

# Nachzucht, Juvenilfärbung und Oophagie von *Mantella laevis* im Vergleich zu anderen Arten der Gattung (Amphibia: Ranidae)

FRANK GLAW, KATHRIN SCHMIDT & MIGUEL VENCES

## Abstract

*Captive breeding, juvenile colouration, and oophagy of Mantella laevis in comparison to other species of the genus (Amphibia: Ranidae).*

We report on the captive breeding of eight species of Malagasy poison frogs, genus *Mantella* (*M. laevis*, *M. betsileo*, *M. viridis*, *M. expectata*, *M. baroni*, *M. madagascariensis*, *M. aurantiaca*, and *M. crocea*) in the years 1996-1998. Reproduction of these species, except of *M. laevis*, was very similar to each other. Clutches of up to 130 eggs were deposited under moss layers or similar hidden places, or laid open onto the terrarium substrate. Embryonic development until hatching of tadpoles took place in the terrestrial environment. Juvenile colour patterns of the captive-bred species are described and documented by photographs. We also report on captive hybridizations between *M. madagascariensis* and *M. aurantiaca*, *M. aurantiaca* and *M. milotympanum*, and *M. madagascariensis* and *M. expectata*.

*M. laevis* laid single, relatively large eggs which were attached to waterfilled half coconut shells, mostly above the water level. With a video camera, we were able to observe the mating and egg laying behaviour of one *M. laevis* couple depositing an egg in the water of a coconut shell that already contained a larva. The tadpole did not show a special begging behaviour. After egg deposition, the tadpole searched for the egg and began eating it. After about one hour, the whole egg was consumed. Feeding experiments corroborated that *M. laevis* tadpoles are specialized oophags. Larvae that were raised individually consumed a significantly larger number of eggs (up to 17 within 24 hours) than similarly sized tadpoles of *Mantella betsileo*. However, several facts indicate the presence of a relatively primitive egg feeding and parental care system in *Mantella laevis*.

Key words: Anura: Mantellinae: *Mantella laevis*; *Mantella* spp.; Malagasy poison frogs; captive breeding; parental care; oophagy; juvenile colouration.

## Zusammenfassung

In den Jahren 1996-1998 gelang uns die Nachzucht von acht Arten der Madagassischen Giffrösche der Gattung *Mantella* (*M. laevis*, *M. betsileo*, *M. viridis*, *M. expectata*, *M. baroni*, *M. madagascariensis*, *M. aurantiaca* und *M. crocea*). Die Fortpflanzung der genannten Arten verlief mit Ausnahme von *M. laevis* sehr einheitlich; Gelege von bis zu 130 Eiern wurden unter Moospolster und in andere Verstecke oder offen auf den Terrarienboden gelegt und entwickelten sich bis zum Schlupf der Quappen außerhalb des Wassers. Die Jungtierfärbungen der gezüchteten Arten werden beschrieben und fotografisch dokumentiert. Wir erhielten lebensfähige Hybriden zwischen *M. madagascariensis* und *M. aurantiaca*, *M. aurantiaca* und *M. milotympanum* sowie *M. madagascariensis* und *M. expectata*.

*M. laevis* zeichnete sich dagegen durch die Ablage einzelner, relativ großer Eier aus, die in wassergefüllten Kokosnußschalen, meist über dem Wasserspiegel, angeheftet wurden. Mit Hilfe einer Video-Kamera konnte das Paarungs- und Eiablageverhalten von *M. laevis* in einer wassergefüllten Kokosnußschale dokumentiert werden, in der sich bereits eine Kaulquappe entwickelte. Die Kaulquappe zeigte bei Ankunft des Pärchens kein erkennbares „Bettelverhalten“. Nach der Eiablage suchte die Larve nach dem Ei und begann schließlich,

---

\* Diese Arbeit wurde mit dem Alfred-A.-Schmidt-Preis (1. Preis 1997) ausgezeichnet

sich durch die Gallerthülle zu beißen. Nach etwa einer Stunde war das Ei bis auf wenige Reste aufgefressen. Fütterungsexperimente bestätigten, daß die Kaulquappen von *M. laevigata* oophag spezialisiert sind und bis zu 17 Eier pro Tag fressen können. Im Vergleich zu ähnlich großen Quappen einer anderen Art (*M. betsileo*) ergab sich eine hochsignifikant größere Zahl von pro Tag gefressenen Eiern. Verschiedene Tatsachen weisen darauf hin, daß *M. laevigata* ein relativ primitives Eifütterungs- und Brutpflegeverhalten besitzt.

Schlagwörter: Anura: Mantellinae: *Mantella laevigata*; *Mantella* spp.; Madagassische Giffrösche; Nachzucht; Brutpflegeverhalten; Oophagie; Jungtierfärbungen.

## 1 Einleitung

Die in ihrer Verbreitung auf Madagaskar beschränkte Froschgattung *Mantella* (Familie Ranidae) weist viele auffällige Ähnlichkeiten zu den mittel- und südamerikanischen Pfeilgiftfröschen (Familie Dendrobatidae) auf. Ihre bunte Färbung, Tagaktivität und ihr interessantes Verhalten haben beide Froschgruppen zu beliebten Terrarientieren gemacht. Dennoch ist bislang über das Fortpflanzungsverhalten und die Nachzucht von *Mantella*-Arten recht wenig bekannt. Bereits sehr früh und insgesamt relativ häufig wurde das Goldfröschchen *M. aurantiaca* gezüchtet (WEISH 1963, MUDRACK 1965, 1974, ARNOULT 1966, OOSTVEEN 1978, 1985, VAN TOMME 1988, AMMER 1989, SIEGENTHALER 1989).

WOLPERT & MÜLLER (1980) und ZIEGENHAGEN (1981) beschrieben die Nachzucht von Tieren, die sie nach damaligem Kenntnisstand *M. cowani* zuordneten. Soweit aus den entsprechenden Abbildungen nachvollziehbar, handelte es sich wahrscheinlich bei ZIEGENHAGEN (1981) um *M. pulchra* und bei WOLPERT & MÜLLER (1980) um *M. madagascariensis*. Demgegenüber bezieht sich der Zuchtbericht von *M. madagascariensis* (BEUTELSCHIESS & BEUTELSCHIESS 1987) wahrscheinlich auf *M. baroni*.

ZIMMERMANN (1992) und ZIMMERMANN & ZIMMERMANN (1994) schrieben über die Nachzucht von *M. aurantiaca* und *M. crocea* sowie über die Aufzucht von *M. viridis*-Kaulquappen. Über eine vollständige Nachzucht von *M. viridis* wurde bislang nichts publiziert. OTTENS-MANN (1993) verfaßte einen Bericht über die Nachzucht von *M. crocea*. Schließlich berichteten wir (VENCES et al. 1996; GLAW et al. 1998) über erstmalige Nachzuchterfolge von *M. betsileo* und *M. laevigata*.

Allgemeinere Berichte über Haltung und Nachzucht von *Mantella*-Arten wurden von UNFRIED (1987), LEBERRE (1993), HERRMANN (1993), BARTLETT (1995) und STANISZEWSKI (1996) verfaßt. Aus diesen Artikeln ist jedoch leider nicht oder nur teilweise erkennbar, welche eigenen Erfahrungen die Autoren bei der Zucht der *Mantella*-Arten gesammelt haben und welche Angaben aus der Literatur oder anderen Quellen übernommen wurden.

Über die Fortpflanzung der *Mantella*-Arten in der Natur ist noch weniger bekannt. ARNOULT (1966) machte erste Angaben zur Reproduktion von *M. aurantiaca*. KUCHLING (1993) fand ein Gelege von *M. betsileo* im Freiland, während GLAW & VENCES (1992a) Kaulquappen und Jungtiere dieser Art beschrieben. GLAW & VENCES (1992b, 1994) entdeckten, daß *M. laevigata* bis zu vier Meter hoch auf Bäume klettert und sich im Gegensatz zu den anderen *Mantella*-Arten in wassergefüllten Baumhöhlen und Bambussegmenten fortpflanzt. GLAW & VENCES (1994) beschrieben die Kaulquappen von *M. viridis* aus einem fast ausgetrockneten Bachlauf.

Gegenwärtig lassen sich etwa 17 verschiedene *Mantella*-Formen unterscheiden (VENCES et al. 1999), die sich morphologisch sehr stark ähneln und vor allem anhand ihrer Färbung diagnostizierbar sind; den meisten gebührt zweifellos Artstatus, bei einigen anderen sind diesbezüglich noch weitere Untersuchungen notwendig. Elf dieser Formen wurden von uns im Zeitraum 1995-1997 im Zoologischen Forschungs-

institut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, gehalten, wobei von einer Form (*Mantella milotympanum*) nur Weibchen und von *M. pulchra* nur zwei Exemplare vorhanden waren. 1996 und 1997 gelang uns die Nachzucht von acht Arten, wobei wir nachfolgend insbesondere über die Fortpflanzung und das Kaulquappenverhalten von *M. laevigata* berichten wollen.

Nach VENCES et al. (1999) verwenden wir hier den Namen *M. baroni* für die Art, die wir bislang (GLAW & VENCES 1994) als *M. madagascariensis* bezeichneten, den Namen *M. madagascariensis* für Tiere, die wir bislang als *M. „loppei“* bezeichneten (vgl. auch VENCES et al. 1998) und den Namen *M. milotympanum* für an *M. aurantiaca* erinnernde Tiere mit schwarzem Trommelfell.

