

# Mikrophage und myrmecophage Ernährungsspezialisierung bei madagassischen Giffröschen der Gattung *Mantella*

MIGUEL VENCES & CHRISTIAN KNIEL

## Abstract

*Microphagous and myrmecophagous specialization in frogs of the genus Mantella.*

Stomach content analyses in 15 specimens of four species of the genus *Mantella* (Anura: Ranidae: Mantellinae) demonstrated a microphagous and myrmecophagous specialization of these frogs. Of 774 identified prey items, 74% were ants, 94% had lengths of 1-4 mm, and none was larger than 5 mm. The results of laboratory prey choice experiments was less unequivocal. In comparison to aposematic dendrobatids (*Dendrobates histrionicus*, *D. leucomelas*, *Phyllobates bicolor*), *Mantella* species did show much lower preferences for smaller prey, although mean prey size chosen by a pooled group of all *Mantella* species was significantly smaller than in a comparison group of anuran species of the genera *Rana*, *Bufo*, *Mantidactylus*, *Colostethus*, and *Heterixalus*. Thus, the microphagous specialization of *Mantella* is possibly more due to foraging behaviour (active foraging) than to selective prey choice.

A literature survey shows that all anurans known to contain skin alkaloids are specialized microphags; most are ant specialists. This indicates that an origin of skin alkaloids from uptake of arthropod (ant) prey, as it has recently been demonstrated in dendrobatids, may be a universal pattern in alkaloid containing anurans.

Key words: Ranidae: Mantellinae: *Mantella*; prey choice, microphagy, myrmecophagy.

## Zusammenfassung

Eine Analyse des Mageninhalts von 15 Exemplaren (vier Arten) der Gattung *Mantella* (Anura: Ranidae: Mantellinae) zeigte eine mikrophage und myrmecophage Spezialisierung dieser Frösche. Von 774 identifizierten Beutetieren waren 74% Ameisen, 94% hatten Gesamtlängen von 1-4 mm, und keines war größer als 5 mm. Die Ergebnisse experimenteller Beutewahlversuche waren weniger eindeutig. Im Vergleich zu aposematischen Dendrobatiden (*Dendrobates histrionicus*, *D. leucomelas*, *Phyllobates bicolor*) zeigten *Mantella*-Arten eine deutlich schwächere Bevorzugung kleiner Beute, obwohl die mittlere Länge der Beutetiere, die von einer zusammengefaßten Gruppe aller untersuchten *Mantella*-Arten gefressen wurden, signifikant geringer als die einer Vergleichsgruppe anderer Anuren der Gattungen *Rana*, *Bufo*, *Mantidactylus*, *Colostethus* und *Heterixalus* war. Möglicherweise ist die Mikrophagie von *Mantella* weniger durch ein eingeschränktes Beutewahlspektrum als durch das tagsüber stattfindende, aktive Umherstreifen bei der Nahrungssuche bedingt.

Nach der verfügbaren Literatur sind alle Anuren, die bekanntermaßen Hautalkaloide enthalten, mikrophag; die meisten sind spezialisierte Ameisenfresser. Dies weist darauf hin, daß der Ursprung der Alkaloide bei Froschlurchen generell in einer Aufnahme über Arthropoden-Nahrung (Ameisen), wie sie für Dendrobatiden kürzlich nachgewiesen wurde, liegen könnte.

Schlagwörter: Ranidae: Mantellinae: *Mantella*; Beutewahl, Mikrophagie, Myrmecophagie.

## 1 Einleitung

Die Frösche der auf Madagaskar endemischen Gattung *Mantella* (Ranidae: Mantellinae) stellen – neben dem Tomatenfrosch *Dyscophus antongili* – sicherlich die prominentesten Frösche dieses faszinierenden „Mikrokontinents“ dar. Die Fülle von Publikationen, die sich mit Terrarienhaltung und Zucht verschiedener *Mantella* beschäftigen (z.B. MUDRACK 1965; ARNOULT 1966; WOLPERT & MÜLLER 1980; ZIMMERMANN 1992; OTTENSMAHN 1993; VENCES et al. 1996) steht in krassem Gegensatz zu der geringen Anzahl verfügbarer freilandökologischer Daten.

