

HÖDL
1391

Begleitveröffentlichungen zu wissenschaftlichen Filmen

Film C 1788

**Phyllobates femoralis (Dendrobatidae):
Rufverhalten und akustische Orientierung der
Männchen (Freilandaufnahmen)**

Walter HÖDL



Bundesstaatliche Hauptstelle für
WISSENSCHAFTLICHE KINEMATOGRAPHIE
Wien

Begleitveröffentlichung zum wissenschaftlichen Film C 1788 der BHWK

Wiss. Film (Wien) Nr. 30, April 1983, 12–19

Copyright by BHWK 1983

Phyllobates femoralis (Dendrobatidae): Rufverhalten und akustische Orientierung der Männchen (Freilandaufnahmen)

Walter HÖDL, Institut für Zoologie der Universität Wien

Filminhalt

Revierrufverhalten, Wechselrufen und Phonotaxis bei Männchen der Färberfroschart *Phyllobates femoralis*. Die Aufnahmen wurden zu Beginn der Regenzeit in Zentralamazonien (Reserva Ducke bei Manaus, Brasilien) gemacht.

Contents of the film

Phyllobates femoralis (Dendrobatidae): Calling behaviour and acoustic orientation in males (field study).

Male advertisement call, call alternation and phonotactic approaches of males in the South American poison-arrow frog *Phyllobates femoralis*. The film was taken at the beginning of the rain season in Central Amazonia (Reserva Ducke near Manaus, Brazil).

Allgemeine Vorbemerkungen

Innerhalb der Froschlurche wird das akustische Verhalten fortpflanzungsbereiter Männchen von der räumlichen und zeitlichen Verteilung artgleicher Weibchen bestimmt. Männchen von Anurenarten mit langer, bis zu mehreren Monaten dauernder Fortpflanzungszeit („prolonged breeders“) erzeugen Rufe, die in der Regel auf die graviden Weibchen eine anlockende Wirkung ausüben. Zusätzlich können die akustischen Signale auch als Revieranzeige gegenüber konkurrierenden Männchen dienen (WELLS 1977). Die anlockende Wirkung artspezifischer Männchenrufe auf ovulierte Weibchen konnte für mehrere Arten aus verschiedenen

Daten zum Film C 1788 der BHWK

C 1788 *Phyllobates femoralis* (Dendrobatidae): Rufverhalten und akustische Orientierung der Männchen (Freilandaufnahmen).

16-mm-Film, Magnetton, Farbe, 12 Minuten, deutscher Kommentar.

Dieser Film ist zur Verwendung in Forschung und Universitätsunterricht bestimmt.

Institut: Institut für Zoologie der Universität Wien.

Wissenschaftlicher Autor: Dr. W. Hödl.

Hergestellt durch die Bundesstaatliche Hauptstelle für Wissenschaftliche Kinematographie, Wien. Aufgenommen 1981, veröffentlicht 1982. Kamera: E. Pavlousek; Ton: Dr. W. Hödl; Beratung: Dr. W. Völlenkne.

Zitierform

Hödl, W.: *Phyllobates femoralis* (Dendrobatidae): Rufverhalten und akustische Orientierung der Männchen (Freilandaufnahmen). Film C 1788 der BHWK. Wien: Bundesstaatliche Hauptstelle für Wissenschaftliche Kinematographie 1982. Begleitveröffentlichung von W. Hödl, in: Wiss. Film Nr. 30, 1983, S. 12–19.

Familien experimentell nachgewiesen werden (MARTOF and THOMPSON 1958; LITTLEJOHN and WATSON 1974; GERHARDT, z. B. 1974, 1981, 1982; SCHNEIDER 1982; u. a.). Mit dem zusammenhängenden, namengebenden Ruf von *Eleutherodactylus coqui*, einem puertorikanischen Pfeiffrosch (Leptodactylidae) werden getrennte Nachrichten für Männchen und Weibchen gleichzeitig übermittelt. Das über einen Lautsprecher vorgespielte „qui“ des „co-qui“-Rufes lockt Weibchen an; das „co“ hingegen löst alternierendes Rufen bei männlichen Artgenossen aus (NARINS and CAPRANICA 1976).

