes des potentiellen Partners liegen, da kleinere Individuen effektiv weiter weggeschleudert werden.

Nach Ablage entwickeln sich die Eier etwa 20 Tage außerhalb des Kehlsackes, werden wenig oder gar nicht vom Vater bewacht. Danach erscheint er zur Aufnahme der schlüpfenden Kaulquappen am Gelege. Die Auslöser, die die Rückkehr des ♂ zum Nest bewirken, sind unbekannt. Bei der Aufnahme spielt die optische Wahrnehmung der zappelnden Kaulquappen eine Rolle. Sie läuft ähnlich dem Beute-Schnappreflex ab, durch den zähen Schleim der Gallerte ist sie verlangsamt und wird mehr durch Maul-Überstülpen als durch Zuschlagen mit der Zunge erreicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die Zeit innerhalb des Kehlsackes beträgt etwa 2 Monate. Das Ausspeien der Jungfrösche geschieht mit heftigen Kontraktionen und weitem Öffnen des Maules. Es gibt eine Kannibalismus-Hemmung, die die Brut nach Entlassung davor schützt, durch Adulte gefressen zu werden.

Größer als das Problem der Nährstoffversorgung ist die Versorgung der Kaulquappen mit Atemgasen im Kehlsack. Obgleich die Literatur eine Versorgung über die Blutkapillaren plausibel macht, wird hier eine wenigstens zusätzliche oder in den Anfängen der Evolution der Brutpflege notwendig gewesene Sauerstoffversorgung über Luftbläschen im Kehlsack angenommen, bis die Kreislaufsysteme von Vater und Brut sich ausreichend einander angepasst haben. Es wird eine „Schaumnest im Kehlsack"-Hypothese aufgestellt. Die Einzigartigkeit und, im Gegensatz zur Maulbrutpflege der Fische, sehr seltene Entstehung von Kehlsackbrutpflege der Anuren wird auf dieses Sauerstoff-Versorgungsproblem zurückgeführt. Die Konstant-Erhaltung des Sauerstoff-Partialdruckes nahe den Normalwerten in der Kiemenkammer, die dem ständigen Wasserdurchfluss offen steht, ist bei den Fischen gegeben. Im Gegensatz dazu wird im Blindsack der Kehltasche der Frösche der Sauerstoff-Partialdruck durch den Verbrauch durch die Kaulquappen absinken. Dies hat sicher eine erhebliche Einschränkung der evolutiven Möglichkeiten der Entstehung von Maulbrutpflege bei Froschlurchen beinhaltet.

SUMMARY

Results on research on the reproductive biology of *Rhinoderma darwinii* are presented. They were obtained during more than 15 years of observation in terraria complemented with some observations in the wild. Main points are a behavioural inventory from courtship, ovoposition, taking up of the tadpoles, parental care in the vocal pouch to the releasing of the froglets. The behaviour and other biological data related with reproduction are compared with other brood-caring as well as non-brood-caring anurans, discussing modifications in relation to them.

In the course of courtship, the male shifts from a female pursuing attitude like other anuran males do, to a more stationary behaviour where the male centrates on his hide, here he tries to persuade the female to enter. Now she takes a more active role than females of other frog species do. When she is ready to spawn, she voluntarily moves to the male, in extreme cases even jumping by means of a "head bouncer" inside the hide and under the male's belly. Vocalizations, general motoric activity, movements of the arms, colour pattern of the throat are discussed as releasing or facilitating stimuli operating in different steps of approach. Males have two kinds of calls: the polysyllabic territorial call and the monosyllabic "hop-onto peep", the females utter only the second one.

If an "amplexus" occurs outside the hide or even in the water, it is only of short duration and never leads to ovoposition. Only inside the hide, where eggs are protected against drought, spawning may occur. The amplexus is weak. It is reinforced by vocalizations of the male, especially when another male is calling from some distance. Furthermore the male makes quivering movements with his throat against the back of the female, which represents one of the possible stimuli inducing ovoposition.

The modifications of courtship including the relatively active role of the female, hopping onto the male, as well as her active entering the hide are considered to have evolved in co-adaptation with the special form of brood care. Behaviour patterns of water spawning anurans are still present in *Rhinoderma*, but they have been partly reduced to the role of a mating foreplay.