## 2 Haltung

Die Haltung der meisten *Mantella*-Arten im ZFMK erfolgte in Terrarien von 100×60 cm Grundfläche und einer Höhe von 35 cm. Nur *M. laevigata* bezog angesichts ihrer Kletterfähigkeit zunächst ein 94 cm hohes Terrarium mit einer Grundfläche von 50×60 cm. Da die angebotenen Klettermöglichkeiten jedoch kaum genutzt wurden, setzten wir die Tiere 1997 ebenfalls in ein großflächigeres Terrarium (100×60×35 cm) um. Von den meisten Arten wurden Zuchtgruppen von circa 5-15 Tieren gehalten.

Der Boden sämtlicher Terrarien wurde mit einer 2 cm dicken Presskorkplatte ausgelegt, aus der verschieden große Aussparungen herausgeschnitten waren. Die Terrarien wurden schließlich leicht mit Wasser aufgefüllt (Tiefe 1-2 cm), so daß die Aussparungen im Presskork als kleine „Teiche“ fungierten. Die Einrichtung der Terrarien bestand aus Korkplatten, größeren Wurzeln, Kletterästen und Pflanzen (*Scindapsus*, Araceen, *Ficus pumilio*). In das Terrarium von *M. laevigata* wurden halbierte, wassergefüllte Kokosnußschalen (Abb. 1) und senkrecht aufgestellte, wassergefüllte und unten verschlossene PVC-Rohre eingebracht, die als Baumhöhlen- beziehungsweise Bambusersatz dienen sollten.

Gesunde und eingewöhnte Tiere erwiesen sich in der Haltung als unproblematisch. Günstige Haltungstemperaturen liegen nach unseren Erfahrungen zwischen 20-26 °C, wobei eine Nachtabsenkung um 2-3 °C den Verhältnissen in der Natur entspricht. Vorübergehende Tagestemperaturen von 30 °C schaden den Tieren nicht. Die Fütterung erfolgte hauptsächlich mit flugunfähigen Fruchtfliegen (*Drosophila melanogaster* und *D. hydei*), die regelmäßig mit verschiedenen Vitaminpräparaten (unter anderem Osspulvit, Necton-Rep, Reptolife) eingestäubt wurden.

Die Beleuchtung erfolgte über Leuchtstoffröhren und bei Bedarf über Glühlampen als Heizung. Darüberhinaus waren die Tiere im Terrarienraum über ein größeres Fenster kontinuierlich dem Einfluß des Tageslichtes ausgesetzt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Nachzucht von *M. betsileo*, *M. viridis*, *M. expectata*, *M. baroni*, *M. madagascariensis*, *M. aurantiaca* und *M. crocea*

Mit Ausnahme von *M. laevigata* verlief die Fortpflanzung der von uns gezüchteten *Mantella*-Arten weitgehend identisch, allerdings liegen nicht von allen Formen komplette Beobachtungen vor. Generell wurden zusammenhängende Gelege von bis zu 130 Eiern (Abb. 2-5) in feuchte, meist lichtgeschützte Verstecke abgelegt. Im Terrarium erwiesen sich mit Moos durchsetzte Graspolster, die auf feuchten Korkplatten lagen, als besonders geeignete und gut kontrollierbare Eiablageplätze. Dane-



Abb. 1. *Mantella laevis*-Eier in den wassergefüllten Kokosnußschalen, die im Terrarium zur Paarung und Eiablage genutzt wurden.

Eggs of *Mantella laevis* in waterfilled half coconut shells, which were used as mating and egg deposition site.

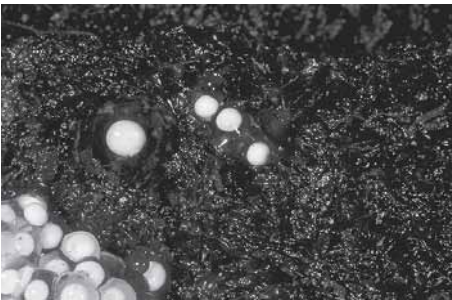


Abb. 2. Ein (großes) Ei von *Mantella laevis* im Größenvergleich mit mehreren (unbefruchteten) Eiern von *M. milotympanum*.  
One (large) egg of *Mantella laevis* in comparison to several eggs of an unfertilized clutch of *M. milotympanum*.

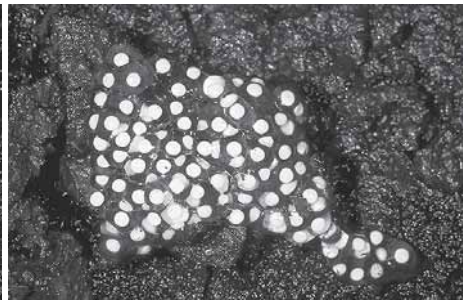


Abb. 3. Frisches Gelege von *Mantella betsileo* (Nachzucht 1996).  
Freshly laid clutch of *Mantella betsileo* (captive-bred 1996).



Abb. 4. Sechs Tage altes, beinahe schlupf-  
reifes Gelege von *Mantella viridis* (Nach-  
zucht 1996).  
Clutch of *Mantella viridis* (captive-bred  
1996) six days after egg deposition; tadpoles  
nearly ready to hatch.

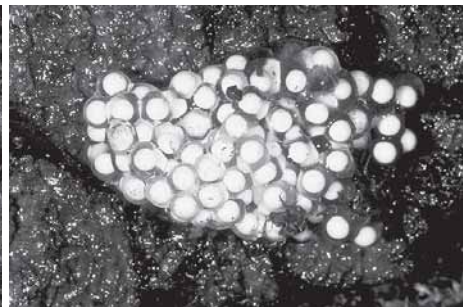


Abb. 5. Einen Tag altes Gelege von *Mantella  
aurantiaca*.  
Clutch of *Mantella aurantiaca* one day after  
egg deposition.

ben wurde Laich auch unter umgedrehten halbierten Kokosnußschalen und ähnlichen Strukturen, zum Teil auch lichtexponiert, abgelegt.

Im Frühjahr 1995 importierte Tiere pflanzten sich im gleichen Jahr nicht fort. 1996 steigerte sich die Rufaktivität kontinuierlich mit zunehmender Tageslänge. Die Fortpflanzung der meisten Arten begann im Juni, kurz bevor die Tageslänge ihren Höhepunkt erreicht hatte, und erstreckte sich bis September. 1997 begann die Fortpflanzungsaktivität im Mai.

Quappe	Alter	GL	n Versuche	Eier nach 24 h gefressen
<i>Mantella laevigata</i>				
1	28 Tage	24 mm	2	5 (5; 5)
2	19 Tage	13 mm	4	4 (1; 5; 5; 5)
3	16 Tage	13 mm	4	2,75 (2; 1; 4; 4)
4	30 Tage	14 mm	4	0 (0; 0; 0; 0)
5	22 Tage	13 mm	2	0,5 (1; 0)
6	?	19 mm	2	5 (6; 4)
7	?	30 mm	2	4 (7; 1)
8	?	30 mm	2	5,5 (8; 3)
9	?	24 mm	3	5,3 (8; 4; 4)
10	13 Tage	13 mm	4	4 (1; 5; 5; 5)
<i>Mantella betsileo</i>				
1	53 Tage	14 mm	2	0 (0; 0)
2	53 Tage	20 mm	2	0 (0; 0)
3	53 Tage	18 mm	2	0 (0; 0)
4	44 Tage	15 mm	2	2,5 (1; 4)
5	44 Tage	16 mm	3	2 (3; 1; 2)
6	44 Tage	12 mm	3	0 (0; 0; 0)
7	44 Tage	13 mm	3	1,7 (0; 0; 5)
8	44 Tage	13 mm	3	1 (1; 0; 2)
<i>Mantella madagascariensis</i>				
1	62 Tage	31	3	2 (0; 2; 4)

Tabelle 1. Ergebnisse der statistisch ausgewerteten Fütterungsexperimente mit Kaulquappen von *M. laevigata*, *M. betsileo* und *M. madagascariensis*. Die Anzahl gefressener Eier pro Quappe wird als Mittelwert der *n* durchgeführten Versuche angegeben (Ergebnisse der Einzelversuche dahinter in Klammern).

Results of feeding experiments for tadpoles of *M. laevigata*, *M. betsileo*, and *M. madagascariensis*. Tadpoles were offered different numbers of *Mantella* eggs, and after 24 h, the number of eggs consumed was recorded („Eier nach 24 h gefressen“). For each tadpole, we carried out 2-4 experiments (*n*), and used the mean value of each specimen for statistical analysis (in parentheses: results of the single experiments). GL = total length of tadpole; Alter = age of tadpole in days. Only experiments used for statistical analysis are listed; in additional trials, up to 17 eggs were eaten by *M. laevigata* tadpoles. Differences between *M. laevigata* and *M. betsileo* were statistically significant ( $p < 0.01$ , U-test;  $p < 0.05$ , ANCOVA with GL as covariable).



Abb. 6. Jungtier von *Mantella laevigata* (ZFMK 65629, Nachzucht 1996) 137 Tage nach der Metamorphose (KRL 20-21 mm).  
Juvenile of *Mantella laevigata* (ZFMK 65629; captive-bred 1996; snout-vent length 20-21 mm) 137 days after metamorphosis.