Eine abgestufte und über das Wechselrufen hinausgehende akustische Reaktion fortpflanzungsbereiter Froschlurchmännchen auf arteigene Rufe konnte erstmalig bei der neotropischen Färberfroschart *Phylllobates femoralis* nachgewiesen und mit dem vorliegenden Beitrag filmisch dokumentiert werden. Während mit über Lautsprecher wiedergegebenen Revierrufen keine unmittelbaren Reaktionen bei graviden Weibchen ausgelöst werden konnten, hängt es bei fortpflanzungsaktiven Männchen dieser Art lediglich von der Lautstärke der sie erreichenden Rufe ab, ob sie auf diese mit Wechselrufen oder mit akustisch orientierter Anwanderung an die Schallquelle reagieren.

Revierrufe und Fortpflanzungsverhalten von *Phylllobates femoralis*

Phylllobates femoralis ist eine im nördlichen Südamerika weit verbreitete, ausschließlich in der Laubstreu der von Hochwässern unerreichbaren Wälder vor-

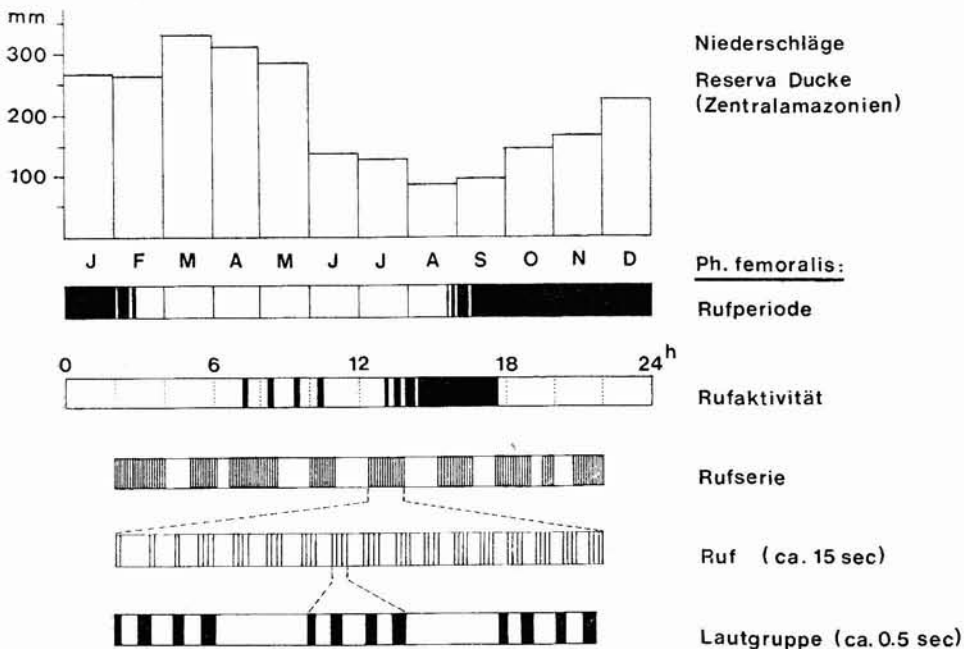


Abb. 1. Monatliche Niederschlagsmenge (Monatsmittel 1965–1980), Reserva Ducke bei Manaus (Brasilien) (nach MARQUES FILHO, A. de O. et al. 1981), und Schema zur Zeitstruktur des Revierrufes von *Phylllobates femoralis* – ♂♂ (Reserva Ducke). Rufperiode (jahreszeitliche Rufaktivität), tageszeitliche Rufaktivität, Rufserie (Rufe und Rufintervalle), Ruf (Lautgruppen und Lautgruppenintervalle), Ausschnitt aus Revierruf: drei Lautgruppen mit je vier Rufelementen.