Apart from the territory of any male, sometimes peculiar interactions amongst several individuals occur, where none of them seems to be attached to a special hide or territory, it is the "jump-onto-kick-off behaviour". One individual bounces onto the other one, which reacts kicking off the first one vigorously with its hind leg. This takes place inter- and intrasexually as well. It is the most conspicuous part of agonistic behaviour, but probably it has also an importance in relation to courtship. A possible function might be, that individuals can test the weight of a potential mate. Smaller individuals effectively are thrown further away than larger ones.

After ovoposition, eggs develop outside the vocal pouch for about 20 days. In the meantime they are not or almost not attended by the father, but afterwards he appears near the clutch, where he takes the freshly hatched tadpoles. The stimuly conducting the male back to the nest are unknown. For the seizing of the fry, cues like perception of the wiggling movements of tadpoles play an important role. The process is similar to the snap reflex elicted by prey, but the movement is slowed down by the viscosity of the jelly of the dissolving egg capsules. It is more displaced to the motoric component of sliding with the opened mouth over the tadpole rather than to strike it with the tongue.

The time span inside the vocal pouch lasts about two months. The expulsion of the froglets occurs under strong contractions of the whole animal and with the mouth widely opened. Once released, a cannibalism inhibiting mechanism of adult frogs protects the young ones from being eaten by adults.

Studies on the problem of nourishment of the tadpoles inside the vocal pouch exist. But the more severe problem of their supply with respiratory gases has been paid less attention in literature. Although it makes plausible a providing of oxygen through the blood vessels, in the present study an additional supply by means of air bubbles is postulated to be or to have been necessary at least in a beginning step in the evolution of brood care, until the circulatory systems of father and fry have co-adapted in an appropriate manner. A hypothesis of a kind of a "foam nest inside the vocal pouch" is proposed. The fact that such a case of mouth brooding has evolved so rarely among anurans, although having originated frequently in several telcostean families, is considered to be linked with this problem of oxygen supply. Maintaining oxygen partial pressure constant and close to normal conditions is no problem in a fish's branchyal chamber open to a flow through of water. Contrary partial oxygen pressure in the blind sac of the frog's vocal pouch will drop as a consequence of gas consumption of the tadpoles. This probably has been a severe constraint mostly preventing evolution of oral brood care in anurans.

RESUMEN

Se presentan los resultados de estudios de la biología de reproducción de *Rhinoderma darwinii*, las cuales fueron elaboradas durante más de 15 años de observación de un

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

grupo mantenido en cautiverio y complementadas con algunas observaciones hechas en el terreno. Se consideran aspectos del comportamiento comenzando con el cortejo, la ovipostura, la aprehensión de los renacuajos, la crianza dentro del saco vocal, hasta la expulsión de los juveniles metamorfoseados. Se establece un inventario del comportamiento de esta especie. Las pautas de comportamiento son comparadas con las de otros anuros tanto especies con neomelía como también sin cuidado parental.

El comportamiento está modificado con respecto a otros batracios. En el curso del cortejo el ♂ cambia de una actitud en que persigue o se dirige hacia la ♀ a una en la que se ciñe más a su territorio, centrándose más en su escondite o cueva, hacia donde trata de atraer a la ♀. Más que en otros anuros la ♀ tiene que tomar la iniciativa de acercamiento. Cuando la disposición a desovar ha crecido lo suficiente, ella en forma activa busca al ♂ y a veces por medio de un salto de cabeza se introduce bajo su vientre. Manifestaciones acústicas, movimientos en general y en especial de las extremidades anteriores, dibujo de la parte gular y brazos son descritos como estímulos que cumplen un papel en las diversas etapas de la atracción de la ♀. Los ♂♂ tienen dos gritos: El canto o advertencia territorial polisilábico, y uno monosiábico que acompaña al salto hacia otro individuo. Las ♀♀ emiten sólo este último.

Cuando un amplexo sucede fuera del escondite siempre es de corta duración y nunca conudce a la ovoposición. Sólo dentro de este se produce la expulsión de los óvulos. El amplexo es débil siendo más bién una aposición. Probabemente como refuerzo es acompañado de manifestaciones vocales del ♂ especialmente cuando otro individuo canta a cierta distancia. Además el ♂ a intervalos hace movimientos vibratorios con la parte gular sobre el dorso de la ♀, lo que posiblemente representa un estímulo para la ovoposición.