Abb. 7. Ventralseite des Tieres von Abbildung 6.  
Ventral side of specimen shown in Figure 6.



Abb. 8. Jungtier von *Mantella betsileo* (Nachzucht 1996) etwa acht Wochen nach der Metamorphose.  
Juvenile of *Mantella betsileo* (captive-bred 1996) approximately eight weeks after metamorphosis.

Die Entwicklung der Gelege verlief ohne erkennbaren Grund sehr unterschiedlich; bei vielen schlüpften aus fast allen Eiern gesunde Larven, andere Gelege entwickelten sich nur zum Teil oder gar nicht. Die Gelege ohne erkennbare Entwicklung waren vermutlich nicht befruchtet.

Frische Gelege erwiesen sich zum Teil als empfindlich gegenüber Entfernung vom Eiablageplatz, so daß es manchmal zum Abbruch der Entwicklung kam. Gelege mit bereits deutlich erkennbaren Embryonen zeigten diese Probleme nicht. Die



Abb. 9. Jungtier von *Mantella viridis* (Nachzucht 1996) wenige Tage nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella viridis* (captive-bred 1996) few days after metamorphosis.



Abb. 10. Ventralseite eines Jungtiers von *Mantella viridis* (Nachzucht 1998) wenige Tage nach der Metamorphose.

Ventral side of a juvenile *Mantella viridis* (captive-bred 1998) few days after metamorphosis.



Abb. 11. Jungtier von *Mantella viridis* (Nachzucht 1996) circa 5-7 Monate nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella viridis* (captive-bred 1996) approximately 5-7 months after metamorphosis.



Abb. 12. Ventralseite des Tieres von Abbildung 11.

Ventral side of specimen shown in Figure 11.

Gelege wurden daher in diesem Stadium zur besseren Kontrolle in einzelne Schalen umgesetzt. Ein Grund für die Empfindlichkeit einiger Gelege gegenüber Störungen war nicht zu erkennen. Es kann jedoch ausgeschlossen werden, daß – wie in der Literatur oft vermutet – Lichtempfindlichkeit des Laichs dafür verantwortlich war, da sich auch dauerhaft lichtexponierte und sogar mit starkem Blitzlicht fotografierte Gelege problemlos entwickelten. Um ein Austrocknen der Gelege zu verhindern, wurden sie dennoch nach dem Umsetzen weitgehend abgedeckt.

Nach 9-16 Tagen waren die Gelege schlupffrei und wurden mit Wasser überflutet, um den Schlupf der Larven auszulösen. Die Kaulquappen wurden in Aquarien überführt und hauptsächlich mit handelsüblichem Zierfischfutter (TetraMin und PlecoMin) ernährt. Bei Temperaturen zwischen 18-25 °C vollendeten sie 67-122 Tage nach der Eiablage die Metamorphose. Die Entwicklung der Larven verlief prinzipiell problemlos, allerdings führte eine zu dichte Haltung der Kaulquappen trotz regelmäßigem Wasserwechsel zu sehr kleinen Jungtieren. Larven aus übersehenen Gelegen erreichten meist selbständig kleine Wasserstellen im Terrarium, in denen sie die Metamorphose vollendeten.

Die Ernährung der Jungtiere erwies sich als relativ problemlos, sobald diese eine Größe von gut einem Zentimeter erreicht hatten und flugunfähige *Drosophila melanogaster* erbeuten konnten. Kleinere Jungtiere wurden mit Springschwänzen gefüttert. Eine kontinuierlich hohe Konzentration vitaminisierter Futtertiere und eine nicht zu hohe Temperatur scheinen für die Aufzucht wichtig zu sein. Weniger als ein Jahr nach der Metamorphose begannen die Nachzuchten mit erster Rufaktivität (sicher beobachtet bei *M. betsileo* und *M. aurantiaca*). Von *M. betsileo*, die wir bereits 1995 nachgezüchtet hatten (VENCES et al. 1996), konnte 1997 die F2 erzielt werden. Insgesamt erhielten wir 1996 etwa 40 sich gut entwickelnde *Mantella*-Gelege, und viele hundert Kaulquappen erreichten die Metamorphose.

Tabelle 1 zeigt für einige Quappen von *M. betsileo* und eine von *M. madagascariensis* die Größe nach 6-9 Wochen. Fünf *M. betsileo*-Larven im Alter von 44 Tagen nach Eiablage hatten Gesamtlängen (Kopf-Rumpf-Längen in Klammern) von 12-16 mm (4-7 mm), drei *M. betsileo*-Quappen im Alter von 53 Tagen maßen 14-20 mm (7 mm), und eine *M. madagascariensis*-Quappe im Alter von 62 Tagen maß 31 mm (9 mm).

### 3.2 Hybridisierungen

Zur Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen und des taxonomischen Status einiger Formen führten wir eine Reihe kontrollierter Hybridisierungen durch. Kaulquappen aus der Kreuzung *M. aurantiaca*-Männchen × *M. madagascariensis*-Weibchen gelangten 68-82 Tage nach der Eiablage zur Metamorphose, während sich die ersten Jungtiere aus der Kreuzung *M. madagascariensis*-Männchen × *M. aurantiaca*-Weibchen erst nach 110 Tagen verwandelt hatten. Weiterhin gelang die Kreuzung *M. aurantiaca*-Männchen × *M. milotympanum*-Weibchen, aus der 75 Tage nach der Eiablage die ersten Jungtiere hervorgingen. Ein Gelege der Kreuzung *M. madagascariensis*-Männchen × *M. milotympanum*-Weibchen entwickelte sich nicht.

Die Jungtiere aus einem Teil der Hybridisierungen (*M. aurantiaca*-Männchen × *M. madagascariensis*-Weibchen sowie *M. aurantiaca*-Männchen × *M. milotympanum*-Weibchen) zeigten eine starke Anfälligkeit gegenüber Streß. Im Extremfall reichte bereits das Öffnen des Terrariums, um bei den Tieren Krampffzustände hervorzurufen, die sich besonders durch Zuckungen und das Ausstrecken der Hinterbeine sowie durch eine generelle Unfähigkeit zu kontrollierten Bewegungen äußer-

ten. Nach einigen Minuten Ruhe erholten sich die Frösche jedoch vollständig. Jungtiere aus anderen Gelegen, die unter identischen Bedingungen gehalten wurden, zeigten keine vergleichbare Streifenfälligkeit.

Sechs subadulte Hybridexemplare aus einer unbeabsichtigten Kreuzung, wahrscheinlich zwischen *M. madagascariensis* und *M. aurantiaca*, sind unter den Nummern ZFMK 65631-65136 konserviert. Ein Exemplar aus der Kreuzung *M. madagascariensis* Männchen × *M. aurantiaca* Weibchen ist unter der Nummer ZFMK 65638 konserviert (KRL 18,5 mm).

### 3.3 Neue Daten zur Nachzucht von *M. laevis*

Das 1996 nachgezogene Jungtier von *M. laevis* (vgl. GLAW et al. 1998) wurde am 22.10.1997 konserviert (ZFMK 65629). Es hatte bereits am 29.4.1997 eine Kopfrumpf-Länge (KRL) von 20-21 mm erreicht; am Konservierungsdatum (ca. 11 Monate nach der Metamorphose) betrug die KRL 20,5 mm.

1997 begannen die ersten Eiablagen von *M. laevis* am 11.5., nachdem wir unsere Zuchtgruppe (12 Tiere) etwa eine Woche zuvor in ein neu eingerichtetes Becken mit größerer Grundfläche umgesetzt hatten. Einige Tiere konnten aufgrund ihrer Rufaktivität beziehungsweise ihrer plumperen und dickeren Körperform eindeutig als Männchen beziehungsweise Weibchen identifiziert werden, eine eindeutige Geschlechtsunterscheidung war jedoch bei vielen Exemplaren nicht möglich. Eier wurden regelmäßig im Abstand von wenigen Tagen abgelegt. Wie schon im Freiland festgestellt (vgl. GLAW & VENCES 1992b), wurden auch im Terrarium besonders nach starken Regenschauern (z.B. am 8.6.1997) die meisten Eier gelegt (bis zu acht Eier an einem Tag). Die Eiablage erfolgte wie 1996 hauptsächlich in den Kokosnußschalen. Eier, die in mit Blättern ausgekleidete Plastikschälchen abgelegt wurden, waren vermutlich zu einem beträchtlichen Teil unbefruchtet, entwickelten sich jedenfalls durchgängig nicht. Fünf genauer beobachtete Eier schlüpfen nach jeweils 6-9 Tagen. Alle erhaltenen Eier (mehrere Dutzend) wurden einzeln abgelegt und waren einfarbig weiß (pigmentlos).

Zur Aufzucht wurden die Kaulquappen herausgefangen und meist einzeln in kleinen Schalen gehältert. Fünf Kaulquappen wurden hingegen zusammen in ein Aquarium gesetzt und konnten dort problemlos, wie die Larven anderer *Mantella*-Arten, aufgezogen werden.

Da wir festgestellt hatten, daß die adulten *M. laevis* auf direkte Beobachtung empfindlich reagierten, richteten wir eine Video-Kamera auf eine Kokosnußschale, in der eine mittelgroße Kaulquappe belassen wurde. Am 30.6.1997 gelang es uns auf diese Weise, eine Paarung und Eiablage in dieser Kokosnußschale zu beobachten. Während der Paarung hielt das Männchen die Arme um den Kopf des Weibchens (vgl. Abschnitt 4.3).