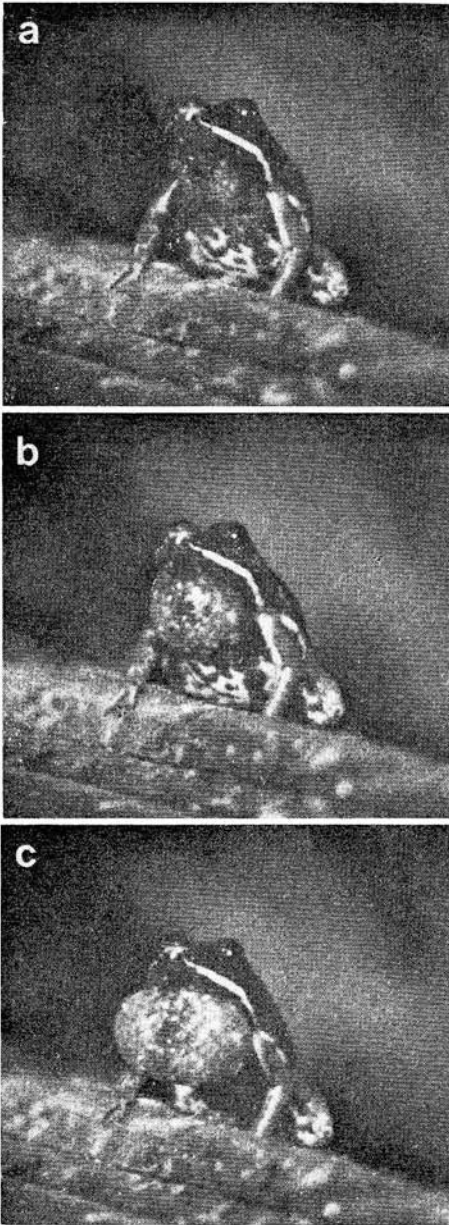


Abb. 2. Dehnungszustand der bilobaten Schallblase von *Phyllobates femoralis* (♂). Kaderausschnittvergrößerung. a) Schallblase nicht gedehnt, keine Rufbereitschaft (z. B. in Rufserienintervall); b) Schallblase mäßig mit Luft gefüllt, in Rufbereitschaft, in Ruf-, Lautgruppen oder Lautintervalle; c) Maximale Ausdehnung der Schallblase während der Lautproduktion.

kommende, etwa drei Zentimeter große Dendrobatidenart. In Zentralamazonien (Reserva Ducke bei Manaus, Brasilien) beginnt gleichzeitig mit der Regenzeit die Fortpflanzungsperiode dieser tagaktiven Art, die von September bis Jänner dauert. Nur in diesen Monaten können anhaltende Rufaktivitäten festgestellt werden (Abb. 1). Die vorwiegend in den Nachmittagsstunden rufenden Männchen (Abb. 2) sind durchschnittlich zwischen 10 m und 30 m voneinander entfernt. Meist sind es bis zu einem halben Meter erhöhte Standorte, wie z. B. auf dem Boden liegende Palmblätter, Baumstämme oder Äste, von denen aus gerufen wird. Die während der Fortpflanzungszeit nahezu täglich zu hörenden Revierrufe bestehen aus unterschiedlich langen Serien von Lautgruppen. Die Anzahl der Lautgruppen ist von der allgemeinen Rufaktivität abhängig. Während bei einzeln rufenden Männchen Rufe mit bis zu maximal 28 Lautgruppen registriert wurden, konnten im Verlauf von Rückspielexperimenten Antwortrufe mit bis zu 48 Lautgruppen ausgelöst werden. Die ersten Lautgruppen einer Serie setzen sich bei zentralamazonischen Männchen meist aus zwei, die folgenden stets aus vier Rufelementen zusammen (Abb. 1, 3, 4). Die Dauer einer Lautgruppe mit vier Rufelementen beträgt 342 msec bis 655 msec. Die Lautgruppenintervalle haben eine Dauer von 352 msec bis 1434 msec. Die großen Zeitunterschiede sind vorwiegend in der Temperaturabhängigkeit der zeitlichen Rufparameter begründet (HÖDL, in Vorb.). Die Schallenergie der kurzen, stark frequenzmodulierten Laute liegt im Frequenzbereich zwischen 2600 Hz und 3300 Hz (Abb. 4). Die maximale Lautstärke, gemessen in 50 cm Entfernung, beträgt 86 dB (RMS fast). In Gebieten nördlich des Amazonasflusses werden diese wie laute Pfeife klingenden Signale zu Zweier- und Vierergruppen (WEYGOLDT 1980; HÖDL, in Vorb.), im südwestlichen Teil