La modificación del cortejo, incluyendo el rol importante de iniciativa de apareamiento de la ♀, que igual que el ♂ da saltos hacia su potencial pareja, incluso produciendo vocalizaciones similares, son interpretadas como mecanismos de comportamiento, que han evolucionado en co-adaptación con la particular forma de neomelía. Las pautas de comportamiento de especies de ovoposición acuática todavía están presentes pero su función ha pasado a limitarse a la etapa pre-copulatoria.

A cierta distancia del territorio de algún ♂ se forman agregaciones de varios individuos de ambos sexos. En este caso se producen interaccionens en las cuales ningún individo está centrado en su cueva, es el „juego de salto y patada". Un individuo salta hacia otro, al ser tocado este reacciona con una vigorosa patada que lanza lejos al primero. Estas interacciones tienen lugar tanto inter- como intrasexualmente. Seguramente es parte de un comportamiento agonístico en su sentido amplio, pero a la vez tienen importancia en el cortejo. Una probable función puede ser, la de como un individuo puede estimar el peso de la posible pareja. En efecto individuos más pequeños son lanzados más lejos.

Después de la ovipostura los huevos se desarrollan, teniendo una permanencia fuera del saco vocal de aproximadamente 20 días, durante los cuales el ♂ les da poca o nula atención. A continuación, cuando los renacuajos ya se encuentran en proceso de eclosión, él reaperece cerca del nido. Los mecanismos que conducen al retorno del ♂ se desconocen. Una vez cerca del nido, la percepción del movimiento de los renacuajos es un estímulo clave que conduce a su aprehención por el padre. El proceso tiene semejanza con el reflejo de captura de preza, pero el movimiento es retardado debido a la viscosidad de la gelatina en vías de liquidificación, dentro de la cual flotan los renacuajos. Además la componente motora de proyectarse sobre ellos con la boca abierta es más pronunciada que la protrución de la lengua, que es la componente más pronunciada en la captura normal de una preza.

El tiempo dentro del saco vocal es de aproximadamente 2 meses. La expulsión de los jóvenes recién metamorfoseados sucede bajo contracciones violentas y con la boca ampliamente abierta. Después de su liberación los jóvenes no son atacados por individuos adultos, ya que hay una inhibición etológica que impide el canibalismo.

Mayor que el problema de la provisión de alimento de los renacuajos en el saco vocal es el problema de su abastecimiento con gases respiratorios. A pesar de que la literatura hace probable el intercambio de gases pormedio de los capilares sanguíneos, aquí se da cierta importancia a un abastecimiento de oxígeno pormedio de burbujas de aire, que almenos en una etapa temprana de la evolución debe haber sido necesario, antes de que los sistemas circulatorios de padre y progenie se hubieran coadaptado: Hipótesis del „nido de espuma dentro del saco vocal". La singularidad del caso de neomelía oral de *Rhinoderma* y su rareza entre los anuros, frente a su relativa frecuencia en peces es atribuida a que en estos últimos es fácil mantener la presión parcial de oxígeno constantemente a niveles cercanos a los normales, porque la cámara branquial es un sistema abierto a la circulación contínua de agua, mientras en el saco vocal ciego de los anuros la presión parcial necesariemente tenderá a descender debido al consumo de gas por los renacuajos. Esto seguramente ha reducido las posibilidades para que pudiera evolucionar neomelía oral en anfibios.

Danksagung. Für Literaturbeschaffung: Prof. J. Lescure, Museum d'Histoire Naturelle, Paris; Prof. Dr. W. Böhme, Herrn W. Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK); Dr. M. Vences, Universiteit van Amsterdam; Dr. R. Formas, Instituto de Zoología Universidad Austral de Chile, Valdivia; Dr. A. Veloso und Dr. M. Penna, Universidad de Chile Santiago; Dr. J. C. Ortiz und Dr. H. Ibarra, Universidad de Concepción, Chile.

