



**Inleidende studie naar het
territoriaal en vocaal gedrag bij
Epipedobates tricolor
(Anura: Dendrobatidae)**

Kris Hermans

Promotor: Prof. Dr. M. Eens
Co-promotor: Prof. Dr. R. Pinxten

**UNIVERSITEIT
ANTWERPEN**

**UNIVERSITAIRE
INSTELLING
ANTWERPEN**

Universiteitsplein 1
B - 2610 WILRIJK

Departement BIOLOGIE



Eindverhandeling, ingediend tot het behalen van de graad van
Licentiaat in de Biologie - groep organismen en populaties

**Inleidende studie naar het territoriaal en
vocaal gedrag bij *Epipedobates tricolor*
(Anura: Dendrobatidae)**

Kris Hermans

Promotor: Dr. M. Eens
Co-promotor: Dr. R. Pinxten



***“If God had consulted me before embarking on the creation,
I would have suggested something simpler...”***

(Alfonso of Castille, 13^{de} eeuw)



INHOUDSTAFEL

INHOUDSTAFEL

DANKWOORD

SAMENVATTING

HOOFDSTUK 1 : INLEIDING.....9

1.1. SEKSUELE SELECTIE

1.1.1. Algemeen

1.1.2. Seksuele selectie bij de kikkers (orde Anura; klasse Amphibia)

1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae

1.2. VOCALISATIE

1.2.1. Vocalisatie bij de kikkers (orde Anura; klasse Amphibia)

1.2.2. Vocalisatie bij de familie Dendrobatidae

1.3. DE STUDIESOORT: *Epipedobates tricolor*

1.4. DOELSTELLINGEN

HOOFDSTUK 2 : MATERIAAL EN METHODEN.....29

2.1. HUISVESTING EN VERZORGING

2.2. HERKOMST VAN DE STUDIESOORT

2.3. INDIVIDUELE HERKENNING

2.4. STATISTISCHE VERWERKING

HOOFDSTUK 3 : ETHOGRAM EN BROEDBIOLOGIE.....32

3.1. INLEIDING

3.2. MATERIAAL EN METHODEN

3.3. RESULTATEN EN BESPREKING



HOOFDSTUK 4 : MORFOLOGISCHE METINGEN38

4.1. INLEIDING

4.2. MATERIAAL EN METHODEN

4.3. RESULTATEN

4.4. BESPREKING

**HOOFDSTUK 5 : OBSERVATIES MET BETREKKING TOT TERRITORIAAL EN
VOCAAL GEDRAG43**

5.1. INLEIDING

5.2. MATERIAAL EN METHODEN

5.3. RESULTATEN

5.4. BESPREKING

HOOFDSTUK 6 : BESCHRIJVING VAN HET ZANGGEDRAG60

6.1. INLEIDING

6.2. MATERIAAL EN METHODEN

6.3. RESULTATEN

6.3.1. Individuele verschillen

6.3.2. Verschillende roeotypes

6.4. BESPREKING

**HOOFDSTUK 7 : HET TESTEN VAN DE SELECTIEVE VROUWELIJKE
PARTNERKEUZE.....69**

7.1. INLEIDING

7.2. MATERIAAL EN METHODEN

7.3. INVLOED VAN SOORTEIGEN VOCALISATIE

7.3.1. Resultaten



7.4. INVLOED VAN ROEPDUUR

7.4.1. Resultaten

7.5. BESPREKING

HOOFDSTUK 8 : ALGEMENE BESPREKING EN BESLUIT.....80

BIBLIOGRAFIE.....81



DANKWOORD

Een thesis is geen soloproductie. Daarom wil ik graag een woord van dank richten aan alle mensen die, ieder op zijn of haar manier, een steentje of steen hebben bijgedragen bij het tot stand komen van deze thesis.

Dr. Marcel Eens, mijn promotor, zonder hem zou ik nooit in staat geweest zijn om deze interessante kikker op een wetenschappelijke wijze te bestuderen. Ik wil hem ook bedanken voor het continue vertrouwen dat hij in mij stelde.

Dr. Rianne Pinxten, mijn co-promotor, zij zorgde, samen met Elsje en Elke voor een goed verloop van de statistische verwerking.

Mijn ouders, zonder hen zou ik nooit mijn opleiding tot een goed einde volbracht hebben.

Mijn liefje Sofietje, voor alle ongemakken, denk maar aan het wekelijks maken van liters 'fruitvliegenvlapp', die zij heeft moeten doorstaan gedurende dit 'woelige' academiejaar.

David en Bram, de techniekers, bedankt voor alle hulp!

Jaap Stelder, van Dendrobatidae Nederland, hij bezorgde me adressen van mensen die 'tricolortjes' kweekten.

Godfried van Tomme, hij was de persoon die zes jaar geleden, door een diavoordracht over pijlgifkikkers te geven, de vlam in mij ontstak. Zonder hem zou ik nooit beseft hebben hoe boeiend deze dieren zijn.

Yvan Dieu, was de persoon die deze vlam bleef aanwakkeren en me altijd goede adviezen gaf omtrent terrariumbouw. Met de door hem verworven kennis was ik in staat om de terraria zelf te ontwerpen en te bouwen.

Aan mijn vrienden en vriendinnen, zij bleven me steunen en helpen tot aan de laatste loodjes en die wegen het zwaarst!

Aan alle andere personen die direct of indirect hun steentje hebben bijgedragen in het verwezenlijken van deze thesis.



SAMENVATTING

Vrouwelijke individuen van de studiesoort, *Epipedobates tricolor*, leggen gemiddeld 19.7 eieren per legsel. De eieren worden tijdens een cephalische amplexus door het mannetje bevrucht. Soms worden de eieren pas na de amplexus bevrucht. Vrouwjes zijn in staat elke 15 dagen een legsel te produceren. Onder semi-natuurlijke omstandigheden kunnen ze dit gedurende het gehele jaar. Bij deze pijlgifkikkersoort treedt vaderzorg op. Mannetjes bewaken het legsel gedurende de tien tot twintig dagen van embryonale ontwikkeling. Bij het uitbreken van de larven neemt het mannetje de larven op de rug en brengt deze naar een waterpartij. Onder labomstandigheden kennen de larfjes een ontwikkelingsduur van ongeveer zeven weken. Mannelijke juveniele kikkers starten met roepen op een leeftijd van ongeveer zes maanden. Na ongeveer zeven maanden zijn de kikkers geslachtsrijp.

Enkel Mannelijke individuen blijken territoriaal te zijn. Dit werd onderzocht door middel van een focuserende studie. Vrouwelijke kikkers zijn niet territoriaal en doorkruisen de territoria van de mannetjes.

Er bestaat een morfologisch seksueel dimorfisme. Mannelijke kikkers zijn kleiner en lichter dan de wijfjes.

Mannelijke individuen verschillen onderling in de belangrijkste roepkarakteristieken. Zowel roepduur, maximale en minimale frequentie zijn verschillend tussen mannetjes. Drie verschillende roeotypes werden onderscheiden: de lange trilroep, de korte trilroep en de courtship roep. Deze drie roepen werden enkel door mannetjes geproduceerd. De lange trilroep wordt tegen een hoog tempo geproduceerd en heeft twee functies: enerzijds dient hij om vrouwjes aan te lokken en anderzijds dient hij om indringers buiten het territorium te houden. Korte trilroepen hebben ook een territoriale functie. Doch worden deze roepen enkel geproduceerd bij indringing in het territorium. De courtship roepen vinden enkel tijdens de amplexus plaats en dienen hoogstwaarschijnlijk als synchronisatie van de vrouwelijke broedbiologie met deze van het mannetje.

Vrouwelijke kikkers reageren positief phonotactisch op geplaybackte soorteigen roepen. Hierdoor zijn ze geschikt om te gebruiken in selectieve vrouwelijke keuze experimenten.



1. INLEIDING

1.1 SEKSUELE SELECTIE

1.1.1. Algemeen

Het begrip ‘seksuele selectie’ werd met DARWINs werk *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* in het leven geroepen (DARWIN 1871). DARWIN slaagde er niet in om extravagante mannelijke kenmerken (zoals pauwenstaarten, hertengeweien, bizarre baltsgedragingen, uitbundige kleurpatronen, ...) te verklaren met zijn eerder gepubliceerde Natuurlijke Selectie theorie (DARWIN 1859). Deze secundaire dimorfismen dragen namelijk niet bij tot de overleving van het individu en/of zijn nakomelingen. Toch blijkt het bezit van dergelijke kenmerken een voordeel in te houden ten opzichte van individuen, van dezelfde soort en hetzelfde geslacht, die deze kenmerken niet bezitten.

“It is clear that these characters are the result of sexual selection, since unarmed, unornamented, or unattractive males would succeed equally well in the battle of life and in leaving a numerous progeny, but for the presence of better endowed males. We may infer that this would be the case, because the females, which are unarmed and unornamented, are able to survive and procreate their kind.” (DARWIN, geciteerd in GOULD en GOULD 1989).

Seksuele selectie resulteert dus in kenmerken en/of eigenschappen die het reproductief succes verhogen en dit soms ten koste van de overleving. Natuurlijke selectie verhoogt eveneens het reproductief succes maar resulteert in kenmerken en/of eigenschappen die zowel de overleving als de reproductie verhogen. Als aanvulling op de natuurlijke selectie introduceerde DARWIN hiermee het begrip seksuele selectie. De mannelijke ornamenten blijken voordelig te zijn bij competitie tussen mannetjes onderling voor de toegang tot beschikbare wijfjes en/of de selectieve partnerkeuze door de vrouwtjes. Vaak zijn beiden tegelijkertijd werkzaam en is het niet eenvoudig om de kwantitatieve rol van beiden te scheiden. Zo hebben gedragingen die optreden bij de vestiging en verdediging van een territorium (bijvoorbeeld zang, geurmarkering, baltsvlucht bij vogels, ...) zowel een functie bij het intimideren van rivaliserende mannetjes als bij het aanlokken van wijfjes (ANDERSSON 1994).

In de jaren dertig werd er volop getracht DARWINs concept van natuurlijke selectie te koppelen aan de genetica. FISHER publiceerde in 1930 *The Genetical Theory of Natural Selection* en kwam tot inzicht dat onderlinge mannelijke competitie voor partners én een selectieve partnerkeuze door vrouwtjes een potentieel krachtige evolutionaire feedback lus vormen. Volgens FISHER kan deze lus leiden tot krachtige seksuele dimorfismen en zelfs tot speciatie (FISHER 1930). Toch werd er in de komende dertig jaar die volgden slechts weinig geloof gehecht aan het feit dat ook vrouwelijke selectieve partnerkeuze belangrijk zou zijn bij seksuele competitie (BRADBURY en ANDERSSON 1987).

De intensiteit van de seksuele selectie is tenminste afhankelijk van twee factoren. Een eerste factor die de intensiteit bepaalt is, volgens EMLEN en ORING (1977), de operationele seks ratio. Deze wordt gegeven door het aantal seksueel actieve mannetjes te delen door het aantal receptieve, vruchtbare wijfjes. Bij een hoge operationele seks ratio zal de concurrentie om vrouwtjes dan ook hoog zijn en bijgevolg ook de seksuele selectiedruk.



Een tweede factor is de relatieve bijdrage door beide seksen in de ouderinvestering. Door de bestudering van BATEMANS *Drosophila*-experiment (1948), nam TRIVERS in 1972 de draad weer op. Hij stelde vast dat de kans op een uitzonderlijk hoog reproductief succes meestal groter is bij mannelijke, met hun quasi ongelimiteerde spermaproductie, dan bij vrouwelijke individuen, met hun beperkte en energetisch kostelijke eivoorraad (ALCOCK 1993; TRIVERS 1972). Bovendien zijn de verschillen in reproductief succes tussen mannelijke individuen vaak veel groter dan tussen vrouwelijke individuen. Mannetjes zijn in staat hun reproductief succes aanzienlijk te verhogen door met meerdere partners te paren (kwantitatieve selectie). Door hun vaak beperkte vaderinvestering en hun relatief lage spermakost is deze kwantitatieve selectiedruk mogelijk. Vrouwjes daarentegen zijn omwille van hun relatief hoge ei-investering en hun meestal uitgebreide moederinvestering, eerder gebaat een selectieve keuze te maken tussen hun partners. Hierdoor spreekt men eerder van een kwalitatieve selectie (ALCOCK 1993).