Das Ei wurde im Gegensatz zu den bis dahin beobachteten *M. laevis*-Eiern nicht über, sondern unter der Wasseroberfläche an die Kokosnuß geheftet. Die Kaulquappe in der Kokosnußschale zeigte bei Ankunft des Pärchens kein erkennbares Bettelverhalten. Nach der Eiablage suchte die Larve, offensichtlich olfaktorisch, nach dem Ei, und begann schließlich, sich durch die Gallerthülle zu beißen. Nach etwa einer Stunde war das Ei bis auf wenige Reste aufgefressen und der Bauch der Quappe durch den aufgenommenen Dotter weiß gefärbt. Ein weiteres, auffallend kleines Ei wurde am 5.7.1997, ebenfalls unter der Wasseroberfläche abgelegt und war am 6.7. aufgefressen. Am 8.7. fand sich ein großes Ei (Durchmesser 2,7 mm) etwa 5 mm über dem Wasserspiegel; am 10.7. zeigte dieses Ei erste Entwicklungsspuren.

Das Wachstum dieser im Terrarium aufgewachsenen Kaulquappe, die offensichtlich ausschließlich von artemischen Eiern lebte, war gegenüber den ohne Eifütterung aufgezogenen Larven erheblich beschleunigt.

Die Gesamtlänge (Kopf-Rumpf-Länge in Klammern) einiger künstlich aufzogener Larven (Tab. 1) betrug im Alter von 16-19 Tagen 13 mm (5 mm; Quappen 4 und 5), im Alter von 28-30 Tagen 14-24 mm (4-8 mm; Quappen 2 und 6), und im Alter von 44 Tagen 29 mm (12 mm; Quappe 3).

Von sechs Quappen können (unvollständige) Angaben zur Entwicklungsdauer gemacht werden. Die Entwicklung dieser Quappen wurde vom Zeitpunkt der Eiab-



Abb. 13. Jungtier von *Mantella expectata* (Nachzucht 1998) wenige Wochen nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella expectata* (captive-bred 1998) few weeks after metamorphosis.



Abb. 14. Ventralseite des Tieres von Abbildung 13.

Ventral side of specimen shown in Figure 13.



Abb. 15. Jungtier von *Mantella baroni* (Nachzucht 1996) circa 5-7 Monate nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella baroni* (captive-bred 1996) approximately 5-7 months after metamorphosis.



Abb. 16. Ventralseite des Tieres von Abbildung 15.

Ventral side of specimen shown in Figure 15.

lage an jeweils 37, 39 42, 59 und 60 Tage lang dokumentiert. Keine der Larven hatte nach den genannten Zeiträumen die Metamorphose vollendet.

### 3.4 Eifütterungsexperimente

Um die Spezialisierung der Kaulquappen von *M. laevigata* auf das Fressen von Eiern auch experimentell nachzuweisen, führten wir Fütterungsexperimente durch. Dabei wurde den einzeln in Plastikschaalen gehälteren Quappen eine bestimmte Zahl von



Abb. 17. Jungtier von *Mantella madagascariensis* (Nachzucht 1996) wenige Wochen nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella madagascariensis* (captive-bred 1996) few weeks after metamorphosis.

Abb. 18. Ventralseite des Tieres von Abbildung 17.

Ventral side of specimen shown in Figure 17.



Abb. 19. Jungtier von *Mantella crocea* (Nachzucht 1996) circa 5-7 Monate nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella crocea* (captive-bred 1996) approximately 5-7 months after metamorphosis.

Abb. 20. Ventralseite des Tieres von Abbildung 19.

Ventral side of specimen shown in Figure 19.

Eiern anderer *Mantella*-Arten angeboten, nach 24 Stunden die übriggebliebenen Eier gezählt und daraus die Anzahl der gefressenen Eier ermittelt. Die Zahl angebotener Eier variierte, da nicht immer genügend *Mantella*-Gelege zum Verfüttern zur Verfügung standen. Gesamtlänge (GL) und Körperlänge der Kaulquappen wurden in den meisten Fällen ermittelt. Zum Vergleich wurden neben *M. laevigata* auch Kaulquappen von *M. betsileo* und *M. madagascariensis* unter identischen Bedingungen mit *Mantella*-Eiern gefüttert.

Insgesamt wurden 56 Versuche mit 19 *M. laevigata*-Kaulquappen, 21 Versuche mit acht *M. betsileo*-Kaulquappen und drei Versuche mit einer *M. madagascariensis*-Kaulquappe durchgeführt. Es fiel auf, daß *M. laevigata*-Kaulquappen eine große Zahl von Eiern (bis zu 17 in 24 h) fressen können, während *M. betsileo*- und *M. madagascariensis*-Quappen höchstens sechs Eier in 24 Stunden fraßen. Lediglich in acht von 56 Versuchen (14 %) fraßen die *M. laevigata*-Larven keine der angebotenen Eier, während dieser Prozentsatz bei *M. betsileo* wesentlich höher lag (12 von 21 Versuchen, 57 %).

Um einen statistischen Vergleich der Daten von *M. laevigata* und *M. betsileo* durchzuführen (die Versuche mit *M. madagascariensis*-Quappen werden aufgrund der geringen Stichprobengröße von drei Versuchen nicht weiter berücksichtigt), wurden nur die Versuche einbezogen, bei denen zum einen eine aktuelle Größemessung der Kaulquappe vorlag, und zum anderen nicht alle der angebotenen Eier gefressen wurden (da bei größerer Verfügbarkeit hier auch noch mehr Eier hätten gefressen werden können). Es soll jedoch betont werden, daß hierdurch alle *M. laevigata*-Versuche mit mehr als zehn gefressenen Eiern aus der Analyse herausfielen, die Ergebnisse also unter Einbeziehung dieser Daten noch wesentlich eindeutiger sind. Pro Kaulquappe wurde der Mittelwert der durchgeführten Versuche gebildet; diese Mittelwerte wurden als Grundlage für die statistische Analyse verwendet. Die durchschnittliche Anzahl gefressener Eier pro Larve ( $\pm$  Standardabweichung) betrug danach bei *M. laevigata* 3,61 ( $\pm$  1,95), bei *M. betsileo* 0,90 ( $\pm$  1,05). Dieser Unterschied war statistisch signifikant (Mann-Whitney-U-Test;  $\alpha < 0,01$ ). Bezieht man die Gesamtlänge (GL) der Quappen in die Analyse ein (Varianzanalyse ANCOVA mit GL als Covariable), ist sowohl der Unterschied zwischen den Arten als auch der Einfluß der Gesamtlänge signifikant ( $\alpha < 0,05$ ). Die Versuche bestätigen somit, daß *M. laevigata*-Quappen in der Lage sind, in einem gegebenen Zeitintervall weit mehr Eier zu fressen als andere *Mantella*-Arten.

### 3.5 Jungtierfärbungen

Die nachfolgenden Beschreibungen der Jungtierfärbungen beziehen sich auf Fotos von Exemplaren, die sich farblich in „guter Stimmung“ befanden. Gelegentlich (z.B. bei starker Feuchtigkeit in Verbindung mit niedrigen Temperaturen oder wenig Licht) können die Tiere eine dunklere Gesamtfärbung aufweisen. Die Beschreibungen beziehen sich auf die jeweils am Anfang der Abschnitte angegebenen Nachzuchten und Abbildungen.

*M. laevigata* (Nachzucht 1996; Abb. 6-7)

Im Gegensatz zu den meisten anderen *Mantella*-Arten entspricht die Jungtierfärbung von *M. laevigata* bereits weitgehend der Adultfärbung. Kopf und Rücken färben sich nach dem Durchbruch der Vorderbeine in wenigen Tagen von schwarz nach zitronengelb um, wobei die gelbe Färbung auf dem Rücken unterschiedlich weit nach hinten reicht und sich bei einigen Tieren zu einer dünnen Mittellinie verjüngt. Augen,

Flanken sowie die Oberseiten der Beine und Arme sind einfarbig schwarz, können allerdings einzelne blaue Punkte aufweisen. Die Oberseiten der Hände und Füße weisen bei älteren Jungtieren meist einen deutlichen Blauanteil auf. Die Unterseite ist schwarz mit runden blauen Punkten auf dem Bauch und – weniger deutlich – auf der granulierten Unterseite der Oberschenkel. Die Kehle ist einfarbig schwarz. Die für diese Art charakteristischen, verbreiterten Fingerscheiben sind bereits nach dem Durchbruch der Vorderbeine erkennbar.

*M. betsileo* (Nachzuchten 1995 und 1996; Abb. 8)

Wie bei *M. laevis* können die Jungtiere von *M. betsileo* ihren Eltern bereits kurz nach der Metamorphose sehr ähneln. Nach dem Durchbruch der Vorderbeine färben sich Kopf und Rücken kupferbraun, wobei bereits Ansätze einer dunklen rautenförmigen Zeichnung erkennbar sein können. Die Flanken sind schwarz, die Oberseiten der Vorder- und Hinterbeine grau-braun marmoriert, die Oberseiten der Oberarme sind hellgrau. Der helle Streifen entlang der Oberlippe („Frenalstreifen“) entwickelt sich bereits während der Metamorphose und ist etwa eine Woche später deutlich ausgeprägt. Die Iris ist in der oberen Hälfte hell pigmentiert.