Für tatkräftige Hilfe bei der Betreuung der Fröschc: Herrn H. Caspari, Frau K. Schmidt und Frau U. Bott, ZFMK. Für Hilfestellung bei der Anfertigung der Foto- und Videoaufnahmen, die als Grundlage für die Abbildungen dienten, ebenfalls Frau U. Bott. Für die Beschaffung von lebenden Tieren: Herrn D. Karbe, Zoo Köln, den Kollegen Ortiz und Ibarra (s. o.), meinen Verwandten Frau G. Sloman, Wettenbostel, ebenso wie Frau O. B. de Ribera, Temuco und Frau A. B. de Echeñique, Santiago, Chile.

Für das Redigieren der englischen Kurzfassung und Bildlegenden, Dr. G. Peters. Alle genannten Personen haben auf verschiedenste Weise mit wertvollen Anregungen beigetragen. Ihnen sei hier verbindlich gedankt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

LITERATUR

BELL, T. (1843): Reptiles 5: 1–51. In: DARWIN, C. (Hrsg): The Zoology of the Voyage of HMS Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R. N. During 1832–1836. Smith Elder Publ., London

BLOMMERS-SCHLÖSSER, R. M. A. (1975): A unique case of mating behaviour in a malgasy tree frog, *Gephyromantis liber* (Peracca, 1893) with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). Beaufortia **23** (296): 15–25.

BÜRGER, O. (1905): Brutpflege von *Rhinoderma darwinii* D.& B. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie **82**: 230–251.

BUSSE, K. (1970): Care of the young by male *Rhinoderma darwinii*. Copeia 1970: 395.

BUSSE, K. (1971): Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con notas sobre su ecología y comportamiento (Anura: Leptodactylidae). Investicaciones Zoológicas Chilenas **15**: 5–64.

BUSSE, K. (1989): Zum Brutpflegeverhalten des Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae). Tier und Museum **1**: 59–63.

BUSSE, K. (1991): Bemerkungen zum Fortpflanzungsverhalten und zur Zucht von *Rhinoderma darwinii*: Balz bis Eiablage. Herpetofauna **13**: 11–21.

BUSSE, K. & PETERS, G. (In Vorb.): Bioacoustic studies in the genus *Rhinoderma*. Anura: Rhinodermatidae.

CEI, J. M. (1962): Batracios de Chile. 236 S., Editorial Universidad de Chile, Santiago de Chile.

CRUMP, M. L. (1995): Parental care. Pp. 518–567 in: HEATWOLE, H. & BARTHALMUS, G. (Hrsg.): Amphibian biology. Surrey Beatty & Sons PTY Ltd., Norton N.S.W.

DEL PINO, E. M. (1980). Morphology of the Pouch and Incubatory Integuments in Marsupial Frogs (Hylidae). Copeia 1980: 10–17.

DIESEL, R., BÄUERLE, G. & VOGEL, P. (1995): Cave Breeding and Froglet Transport: A Novel Pattern of Anuran Brood Care in the Jamaican Frog, *Eleutherodactylus cundalli*. Copeia 1995: 354–360.

DIESEL, R., & SCHUBART, C. D. (2000): Die außergewöhnliche Evolutionsgeschichte jamaikanischer Felsenkrabben. Biologie in unserer Zeit **30**: 136–147.

DUELLMAN, W. E. (1966): Aggressive behaviour in dendrobatid frogs. Herpetologica **22**: 217–221.

DUELLMAN, W. E. (1985): Reproductive modes in anuran amphibians: Phylogenetic significance of adaptive strategies. South African Journal of Science **81**: 174–178.

DUELLMAN, W. E. (1992): Reproductive strategies of frogs. Scientific American July 1992: 80–87.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986): Biology of Amphibians, 670 S. McGraw-Hill, Inc., New York.

DUMÉRIL, A. M. C. & BIBRON, C. (1841): Erpétologie générale 8 (3), 792 S., Roret, Paris.

FIRSCHEIN, I. L. (1951): A peculiar behavior pattern in a Mexican toad, *Bufo nayaritensis* during amplexus. Copeia 1951: 73–74.

FORMAS, J. R. (1969): Histología de la piel de *Rhinoderma darwinii* D. & B. en relación con su color y variabilidad. Boletín del Museo Nacional de Historia Natatural Chile **24** (11): 153–163.