Onderlinge vrouwelijke competitie om mannetjes en een selectieve mannelijke partnerkeuze blijken bij steeds meer onderzochte gevallen ook een belangrijke rol te spelen bij de seksuele selectie theorie (ANDERSSON 1994). TRIVERS stelde dat de sekse die het meeste investeert in de ouderzorg ook de sekse is waarom het meeste competitie ontstaat (TRIVERS 1972). Bij een gelijkwaardige ouderinvestering zal de intensiteit van de seksuele selectie dan ook vrij gering zijn ten opzichte van polygame soorten. Bij de laatst vernoemde zal de mannelijke energie-investering zich dan ook vaak beperken tot het overbrengen van het sperma.

De term competitie wordt in deze thesis op dezelfde manier geïnterpreteerd als in de ecologie: competitie treedt op wanneer de benutting van een welbepaalde hulpbron, de hulpbron schaarser maakt voor de andere individuen. Merk op dat de rivalen mekaar niet noodzakelijkerwijs effectief moeten ontmoeten. Partnerkeuze, door een bepaalde sekse, impliceert dus ook vaak een indirecte competitie over partners van de andere sekse (ANDERSSON 1994).

Verschillende mechanismen zijn belangrijk om het relatief belang van de competitie om partners te verklaren (ANDERSSON 1994, ANDERSSON en IWASA 1996). ANDERSSON vermeldt zeven verschillende mechanismen: Partnerkeuze, 'Contest', 'Scramble', 'Endurance Rivalry', 'Coercion', Spermacompetitie en Infanticide. Deze zeven mechanismen kunnen tezelfdertijd werkzaam zijn en creëren verschillende selectiedrukken op de expressie van welbepaalde kenmerken. Hieronder volgt, naar ANDERSSON en IWASA (1996) een uiteenzetting van de verschillende mechanismen.

Partnerkeuze komt overeen met de exploitatie competitie uit de ecologie; er is competitie voor dezelfde hulpbron, met name de partner, maar de rivalen hoeven mekaar niet te ontmoeten. Partnerkeuze *sensu latiori* houdt ook gedragingen in welke niet vallen binnen de menselijke context van 'keuze'; het refereert naar alle externe gebeurtenissen en niet naar de mentale processen. Met andere woorden vrouwjes raken eerder 'geprikkeld' of 'aangetrokken' door het mannelijke postuur, hun kleuren, hun zang of eender welke andere kenmerken dan dat ze een weloverwogen, mentale keuze maken. De selectiedruk, voornamelijk inwerkend op de mannetjes, zal morfologische en/of gedragskenmerken bevoordelen die aantrekkelijk zijn voor de vrouwelijke sekse.

Contest mechanismen zorgen ervoor dat er een positieve selectiedruk ontstaat voor kenmerken die het succes bij gevechten zal laten toenemen. Voorbeelden hiervan zijn lichaamsgrootte, wapens, intimidatiesignalen, lenigheid en reactietijd. Deze onderlinge



competitie (meestal bij de mannetjes) kan zich uiten door agressie, territorialiteit en het ontstaan van dominantiehiërarchieën. Door middel van onderlinge agressieve conflicten kunnen de mannetjes uitmaken wie toegang krijgt tot de vrouwtjes. Individuen die in staat zijn vele conflicten te winnen, zullen dan ook een hoger voortplantingssucces verwerven. Dieren die in permanente groepen leven, stellen vaak rangordes of dominantiehiërarchieën op. Deze hiërarchieën zijn het resultaat van de uitkomst van agressieve contest confrontaties en blijven gedurende een bepaalde tijd stabiel zonder verdere agressieve conflicten. Dominante individuen zullen hier meestal prioritair gebruik kunnen maken van de hulpbronnen, waaronder de receptieve vrouwtjes. Territorialiteit is een ander mechanisme van deze intra-seksuele competitie. Territoriale individuen, weeral vaak de mannetjes, trachten de aanwezige vrouwtjes te monopoliseren door potentiële concurrenten te verhinderen de wijfjes te benaderen. Geritualiseerd gedrag, bijvoorbeeld zang, roepen, geurmarkering, intimidatie, speelt hier naast agressie een belangrijke rol.

Bij **scramble competitie** geldt de regel: “De eerste de beste” en ontstaat er voornamelijk druk op de ontwikkeling van mobiliteit en zintuigen.

De laatst vernoemde mechanismen, contest en scramble, worden vaak categoriaal ingedeeld als *intra-seksuele competitie*. Partnerkeuze daarentegen behoort tot de *interseksuele of epigamische competitie*.

Vaak bevoordeelt seksuele selectie de uithoudingskenmerken van de mannetjes en zullen de ‘volhouders’ de twist winnen en uiteindelijk beloond worden met een partner. Dit is het geval bij **endurance rivalry**.

Een alternatieve partnerkeuze tactiek is om copulaties bij de vrouwtjes af te dwingen, de Engelse term ‘**coercion**’ (= dwang, verkrachting) wordt hiervoor algemeen gebruikt. Het is duidelijk dat er in dit geval geselecteerd wordt op kenmerken die het vrouwtje beletten te vluchten.

Seksuele selectie hoeft echter niet te eindigen bij de copulatie maar kan werkzaam blijven in verschillende vormen. Zo kan **spermacompetitie** een post-copulatorische selectiedruk vormen en kan dit leiden tot een grote diversiteit aan aanpassingen: partnerbewaking, frequente copulatie, spermaverwijdering, slijmpropfen die het vrouwelijke kanaal afdichten na de ejaculatie, Een andere vorm van seksuele selectie na de copulatie is **geïnduceerde abortus of infanticide**. De bedoeling bestaat eruit de nakomelingen van de vorige partner, van het wijfje, te doden (infanticide) zodat het vrouwtje weer sneller ontvankelijk wordt om een bevruchting met het nieuwe mannetje te realiseren. Bij geïnduceerde abortus gaat het vrouwtje zelf de abortus uitlokken. Hierdoor zal er geen nutteloze energie en tijd verloren gaan. Het vrouwtje ‘weet’ dat, wanneer de nakomelingen er zijn, haar nieuwe partner anders toch de nakomelingen van haar vorige partner zal doden.



1.1.2. Seksuele selectie bij de kikkers (orde Anura; klasse Amphibia)

In het kader van deze thesis is het interessant om via de literatuur na te gaan welke aspecten van de seksuele selectie reeds bestudeerd werden binnen de Anura. Hieronder volgt dan ook een weergave van deze aspecten met de resultaten van de meest belangrijke en relevante studies. De seksuele selectie bij de familie van de pijlgifkikkers (Dendrobatidae) wordt in het volgende inhoudspunt behandeld (zie verder; 1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae).

Bij de Anura (kikkers) blijkt er een heel belangrijk verband te bestaan tussen vocalisatie en seksuele selectie (DUELLMAN en TRUEB 1994; GERHARDT 1994; RYAN 1983; WELLS 1977). Deze, vaak mannelijke, seksuele 'displays' blijken de vrouwtjes informatie te verstrekken over hun soort, sekse en eventuele kwaliteit als potentiële toekomstige partner (KLUMP en GERHARDT 1986; PFENNIG *et al.* 2000; RYAN 1983; TRIVERS 1972; WELCH *et al.* 1998). Andere voorgestelde mogelijke functies van deze mannelijke displays zijn synchronisatie van mannelijke met vrouwelijke receptiviteit (LEHRMAN 1965) en het doel de vrouwtjes trachten te overtuigen om agressieve mannetjes te benaderen (WEST EBERHARD 1979). Toch blijken deze laatste verklaringen eerder proximale effecten te zijn van een signaal dat geëvolueerd is om de partnerdiscriminatie te versterken. Een nadere bespreking van de vocalisatie bij de Anura volgt later (zie verder; 1.2.2. Vocalisatie bij de kikkers).

De evolutie van **partnerkeuze** is één van de meest boeiende en controversiële topics binnen de evolutionaire biologie (ANDERSSON 1994; HALLIDAY 1983; KIRCKPATRICK en RYAN 1991). Drie voorwaarden zijn noodzakelijk om aan te tonen dat vrouwtjes een adaptief mechanisme verworven hebben dat hen toelaat een selectieve keuze te maken uit de potentiële partners (ARAK 1988). Ten eerste moet er aangetoond worden dat de vrouwtjes wel degelijk een 'keuze' maken en niet ad random paren. Ten tweede is het noodzakelijk aan te tonen dat het niet-random paren te wijten is aan een selectieve vrouwelijke keuze en niet door de competitie tussen de mannetjes. En tenslotte moeten de wijfjes die selectief gekozen hebben voor welbepaalde mannelijke partners hierdoor een hogere fitness verwerven dan de wijfjes die ad random paarden (HALLIDAY 1983).

Wanneer we de reproductieve strategieën bij de Anura bestuderen, blijken er voldoende bewijzen te zijn om aan te tonen dat wijfjeskikkers niet random paren (ARAK 1983). Bij vele soorten kikkers en in het bijzonder bij de explosieve broeders, waar partnervorming, paring en ovipositie binnen een tijdsspanne van enkele dagen plaatsvindt, lijkt het niet random paren eerder een gevolg te zijn van de onderlinge competitie bij de mannetjes (scramble of contest; zie verder). Bij aanhoudende broeders nemen partnervorming, paring en ovipositie enkele weken in beslag. Hier zijn er dan ook veel meer bewijzen te vinden dat het wijfje selectief een partner kiest (ARAK 1988; BACKWELL en JENNIONS 1993; BRENOWITZ en ROSE 1999; DYSON en PASSMORE 1988, 1994; GERHARDT *et al.* 1991, 1995, 1996; IBANEZ 1993; MORRIS 1989a, 1989b; MURPHY 1996; RYAN 1980; SULLIVAN *et al.* 1983, 1992; WILCZYNSKI *et al.* 1999; zie ook verder). Omdat deze selectieve keuze zich ook voordoet bij phonotaxis experimenten, waar geen mannetjes aanwezig zijn, kan de onderlinge mannelijke competitie (intra-seksueel) hier uitgesloten worden.



Adaptieve verklaringen, voor de vrouwelijke selectieve partnerkeuze, bestaan uit twee componenten. Enerzijds hebben we het onmiddellijke voordeel dat het vrouwtje ondervindt: het vrouwtje beschikt over haar selectief gekozen partner. Anderzijds kunnen er lange termijn voordelen zijn. Deze voordelen zijn eerder genetisch en kunnen bestaan uit: het bezit van een hoge overlevingswaarde, het zeer attractief zijn voor vrouwelijke kikkers, Een voorwaarde is echter dat deze kenmerken erfelijk moeten zijn.

Er bestaan talrijke bewijzen voor het feit dat kieskeurige vrouwtjes voor de onmiddellijke voordelen kiezen. Onmiddellijke voordelen kunnen zijn: minimalisatie van het risico met een verkeerde soort te paren (GERHARDT 1987), goede territoria te verwerven (HOWARD 1978) of het paren met een mannetje met een hoog fertilisatie-potentieel (RYAN 1985). Bij een literatuurstudie stelt men vast dat er heel weinig bewijzen te vinden zijn, die de lange termijn voordelen van de selectieve partnerkeuze ondersteunen. Dit is hoofdzakelijk te wijten aan de moeilijkheid om te bewijzen dat indirecte fitnessmetingen gerelateerd zijn aan de erfelijke variatie van de fitness (ARAK 1988). WELCH en zijn collega's vonden echter bij de grijze boomkikker (*Hyla versicolor*) dat de roepduur van de vader een goede indicator is voor de mannelijke kwaliteit. Nakomelingen van mannetjes die lange roepen produceren kenden een betere overleving (WELCH *et al.* 1998).