So liegen nur einige kursorische Freilandangaben zur Ernährung von *Mantella* vor: *M. betsileo* wurde beim Fressen von Fruchtfliegen unter Obstbäumen beobachtet; ein Exemplar neben einer Ameisenstraße fraß innerhalb einer halben Stunde 53 Ameisen und unterschied dabei zwischen verschiedenen Ameisenarten oder Ameisenkasten; der Magen konservierter Exemplare dieser Art enthielt Ameisen und mehr als 80 kleine Käfer (Länge 1,5 mm) bei einem Exemplar. Der Mageninhalt konservierter Exemplare von *M. laevigata* und *M. haraldmeieri* bestand aus kleinen Ameisen sowie aus Termiten und kleinen Fliegen bei *M. laevigata* (GLAW & VENCES 1994).

Eine Besonderheit von *Mantella* ist das Vorhandensein von Hautalkaloiden. Hautgifte, die der chemischen Substanzklasse der Alkaloide zuzurechnen sind, galten bis Mitte der 1980er Jahre als ein einzigartiges Merkmal der neotropischen Pfeilgiftfrösche (Familie Dendrobatidae); DALY et al. (1984) konnten nachweisen, daß ähnliche Alkaloide auch bei Fröschen der Gattungen *Melanophryniscus* (Bufonidae), *Pseudophryne* (Myobatrachidae) und *Mantella* (Ranidae) vorhanden sind. Die Hautgiftzusammensetzung von 25 Populationen (9 Arten) der Gattung *Mantella* ist von DALY et al. (1996) beschrieben worden.

Jüngste Untersuchungen an Dendrobatiden weisen auf einen direkten Zusammenhang zwischen Ernährungsspezialisierung und Hautgiftzusammensetzung bei Dendrobatiden hin (vgl. etwa CALDWELL 1996). Aus diesem Grund überprüften wir, ob bei *Mantella* (wie bei Dendrobatiden; vgl. TOFT 1995) eine Spezialisierung auf besonders kleine Beutetiere festzustellen ist. Wir analysierten hierfür zum einen detailliert den Mageninhalt konservierter *Mantella*-Exemplare und führten zum anderen Fütterungsexperimente durch.

## 2 Material und Methoden

Mageninhaltsuntersuchungen wurden an Tieren durchgeführt, die nachweislich direkt aus dem Freiland stammten (keine Tiere aus dem Handel, die bereits gefüttert wurden und bei denen somit nicht mehr das ursprüngliche Beutespektrum im Verdauungstrakt zu erwarten war). Die im Magen gefundenen Beutetiere wurden taxonomischen Gruppen und Größenklassen zugewiesen. Die im Darmtrakt enthaltenen Beutereste wurden separat ausgewertet. Im Darm ist die Zersetzung der Beutetiere in der Regel bereits deutlich weiter fortgeschritten, so daß Beute mit weicherem „Panzer“ oft nicht mehr identifizierbar ist; nach Darminhaltsuntersuchungen kann daher das Beutespektrum nur unter Vorbehalt bestimmt werden.

Wir untersuchten 15 Exemplare, die zu vier *Mantella*-Arten zu rechnen sind und in den Sammlungen des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), und des Zoologischen Forschungsinstituts und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), aufbewahrt sind. Genauere Angaben zu Fundort und Sammlungsständen der einzelnen Exemplare werden in einer in Vorbereitung befindlichen

Revision der Gattung *Mantella* enthalten sein. In dieser Arbeit werden auch ausführliche Begründungen für einige taxonomische Veränderungen auf Artebene gegeben werden. Im Vorgriff auf diese Publikation verwenden wir hier bereits den Namen *M. baroni* für die Tiere, die wir bislang (GLAW & VENCES 1994) als *M. madagascariensis* bezeichneten (vgl. DALY et al. 1996), den Namen *M. madagascariensis* für Tiere, die wir bislang als *M. „lopei“* bezeichneten, und *M. nigricans* für Exemplare aus dem Marojezy-Gebirge im Nordosten Madagaskars (vgl. Tab. 1-3).

Zum experimentellen Nachweis der mikrophagen Spezialisierung von *Mantella* wurden einzelne Exemplare in 13×6×4 cm (Länge×Breite×Höhe) große Plastikschachteln gesetzt, in die eine definierte Anzahl Futtertiere unterschiedlicher Größe gegeben wurden (Abb. 1). Als Futtertiere gaben wir pro Frosch zehn größere (ca. 7 mm) und zehn kleine (ca. 4 mm) Heimechen (*Acheta domesticus*), zehn große (flugunfähige *Drosophila hydei*; ca. 3 mm) und zehn kleine (stummelflügelige *Drosophila melanogaster*; ca. 2 mm) Fruchtfliegen. Nach 24 Stunden ermittelten wir, wie viele und welche Futtertiere gefressen worden waren. Die Kopf-Rumpflänge (KRL) der Frösche wurde auf 0,5 mm genau mit einem Zentimetermaß gemessen. In den 24 Stunden vor dem Versuch waren die Frösche nicht gefüttert worden.