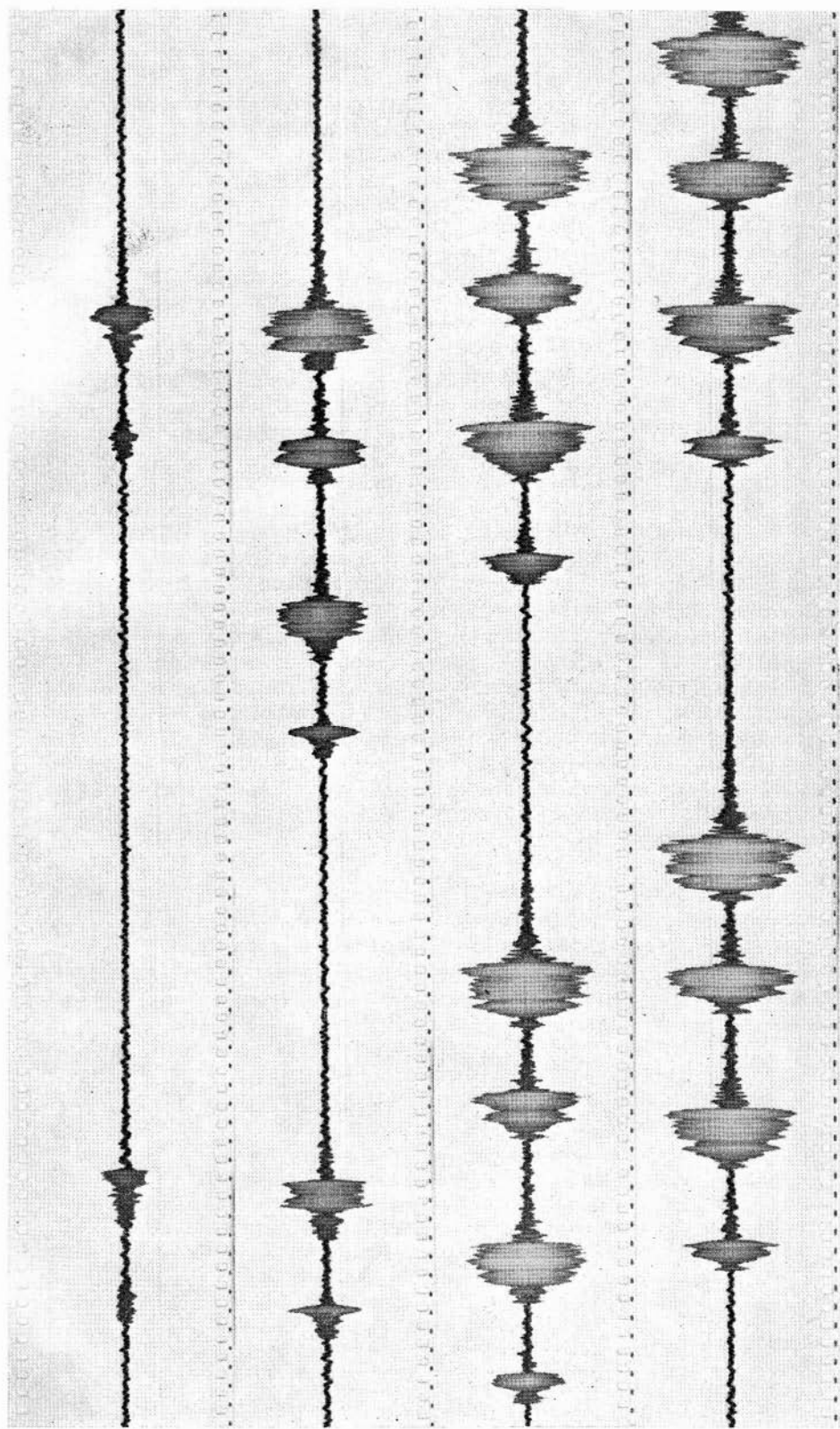


Abb. 3. Oszillogramm. Beginn eines Revierrufes von *Phyllobates femoralis* (♂). Übergang von Lautgruppen mit vier Rufelementen zu Gruppen mit zwei Rufelementen. Zeitmarke: 50 Hz. 28 °C (Reserva Ducke).

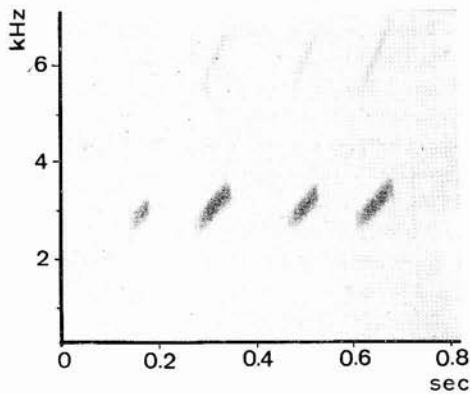


Abb. 4. Sonagramm. Ausschnitt aus einem Revierruf von *Phyllobates femoralis* (σ). Lautgruppe mit vier Rufelementen. 26 °C (Reserva Ducke).

benützter Laichplatz, meist eine kleine, durch Äste überdachte und mit Laub bedeckte Mulde im Waldboden. Die lediglich im Terrarium beobachtete Paarung und Eiablage verlaufen so, wie sie bereits von WEYGOLDT 1980 beschrieben wurden. Während der bis zu 30 min dauernden Paarung sind regelmäßig die vom Männchen erzeugten leisen schnarrenden Kontaktrufe (maximaler Schallpegel in 50 cm Entfernung: 56 dB [RMS fast]) zu hören, die sich sowohl im zeitlichen als auch spektralen Muster deutlich von den lauten Revierrufen unterscheiden. Das Weibchen, das vom Männchen zum Eiablageplatz geführt wird, kann mehrere Gelege während einer Fortpflanzungsperiode produzieren. Die Eizahl dieser terrestrischen Gelege schwankt zwischen 7 und 34 ($n = 41$). Die nach zwei bis drei Wochen aus den Eiern schlüpfenden Kaulquappen werden von den Männchen am Rücken zur nächsten Wasserstelle transportiert, wo sie etwa eineinhalb Monate zur Larvalentwicklung benötigen.