Een andere mogelijkheid bestaat erin dat vrouwelijke kikkers helemaal geen voordeel hebben om specifieke mannetjes te verkiezen, maar dat de geobserveerde voorkeur louter door natuurlijke selectie geëvolueerd is (ARAK 1988). Een vrouwelijke kikker die zich op een afstand van een aggregatie roepende mannetjes bevindt, neemt een doelgradiënt van toenemende geluidsenergie waar. Dit gebeurt zo totdat het vrouwtje op de plaats komt waar zij de roepen als afzonderlijk en komende uit verschillende richtingen, waarneemt. Op deze plaats kan zij het mannetje met de makkelijkst detecteerbare roep gaan benaderen. Vaak is dit het dichtstbijzijnde mannetje en zal het vrouwtje haar locomotiekosten hierdoor minimaliseren (ARAK 1988). Dit proces, ook wel 'passieve aantrekking' genoemd (PARKER 1982, 1983), geeft een eenvoudige verklaring voor het natuurlijke selectievoordeel zonder dat er veronderstellingen dienen gemaakt te worden betreffende roepkenmerken en onmiddellijke of lange termijnvoordelen van de selectieve partnerkeuze (ARAK 1988).

Selectieve partnerkeuze kan bestudeerd worden met behulp van degelijk ontworpen phonotaxis-experimenten. Onzorgvuldig opgestelde experimenten kunnen ons foutieve informatie verstrekken over het bestaan van partnerkeuze, de kenmerken die de keuze beïnvloeden en/of de discriminatiegraad, die de vrouwtjes hanteren bij hun keuze.

De laatste decennia is het duidelijk geworden dat de Anura als modelgroep kan beschouwd worden bij de studie naar partnerkeuze (GERHARDT 1994). Dit is zo omdat bij de meeste kikkers de vrouwtjes hun partnerkeuze voornamelijk of zelfs enkel en alleen baseren op de akoestische signalen geproduceerd door de mannetjes. Additionele sensorïële e meeste gevallen overbodig te zijn om, bij de vrouwtjes, een natuurlijk paargedrag uit te lokken. Bovendien laten hedendaagse technieken toe om deze akoestische signalen te registreren, te analyseren en zelfs te synthetiseren (SCHWARTZ 1994). Met behulp van computerprogramma's zijn wetenschappers in staat akoestische stimuli te produceren die net zo attractief zijn als de natuurlijke roepen (GERHARDT 1994). Deze synthetische roepen kunnen dan, met behulp van de daartoe aangewezen software, virtueel gevarieerd worden, zodat drempelwaarden en de noodzakelijke specifieke cues, nodig voor de partnerkeuze, kunnen achterhaald worden. Bij dergelijke phonotaxis-experimenten blijken vrouwelijke kikkers hetzelfde gedrag te vertonen als in de natuur gebeurt bij de perceptie van



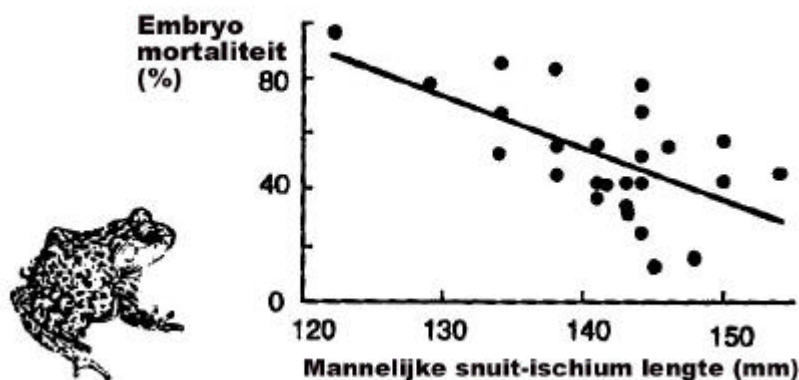
een paarroep. Receptieve vrouwtjes zullen, bij de registratie van een soortigen mannelijke paarroep, zich gaan oriënteren naar het geluid en vervolgens gaan ze zich ernaar toe begeven en trachten de geluidsbron (in dit geval een luidspreker) aan te raken (MURPHY en GERHARDT 1996).

KIRCKPATRICK en RYAN nemen aan dat er ook binnen populaties variatie bestaat in vrouwelijke voorkeuren (KIRCKPATRICK en RYAN 1991). Geografische verschillen in voorkeur (GERHARDT 1994a) en experimenteel bewijs voor andere taxa bevestigen deze stelling. Toch hebben multiële testen van vrouwelijke kikkers, zelden bevestigd dat er consistente voorkeuren bestaan met fenotypische variatie onder vrouwtjes binnen dezelfde populatie (ARAK 1988; GERHARDT 1991, 1994a; MORRIS en YOON 1989). Om de mate van deze fenotypische variatie, van voorkeuren voor specifieke roepen binnen populaties, beter te leren begrijpen is er meer onderzoek noodzakelijk (GERHARDT 1994b). Additionele multiële testen waarbij elk wijfje een afzonderlijke score levert en/of nieuwe experimentele designs zijn hiervoor aangewezen. In de toekomst zal het dan misschien mogelijk zijn om via kweek en artificiële selectie experimenten de directe bijdrage van de additieve genetische variatie te schatten (GERHARDT 1994b).

Intraseksuele competitie is bij de Anura zeer verscheiden. Zowel scramble, contest als alternatieve strategieën komen voor (BRADBURY en DAVIES 1987). Bij de explosieve broeders vinden partnervorming, paring en ovipositie plaats binnen een tijdsspanne van enkele dagen. Hier is het bijna logisch dat er onder de mannetjes een **scramble competitie** optreedt. De 'snelste' individuen maken het meeste kans een vrouwtje te vinden. Bij sommige soorten (bijvoorbeeld *Bufo typhonius*, WELLS 1979) grijpt de eileg en bevruchting reeds plaats na enkele minuten tot uren na het begin van de amplexus. Hier blijkt er dan ook geen grootte gerelateerd patroon te bestaan wat de partnerkeuze betreft. Bij andere soorten (bijvoorbeeld onze inheemse pad *Bufo bufo*), waar er toch enkele dagen tussen paring en bevruchting liggen, blijken grotere mannetjes meer bevruchtingen te realiseren (DAVIES en HALLIDAY 1979). Deze mannetjes zijn namelijk in staat om reeds eerder gepaarde kleinere mannetjes uit de amplexus te halen (contest competitie). Algemeen kan gesteld worden dat de vrouwtjes, bij explosieve broeders, schijnbaar niet aan selectieve partnerkeuze doen (zie voorheen) en elke niet random paring het gevolg blijkt te zijn van onderlinge mannelijke contest competitie (BRADBURY en DAVIES 1987). Bij de aanhoudende broeders kunnen partnervorming, paring en ovipositie verscheidene weken in beslag nemen. Hierdoor ontstaat er meer mogelijkheid tot **contest competitie**. Bij deze kikkers is er ook voldoende bewijs dat er effectieve selectieve vrouwelijke partnerkeuze optreedt (zie voorheen). In sommige gevallen (bijvoorbeeld bij de brulkikker, *Rana catesbeiana*, HOWARD 1978 en de Dendrobatidae; zie verder) verdedigen mannetjes ovipositieplaatsen en zullen grotere mannetjes beter in staat zijn de beste territoria te verdedigen. Deze mannetjes blijken ook het meest verkozen te worden als partner (HOWARD 1978). De verdediging van de territoria gebeurt ook vaak agressief. Bij sommige Anura hebben de mannetjes zelfs 'wapens', zoals slag tanden en doornen, ontwikkeld (DUELLMAN en SAVITZKY 1976). Deze wapens zijn vaak geassocieerd met de grootte van de kikker, zoals verwacht bij een scramble-competitie. Omdat mannelijk succes en territoriale kwaliteit gecorreleerd zijn, is het niet geweten hoeveel van de vrouwelijke keuze gericht wordt naar het territorium, de partner als aanduiding van de territoriumkwaliteit of de selectie van een mannetje voor de lange termijn genetische voordelen (zie voorheen, BRADBURY en DAVIES 1987). Uit de studie van HOWARD (1978) blijkt echter wel dat grotere brulkikker mannetjes betere territoria's verwerven, (zie voorheen) maar ook dat de kikkervisjes uit zijn legsel een hogere kans op overleving hebben



(zie figuur 1.1.2.1.). In het laboratorium blijken maternale halfbroers van knoflookpadden (familie Pelobatidae), afkomstig van een grote vader, beter te groeien dan de halfbroers afkomstig van een kleinere vader. Bovendien bleek er een overlevingsvoordeel te zijn voor deze eersten (WOODWARD 1986, 1987). Verdere studies op andere kikkersoorten bevestigden dat het mannelijke genotype bepalend kan zijn voor de performance van de nakomelingen (ANDERSSON 1994).



Figuur 1.1.2.1. : Bij de brulkikker blijkt er een positief verband tussen de lengte van de vader en de overleving van de nakomelingen te bestaan (HOWARD 1978).

Uit de voorgaande paragrafen blijkt dat vrouwelijke selectieve partnerkeuze samen met onderlinge mannelijke competitie om de vrouwtjes in de toekomst steeds moet bestudeerd worden in relatie tot de relatieve duur van het broedseizoen. Wijzig het gelimiteerde broedseizoen, bij de explosieve broeders, de mannelijke controle over de paringen doordat: a) de wijfjes zich niet kunnen veroorloven tijd en energie te verliezen door de eerste mannetjes te weigeren of b) omdat de mannetjes het zich niet kunnen veroorloven door de wijfjes geweigerd te worden? Toekomstige economische studies over de kosten en baten van de vrouwelijke selectieve partnerkeuze zullen hierop een antwoord moeten geven.

Bij een groot aantal kikkersoorten (onder andere: *Hyla cinerea*, PERRILL *et al.* 1978; *Rana clamitans*, WELLS 1977; en *Rana catesbeiana*, HOWARD 1978) ontwikkelen sommige mannetjes van de populatie, gedragingen die verschillen van de gedragingen van de succesvolle mannetjes. Men noemt dit ook wel alternatieve strategieën. Mannetjes die niet in staat zijn een territorium te veroveren, vestigen zich aan de randen van de bestaande territoria. Deze *satellieten* blijven in de buurt van de territoriumeigenaar maar gedragen zich onopvallend (geen paarroepen) en helpen niet bij de territoriumverdediging (HOWARD 1978). Het doel van deze mannetjes is om copulaties en eventueel het territorium zelf te stelen van de territoriumeigenaars. Zo trachten ze de wijfjes, die zich naar de roepende territoriumeigenaar begeven, te onderscheppen en ermee in amplexus te gaan. Soms zijn de satellieten hierin erg succesvol. Uit een studie op de Noord Amerikaanse groene boomkikker (*Hyla cinerea*, PERRILL *et al.* 1978) blijkt dat het paarsucces van de kwakende mannetjes slechts 13% hoger ligt dan dit van de satellieten. Vaak zijn het de jongere en bijgevolg



kleinere mannetjes die het satelliet gedrag vertonen (HOWARD 1978). Deze mannetjes zijn nog niet in staat een territorium te verdedigen. Bovendien zijn ze nog niet in staat de zware kost om urenlang te kwaken (zie ook 1.2. Vocalisatie bij de Anura) te dragen. Voor de satellieten is het dan ook vaak hun enige beschikbare alternatief om toch nog enig voortplantingssucces te behalen (HOWARD 1978). Men spreekt in deze context ook wel van 'the best-of-a-bad-job' strategie.