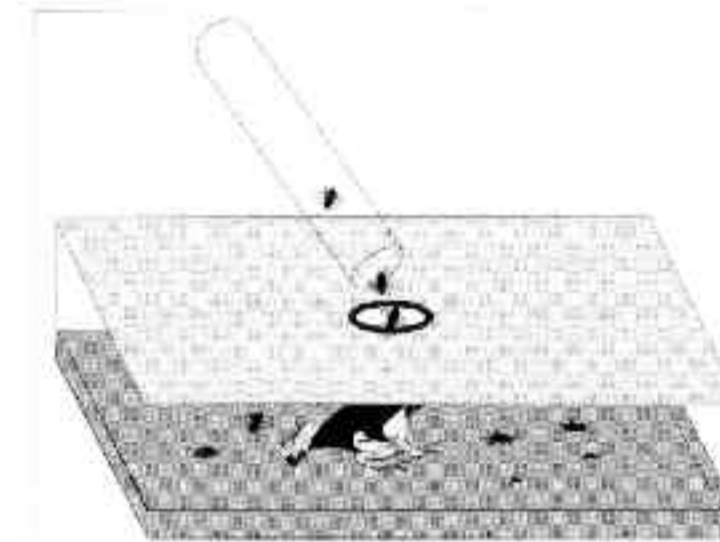


Abbildung 1. Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus des Fütterungsversuchs. Schematic representation of design of prey choice experiments.

Wir verwendeten durchgehend adulte Wildfang-Exemplare der untersuchten *Mantella*-Arten, die über den Handel bezogen wurden. Genaue Fundortangaben sind nicht verfügbar. Alle Exemplare (zehn Arten; vgl. Tab. 3) stammen jedoch aus Serien, die im Rahmen der Diplomarbeit des Erstautors auch für vergleichende allozymelektrophoretische, osteologische und morphologische Untersuchungen herangezogen wurden (ZFMK 62685-62788), so daß die Artzugehörigkeit der Tiere nachvollziehbar ist. Von *M. viridis* wurden zu Vergleichszwecken auch Exemplare einer Zuchtgruppe verwendet und separat betrachtet, die von K. SCHMIDT seit über fünf Jahren gepflegt wird. Neben *Mantella* (mindestens 3 Exemplare pro Art) wurden vergleichbar große Vertreter verschiedener Anurenfamilien (als nicht mikrophage Vergleichsgruppe) und einige aposematische Dendrobatiden dem gleichen Versuch unterzogen. Dabei handelte es sich um die folgenden Arten: *Mantidactylus ulcerosus*, zwei subadulte Nachzucht-Exemplare (Herkunft der Elterntiere: Nosy Be, Madagaskar); *Heterixalus boettgeri*, Nachzucht-Exemplare (Herkunft der Elterntiere: Tolagnaro, Madagaskar); *Rana lessonae*, drei Jungtiere (Herkunft: Köln); *Bufo calamita*, ein Jungtier (Herkunft: Köln);

*Colostethus bocagei*, ein adultes Exemplar (Herkunft: Ecuador); *Phyllobates bicolor*, ein adultes Exemplar (Herkunft: Kolumbien); *Dendrobates histrionicus*, ein adultes Männchen (Herkunft: Kolumbien); *Dendrobates leucomelas*, fünf Exemplare (aus dem Handel).

Eine statistische Analyse der Daten wurde mit dem Softwarepaket SPSS für Windows durchgeführt.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Mageninhaltsuntersuchungen

Insgesamt konnten wir in Magen- und Darmtrakt der untersuchten *Mantella* 1148 Beutetiere nachweisen. Davon entfielen 374 auf den Darmtrakt, 774 wurden in den Mägen gezählt.

In Tab. 1 sind die identifizierten Beutetiere (durchweg Arthropoden) in taxonomische Gruppen eingeteilt. Es fällt auf, daß bei 14 der 15 untersuchten Exemplare der größte Beuteanteil aus Ameisen bestand; lediglich bei einem Exemplar (*Mantella betsileo*; ZFMK 52745) überwogen Käfer (auf dieses Tier beziehen sich auch die Angaben in GLAW & VENCES 1994 und VENCES et al. 1996). Insgesamt stellten Ameisen 74% der Beutetiere dar; schließt man ZFMK 52745 aus der Analyse aus, waren es sogar 85%.