FORMAS, J. R. (1979): La Herpetofauna de los bosques temperados de Sudamerica. Pp. 341–369 in DUELLMAN, W. (Hrsg.): The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal. Monograph Museum of Natural History Kansas **7**.

FORMAS, J. R., PUGIN, E. & JORQUERA, B. (1975): La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Pilippi, 1902. Physis Buenos Aires, Sección C **34**(89): 147–157.

GARRIDO, O., PUGÍN, E. & JORQUERA, B. (1975): Correspondance ultrastructurale entre la bourse gutturale du *Rhinoderma darwinii* et le tégument des larves. Bolletino di Zoologia **42**: 133–144.

GOIGOECHEA, O., GARRIDO, O. & JORQUERA, B. (1986): Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwinii*. Journal of Herpetology **20**: 168–178.

GÜNTHER, R. (1990): Die Wasserfrösche Europas. 288 S., Die neue Brehm-Bücherei, Ziemsen-Verl. Wittenberg-Lutherstadt.

GREVEN, H. (1977): Comparative ultrastuctural investigation of the uterine epithelium in the viviparous *Salamandra atra* Laur. and the oviparous *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela). Cell and Tissue Research **181**: 215–327.

GUICHENOT, A. (1848): Reptilia et Pisces . 370 S. in: GAY, C. (Hrsg.): Historia Física y Política de Chile; Zool. 2, en casa del autor, Paris.

HEYING, H. E. (2001): Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog *Mantella laevigata*, with comparisons to the Dendrobatids. Animal Behaviour **61**: 567–577.

JIMÉNEZ DE LA ESPADA, D. M. (1872): Sobre la reproducción de *Rhinoderma darwinii*. Anales de la Sociedad Española de Historia Natural **1**: 139–151.

JANVIER, H. (1935): Observations biologiques sur les *Rhinoderma darwini*. Annales des Sciences Naturelles **10**(18): 179–294.

JORQUERA, B., PUGIN, E. & GOIGOECHEA, O. (1972): Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*. Archivos de Medicina Veterinaria **4**(2): 5–19.

JORQUERA, B., PUGIN, E. & GOIGOECHEA, O. (1974): Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* (Concepción). Bol. Soc. Biol. Concepción 48: 127–146.

JORQUERA, B., PUGIN, E., GARRIDO, O., GOIGOECHEA, O. & FORMAS, R. (1981): Procedimiento de desarrollo en dos especies del género *Rhinoderma*. Medio Ambiente **5**(1/2): 58–71.

JUNGFER, K.-H. & BÖHME, W. (1991): The bagpack strategy of parental care in frogs, with notes on froglet-carrying in *Stefania evansi* (Boulenger, 1904) (Anura: Hylidae: Hemiphractinae). Revue Française d'Aquariologie **18**(3): 91–96.

KARBE, D. (1989): Künstliche Aufzucht des Darwin- oder Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii*. Berichte der DGHT-Arbeitsgruppe Anuren Juni 1989 (2): 9–11.

KILIAN, E. (1965): Das Farbkleid von *Rhinoderma darwinii* D. & B. Zeichnungsmuster und Variabilität. Beiträge zur Neotropischen Fauna **4** B: 180–190.

KRIEG, H. (1924): Biologische Reisestudien in Südamerika: II. *Rhinoderma* und *Calyptocephalus*. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **3**: 150–168

LAMOTTE, M. & LESCURE, J. (1977): Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. La Terre et la Vie **2**: 225–312.

LAVILLA, E. O. (1987): La larva de *Rhinoderma darwinii* D. & B. (Anura: Rhinodermatidae). Acta zoologica Lilloana **39**: 81–88.

LIMBAUGH, B. & VOLPE, E. P. (1957): Early Development of the Gulf Coast Toad *Bufo valliceps* Wiegmann. American Museum Novitates **1842**: 1–31.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

NOBLE, G. K. (1931) The Biology of the Amphibia. 577 S., McGraw-Hill, New York & London.

PENNA, M. & VELOSO, A. (1990): Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. Journal of Herpetolology **24**: 23–32.