Ook bij de Anura kan er na de ejaculatie competitie optreden voor de bevruchting van de eieren. Toch moet opgemerkt worden dat het eerder een zeldzaam verschijnsel is (HALLIDAY en VERRELL 1984). In de familie van de Rhacophoridae blijkt er echter bij verscheidene soorten (KUSANO *et al.* 1991; JENNIONS en PASSMORE 1993) **spermacompetitie** op te treden. Bij deze soorten blijkt dan ook dat de mannetjes relatief grote testes hebben en de vrouwtjes bereid zijn met meerdere partners te paren binnen haar reproductieve cyclus (EMERSON 1997). Met behulp van DNA-fingerprinting technieken werd er ook bij de roodoog maki kikker (*Agalychnis callidryas*, D'ORGEIX en TURNER 1995) multiële vaderschap (binnen hetzelfde legsel) vastgesteld. De spermacompetitie-hypothese voorspelt dat deze soort dan ook relatief grotere testes zal hebben (BIRKHEAD en MØLLER 1998) in vergelijking met andere boomkikkers waarbij dit fenomeen niet optreedt (EMERSON 1997). EMERSON mat bij 90 kikkersoorten, onderverdeeld in vijf families, de testesgrootte. Haar gegevens bevestigen het fenomeen dat spermacompetitie optreedt bij deze roodoog maki kikker. Deze boomkikkers, met hun multiële paringen, hebben inderdaad relatief grotere testes dan boomkikkers (Hylidae) waar geen multiële paringen voorkomen (EMERSON 1997).

1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae

De familie Dendrobatidae (pijlgifkikkers) bestaat uit 179 soorten en omvat zeven genera: Aromobates (1 species), Colostethus (99 species), Dendrobates (27 species), Epipedobates (29 species), Mannophryne (9 species), Minyobates (9 species) en Phyllobates (5 species) (FROST 1999). Deze pijlgifkikkers kennen een neotropische verspreiding, gaande van zuidoost Nicaragua tot in Bolivia en Brazilië (DUELLMAN 1999; DUELLMAN en TRUEB 1994). Met uitzondering van één soort (*Aromobates nocturnus*) zijn het allen dagactieve kikkers. De meeste van deze dagactieve pijlgifkikkers komen voor op de bodem van primaire en secundaire regenwouden. Sommige soorten brengen echter hun gehele levenscyclus bovengronds in boomkruinen door. De klimaatcondities blijven op deze plaatsen relatief constant gedurende het gehele jaar waardoor ze min of meer gedurende het hele jaar seksueel actief zijn (MYERS en DALY 1983; SAVAGE 1968; ZIMMERMANN 1990).

Theoretische en empirische onderzoeken tonen aan dat de intensiteit van seksuele selectie afhankelijk kan zijn van verschillende factoren (zie eerder: 1.1.1. Algemeen). Eén van de belangrijkste factoren is waarschijnlijk de graad van asymmetrie in de hoeveelheid tijd en energie elke seks afzonderlijk investeert in de ouderzorg (TRIVERS 1972). Zoals eerder gesteld zal de sekse die het meest investeert in ouderzorg ook de sekse zijn waar het meeste competitie, door de andere sekse, om is. Bovendien gaat de sekse die het minste investeert minder selectief zijn bij de keuze van zijn/haar partner (SUMMERS 2000). Wanneer er een potentiële variatie bestaat, in de bijdrage in de ouderzorg, door één van de seksen of beiden, zal er een geschil tussen de seksen ontstaan. Dit conflict bestaat uit de verdeling van de ouderlijke hulpbronnen en is eveneens een potentiële bron voor het optreden van seksuele selectie (TRIVERS 1972; SUMMERS 1989, 1992). Wanneer de individuen van een

dit in functie is van het aantal partners die ze hebben dan zal seksuele selectie agressieve partnerbewaking en selectieve partnerkeuze gaan begunstigen (SUMMERS 2000).

Studies binnen de familie Dendrobatidae hebben reeds complexe agressiepatronen, hofmakerijen, voortplantingsstrategieën en ouderzorg patronen aangetoond (onder andere: CLAESSEN 2000; WELLS 1977, 1980a, 1980b; WEYGOLDT 1980; ZIMMERMANN 1990; ZIMMERMANN en ZIMMERMANN 1994).

Wanneer we de Dendrobatidae nader bestuderen blijkt dat alle soorten één of andere vorm van **ouderzorg** ontwikkeld hebben. De graad van deze ouderzorg is echter verschillend tussen de genera en/of soorten (CALDWELL en DE OLIVEIRA 1999). Meestal bestaat deze ouderzorg voornamelijk uit de bewaking van de , terrestrisch gelegde, eitjes en het transporteren van de larven. Dit transport gebeurt op de rug van een ouder(s) en voert de larven naar een aquatisch habitat waar ze de rest van hun ontwikkeling doormaken en metamorfoserend (CALDWELL en DE OLIVEIRA 1999). Bij sommige soorten van het genus *Dendrobates* gaat de vrouwelijke ouderzorg verder en bestaat ze uit het regelmatig voeden van de larven met onbevuchte eitjes (BECHTER 1978; BRUST 1993; CALDWELL 1997; PRAMUK en HILER 1999; PRÖHL en HÖDL 1999; WEYGOLDT 1980, 1987). De soorten van de genera *Colostethus*, *Mannophryne* en *Epipedobates* transporteren alle larven ineens. Binnen het genus *Dendrobates* worden de larven elk afzonderlijk getransporteerd. Nochtans hebben de soorten van dit laatst vernoemde genus kleinere legsels (2-6 eieren) dan de eerst vernoemde genera (CALDWELL en ARAUJO 1998). Zeer recentelijk werd zelfs een nieuwe reproductiemodus vastgesteld bij *Colostethus degranvillei* (Frans Guyana). Het mannetje transporteert hier niet enkel de larven maar houdt ze ook tot na de metamorfose op zijn rug (CLAESSEN 2000).

Binnen het genus *Dendrobates* suggereren vergelijkingen tussen de seksen binnen soorten met mannelijke ouderzorg en vergelijkingen tussen soorten met mannelijke en vrouwelijke ouderzorg, dat potentiële variabiliteit in de kwaliteit van mannelijke ouderzorg kan leiden tot **onderlinge vrouwelijke agressie** (SUMMERS 1989, 1990, 1992). Deze agressie komt voor omdat de vrouwtjes de kost dragen wanneer hun partners paren met andere vrouwtjes en voor hun nakomelingen gaat zorgen (SUMMERS 1989, 1990). Bovendien leidt dit tot interseksuele en intra-seksuele conflicten over de allocatie van de mannelijke ouderzorg.

Onderlinge vrouwelijke competitie kan, volgens TRIVERS (1972), ook ontstaan door een optredend '**sex-role reversal**' patroon. Pijlgifkikkers werden dan ook als klassiek voorbeeld, onder de kikkers, aangehaald (TRIVERS 1972; WELLS 1977). Omdat de seksen 'zouden omkeren', is het noodzakelijk dat het niveau van vaderzorg zo hoog ligt dat paringsbereide kikkermannetje relatief zeldzaam worden ten opzichte van de receptieve vrouwtjes (WELLS 1980). Het reproductief succes van de vrouwtjes wordt in dit geval gelimiteerd door het aantal mannetjes waarmee ze kunnen paren. Hierdoor gaan de vrouwtjes actief aan hofmakerij doen en een onderlinge vrouwelijke contest- competitie uitvechten om meerdere partners trachten te bemachtigen (zie eerder).

Volgens SUMMERS kunnen interseksuele ouderzorgconflicten, inderdaad bij mannelijke pijlgifkikkers partnerbewaking en bij vrouwelijke kikkers contest-competitie doen ontstaan. Volgens hem gebeurt dit echter zonder dat er 'sex-role reversal' hoeft op te treden.



SUMMERS ontwierp de 'sexual conflict'-hypothese en stelde dat de conflicten zowel tussen mannetjes en vrouwtjes als tussen vrouwtjes onderling kunnen optreden (SUMMERS 2000).

Tot op heden werd selectieve **partnerkeuze**, bij de Dendrobatidae, nog maar door twee wetenschappers onderzocht (ROITHMAIR 1994; SUMMERS 1999). Zo vond ROITHMAIR (1994), tijdens een 15 maanden durende veldstudie, dat de vrouwtjes van *Epipedobates trivittatus* niet random paarden. Eenmaal aangelokt door een roepend territoriaal mannetje, volgde het (niet-territoriale) wijfje het mannetje naar de ovopositieplaats. Vervolgens inspecteerden de wijfjes deze eilegplaats. Bij 19% van alle onsuccesvolle hofmakerijen werd deze eilegplaats door het wijfje geweigerd, waarop het wijfje het territorium verliet. In alle andere gevallen kwam het zelfs niet zover en werd het mannetje na een tijdje niet meer gevolgd, door het receptieve wijfje, of werd hij zelfs helemaal niet gevolgd naar de eilegplaats (ROITHMAIR 1994).

SUMMERS (1999) onderzocht de visuele aspecten van de partnerkeuze bij de aardbeigifkikker (*Dendrobates pumilio* van de Bocas del Toro archipel; Panama). Deze aardbeigifkikker kent een enorme intraspecifieke kleurendiversiteit (DALY en MYERS 1967; MYERS en DALY 1976, 1983; persoonlijke waarnemingen). Omdat deze kikkertjes dagactief zijn is het niet ondenkbaar dat de lichaamskleuren onderhevig zijn aan seksuele selectie. Selectieve partnerkeuze, op basis van visuele kenmerken, werd getest door vrouwelijke aardbeigifkikkers te verzamelen van twee verschillende kleurvormen. Zo werden er groene (van Pope Island) en oranje (van het eiland Nancy Key) kikkers verzameld. Deze kikkers werden afzonderlijk in een experimenteel ontworpen terrarium geplaatst en vervolgens blootgesteld aan ofwel een mannetje van de eigen kleurvorm ofwel een mannetje van de andere kleurvorm. Uit dit experiment bleek er een duidelijke voorkeur te zijn voor de mannetjes met dezelfde kleur als het kiezende vrouwtje. Wanneer er echter een blauw licht geplaatst werd over het mannetje was de keuze tussen beiden kleurvormen gelijk. Hiermee stelde SUMMERS vast dat visuele kenmerken belangrijk kunnen zijn bij het kiezen van partners bij deze dagactieve pijlgifkikkers (SUMMERS 1999).

Tot op heden is er bij mijn weten nog geen enkel onderzoek gebeurd naar de effecten van de vocalisatie op de selectieve partnerkeuze bij de vrouwtjes.

Intra-seksuele competitie uit zich bij de Dendrobatidae door **contest-competitie**. Vele pijlgifkikkers zijn agressief ten overstaan van territoriumindringers (BAUGH en FORESTER 1994; BUNNELL 1973; CRUMP 1972; DUELLMAN 1966; McVEY *et al.* 1981; ROITHMAIR 1992, 1994; SUMMERS 2000; WELLS 1977a, 1977b, 1980a, 1980b; WEYGOLDT 1980). Bij de meeste Dendrobatidae verdedigen de mannetjes een territorium. Dit territorium bevat één of meerdere potentiële ovipositieplaatsen of andere hulpbronnen. Bij sommige soorten van de genera *Mannophryne* en *Colostethus* zijn er ook vrouwtjes die agressief territoria verdedigen (WELLS 1977a, 1977b, 1980a, 1980b). Bij deze soorten zijn de vrouwelijke territoria vaak maar tijdelijk. Deze vrouwtjes blijken ook 'display's' ontwikkeld te hebben om mogelijke indringers te verjagen. De keel van deze vrouwtjes wordt donkergeel tijdens een fysieke interactie met een indringer (SEXTON 1960; DURANT en DOLE 1975). Mannetjes gebruiken bij de verdediging territoriale roepen én fysieke agressie. Bij de fysieke verdediging (zowel mannetjes als vrouwtjes) richten de residenten zich op, ze doen dit door hun voorpoten te strekken. Daarna trachten ze de tegenstander, door middel van 'kopstoten', te ontmoedigen het gevecht voort te zetten. Soms wordt er ook een cephalische, axillaire of inguinale amplexus gebruikt om de tegenstander tegen de grond aan te duwen (DUELLMAN 1966). Bij de aardbeigifkikker ontstaan er echte worstelpartijen. De rivalen gaan hier mekaar, in een opgeheven positie, met de voorpoten omklemmen. Deze gevechten



kunnen tot tien minuten duren maar zijn vaak na enkele seconden afgelopen (DUELLMAN 1966; BAUGH en FORESTER 1994; BUNNELL 1973; CRUMP 1972).