*M. viridis* (Nachzucht 1996; Abb. 9, vgl. auch Abb. 10-12)

Frisch metamorphosierte *M. viridis* sind von *M. betsileo*-Jungtieren nicht zu unterscheiden (vgl. auch ZIMMERMANN 1992). Der Bauch frisch metamorphosierter Tiere ist noch weitgehend unpigmentiert und erscheint transparent grau. Nach etwa acht Wochen ist die Kopf- und Rückenfärbung bereits beige bis olivgrün und der hintere Teil der Flanken sowie die Oberseiten der Hinterbeine sind grau oder braun, aber noch dunkler als die Rückenfärbung. Ein heller Streifen entlang der Oberlippe, der sich von den Nasenlöchern bis zum Ansatz der Vorderbeine zieht und dort in einen runden hellen Fleck mündet, ist zu diesem Zeitpunkt deutlich ausgeprägt. Die Iris ist in der oberen Hälfte hell pigmentiert. Die Unterseite ist schwarz, mit einer unregelmäßigen, überwiegend zusammenhängenden hellen Blauzeichnung besonders auf dem hinteren Teil des Bauches und der Unterseite der Oberschenkel. Auf der Kehle befindet sich entlang des Unterkieferrandes eine hufeisenförmige hellblaue Zeichnung. Ein Jungtier von *M. viridis* (Nachzucht 1996, Alter ca. 1 Jahr, Kopf-Rumpf-Länge 19,2 mm, ZFMK 65628) wurde konserviert.

*M. expectata* (Nachzucht 1998; Abb. 13-14)

Bei Nachzuchten, die wir 1996 von *M. expectata* erhielten, handelt es sich um Hybriden mit *M. madagascariensis* (vgl. unten). 1998 erhielten wir weitere Jungtiere aus demselben Terrarium, die jedoch deutlich von den 1996er-Jungtieren abweichen. Im Terrarium befanden sich allerdings 1998 keine *M. madagascariensis* mehr, sondern nur *M. expectata* und die inzwischen weitgehend adulten Hybrid-Nachzuchten aus dem Jahr 1996. Es kann sich aus diesem Grund nur um reine *M. expectata*-Jungtiere (wahrscheinlichste Möglichkeit), um reine Nachzuchten der 1996er-Jungtiere oder um Kreuzungen von beiden handeln. Die Jungtiere ähneln wenige Wochen nach der Metamorphose stark denen von *M. viridis* und *M. betsileo*. Die Flanken und Kopfseiten sind schwarz; ein heller (weißlicher) Frenalstreifen ist nur unvollständig ausgeprägt. In der oberen Hälfte der Iris ist helles Pigment erkennbar. Der Rücken ist hellbraun mit rötlich-braunem Anflug. Auf dem Rücken ist eine dunkle rautenförmige Zeichnung angedeutet. Die Oberarme sind oberseits



Abb. 21. Jungtier von *Mantella aurantiaca* (Nachzucht 1996) circa 5-7 Monate nach der Metamorphose.

Juvenile *Mantella aurantiaca* (captive-bred 1996) approximately 5-7 months after metamorphosis.



Abb. 22. Ventralseite des Tieres von Abbildung 21.

Ventral side of specimen shown in Figure 21.



Abb. 23. Hybrid-Jungtier *M. madagascariensis*-Männchen  $\times$  *M. aurantiaca*-Weibchen (Nachzucht 1996) 257 Tage nach der Eiablage.

Juvenile hybrid *M. madagascariensis* male  $\times$  *M. aurantiaca* female (captive-bred 1996) 257 days after egg deposition.



Abb. 24. Ventralseite des Tieres von Abbildung 23.

Ventral side of specimen shown in Figure 23.

hellbeige; die Färbung ist dunkler und stärker gezeichnet auf den Unterarmen und auf den Händen. Noch etwas dunkler und stärker gezeichnet ist die Oberseite der Hinterbeine; hier ist die Grundfarbe dunkelbeige mit deutlichem blauen Anflug, dunkelbrauner netzartiger Zeichnung und hell-rötlich-braunen Bereichen auf den Unterschenkeln. Die Ventralseite ist schwarz mit bläulicher, teils netzartiger Punk-



Abb. 25. Hybrid-Jungtier *M. aurantiaca*-Männchen × *M. madagascariensis*-Weibchen (Nachzucht 1996) 250 Tage nach der Eiablage.

Juvenile hybrid *M. aurantiaca* male × *M. madagascariensis* female (captive-bred 1996) 250 days after egg deposition.



Abb. 26. Ventralseite des Tieres von Abbildung 25.

Ventral side of specimen shown in Figure 25.



Abb. 27. Hybrid-Jungtiere *M. aurantiaca*-Männchen × *M. milotympanum*-Weibchen (Nachzucht 1996) 253 Tage nach der Eiablage.

Juvenile hybrids *M. aurantiaca* male × *M. milotympanum* female (captive-bred 1996) 253 days after egg deposition.

tierung und Fleckung, besonders im Bereich des Bauches und der Kehle, weitgehend fehlend im Brustbereich. Auf der Kehle sind die einzelnen kleinen blauen Punkte entlang des Unterkieferrandes angeordnet, bilden aber keine geschlossene Hufeisenzeichnung.

*M. baroni* (Nachzucht 1996; Abb. 15-16)

Kopf und Rücken sind einfarbig dunkelbraun, lediglich die Rostralkante zwischen Auge und Nasenloch ist heller. Die Flanken sind weitgehend schwarz. Am Ansatz der Vorderbeine befindet sich ein rundlicher grügelber Fleck, Oberarme und Oberschenkel sind ebenfalls grügelb gefärbt, während die Unterarme bräunlich sind. Die Oberseiten von Tibia, Tarsus und Füßen sind braunrot mit dunkler Querbänderung. In der oberen Hälfte der Iris ist fast kein helles Pigment erkennbar. Kehle, Brust,

Bauch, Unterseiten der Arme und Oberschenkel sind schwarzgrau mit rundlichen, blaugrauen Flecken besonders im unteren Bauchbereich. Ein isolierter blaugrauer Fleck befindet sich auf der Kehle. Die Unterseiten von Tibia, Tarsus und Fuß sind mit Ausnahme der schwarzen Tibiotarsalgelenke rot.

*M. madagascariensis* (Nachzucht 1996; Abb. 17-18)

Kopf und Rücken sind kupferbraun mit einer unregelmäßigen dunklen Zeichnung. Die Flanken sind weitgehend schwarz, nur vor dem Ansatz der Hinterbeine greift die kupferfarbene Rückenfärbung auf die Flanken über. Am Ansatz der Vorderbeine befindet sich ein rundlicher grügelber Fleck, der Oberarm ist ebenfalls grüngelb gefärbt, der Unterarm mehr bräunlich. Die Oberseite des Oberschenkels ist gelb; Tibia, Tarsus und Fuß sind rotbraun mit dunkler Querbänderung. In der oberen Hälfte der Iris befindet sich helles Pigment. Kehle, Brust und Bauch sind braunschwarz mit blaugrauen Flecken besonders im unteren Bauchbereich und als hufeisenförmige Zeichnung auf der Kehle. Die Unterseiten der Arme sind grau. Die Unterseiten der Oberschenkel sind im proximalen Teil pigmentarm (grau), die übrigen Beinunterseiten sind mehr oder weniger rot. Ein deutlich hervortretender Tibiafleck ist noch nicht erkennbar.

*M. crocea* (Nachzucht 1996; Abb. 19-20)

Kopf, Rücken, hinterer Teil der Flanken sowie die Oberseiten der Arme und Beine sind mehr oder weniger einfarbig beige. Ein grauer Querstreifen verläuft über die Tibia. Die Kopfseiten und vorderen Flanken sind schwarz. Eine feine helle Linie zieht vom Vorderbeinansatz entlang des Oberkieferrandes bis zum Auge. In der oberen Hälfte der Iris ist helles Pigment erkennbar. Die gesamte Unterseite ist dunkelbraun. Eine hellgraue Marmorierung findet sich auf dem Bauch und eine hufeisenförmige Zeichnung gleicher Farbe auf der Kehle.

*M. aurantiaca* (Nachzucht 1996; Abb. 21-22)

Die gesamte Oberseite ist im Alter von acht Wochen nach der Metamorphose beige bis schmutzig orange, die Unterseite mehr oder weniger einheitlich gelblich (vgl. auch ARNOULT 1966; ZIMMERMANN 1992). In der oberen Hälfte der Iris ist helles Pigment vorhanden. Dunkles Pigment im vorderen Flankenbereich ist noch deutlich erkennbar. Die Umfärbung dieser Art zur orangeroten Adultfärbung scheint in erster Linie eine Reduktion des dunklen Pigments zu sein.

Kreuzung *M. madagascariensis*-Männchen × *M. aurantiaca*-Weibchen (Nachzucht aus Gelege vom 15.8.1996; Abb. 23-24), knapp fünf Monate nach der Metamorphose

Kopf, Rücken, hinterer Teil der Flanken und Oberseiten der Vorderbeine sind schmutzig gelbgrün; die Oberseiten der Hinterbeine sind orangebraun. Kopfseiten, Augen und vorderer Teil der Flanken sind schwarz. Ein gelbgrüner Fleck am Ansatz der Vorderbeine. Eine helle Linie zieht sich entlang der Oberlippe vom Ansatz der Vorderbeine bis auf die Höhe der Augen. Die Kehle ist bis auf einen kleinen Fleck einfarbig schwarz, die schwarze Bauchseite hingegen mit zahlreichen gelbgrünen Flecken durchsetzt. Die Unterseiten der Hinterbeine sind bis auf einen leuchtend gelben Tibiafleck und einen grauen, granulierten „Femoraldrüsenbereich“ einfarbig rot.