PFLAUMER, K. (1933): Biologische Beobachtungen an *Rhinoderma darwinii* D. & B. Der Zoologische Garten **7**: 131–134.

PHILIPPI, R. A. (1902): Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de don Claudio Gay. 161 S, Librería Ivens, Santiago de Chile.

POLDER (1974): Over Verzorging en Voortplanting in Gevangenschap van *Dendrobates azureus* en enkele andere Dendrobatidae. Het Aquarium **44**: 16-22; 186-191; 324-330; **45**: 122–128.

RASA, O. A. E. (1997): Female mate assessment tactics in a subsocial desert beetle: a test of Janetos's models. Ethology, Ecology and Evolution **9**: 233–240.

RASA, O. A. E.: BISCH, S. & TEICHNER, T. (1998): Female mate choice in a subsocial beetle: male phenotype correlates with helping potential and offspring survival. Animal Behaviour **56**: 1213–1220.

SCHMITHÜSEN, J., KLAPP, E. & SCHWABE, G. H. (1956): Forschungen in Chile. 189 S. + Abb., Selbstverlag des Geographischen Instituts der Universität, Bonn.

SINSCH, U. (1990): The orientation behaviour of three toad species (genus *Bufo*) displaced from the breeding site. Fortschritte der Zoologie **38**: 75–83.

TINBERGEN, N. (1958): Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. Behaviour **15**: 1–70.

TUNNER, H. G. (1976): Aggressives Verhalten bei *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und der Hybriden *Rana esculenta*. Zoologischer Anzeiger **196**: 67–79.

TYLER, M. J. (1983): The gastric brooding frog. 163 S., Croom Helm, London & Canberra.

TYLER, M. J. (1984): There's a frog in my (throat) stomach. 52 S., Collins, Sydney.

VIERTEL, B. & S. RICHTER (1999): Anatomy,Viscera and Endocrines. In: Mc Diarmid, R. W. & R. Altig (Hrsg.), Tadpoles, The Biology of anuran larvae. 444 S., Chicaco Press, Chicago.

WELTNER, W. (1896): *Rhinoderma darwinii* Dum. & Bibr., eine brutpflegende Kröte. Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde **7**(12): 137–140 zusätzl. Tafel 11; (14): 159–161.

WIEDERSHEIM, R. (1900): Brutpflege bei niederen Wirbeltieren (Schluss). Biolgisches Zentralblatt 20: 321–343.

WEYGOLDT, P. (1980a): Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (Boulenger) im Terrarium. (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). Salamandra **16**: 215–226.

WEYGOLDT, P. (1980b): Complex brood care and reproductive behavior in captive poison arrow frogs *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. Behavioral Ecology and Sociobiology **7**: 329–332.

WEYGOLDT, P. (1984): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Dendrobates pumilio* Schmidt, 1857 im Terrarium (Salientia: Dendrobatidae). Salamandra **20**: 112–120.

WEYGOLDT, P. (1986): Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung **25**: 51–67.

WEYGOLDT, P. & JUNGFER, K. - H. (1993): Vom Fünfstreifenbaumsteiger und anderen Fröschen: Neue Beobachtungen zur Brutpflege in den Tropen. Forschung. Mitteilungen der Deustchen Forschungsgemeinschaft **93**(2): 4–6.

WUNDER, W. (1923): Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. Ergebnisse der Biologie **8**: 180–220.

ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. (1981): Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. Zeitschrift des Kölner Zoo **24**(3): 83–99.

ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. (1988): Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbidung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). Salamandra **24**(2/3): 125–160.

ZUG, G. R., VITT, L. J. & CALDWELL, J. P. (2001): Herpetology, An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego.

Anschrift des Autors:
Dr. Klaus BUSSE, Zoologisches Forsehungsinstitut und Museum Alexander Koenig; Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Deutschland.
E-mail: k.busse.zfmk@uni-bonn.de

Eingegangen: 01.06.2001
Angenommen: 12.03.2002
Korrespondierender Herausgeber: R. HUTTERER/M. SCHMITT

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 51

Autor(en)/Author(s): Busse Klaus

Artikel/Article: Fortpflanzungsbiologie von Rhinoderma darwinii (Anura: Rhinodermatidae) und die stammesgeschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe 3-34