De Duitse herpetoloog WEYGOLDT stelde, zij het in gevangenschap, vast dat bij de aardbeigifkikker **infanticide** optreedt (WEYGOLDT 1980). Enkel de mannetjes werden hier opgemerkt vreemde legsels te verorberen. Bij de aardbeigifkikker is de vaderzorg eerder miniem en wordt de meeste ouderzorg door het vrouwtje gedaan (zie eerder; het leggen van voedselieren voor de larven). Door dit infanticidegedrag zullen de getroffen vrouwtjes eerder receptief worden en eventueel met het nieuwe mannetje gaan paren (DUELLMAN en TRUEB 1994; TRIVERS 1972; WEYGOLDT 1980). Bij de gouden pijlgifkikker (*Dendrobates auratus*) is daarentegen de vaderzorg het meest intensief en is de moederzorg beperkt tot het leggen van de eieren. Hier werd er reeds vele malen opgemerkt dat de vrouwtjes vreemde legsels trachten te verorberen (WELLS 1978).



1.2. VOCALISATIE

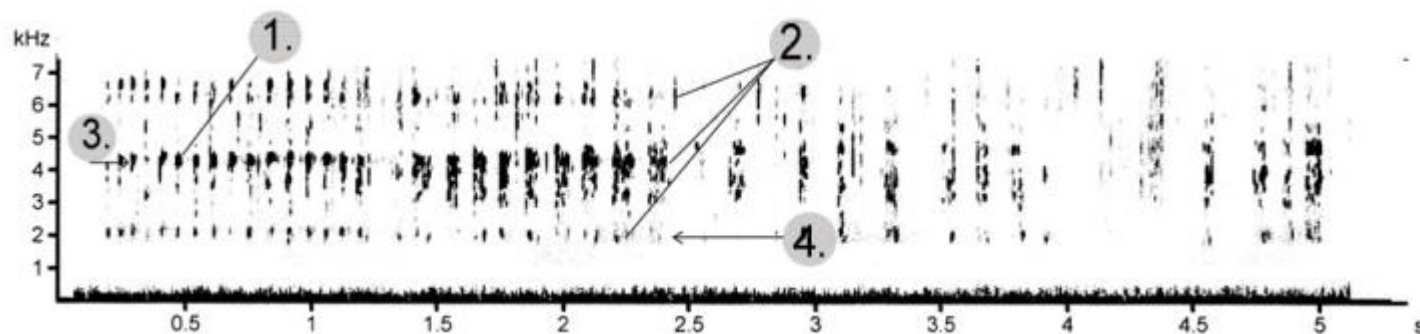
1.2.1. Vocalisatie bij de kikkers (orde Anura; klasse Amphibia)

Onder de vertebraten is geluidsproductie uitgesproken bij kikkers, vogels, vleermuizen, primaten, walvissen en dolfijnen. Bij de vissen werden ook geluidsproducties waargenomen. Vocalisatie bij de Amphibia is grotendeels beperkt tot de Anura (Kikkers en Padden) en beheerst dan ook hun voortplantingsgedrag. Hun vocalisatie is gedurende de evolutie voldoende gemodificeerd om elke soort ondubbelzinnig te kunnen determineren aan de hand van hun roep (DUELLMAN en TRUEB 1994).

Geluiden kunnen gevisualiseerd worden door middel van audiospectrogrammen, ook wel sonogrammen genoemd. Het visualiseren gebeurt met akoestische programma's (bijvoorbeeld Avisoft lab-pro; zie verder). De belangrijkste akoestische parameters worden hieronder kort gedefinieerd (naar DUELLMAN en TRUEB 1994):

- De roep of roepgroep bestaat uit de gehele verzameling van akoestische signalen geproduceerd in een bepaalde sequentie. Dit kan slechts één noot zijn maar ook series van identische noten of groepen van noten met verschillende akoestische kenmerken.
- De roepherhalingsfrequentie is de frequentie waarmee roepen geproduceerd worden. Meestal wordt deze snelheid uitgedrukt in het aantal roepen per minuut of uur.
- Een noot is een bepaalde individuele geluidseenheid. Dit kan een korte enkele puls of een lange serie van pulsen zijn.
- De nooterhalings-snelheid is de productiesnelheid van herhaalde noten binnen een roep. Deze wordt weergegeven in het aantal noten per seconde.
- De pulsen zijn benadrukte energetische impulsen in het temporele spectrum van een noot. Hier dient opgemerkt te worden dat niet alle noten zulke pulsen bezitten.
- De pulssnelheid is het aantal pulsen per seconde of milliseconde.
- De spectrale frequentie of spectrale bandbreedte geeft het aantal geluids-trillingen per seconde aan en geeft bijgevolg de toonhoogte van de roep weer. De eenheid van frequentie is de Herz (Hz). Kikker geluiden bezitten een spectrum van frequenties. Het spectrum wordt vaak opgedeeld in duidelijk gescheiden harmonieken. De eerste harmoniek of de fundamentele frequentie (zie figuur 1.2.1.1.) is de oscillatie die het resultaat is van lucht die de stembanden passeert en deze doet vibreren. De frequentie waarmee ze geïmagineerd worden, is afhankelijk van de massa en de spanning van de stembanden. De dominante frequentie is de basisfrequentie met de sterkst benadrukte resonantie. Deze dominante frequentie is dan ook steeds een veelvoud van de basisfrequentie.

Om informatie aan soortgenoten of niet-soortgenoten door te geven bestaan er verschillende communicatiesystemen. Bij de Anura is het belangrijkste communicatiesysteem geluid. Hierbij produceert het ene individu een klank, die door het andere individu wordt geïnterpreteerd. Dit betekent dat de twee individuen op mekaar afgestemd moeten zijn, anders heeft er geen informatie-uitwisseling plaats (DUELLMAN en TRUEB 1994).



Figuur 1.2.1.1. : Sonogram van een courtship roep van *Epipedobates tricolor*. Op het sonogram worden de voornaamste roepkarakteristieken weergegeven. 1: noot; 2: harmonieken; 3: dominante frequentie; 4: fundamentele frequentie.

Verscheidene factoren spelen een belangrijke rol bij de communicatie. Om een boodschap te kunnen construeren zijn eerst en vooral de juiste lichaamsstructuren nodig. Het geluids-productiesysteem gaat grotendeels de vorm van de informatie bepalen. Een tweede belangrijke factor in geluidsproductie is de fysiologie van het individu. Deze bepaalt hoeveel energie geproduceerd en geïnvesteerd kan worden in een roep. De omgeving waardoor het signaal zich voortplant, beïnvloedt op zijn beurt de informatie van het signaal. Bovendien kunnen geluiden enkel worden opgevangen wanneer bij de ontvanger de vereiste registratiesystemen aanwezig zijn (BOGERT 1960, DUELLMANN en TRUEB 1994).

Het gemeenschappelijk roeprepertoire wordt in de meeste biologische systemen opgebouwd door genetische achtergronden, meer bepaald door convergente evolutie of culturele transmissie. Door studies op hybride kikkers werd achterhaald dat het roeprepertoire, bij kikkers, grotendeels genetisch bepaald wordt (BOGERT 1960). Een ontwikkelende kikker heeft dus nood aan ofwel een genetische *template* waarmee hij zijn vocalisatie kan vergelijken en modificeren, ofwel aan een volledig geprogrammeerd genetisch programma dat hem in staat stelt om zijn vocalisatie in de juiste context toe te passen. Deprivatie experimenten zouden deze vraagstelling kunnen ophelderen.

Akoestische signalen kunnen tal van informatie bevatten. Deze informatie verschilt tussen soorten. Bij de Anura is echter nog niet veel over de informatie van de akoestische signalen opgehelderd. Dit staat in schril contrast tot andere dieren zoals bijvoorbeeld de vogels. Verder onderzoek blijkt noodzakelijk. Hieronder volgt een opsomming over de mogelijke informatie die het akoestische signaal kan bevatten:

***Aanvalkans:** Vele soorten gaan, bij het te dicht naderen van een ander mannetje, van de paarroep over naar een agressieve roep. Deze agressieve roep signaleert een verhoogde kans op aanval.

***Amplexuskans:** Bij benadering van vrouwelijke individuen wordt de paarroep vaak gemodificeerd tot een courtship roep.

***Fysiologische/Hormonale conditie:** Het uiten van vocalisatie is meestal een kenmerk van adulte dieren en dan nog vaak alleen tijdens het broedseizoen.



***Genetische kwaliteit:** De indirecte selectie voor good-genes wordt voorgesteld in de handicap hypothese. Vrouwtjes kunnen de overlevingskans van het mannetje evalueren aan de hand van de “handicap”, met welke de mannetjes nog steeds in staat zijn om te kunnen overleven. Omdat men stelt dat vrouwtjes hierbij een keuze maken aan de hand van eerlijke signalen, spreekt men over “good-genes”. Er ontstaat dus een co-evolutie tussen de “goede genen” en de voorkeur van het wijfje. De conditie van het mannetje bepaalt in welke mate hij kan investeren in de handicap om op die manier een evenwicht te zoeken tussen aantrekkings- en overlevingskansen.

***Grootte:** Er is een negatief verband gevonden tussen de fundamentele frequentie van de roep en de grootte van het mannetje (RYAN 1980).

***Individuele identiteit:** Individuele roepen verschillen voldoende om individuele herkenninginformatie te bevatten.

***Sekse:** De paarroep en de meeste agressieve roepen worden door de mannetjes gegeven. Als de vrouwtjes toch roepen, blijkt deze roep te verschillen van de mannelijke roep.

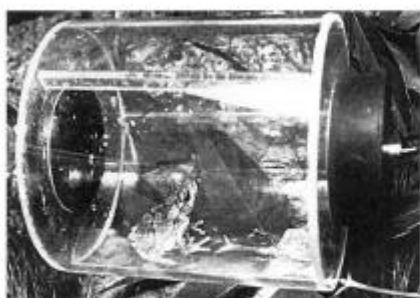
***Sociale status:** Bij een aantal soorten roepen enkel de mannetjes die reeds een territorium of roeppositie verworven hebben.

***Soort:** Voornamelijk bij de paarroep is het belangrijk dat receptieve vrouwtjes soortspecifieke mannetjes herkennen. Wat de mannetjes betreft, blijkt deze informatie minder selectief te zijn en komt het soms voor dat ze interageren met individuen van andere soorten.

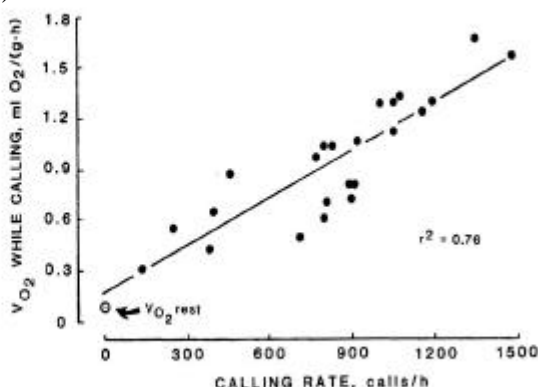
***Locatie:** Afstand: De geluidsintensiteit die de ontvanger registreert geeft informatie over de afstand tot de geluidsbron. Richting: Anura kunnen geluidsbronnen registreren in drie dimensies. Toch is er nog geen eensgezindheid over welke mechanismen of welke roepkenmerken hiervoor verantwoordelijk zijn.