Kreuzung *M. aurantiaca*-Männchen × *M. madagascariensis*-Weibchen (Nachzucht aus Gelege vom 22.8.1996; Abb. 25-26, knapp 6 Monate nach der Metamorphose): Oberseite einfarbig gelbgrün mit deutlicher Rautenzeichnung auf dem Rücken. Nasenloch, der Bereich zwischen Auge und Nasenloch, das Auge, die Trommelfellregion und der vordere Bereich der Flanken sind schwarz. Die Kehle ist schmutzig hellgrau, der Bauch gelblichweiß mit schwarzen Flecken. Die Unterseiten der Oberschenkel sind dunkelgrau im Bereich der Femoraldrüsen und überwiegend pigmentarm an den übrigen Stellen.

Kreuzung *M. aurantiaca*-Männchen × *M. milotympanum*-Weibchen (Nachzucht aus Gelege vom 19.8.96; Abb. 27, knapp 6 Monate nach der Metamorphose):

Oberseite einfarbig gelbgrün oder mit fein eingesprenkelten Rotanteilen. Nasenloch, der Bereich zwischen Auge und Nasenloch, das Auge und die Trommelfellregion sind einfarbig dunkel. Unterseitenfotos liegen nicht vor.

Kreuzung *M. expectata*-Männchen × *M. madagascariensis*-Weibchen (Nachzucht 1996; Abb. 28-29)

1996 entdeckten wir Kaulquappen in einem Terrarium, in dem *M. expectata* und *M. madagascariensis* zusammen gehalten wurden. Die Jungtiere waren in ihrer Färbung intermediär zwischen beiden Arten. Molekulargenetische und allozymelektrophoretische Untersuchungen von P. KLAHOLD und M. VENCES belegten den Hybridstatus der Tiere. Durch den Vergleich eines rein mütterlich vererbten Gens aus den Mitochondrien (16S-rRNA-Gen) ließ sich zweifelsfrei feststellen, daß das Muttertier *M. madagascariensis* war. Obwohl *M. expectata* und *M. madagascariensis* große genetische Unterschiede aufweisen (NEI's genetische Distanz 0,822 nach VENCES et al. 1998), zeigten die Jungtiere keine Einschränkungen in der Vitalität. Bereits wenige Wochen nach der Metamorphose wiesen sie folgende Färbung auf, die sich bisher (August 1999) nicht wesentlich geändert hat: Kopf und Rücken sind kupferbraun, die Flanken sind im vorderen Bereich einfarbig schwarz, vor den Ansätzen der Hinterbeine kann graugrünes oder braunes Pigment vorhanden sein. Am Ansatz der Vorder- und Hinterbeine befindet sich jeweils ein deutlicher, graugrüner Fleck. Die Oberseiten der Vorder- und Hinterbeine sind kupferbraun. Ein dunkles Querband kann auf der Tibia vorhanden sein. Eine undeutliche und teilweise unterbrochende Linie über der Oberlippe erstreckt sich zwischen Vorderbeinansatz und Auge. Die Iris ist in der oberen Hälfte hell pigmentiert. Die Unterseite ist schwarz mit blauen Flecken auf dem Bauch und einer hufeisenförmigen Zeichnung auf der Kehle. Bei kleineren Jungtieren sind die Unterseiten der Oberschenkel dunkelgrau mit zusätzlichen blaugrauen Flecken auf Armen, Unterschenkel und Fuß. Ein Jungtier im Alter von etwa einem Jahr (Kopf-Rumpf-Länge 18,0 mm) wurde konserviert (ZFMK 65630).

Die Beschreibungen zeigen, daß die Jungtiere der meisten Arten eine helle (von den dunkleren Flanken relativ scharf abgesetzte) Rückenfärbung besitzen. Sogar die Arten, die im Adultstadium einen schwarzen Rücken aufweisen (*M. baroni*, *M. madagascariensis*), zeigen als Jungtiere eine braune Rückenfärbung. Aufgrund dieses ontogenetischen Arguments läßt sich vermuten, daß der Kontrast zwischen hellem Rücken und dunkleren Flanken (der bei einigen Arten wie *M. betsileo*, *M. expectata* und *M. laevigata* auch im Adultstadium beibehalten wird) den ursprünglichen Zustand darstellt. Die hellen Flecken auf der Bauchseite sind bei den meisten Arten



Abb. 28. Hybrid-Jungtier *M. expectata* × *M. madagascariensis* (Nachzucht 1996) 8-9 Monate nach der Metamorphose.

Abb. 29. Ventralseite des Tieres von Abbildung 28.

Hybrid juvenile *M. expectata* × *M. madagascariensis* (captive-bred 1996) 8-9 month after metamorphosis.

Ventral side of specimen shown in Figure 28.

im Juvenilstadium (im Alter von einigen Wochen) und im Adultsstadium blau. Für juvenile *M. baroni* trifft dies ebenfalls zu, bei ausgewachsenen Tieren sind die Flecken hingegen meist grünlich.

## 4 Diskussion

### 4.1 Haltung und Zucht von *Mantella*-Arten

Unsere Beobachtungen zeigen, daß die gezielte Nachzucht von *Mantella*-Arten bei geeigneter Haltung und kontinuierlicher Pflege möglich ist. Eine Ausnahme stellt möglicherweise nur die aus dem Hochland von Madagaskar stammende *Mantella cowani* dar, die sich bei uns bisher nicht fortpflanzte, während das Ausbleiben von Nachzuchten bei *M. milotympanum* auf das Fehlen von Männchen, und bei *M. pulchra* auf das Fehlen einer geeigneten Zuchtgruppe zurückzuführen ist. Im Gegensatz zu den Larven einiger Dendrobatiden-Arten lassen sich artgleiche *Mantella*-Kaulquappen (selbst *M. laevigata*) ohne Probleme zusammen im selben Aquarium aufziehen.

Adulte Exemplare verschiedener *Mantella*-Arten sollten dagegen möglichst nicht in einem Terrarium vergesellschaftet werden, da es sonst zu unbeabsichtigten Kreuzungen kommen kann. Auch die Aufzucht der Kaulquappen verschiedener Arten im gleichen Wasserbecken ist nicht empfehlenswert, da eine Identifizierung der Jungfrösche oft sehr schwierig ist.

Eine wichtige Voraussetzung für eine erfolgreiche Pflege und Zucht von *Mantella*-Arten ist ein hohes Maß an Kontinuität. Frisch importierte Tiere sind häufig krank

und geschwächt, so daß die Ausfälle kurz nach dem Erwerb beträchtlich sein können. Diese kritische Phase muß zunächst durch besonders sorgfältige Pflege überwunden werden. Ein zweites Problem ist die Umstellung der Tiere auf die umgekehrten Jahreszeiten der Nordhalbkugel, die nach unseren Beobachtungen ein Jahr in Anspruch nehmen kann. Anscheinend findet die Fortpflanzung in Madagaskar – vielleicht mit Ausnahme von *M. laevigata* – nur in der Regenzeit statt, die sich etwa von Dezember bis April erstreckt, wobei der Höhepunkt der Fortpflanzungsaktivität nach eigenen Beobachtungen wahrscheinlich im Januar liegt. In unseren Terrarien hat sich die Fortpflanzung dagegen um etwa ein halbes Jahr verschoben. Die Veränderungen der Tageslänge scheint also auf den Reproduktionszyklus von *Mantella* einen wichtigen Einfluß auszuüben und gewährleistet vermutlich die notwendige Synchronisation der Geschlechter. Aus diesem Grund können wir eine Haltung von *Mantella* unter Tageslichteinfluß, in der Nähe von einem Fenster, sehr empfehlen.

Das größte Problem für eine Nachzucht in großem Umfang stellt die Aufzucht von Jungfröschen in größerer Zahl dar, da diese ein hohes Maß von kontinuierlicher Pflege, eine hohe Futtertierkonzentration und relativ viel Raum benötigen. Die Jungtiere sind zudem unter bestimmten Bedingungen streßanfällig, so daß eine Zucht in größerem Maßstab extrem aufwendig ist. Bei entsprechend großem Personalaufwand, ausreichendem Platzangebot und umfangreichen Futtertierzuchten (insbesondere Springschwänze) wäre es theoretisch jedoch möglich, einen großen Teil der Nachfrage an *Mantella* durch Nachzuchten zu decken.