Auffallend ist die große Anzahl Beutetiere. Bei drei der untersuchten *Mantella* enthielt der Magen mehr als 100 Arthropoden. In einigen Fällen ließen sich die nachgewiesenen Ameisen klar mehreren unterschiedlichen Arten zuordnen. Mehrmals (insbesondere bei MNHN 1973.524 und MNHN 1973.511) lagen die Vertreterinnen der verschiedenen Ameisenarten im Magen jeweils eng beieinander. Dies weist darauf hin, daß in einem bestimmten Zeitintervall nur Exemplare jeweils einer Ameisenart gefressen wurden, daß der Frosch diese Ameisen also vermutlich an einer Ameisenstraße erbeutet hat. In diesem Zusammenhang ist auch interessant, daß fast alle Käfer in ZFMK 52745 der gleichen Art zuzurechnen sind; auch hier ist denkbar, daß der Frosch seine Beute an dem Ort einer Massenansammlung der Käferart gefressen hat.

Tab. 2 zeigt, daß der größte Teil der nachgewiesenen Beutetiere (94%) eine Länge zwischen 1-4 mm aufweist. Nur acht Beutetiere (1%) waren zwischen 4-5 mm lang, keines 5 mm oder größer. Dagegen waren immerhin 40 Beutetiere (5%) nur 1 mm lang oder noch kleiner (hauptsächlich Milben). Die Gesamtzahl der in Tab. 2 aufgeführten Beutetiere entspricht nicht vollständig den Zahlen in Tab. 1, da dort einige nur anhand isolierter Köpfe bestimmte Beutetiere eingeschlossen wurden, deren Länge nicht zuverlässig bestimmbar war.

Im Darm waren hauptsächlich zerfallene Überreste von Ameisen zu finden; die Individuenanzahl ließ sich durch Zählen der Köpfe zuverlässig feststellen. Die übrigen im Darm nachgewiesenen Beutetiere waren: MNHN 1973.515: Elytren eines Käfers (ca. 2 mm); MNHN 1973.520: 1 Milbe (1 mm), 1 Käfer (2 mm), 1 Köcherfliege (4,5 mm), 1 Hymenoptere (3 mm); MNHN 1973.532: 1 Käfer (1 mm); MNHN 1973.552: 1 Käfer (2 mm); MNHN 1973.555: 1 Käfer (4 mm); MNHN 1973.535: 1 Käfer (2,5 mm).

#### 3.2 Fütterungsversuche

Als a priori Hypothese ordneten wir die in den Beutewahlexperimenten untersuchten Anurenarten nach gegenwärtigem Kenntnisstand (z.B. TOFT 1995; SCHNEIDER

Exemplar/Art	Hymenoptera:		Isoptera		Coleoptera		Hemiptera		Acar		Sonstige		Darm:		
	Formicidae	sonstige									Formicidae	Köpfe	sonstige	sonstige	
<i>Mantella baraldmeieri</i>															
MNHN 1973.508	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
MNHN 1973.510	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
MNHN 1973.511	28	2	0	5	0	0	0	0	0	0	41	0	0	0	0
MNHN 1973.515	82	1	0	1	0	0	0	0	0	0	85	1	1	0	0
MNHN 1973.520	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	0	0	0
MNHN 1973.524	121	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZFMK 52743	65	0	0	3	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1
<i>Mantella nigricans</i>															
MNHN 1973.532	17	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	104	1	1	1
MNHN 1973.552	6	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	54	1	1	1
MNHN 1973.555	11	3	0	2	2	0	5	0	4	0	0	50	1	1	1
<i>Mantella laevigata</i>															
MNHN 1973.535	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	1	1	1
ZFMK 52747	20	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
ZFMK 52750	94	2	18	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
ZFMK 52751	54	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Mantella betsileo</i>															
ZFMK 52745	38	2	0	93	0	5	1	1	4	0	0	1	0	0	0
<b>GESAMT</b>	<b>575</b> (74%)	<b>15</b> (2%)	<b>30</b> (4%)	<b>106</b> (14%)	<b>11</b> (1%)	<b>10</b> (1%)	<b>14</b> (2%)	<b>13</b> (2%)	<b>365</b> (9%)	<b>9</b>					

Tabelle 1. Magen- und Darminhalt der untersuchten *Mantella*-Exemplare getrennt nach systematischen Gruppen. Mit Ausnahme der letzten beiden Spalten beziehen sich alle Angaben auf im Magen nachgewiesene Beutetiere.

Content of stomach and intestine of *Mantella* specimens, classified according to taxonomic groups. Except for the latter two columns, all data refer to stomach contents. Gesamt = total of all specimens.