Rückspielversuche, Antwortrufen, akustische Orientierung

Werden fortpflanzungsbereiten Männchen von *Phyllobates femoralis* über einen Lautsprecher arteneigene Revierrufe im Lautstärkebereich zwischen etwa 40 dB und 56 dB angeboten, so orientieren sich vokalisierende Männchen zur Schallquelle und passen, auf ihren Rufstandorten verbleibend, den Rufrythmus dem des künstlichen Partners an, indem sie „auf Lücke“ rufen. Nicht rufaktive, in der Laubstreu versteckte Tiere beantworten die Lautattrappen zunächst mit Beziehen der erhöhten Rufstandorte, von wo aus sie bei fortdauernder Präsentation der Lautattrappen alternierend zu rufen beginnen. Das Antwortrufen wird eingestellt, sobald die Lautstärke der vorgespielten Rufe einen bestimmten, meist um 56 dB liegenden Schwellenwert übersteigt. Werden die Lautattrappen mit über diesem Schwellenwert liegenden Lautstärken angeboten, so nähert sich das Männchen der Schallquelle. Je näher das anwandernde Männchen der Schallquelle kommt, um so rascher erfolgt die Annäherung. Dabei springt es selbst während der Rufintervalle in die eingeschlagene Richtung weiter. Die akustisch orientierte Anwanderung verläuft in der für Frösche und Orthopteren beschriebenen charakteristischen Form eines Zick-Zack-Kurses (ZARETSKY 1972, RHEINLAENDER et al. 1979 u. a.), wobei