#### 4.2 Hybridisierungen

Unsere Beobachtungen zeigen, daß *Mantella*-Arten bei Vergesellschaftung im Terrarium leicht hybridisieren. Dies trifft auch für äußerlich sehr unterschiedliche Arten wie *Mantella aurantiaca* und *M. madagascariensis* beziehungsweise *M. expectata* und *M. madagascariensis* zu. Daher muß mit der freien Hybridisierbarkeit aller übrigen *Mantella*-Arten (außer *M. laevigata*) gerechnet werden, zumal die genetische Distanz zwischen zwei *Mantella*-Arten nur in wenigen Fällen größer ist als die

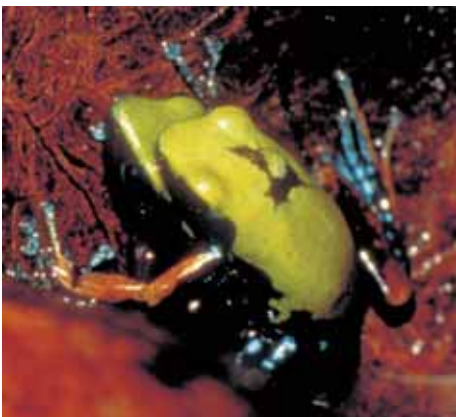


Abb. 30. Paarung von *Mantella laevigata*: Das Männchen sitzt auf dem Weibchen und stützt sich mit den seitlich am Kopf des Weibchens vorbeigeführten Vorderbeinen auf dem Substrat ab; es kommt also zu keinem echten Kopfplexus wie bei Dendrobatiden.

Mating couple of *Mantella laevigata*: The male sits on the female; its forelegs and hands surround loosely the sides of the head of the female and are in contact with the substrate, differing from cephalic amplexus as typical for dendrobatids.

zwischen *M. expectata* und *M. madagascariensis* (VENCES et al. 1998). Sofern sich die weitgehend ungehinderte Hybridisierbarkeit zwischen *Mantella*-Arten bestätigt, wäre mit einer großen farblichen Vielfalt möglicher Hybriden zu rechnen. Tatsächlich ähneln die aus den Hybridisierungen erhaltenen Jungtiere zum Teil einigen nicht identifizierbaren *Mantella*-Varianten, die in den letzten Jahren über den Tierhandel angeboten worden sind. Dies legt die Vermutung nahe, daß ein Teil der Varianten aus dem Tierhandel tatsächlich hybriden Ursprungs ist. Es ist jedoch recht unwahrscheinlich, daß Hybriden gezielt gezüchtet wurden. Vielmehr ist denkbar, daß von Tierfängern nicht verkaufte Tiere verschiedener Arten zusammen an bestimmten Stellen in der Natur freigelassen wurden, was zu unnatürlichen Vergesellschaftungen und unbeabsichtigten Hybridisierungen geführt haben mag. Eine halbnatürliche „Vorratshaltung“ von verschiedenen *Mantella*-Arten wird nach eigenen Beobachtungen in der Region von Andasibe praktiziert, um Touristen bei Bedarf schnell die gewünschten Frösche vorführen zu können.

#### 4.3 Paarungsverhalten und Fortpflanzung bei *Mantella laevigata*

Nur wenige Literaturangaben weisen auf das Auftreten eines Amplexus bei der Paarung von *Mantella*-Arten hin. ARNOULT (1966) erwähnt bei *M. aurantiaca* einen „amplexus lâche“, während BLOMMERS-SCHLÖSSER & BLANC (1991) bei der Gattung *Mantella* von einem „amplexus fugitif“ sprechen. Andererseits ist von einzelnen Arten der Gattung *Mantidactylus* (*Mantidactylus* und *Mantella* bilden zusammen die Unterfamilie Mantellinae) ein spezielles Paarungsverhalten ohne Amplexus bekannt (BLOMMERS-SCHLÖSSER 1975, 1979; GLAW & VENCES 1994). Fotos von ZIMMERMANN (1992) zeigen, daß bei *M. aurantiaca* die Eiablage nicht im Amplexus stattfindet, sondern eher wie bei *Mantidactylus* (das Männchen sitzt locker über dem Weibchen und hat mit der Oberschenkelunterseite Kontakt mit dem Rücken des Weibchens). BLOMMERS-SCHLÖSSER (1993) charakterisiert die Mantellinae entsprechend durch einen „abbreviated mating contact“. GLAW et al. (1998) beobachteten zwar bei *M. laevigata* Amplexi in verschiedenen Ausprägungen, jedoch nur im Zusammenhang mit aggressiven Auseinandersetzungen zwischen den Exemplaren. Unsere Beobachtung einer Paarung von *M. laevigata* in einem scheinbaren Kopfamplexus ist in diesem Zusammenhang besonders relevant, da Kopfamplexus bislang nur bei Dendrobatiden bekannt ist und zur Charakterisierung dieser Gruppe verwendet wird (vgl. etwa DUELLMAN & TRUEB 1986). Jedoch erlauben unsere Video-Aufzeichnungen keine genaueren Schlußfolgerungen. Detaillierte Beobachtungen und Fotos, die STEFAN WANKE und KERSTIN OETTER 1998 an Tieren unserer Zuchtgruppe machen konnten, weisen jedoch darauf hin, daß es sich bei *M. laevigata* nicht um einen echten Kopfamplexus handelt, sondern daß das Männchen die Vorderbeine seitlich dicht am Kopf des Weibchens vorbeiführt, um sich auf dem Substrat abzustützen (vgl. Abb. 30), ähnlich wie bei der von GLAW & VENCES (1994) gezeigten Paarung von *Mantidactylus blommersae*. Eine genauere Auswertung dieser neuen Daten wird in einer zukünftigen Publikation erfolgen.

LEBERRE (1993) macht bruchstückhafte Angaben über die Fortpflanzung von *M. aurantiaca*, *M. madagascariensis* und *M. laevigata* und erweckt den Eindruck, er habe diese Arten gezüchtet. Seine Angaben, die zum Teil auf Beobachtungen im Freiland basieren sollen, sind jedoch teilweise nicht nachvollziehbar oder nicht richtig: Demnach bestünde ein Gelege von *M. laevigata* immer aus weniger als zehn Eiern. Im Gegensatz zu *Mantella aurantiaca* und *M. madagascariensis* sollen *laevigata*-Eier nicht weiß, sondern „translucent with an initially dark nucleus“ sein.

Die Kaulquappen sollen bei 24 °C bereits innerhalb von 24 Stunden nach der Eiablage schlüpfen und die Metamorphose soll in der Regel nach zwei Wochen stattfinden. Diese Angaben stehen zum Teil im krassen Widerspruch zu unseren Beobachtungen im Freiland (GLAW & VENCES 1992b, 1994), zu der von GLAW et al. (1998) geschilderten Nachzucht (Entwicklung vom Ei zum Jungfrosch 115-120 Tage) sowie zu den unter 3.3 geschilderten Beobachtungen. Nach bisherigem Kenntnisstand bestehen keine Zweifel, daß (a) *M. laevis* stets Einzeleier ablegt, (b) die Eier einfarbig weiß (pigmentlos) sind, (c) zwischen Eiablage und Schlupf der Quappen auch bei höheren Temperaturen mehrere Tage liegen, und (d) die Entwicklung vom Ei zum Jungfrosch bei *M. laevis* auch unter besten Bedingungen erheblich länger als zwei Wochen dauert.

#### 4.4 Eifressen bei Kaulquappen von *Mantella laevis*

Die Larven von *M. laevis* zeigen in ihrem Mundfeld Spezialisierungen, die für eifressende Kaulquappen typisch sind (GLAW & VENCES 1992b), so daß die beobachtete Oophagie der Larven offenbar keine zufällige Erscheinung war. Die Ergebnisse der Fütterungsexperimente weisen ebenfalls eindeutig darauf hin, daß *M. laevis*-Quappen im Vergleich zu anderen *Mantella*-Arten auf das Fressen von Eiern spezialisiert sind.

Aus den vorliegenden Beobachtungen läßt sich im Gegensatz zu den bisher bekannten Eifütterungssystemen bei *Chirixalus*, *Dendrobates*, *Anotheca* und *Osteocephalus* (UEDA 1986, WEYGOLDT 1987, JUNGFER 1996, JUNGFER & SCHIESARI 1995) jedoch nicht erkennen, ob das Fressen der Eier durch die Kaulquappen von den Adulten wirklich „gewollt“ ist, oder ob die Kaulquappen nur „Ei-Prädatoren“ sind.

Für eine gewollte Fütterung spricht, daß in den zwei beobachteten Fällen die Eier nicht – wie sonst üblich – in die kapillare Feuchtigkeitszone über die Wasseroberfläche gelegt wurden, wo sie für die Kaulquappe nicht erreichbar gewesen wären, sondern unter die Wasseroberfläche.

Eher gegen eine gewollte Fütterung sprechen dagegen eine Reihe anderer Beobachtungen: (a) im durchgehend beobachteten Fall wurde ein Ei während einer Paarung gelegt, so daß es vermutlich befruchtet war; (b) die anwesende Kaulquappe zeigte kein erkennbares Bettelverhalten, das auf eine gewollte Fütterung schließen lassen würde; (c) die Kaulquappe bemerkte das gelegte Ei nicht sofort, sondern versuchte, es offensichtlich olfaktorisch zu lokalisieren, was ihr erst nach einigen Fehlversuchen gelang; (d) das abgelegte Ei wies eine zähe Gallerthülle auf, und die (kleine) Kaulquappe brauchte auch nach der Lokalisierung des Eies noch etwa eine Stunde, bis sie sich durch die Gallerthülle hindurchgebissen hatte und das Ei auffressen konnte.