Vocalisatie is bij de Anura op twee manieren kostelijk: Enerzijds is geluidsproductie energetisch een zware kost en anderzijds verhoogt het de predatiekans. Het meeste onderzoek naar de energetische aspecten van vocalisatie werd op de grijze boomkikker (*Hyla versicolor*) gedaan. TAIGEN en WELLS (1985) ontwierpen een metabolische kamer om de energetische kost van vocalisatie nauwkeurig op te meten (zie figuur 1.2.1.2. A). Er blijkt een positief verband tussen roepherhalingsfrequentie en zuurstofverbruik te bestaan (zie figuur 1.2.1.2. B).

A)



B)



Figuur 1.2.1.2. : A) *Hyla versicolor* in een metabolische kamer; B) roepherhalingsfrequentie en zuurstofverbruik blijken positief gecorreleerd te zijn (TAIGEN en WELLS 1985).



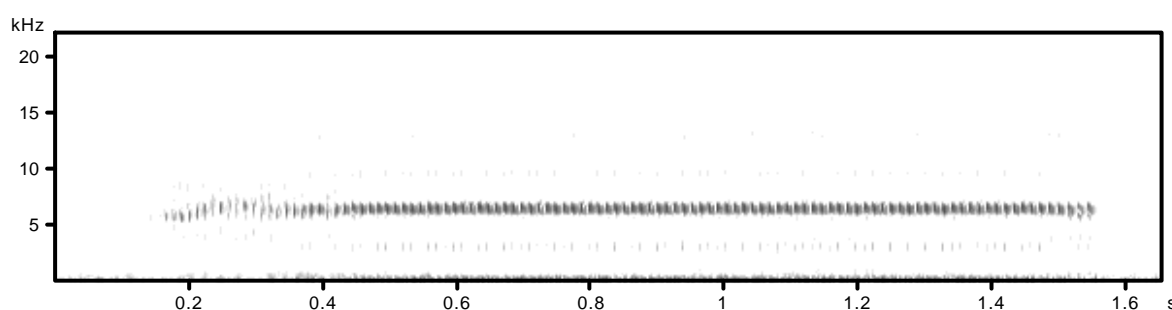
De predatiekost die geluidsproductie kan betekenen, werd uitvoerig onderzocht bij de Túngara kikker (*Physalaemus pustulosus*). Deze kikkers blijken hun roeptypes te kunnen aanpassen aan de chorusgrootte (Ryan 1985).



1.2.2. Vocalisatie bij de familie Dendrobatidae

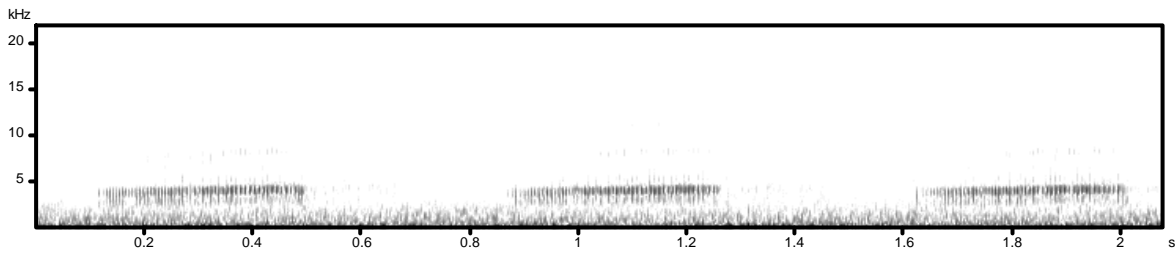
Ondanks de biologische belangrijkheid en het taxonomische potentieel van kikker vocalisatie (zie onder andere: BOGERT 1960; DUELLMAN en TRUEB 1994; GERHARDT 1994; WELLS 1977) werden er, bij mijn weten, nog maar enkele wetenschappelijke bio-akoestische studies bij de familie Dendrobatidae uitgevoerd.

MYERS en DALY delen de advertentie roepen van de pijlgifkikkers in twee grote groepen in: de 'buzz' roepen en de 'chirp' roepen (MYERS en DALY 1976). 'Buzz' roepen zijn roepen waar uniforme series van pulsen zeer snel na mekaar geproduceerd worden. Het menselijke gehoor is niet in staat deze pulsen afzonderlijk waar te nemen. 'Buzz' roepen hebben over het algemeen een geringe geluidssterkte en zijn niet ver dragend. In figuur 1.2.2.1. wordt een 'buzz' roep weergegeven bij *Minyobates minutus*.

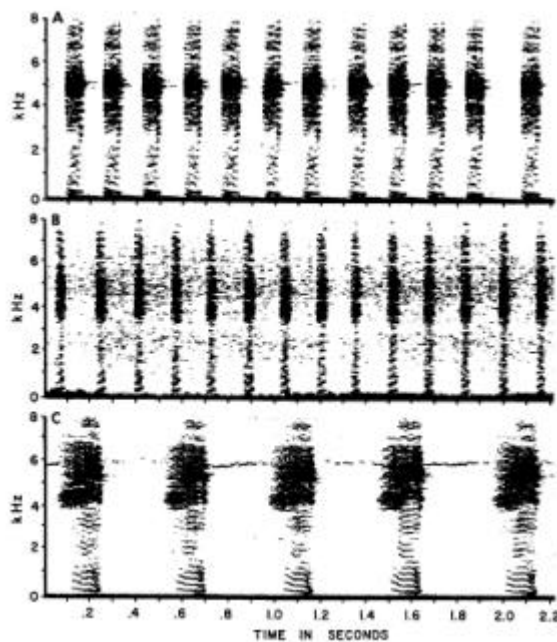


Figuur 1.2.2.1.: Sonogram van een 'buzz' roep bij *Minyobates minutus*; merk op dat de pulsen zeer snel na mekaar geproduceerd worden.

De 'chirp' roepen bestaan uit series van ongeveer uniforme noten (zie figuur 1.2.2.2.). De noten hebben overigens een breder spectraal frequentiebereik dan de 'buzz' roepen. Ook deze pulsen worden te snel geproduceerd om door het menselijke gehoor als afzonderlijke pulsen te kunnen worden waargenomen. Bovendien zijn deze pulsen zeer moeilijk door akoestische verwerkingsprogramma's weer te geven (MYERS en DALY 1976). De 'chirp' roepen hebben, in tegenstelling tot de 'buzz' roepen, een hogere geluidssterkte en zijn hierdoor ver dragend. De roepen worden zelfs doorheen een dense vegetatie waargenomen (MYERS en DALY 1976; persoonlijke waarnemingen). Meestal bestaan de roepen uit een lange 'trein' van noten. MYERS en DALY (1976) bemerkten bij de aardbeigifkikker (*Dendrobates pumilio*; een 'chirp' roeper) zowel verschillen binnen populaties als verschillen tussen populaties op (zie figuur 1.2.2.3.). Binnen populaties werd er een klein verschil in nootduur opgemerkt. Tussen populaties verschilden zowel de roepfrequentie als de nootduur (zie figuur 1.2.2.3.).

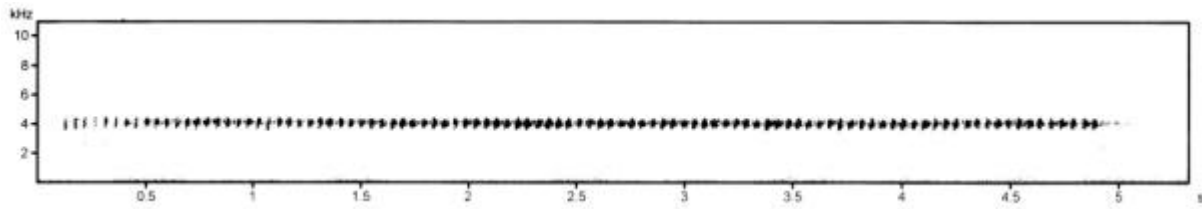


Figuur 1.2.2.2. : Sonogram van drie 'chirp' roepen bij *Dendrobates granuliferus*.



Figuur 1.2.2.3. : Sonogrammen van de 'chirp' roepen bij de aardbeigifkikker; sonogram A en B geven de sonogrammen weer van twee individuen uit dezelfde populatie (West-Panama); Sonogram C geeft een sonogram weer van een andere populatie (Oost-Panama).

Meer recente onderzoeken merkten bij pijlgifkikkers ook nog een derde advertentie roep op: de 'trilroep' (WELLS 1980a, 1980b; ZIMMERMANN 1985). De trilroep is een luide roep met een hoge roepherhalingsfrequentie. Vele noten worden tegen een snel tempo geproduceerd (zie figuur 1.2.2.4.). De roep wordt door het menselijke gehoor als een trillend geluid ervaren (ZIMMERMANN 1985).



Figuur 1.2.2.4. : Sonogram van een trilroep bij *Epipedobates tricolor*.

De advertentie roepen van alle soorten binnen een genus kunnen niet consistent ingedeeld worden bij één van deze drie advertentie roeotypes. MYERS en DALY (1976) merkten op dat de 'chirp' roepers vaak sterk territoriale dieren zijn.

WELLS (1980a) merkte bij een trilroeper (*Colostethus inguinalis*) ook nog twee verschillende territoriale roepen op. De eerste roep wordt geuit bij indringing van het territorium en de tweede roep wordt geproduceerd net voor er een fysiek gevecht tussen individuen plaats grijpt.



1.3. DE STUDIESOORT

Epipedobates tricolor is de type soort van het genus *Epipedobates*. ‘*Epipedobates*’ is een Grieks woord en wil zeggen: “zij die veel op de grond aanwezig zijn”. De type lokaliteit is Porvenir (Ecuador). Boulenger ontdekte daar deze soort en beschreef hem in 1899. Deze pijlgifkikker komt ten westen van het Andesgebergte, in Ecuador voor (SILVERSTONE 1976; zie figuur 1.3.1.A). In Peru werd hij, dicht tegen de Ecuatoriaanse grens aan, gesignaleerd (SCHULTE 1999). Deze kikker is een bodembewonende soort die zowel op geringere hoogtes (± 600 m boven zeeniveau) als in hoogland nevelwouden (tot een hoogte van 1800m boven zeeniveau) terug te vinden is (SILVERSTONE 1976; ENNENBACH en SURLA 1993). De kikker blijkt een cultuurvolger te zijn. Vaak wordt hij in de buurt van kleine stadjes en in bananen plantages aangetroffen. Wel verblijft hij steeds in de buurt van, meestal stromend, water (ENNENBACH en SURLA 1993). De dieren hebben een gladde huid en bezitten basale zwemvliezen (SILVERSTONE 1976). Afhankelijk van de populatie is de basiskleur leverkleurig, roodbruin, donkerbruin of helrood (ENNENBACH en SURLA 1993). Op de rug bevindt zich een, variabel van breedte, lichtgroene tot crèmewitte mediale streep (zie figuur 1.3.1.B). Deze streep reikt van snuit tot anus en is soms onderbroken. Aan de laterale zijden van het lichaam bevinden zich analoge strepen (zie figuur 1.3.1.B). De buikzijde is meestal gemarmerd (zie figuur 1.3.1.B). De kikkers van sommige populaties hebben proxiventraal op de achterpoten een crèmegele tot oranje-rode signaalvlek (zie figuur 1.3.1.B). Voor de morfologische maten wordt verwezen naar hoofdstuk 4.

A)



B)



Figuur 1.3.1. : A) verspreidingsgebied van de studiesoort en B) streep patroon (linksboven); signaalvlekken (linksonder); buikpatroon (rechts) (SCHMIDT 1981).



1.4. DOELSTELLINGEN

Deze inleidende studie heeft als doel een beeld te krijgen van het territoriaal en vocaal gedrag bij de pijlgifkikker *Epipedobates tricolor*.