des Amazonasbeckens (Panguana, Peru) hingegen vorwiegend zu Dreierserien (SCHLÜTER 1980) zusammengefaßt.

Vor jeder Rufserie wird über die Nasenlöcher Luft in die Lunge aufgenommen und die Schallblase leicht aufgebläht. Der mäßig mit Luft gefüllte Kehlsack weist auf die Rufbereitschaft der Männchen hin. Während des Rufes wird bei geschlossenem Maul Luft zwischen der Lunge und der Schallblase hin- und herbewegt. In der lauterzeugenden Expirationsphase gelangt durch heftige Kontraktionen der Rumpfmuskulatur Lungenluft in die nun stark hervortretende bilobate Schallblase (Abb. 2).

In unmittelbarer Nähe des Rufstandortes befindet sich ein potentieller oder

erstaunlich geringe Abweichungen von der „akustischen Achse“ (Verbindungsline zwischen Ausgangspunkt des Tieres und dem Lautsprecher) auftreten (vgl. Abb. 5).

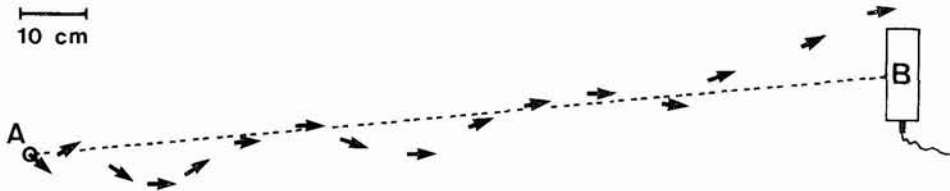


Abb. 5. Akustisch orientierte Annäherung (A: Ausgangspunkt) an einen arteigene Revierrufe ausstrahlenden Lautsprecher (B). Die Pfeile geben die Körperichtung vor jedem Absprung an (Einzelbildauswertung der Einstellung 21).

Die hohe Genauigkeit der Schallortung sowie biophysikalische und neurobiologische Überlegungen lassen vermuten, daß Anuren ähnlich wie z. B. Grillen zur Schalllokalisierung ein auf dem Druckgradientenprinzip basierendes binaurales Verfahren benutzen (RHEINLAENDER et al. 1979; GERHARDT and RHEINLAENDER 1980).