Neue, im Jahr 1998 gemachte Beobachtungen von KERSTIN OETTER zeigen dagegen, daß in Einzelfällen auch Eiablagen ohne das Beisein eines Männchens stattfinden können, was eindeutig für eine gewollte Fütterung spricht. Die verfügbaren Beobachtungen erscheinen also teils widersprüchlich und deuten darauf hin, daß die Ernährung von *M. laevis*-Kaulquappen auf verschiedene Weise sichergestellt werden kann: einerseits durch eine gewollte Ei-Fütterung der Mutter, andererseits durch das Fressen von arteigenen, befruchteten Eiern, die ohne „Fütterungsabsicht“ in die gleiche Baumhöhle abgelegt werden. Darüberhinaus kommen auch die Eier syntoper Baumhöhlenlaicher (insbesondere der Microhylidengattungen *Platypelis*, *Anodonthyla* und *Plethodontohyla*) als gelegentliche Nahrung für *M. laevis*-Larven in Betracht.

Zweifellos hat *M. laevigata* ein sehr komplexes und plastisches Fortpflanzungs- und Brutpflegeverhalten, das vermutlich vom Angebot geeigneter Baumhöhlen und von der Anzahl der Individuen beeinflusst wird, die sich eine Baumhöhle für die Fortpflanzung teilen. *M. laevigata* ist daher besonders auch aus soziobiologischer Sicht ein interessanter Modellfall für weitere Untersuchungen.

Die Spezialisierung auf Eifütterung ist bei *M. laevigata* geringer als bei den anderen eifütternden Anurenarten (siehe oben), da ihre Larven auch völlig ohne Eifütterung heranwachsen können und kein offensichtliches Bettelverhalten zeigen. Das Fütterungssystem von *M. laevigata* ist also recht primitiv und repräsentiert eine bisher unbekannte Zwischenstufe zwischen Anurenarten, die nicht auf Eierfressen spezialisiert sind, und hochspezialisierten Eierfressern, deren Larven ohne zusätzliche Fütterung mit Eiern verhungern.

### Danksagung

Wir danken CLAUDIA ZAPP, die die Eifütterungsversuche durchführte, KERSTIN OETTER, STEFAN WANKE und PETRA KLAHOLD die unveröffentlichte Daten zur Verfügung stellten, sowie WOLFGANG BÖHME, der die Haltung der *Mantella*-Arten im ZFMK ermöglichte und wichtige Hinweise beisteuerte. Weiterhin danken wir KLAUS HENLE und JOACHIM KUHN für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

### Schriften

- AMMER, M. (1989): Verzorging en kweek van de gouden kikker (*Mantella aurantiaca*) in het terrarium. – *Lacerta*, s'Gravenhage, **47**(5): 134-139.
- ARNOULT, J. (1966): Contribution a l'étude des batraciens de Madagascar. Écologie et développement des *Mantella aurantiaca* MOCQUARD 1900. – *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2. ser., **37**(6): 931-940.
- BARTLETT, D. (1995): Mysterious mantellas: Madagascar's magnificent miniatures. – *Reptiles*, Irvine, California, (June 1995) vol. **3**(2): 16-30.
- BEUTELSCHIESS, J. & C. BEUTELSCHIESS (1987): Beobachtungen zum Brutverhalten von *Mantella madagascariensis*. – *Sauria*, Berlin, **9**(3): 13-15.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. (1975): A unique case of mating behaviour in a Malagasy tree frog, *Gephyromantis liber* (PERACCA, 1893) with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). – *Beaufortia*, Amsterdam, **23**(296): 15-23.
- (1979): Biosystematics of the Malagasy frogs. I. Mantellinae (Ranidae). – *Beaufortia*, Amsterdam, **29**(352): 1-77.
- (1993): Systematic relationships of the Mantellinae LAURENT, 1946 (Anura Ranoidea). – *Ethology Ecology & Evolution*, Firenze, **5**: 199-218.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M.A. & C.P. BLANC (1991): Amphibiens (première partie). – *Faune de Madagascar*, **75**(1): 1-379.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. – New York (Mc Graw-Hill), 670 S.
- GLAW, F., K. SCHMIDT & M. VENCES (1998): Erstzucht von *Mantella laevigata*. – *TI Magazin* **140**: 61-64.
- GLAW, F. & M. VENCES (1992a): *A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar*. – Köln (Vences & Glaw Verlag), 331 S.
- (1992b): Zur Biologie, Biometrie und Färbung bei *Mantella laevigata* METHUEN & HEWITT, 1913. – *Sauria*, Berlin, **14**(4): 25-29.
- (1994): *A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar*. 2nd edition. – Köln (Vences & Glaw Verlag), 480 S.

- HERRMANN, H.-J. (1993): Madagassische Frösche. – TI Magazin, Melle, **116**: 46-54.
- JUNGFER, K.-H. (1996): Reproduction and parental care of the coronated treefrog, *Anothea spinosa* (STEINDACHNER, 1864) (Anura: Hylidae). – Herpetologica, Lawrence, **52**(1): 25-32.
- JUNGFER, K.-H. & L.C. SCHIESARI (1995): Description of a central Amazonian and Guianian tree frog, genus *Osteocephalus* (Anura, Hylidae), with oophagous tadpoles. – Alytes, Paris, **13**(1): 1-13.
- KUCHLING, G. (1993): Zur Verbreitung und Fortpflanzung von *Mantella betsileo* in Westmadagaskar. – Salamandra, Rheinbach, **29**(3/4): 273-276.
- LEBERRE, F. (1993): Notes on three species of frogs of the genus *Mantella*. – The Vivarium **4**(6): 19-22.
- MUDRACK, W. (1965): Pflege und Zucht des Goldfröschchens, *Mantella aurantiaca*. – Aquar.-Terrar.-Z. (DATZ), Stuttgart, **18**(10): 312-313.
- (1974): Haltung und Zucht des Goldfröschchens, *Mantella aurantiaca* MOCQUARD, 1900. – Das Aquarium **8**(58): 160-161.
- OOSTVEEN, H. (1978): Persoonlijke ervaringen met het rode kikkertje uit Madagaskar, *Mantella aurantiaca*. – Lacerta, s'Gravenhage, **36**(4): 51-55.
- (1985): *Mantella aurantiaca*, das Goldfröschchen von Madagaskar. – Aquar.-Terrar.-Z. (DATZ), Stuttgart, **31**(5): 172-176.
- OTTENSMANN, M.-S. (1993): *Mantella crocea* - Terrarienhaltung, Verhaltensbeobachtungen und Nachzucht. – herpetofauna, Weinstadt, **15**(85): 27-30.
- SIEGENTHALER, R. (1989): Die Aufzucht des madagassischen Goldfröschchens *Mantella aurantiaca*. – herpetofauna, Weinstadt, **11**(60): 32-34.
- STANISZEWSKI, M. (1996): Mantellas in captivity. – Reptilian, Hazlemere, **4**(1): 16-26.
- TOMME, G. VAN (1988): Erfahrungen mit dem Goldfröschchen *Mantella aurantiaca* MOCQUARD, 1901. – Aquar.-Terrar.-Z. (DATZ), Stuttgart, **41**(5): 92-95.
- UEDA, H. (1986): Reproduction of *Chirixalus eiffingeri* (BOETTGER). – Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., **8**: 109-116.
- UNFRIED, H. (1987): Beobachtungen am madagassischen Goldfröschchen, *Mantella aurantiaca* BOULENGER, 1882. – herpetofauna, Weinstadt, **9**(49): 25-30.
- VENCES, M., F. GLAW & W. BÖHME (1999): A review of the genus *Mantella* (Anura, Ranidae, Mantellinae): taxonomy, distribution, and conservation of Malagasy poison frogs. – Alytes, Paris, **17**(1-2): 3-72.
- VENCES, M., A. HILLE & F. GLAW (1998): Allozyme differentiation in the genus *Mantella* (Amphibia: Anura: Mantellinae). – Folia Zoologica **47**(4): 261-274.
- VENCES, M., J. KÖHLER, K. SCHMIDT & F. GLAW (1996): *Mantella betsileo*: Haltung, Nachzucht und Farbvarianten. – Aquar.-Terrar.-Z. (DATZ), Stuttgart, **49**(9): 579-582.
- WEISH, P. (1963): Pflege und Zucht des Goldfröschchens (*Mantella aurantiaca*). – Aquar.-Terrar.-Z. (DATZ), Stuttgart, **16**: 149-150.
- WEYGOLDT, P. (1987): Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). – Z. zool. Syst. Evol.-forsch., Berlin, **25**: 51-67.
- WOLPERT, K. & H. MÜLLER (1980): Frösche der Gattung *Mantella* (Amphibia, Ranidae). – herpetofauna, Weinstadt, **2**(7): 15-16 (Teil 1); **3**(8): 21-23 (Teil 2).
- ZIEGENHAGEN, J. (1981): Durch Nachzucht erhalten: *Mantella cowani*. – Aquarien-Magazin **15**: 566-569.
- ZIMMERMANN, E. & H. ZIMMERMANN (1994): Reproductive strategies, breeding, and conservation of tropical frogs: Dart-poison frogs and Malagasy poison frogs. – S. 255-266 in MURPHY, J.B., K. ADLER & J.T. COLLINS (eds.): Captive Management and Conservation

of Amphibians and Reptiles. – Ithaca, New York (Society for the Study of Amphibians and Reptiles). Contributions to Herpetology **11**.

ZIMMERMANN, H. (1992): Nachzucht und Schutz von *Mantella crocea*, *Mantella viridis* und vom madagassischen Goldfröschen *Mantella aurantiaca*. – Z. Kölner Zoo **35**(4): 165-171.

Eingangsdatum: 6. Oktober 1998

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