Voormalige vocalisatie studies richtten zich voornamelijk op de selectieve vrouwelijke partnerkeuze. Bovendien werden ze, bij mijn weten, hoofdzakelijk uitgevoerd bij de, voornamelijk nacht-actieve, families Hylidae (o.a.: BAUGH en FORESTER 1993; BRENOWITZ en ROSE 1999; FORESTER en CZARNOWSKY 1985; GERHARDT 1991; GERHARDT en WATSON 1995; GERHARDT et al. 1995; MORRIS 1989; MORRIS en YOON 1989; MURPHY en GERHARDT 1996), Hyperoliidae (o.a.: DYSON en PASSMORE 1988; DYSON et al. 1994; JENNIONS et al. 1995a, 1995b) en Leptodactylidae (o.a.: RYAN 1980, 1983; RYAN et al. 1990; WILCZYNSKI et al. 1999).

Ondanks het feit dat de meeste pijlgifkikkers een uitgesproken vocalisatie kennen met bijhorende territorialiteit en ouderzorg werd de vocalisatie nog niet uitgebreid bestudeerd. Een gedetailleerde studie over deze zeer interessante amfibieëngroep kan nieuwe aspecten betreffende vocalisatie, ouderinvestering en territorialiteit bij amfibieën aan het licht brengen. Het studieobject van deze verhandeling leent zich uitermate voor een onderzoek naar de vocalisatie van deze familie binnen de Anura. Zoals eerder vermeld, zijn individuen van deze soort dagactief en dit in tegenstelling tot de meeste andere bestudeerde soorten. *Epipedobates tricolor* wordt reeds tientallen jaren met succes in gevangenschap gehouden en gekweekt (SCHMIDT 1981). Deze soort is niet schuw en de mannetjes laten, wanneer ze seksueel actief zijn, zeer frequent hun roep horen. Bovendien zijn deze pijlgifkikkers in staat zich in semi-natuurlijke omstandigheden gedurende het hele jaar voort te planten. Een laatste pluspunt aan het studieobject is dat jonge mannelijke kikkers reeds na ongeveer 6 maanden hun eerste geluid beginnen te produceren en dat ze reeds na ongeveer 7 maanden ouderdom een seksueel actieve leeftijd bereiken (HESELHAUS 1992).

De concrete doelstellingen van deze thesis waren de volgende:

- Door middel van ad libitum en focuserende observaties een, zo volledig mogelijk, ethogram op te stellen van de studiesoort.
- Voldoende broedgegevens te verzamelen om de broedbiologie te kunnen beschrijven.
- Door middel van morfologische metingen trachten na te gaan of er morfologisch een seksueel dimorfisme bestaat.
- Door focuserende observaties trachten na te gaan bij welke sekse er territoriaal en vocaal gedrag optreedt.
- Het zanggedrag van deze soort in meer detail te bestuderen. Speciale aandacht wordt besteed aan eventuele individuele verschillen in roepkarakteristieken. Bovendien is het de bedoeling alle mogelijke roeotypes te beschrijven en bespreken.
- Door middel van playbackexperimenten de criteria voor de selectieve vrouwelijke keuze trachten te achterhalen.



2. MATERIAAL EN METHODEN

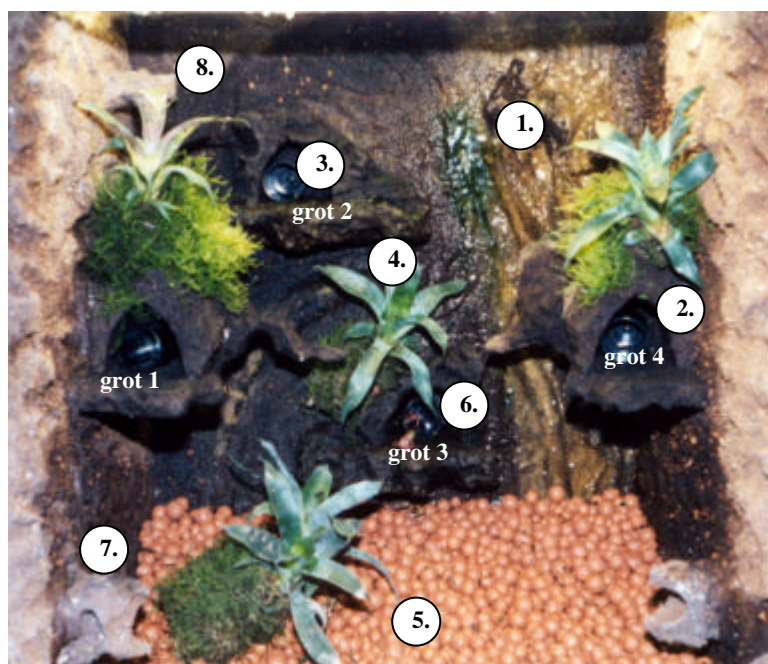
2.1. HUISVESTING EN VERZORGING

De kikkers werden gehuisvest in zelf ontworpen en gebouwde standaard terraria van 50 cm x 50 cm x 50 cm. In totaal werden er twaalf terraria gemaakt. Ze werden voornamelijk vervaardigd uit glas, het plafond bestond uit plexiglas. In dit plafond bevonden zich vijf van gaas voorziene verluchtingsgaten. Vooraan (beneden) was er ook een verluchtingsstrook aanwezig zodat een constante luchtverversing mogelijk was doorheen heel het terrarium. De achter- en zijwanden werden bekleed met gebrande piepschuim. Het piepschuim werd bepleisterd met watervaste bruine tegellijm en overgoten met gezeefde turf. Op deze wanden werden vier schuilgrotten aangebracht met elk een oppervlakte van 0.02 m² (zie figuur 2.1.1.). In deze grotten werd een zwart filmroldoosje aangebracht dat dienst deed als schuilplaats en mogelijke ovipositie plaats. De grotten werden eveneens uit het bewerkte piepschuim vervaardigd en bevonden zich op drie verschillende hoogtes.(zie figuur 2.1.1.). Op elke zijwand werden twee kleine platformen bevestigd met een oppervlakte van ongeveer 8 cm² (zie figuur 2.1.1.) Eén van de platformen bevond zich onderaan en vooraan in het terrarium en het andere boven en achteraan. Deze platformen werden geplaatst om mogelijke roepplaatsen te creëren.

Het rechtergedeelte van de achterwand werd, met behulp van een kleine circulatiepomp (merk : sicce ®; type Micra met een prestatie, op 40 cm hoogte, van 250 liter per uur), constant met water bevoeid. Op de bodem en op de grotten van de zijwanden werd een in mos gebonden bromelia geplaatst (*Vriesea gigantea*; zie figuur 2.1.1.). Het bodemsubstraat bestond uit kleikorrels (hydrocultuur) en was ongeveer 5 cm dik. Tussen de kleikorrels was er een waterlaag van ongeveer drie cm aanwezig. Alle terraria werden identiek ingericht.

Met behulp van een gaskachel werd getracht de temperatuur constant te houden op ongeveer 23°C. De terraria werden verlicht met behulp van TL-buislampen (Philips TLD 58W/N°830), deze lagen bovenop het plexiglazen plafond en belichtten maximaal drie terraria. De kamers worden verduisterd door rolluiken. Dag/nachtcycli van 12 uur licht afgewisseld met 12 uur duisternis (12:12) werden gereguleerd met een digitale timer. De relatieve luchtvochtigheid in de terraria werd constant gecontroleerd met een digitale zenderhygrometer, (Rosted ® hygro; nauwkeurigheid tot op één % RLV). In de terraria werd gedurende enkele seconden per dag gesproeid met lauw leidingwater. Zo bleef, in combinatie met de achterwandbevoeiing, de relatieve luchtvochtigheid steeds boven de 75%. Het sproeien werd 's morgens voor het aanvatten van de observaties gedaan. Alle terraria kregen dezelfde behandeling. Temperaturen werden in de terraria gemeten met behulp van een digitale sondethermometer (nauwkeurigheid tot op 0.1 °C).

De dieren werden gevoederd met *Drosophila* (fruitvliegen). Deze vliegen werden om de andere dag bestoven met calciumcarbonaat (natural world ®) en een vitaminepreparaat (Reptivite; Zoomed ®). De vliegen zelf werden gekweekt op een banaan-havermondbrei. Het voederen van de dieren vond steeds in de vroege namiddag plaats.



figuur 2.1.1. : Foto van het standaard terrarium (50cm x50 cm x50 cm), met aanduiding van de inhoud: 1) achterwandbevloeiing 2) schuilgrot 3) filmroldoosje 4) bromelia (*Vriesea gigantea*) 5) kleikorrels als bodembedekking 6) *Epipedobates tricolor* 7) benedenplatform linksvoor 8) bovenplatform linksboven.

2.2. HERKOMST VAN DE STUDIESOORT

Alle individuen van de studiesoort waren nakweekdieren. In totaal werden er bij negen kwekers 46 dieren aangeschaft. De aanschaf vond plaats in Duitsland, Nederland en België. Alle Duitse dieren werden gekweekt in een tropenserre. De overige dieren werden gekweekt onder terrarium omstandigheden.

2.3. INDIVIDUELE HERKENNING

Elk dier kon individueel herkend worden aan de hand van zijn uiterlijk. Als voornaamste identificatiemiddel werd het patroon van de dorsale mediale en de twee laterale strepen gebruikt (zie 1.3.). Dit patroon werd nagetekend. Bovendien werd elke kikker gefotografeerd op millimeterpapier. Van deze gegevens werd per individu een fiche gemaakt (zie figuur 2.3.1.). Op deze fiche werden ook alle andere belangrijke gegevens geplaatst van elk individu. Door de bestudering van de fiches werd getracht het uiterlijk van alle individuen te memoriseren. Hierdoor was een snelle herkenning mogelijk.



Epipedobates tricolor

Nr.: 30
Geslacht: V
Snuut-Ischiumlengte (mm): 24.49
Gewicht (g): 1.371

Kenmerken:

- Zwaar en groot postuur; crèmegele strepen, donkermahonie bruine basiskleur
- Brede dorso-mediale streep, breed uitlopend voor ogen en blijvend egaal
- Egale laterale strepen
- Twee grote crèmegele punten op rechterknie

Opmerkingen:

- Herkomst uit tropenserre Hans Rosenkranz (Duitsland), nakweek (vermoedelijk F7)



Figuur 2.3.1. : Voorbeeldfiche van vrouwtje Nummer 30.

2.4. STATISTISCHE VERWERKING

De gegevens werden verwerkt met de statistische programma's SPSS/PC (SPSS 1986), SAS en STATISTICA *for windows* (Statsoft, Inc 1984-1995). Alle gebruikte statistische testen staan beschreven in SOKAL en ROHLF (1981) en SIEGEL (1956). Er werden steeds parametrische testen gebruikt indien de gegevens voldeden aan de gestelde voorwaarden (variantie van steekproeven verschilt niet, normaal verdeelde gegevens). Indien deze voorwaarden niet voldaan waren, probeerden we de gegevens te transformeren. Indien hierna de gegevens nog niet voldeden, gebruikten we niet-parametrische testen. Gegevens die uitgedrukt werden als proporties werden getransformeerd door eerst de vierkantswortel te berekenen en erna de boogsinus, om zo de verdeling van de gegevens te normaliseren.

Alle uitgevoerde testen zijn tweezijdig. Als significantieniveau werd $\alpha = 0.05$ genomen, wat betekent dat er een kans van 5 % is dat de nulhypothese ten onrechte verworpen wordt. De gegevens worden meestal weergegeven als het rekenkundig gemiddelde \pm de standaardfout (S.E.). Het aantal vrijheidsgraden wordt aangeduid met de afkorting 'df'. Indien de p waarde tussen 0.1 en 0.05 valt, zal er gesproken worden van een trend.

Additionele informatie over de statistische verwerking wordt, waar nodig, gegeven bij de materiaal en methode paragraaf van elk hoofdstuk.