Die Reviere der Männchen, in deren Zentrum sich Rufstandort und Eiablageplatz befinden, werden akustisch angezeigt. Die in das Revier eindringenden und vokalisierenden Männchen lösen bei Revierbesitzern die lautstärkeabhängigen Reaktionen „Wechselrufen“ und „Phonotaktisches Verhalten“ aus. Phonotaktisch angewanderte Männchen versuchen in Kämpfen, die bis zu einer Stunde dauern können, den rufenden Eindringling durch „Klammern“ und „Auf-den-Rücken-Springen“ zu verdrängen. Weibchen und stumme Männchen bleiben hingegen unbehelligt.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden zwischen 18. September und 10. Oktober 1981 in einem alten Sekundärwald in der zum Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia (INPA), Manaus (Brasilien) gehörenden Reserva Ducke ($3^{\circ}08' S$, $60^{\circ}02' W$) aufgenommen. Mit einigen ortstreuen und rufaktiven Männchen von *Phyllobates femoralis* waren bereits Ende August und Anfang September 1981 Phonotaxis-Versuche begonnen worden (HÖDL, SCHNEIDER und SCHUBART, in Vorb.). Diese Tiere wurden für die Filmaufnahmen herangezogen. Obwohl alle Aufnahmen stets in den Nachmittagsstunden zwischen 13.30 und 17.30 Uhr gemacht wurden, mußte trotz hoher Filmempfindlichkeit (FUJI COLOR Negative 250 ASA) und offener Objektivblende wegen der schlechten Lichtverhältnisse am Waldboden Kunstlicht eingesetzt werden. Vor jeder Aufnahme wurde zwischen dem Standort eines rufaktiven Männchens und dem Aufnahmeteam eine optische Abdeckung errichtet. Die Filmaufnahmen erfolgten mit einer laufeisen 16-mm-Filmkamera (ARRI 16 SR) durch eine meist in Bodennähe in die zirka zwei Meter hohe Trennwand aus Palmblättern eingeschnittene Öffnung. Die Lautattrappen wurden mittels Endlostonbändern über ein Tonbandgerät UHER Report-L und einen Lautsprecher AUSTERLITZ-LSN-2 angeboten. Der Originalton wurde mit einem NAGRA-IV-SJ-Tonbandgerät und SENNHEISER-MKH-815 T-Richtmikrophon (mit Windschutz) im Pilottonverfahren mit automatischer Startmarkierung aufgenommen.

Filmbeschreibung*

Die ersten beiden Einstellungen zeigen den Lebensraum von *Phyllobates femoralis*. Dem Schwenk über das Kronendach der „terra firme“, der von Hochwässern unerreichbaren Region des Amazonastieflandes (1), folgt ein Blick auf die stark strukturierte Laubstreichschicht des Waldbodens (2). Auf einem zirka 15 cm über dem Bodenniveau befindlichen Standort ruft ein Männchen von *Phyllobates femoralis* (3). Die Einstellungen 4–6 zeigen ein rufendes Männchen in Großaufnahme, wobei eine Szene (6) den Rufvorgang in dreifacher Zeitdehnung von Ton und Bild (75 Bs⁻¹) wiedergibt.

Die folgenden Einstellungen (7, 8, 9) sind Beispiele für Wechselrufen, wobei sich das im Film gezeigte Tier (7) auf einen außerhalb des Bildausschnittes befindlichen Lautsprecher (8) ausrichtet und die vorgespielten arteigenen Revierrufe mit alternerendem Rufen beantwortet (9). Bei Anhebung der Lautstärke der Revierrufattrappe erfolgt die akustisch orientierte Annäherung des Männchens an den Lautsprecher.

Eine Freilandversuchsanordnung zur Demonstration der Phonotaxie bei *Phyllobates femoralis* wird in den Einstellungen 10 bis 13 gezeigt. Ein von einem rufaktiven Tier verlassener Standort wird über einen Lautsprecher (10) aus zweieinhalb Metern Entfernung (11) mit einem Spitzenpegel von 69 dB beschallt (12, 13). Durch die Lautattrappe wird das Männchen alarmiert und kehrt auf seinen Rufstandort zurück (14). In der dem natürlichen Rufmuster nachgeahmten Beschallungspause verharret es auf seinem Standort, einem schrägliegenden Aststück (15). Mit dem erneuten Einsatz der Lautattrappe (16) beginnt das Männchen mit zunächst kurzen Sprüngen am stark strukturierten Waldboden die Annäherung an den Lautsprecher (17). In einer längeren Sprungpause ist der durch seine braune Färbung gut getarnte Frosch in der Laubstreu kaum zu erkennen. Ein eingblendeter Markierungskreis gibt den Standort des Tieres an. Nach zwei Minuten erreicht das Männchen den Lautsprecher (17). In unmittelbarer Nähe der Schallquelle besetzt es einen erhöhten Standort und beginnt seinerseits zu rufen (18). Da es zu keiner Kontaktnahme mit dem rufaktiven Tier kommt, hört das angelockte Männchen nach wenigen Rufen zu vokalisieren auf und springt in die Richtung, aus der es gekommen war, weg.

Eine Detailaufnahme (19) zeigt akustische Orientierungsbewegungen in der dichten Laubstreu. Die zwei nachfolgenden Einstellungen zeigen eine mit einem 10-cm-Raster versehene (im Freiland aufgebaute) Versuchsfläche, an deren Breitseiten jeweils ein Lautsprecher aufgestellt ist. Die in Form eines Zick-Zack-Kurses erfolgte Annäherung eines Männchens an die arteigene Rufe abstrahlenden Lautsprecher ist in Aufsicht gefilmt. In der ersten der beiden Einstellungen (20) ertönt die Lautattrappe aus dem linken, in der zweiten Aufnahme (21) aus dem rechten Lautsprecher. Die letzte Sequenz (22) zeigt eine Großaufnahme eines ungewöhnlich lange vokalisierenden Männchens. Einer Lautgruppe mit zwei Rufelementen folgen 44 (!) und kurz danach weitere 23 Gruppen mit je vier Lauten.

Danksagung

Der Autor bedankt sich bei dem Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Proj. Nr. 4346) und dem Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasilien, für die Unterstützung seiner Arbeit.

*) Fortlaufend numerierte Einstellungen in Klammer.

Literaturverzeichnis

- GERHARDT, H. C.: Significance of some spectral features in mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinerea*). *J. Exp. Biol.* 61, 229–241 (1974).
- GERHARDT, H. C.: Mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinerea*): Importance of the frequency bands as a function of sound pressure level. *J. comp. Physiol.* 144, 9–16 (1981).
- GERHARDT, H. C.: Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): Implications for mate choice. *Amer. Zool.* 22, 581–595 (1982).
- GERHARDT, H. C., and RHEINLAENDER, J.: Accuracy of sound localization in a miniature Dendrobatid frog. *Naturwissenschaften* 67, 362 (1980).
- LITTLEJOHN, M. J., and WATSON, G. F.: Mating call discrimination and phonotaxis by females of the *Crinia laevis* complex (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1974, 171–175 (1974).
- MARQUES FILHO, A. de O., RIBEIRO, M. de N. G., SANTOS, H. M. dos, SANTOS, J. M. dos: Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV. Precipitação. *Acta Amazonica* 11, 759–768 (1981).
- MARTOF, B. S., and THOMPSON, E. F.: Reproductive behaviour of the chorus frog *Pseudacris nigrita*. *Behav.* 13, 243–258 (1958).
- NARINS, P. M., and CAPRANICA, R. R.: Sexual differences in the auditory system of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. *Science N. Y.*, 192, 378–380 (1976).
- RHEINLAENDER, J., GERHARDT, H. C., YAGER, D. D., and CAPRANICA, R. R.: Accuracy of phonotaxis by the green treefrog (*Hyla cinerea*). *J. comp. Physiol.* 133, 247–256 (1979).
- SCHLÜTER, A.: Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru. *Salamandra* 16, 149–161 (1980).
- SCHNEIDER, H.: Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis*. *Zool. Anz., Jena* 208, 161–174 (1982).
- WELLS, K. D.: The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25, 666–693 (1977).
- WEYGOLDT, P.: Zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllobates femoralis* (BOULENGER) im Terrarium (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). *Salamandra* 16, 215–226 (1980).
- ZARETSKY, M. D.: Specificity of the calling song and short term changes in the phonotactic response by female crickets (*Scapsipedus marginatus*, Gryllidae). *J. comp. Physiol.* 79, 153–172 (1972).

Anschrift des Verfassers

Univ.-Ass. Mag. Dr. Walter Hödl, Institut für Zoologie der Universität Wien, Althanstraße 14, 1090 Wien, Österreich.