3. ETHOGRAM EN BROEDBIOLOGIE

3.1. INLEIDING

Onder de Dendrobatidae werden er tot op heden slechts weinig gedragsobservaties in gevangenschap uitgevoerd (BAUGH en FORESTER 1994; WEYGOLDT 1980; ZIMMERMANN 1985). Veldstudies verlopen, door de uitzonderlijk moeilijke tropische omstandigheden, zeer moeizaam. Door de relatief gemakkelijke huisvesting en voeding zijn deze dagactieve kikkertjes dan ook uitermate geschikt om in gevangenschap te bestuderen. Bovendien zijn de meeste van deze dieren, dankzij hun aposematische verschijningsvorm, absoluut niet schuw waardoor zij hun natuurlijk gedrag eveneens in gevangenschap vertonen.

Bij de studiesoort werd er nog maar sporadisch wetenschappelijk gedragsonderzoek uitgevoerd. Daarom wordt in er in dit hoofdstuk getracht een zo volledig mogelijk ethogram op te stellen. Bovendien werd er getracht een stimulus-reactieketen op te stellen (zie figuur 3.3.1.). Beiden zijn noodzakelijk om een goed beeld te krijgen van de gedragingen bij deze pijlgifkikkersoort en kunnen dienen voor verder meer gedetailleerd onderzoek. Verder worden er in dit hoofdstuk gegevens verstrekt over de broedbiologie van deze soort.

3.2. MATERIAAL EN METHODEN

Omdat sommige gedragingen slechts zeldzaam waargenomen worden, werden de gegevens hoofdzakelijk verzameld op basis van ad libitum observaties. Persoonlijke observaties kunnen zowel uit de periode waarbinnen deze thesis gemaakt werd als erbuiten vallen. De studiesoort werd reeds jaren voor de aanvang van het onderzoek door mij gehouden en gekweekt. Gegevens verzameld binnen de 'thesisperiode' werden op een continue wijze verzameld en dit zowel tijdens de verzorging als bij de verder vermelde experimenten. Om een zo volledig mogelijk ethogram te verkrijgen, werden deze persoonlijke gegevens aangevuld met literatuurgegevens. Gegevens over de broedbiologie werden wel allemaal verzameld binnen de thesisperiode. Onder terrariumomstandigheden treedt frequent een beschimmelings van de legsels op. Daarom werden bevruchte legsels reeds na een tweetal dagen uit het terrarium verwijderd en in petrischalen ondergebracht. In de petrischalen werd enkele millimeter op kamertemperatuur gebracht en ontchloord leidingwater gegoten. Bij het uitkomen van de larven werden ze, verdeeld in kleine groepjes (ongeveer vijf individuen), in plastic bakjes met een waterinhoud van ongeveer één liter ondergebracht. De verdere ontwikkeling van de larven vond hierin plaats. De larven werden gevoederd met gedroogde brandnetels en gemalen algentabletten voor bodembewonende aquariumvissen (merk Vitakraft®). Metamorfoserende larven werden in een apart aquarium, met een waterstand van enkele centimeters, geplaatst. Hierin was een schuin afgesneden schuimrubber geplaatst waardoor de inmiddels jonge kikkers, zonder verdrinkingsgevaar het land konden bereiken. Deze juveniele kikkers werden maximaal met tien individuen in kleine terraria (30 cm breed; 20 cm hoog en 20 cm diep) geplaatst. Ze werden voornamelijk met springstaarten gevoederd. In een later stadium werden ook kleine fruitvliegen verstrekt.

Aangezien in dit hoofdstuk mijn eigen observaties continu vergeleken worden met reeds eerder gepubliceerde observaties, worden de resultaten tegelijkertijd gegeven en bediscussieerd.

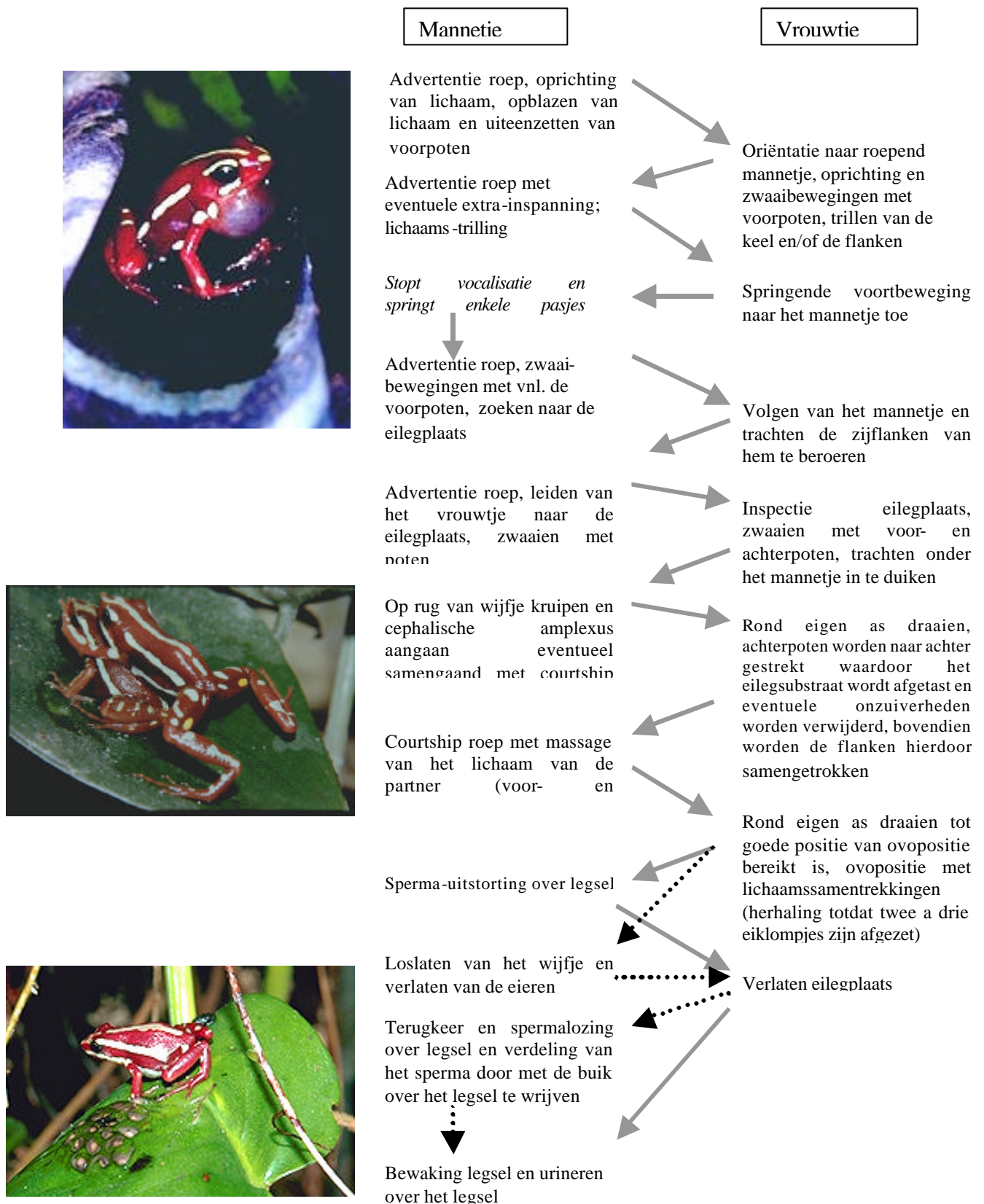


3.3. RESULTATEN EN BESPREKING

Mannelijke individuen van *Epipedobates tricolor* laten hun aanwezigheid gelden door een hoog trillend geluid te produceren (zie ook 5.3.2. Verschillende zangtypes). Bij de uiting van deze vocalisatie wordt het gehele lichaam licht opgeblazen, het lichaam wordt hoog opgeheven en de rug van het mannetje wordt gestrekt (persoonlijke waarnemingen; zie figuur 3.3.1.). Bij de roep zelf wijzen zijn ellebogen licht naar buiten en wordt het lichaam leeggeblazen langs de stembanden en ontstaat er een erwt grote mediale subgulaire keelzak.

Wanneer het mannetje bewegende soortgenoten ziet, zal hij zich naar deze gaan oriënteren. Hierdoor zijn deze kikkers in staat zijn vocalisatie optimaal te ontvangen. Het mannetje blijft roepen zolang er reactie komt van soortgenoten. Dit kan een ander roepend mannetje zijn of een fertiel wijfje dat haar interesse uit door phonotactisch gedrag. Vrouwelijke interessesignalen kunnen de volgende zijn: zwaaiende pootbewegingen maken met voornamelijk de voorpoten, onregelmatig trillen van de keel en/of de flanken, oprichting en oriëntatie naar de geluidsbron toe. Deze gedragingen werden zowel bij de ad libitum observaties, de ‘focal’ observaties (zie hoofdstuk 4) als tijdens de playbackexperimenten waargenomen (zie verder: 6.3. Invloed van soorteigen vocalisatie en 6.4. Invloed van roeplengte). Bij het playbackexperiment waar de invloed van soorteigen vocalisatie onderzocht werd, bleken tien van de elf vrouwtjes al deze interessesignalen te vertonen. Het vrouwtje dat deze signalen niet uitte, bleek ook geen interesse te vertonen voor de soorteigen vocalisatie (zie 6.2.2. Resultaten). Bij de invloed van de roeplengte (6.4.) bleken alle tien vrouwtjes deze gedragingen te vertonen.

Fertiele vrouwtjes zullen het roepende mannetje naderen en een complexe stimulus-reactieketen (zie figuur 3.3.1.) wordt hiermee ingeleid (ZIMMERMANN 1985). In deze gedragsketen is het voorkomen van een bepaald gedrag afhankelijk van het voorafgaande optreden van een welbepaald gedrag bij de andere sekse. Wanneer het mannetje het naderende vrouwtje opmerkt, zal dit mannetje nog extra inspanningen trachten te doen en gaat uiteindelijk, tijdens het roepen, met zijn gehele lichaam mee vibreren (persoonlijke waarnemingen). Op het ogenblik dat het vrouwtje zich op een afstand van ongeveer 10 cm van hem bevindt, stopt het mannetje met roepen en springt enkele pasjes naar voor, vervolgens hervat hij zijn vocalisatie. Het vrouwtje volgt het mannetje en tracht hem met voorpootbewegingen aan te raken lateraal op zijn lichaam. Het mannetje herhaalt de cyclus tot hij bij zijn broedplaats aangekomen is. Eenmaal in het grotje springt het mannetje als eerste in of op de eilegplaats (filmroldoos; zie 2.2. Huisvesting en verzorging). Het vrouwtje volgt hem en inspecteert deze legplaats. Vervolgens tracht ze zich onder het mannetje in te duwen (HESELHAUS 1992). Zij doet dit door met haar snuit onder de zijflank van het mannetje te stoten en vervolgens tracht ze een voorpootje onder de buik van het mannetje te schuiven. Het mannetje klimt uiteindelijk op de rug van het vrouwtje en omklemt haar keel met de dorsale zijden van zijn voorpoten (persoonlijke waarnemingen); dit wordt een cephalische amplexus genoemd. Tijdens zowel de ad libitum, de focuserende (‘focal’) en vroeger werd verscheidene malen een amplexus waargenomen. De gemiddelde duur van deze amplexi is moeilijk te bepalen. Vaak zijn de kikkers bij de eerste waarneming reeds een ongekende tijd in amplexus. Toch werd gedurende het onderzoek de exacte duur van één volledige amplexus bepaald. Deze amplexus duurde 90 minuten en werd ingeleid zoals hierboven beschreven. Bij het aangaan van en tijdens de amplexus werden er vaak (maar niet altijd) ‘courtship roepen’ geproduceerd (De Engelse term ‘



Figuur 3.3.1. : Stimulus-reactieketen bij Epipedobates tricolor; gestipte pijlen geven een alternatieve weg aan



wordt in het verdere verloop van deze thesis gehanteerd omwille van de exacte omschrijving). Deze roep is een zeer zacht gesjirp en heb ik enkel opgemerkt wanneer er fysiek contact (in een voortplantingscontext) tussen de twee verschillende seksen aanwezig was. Courtship roepen werden tijdens de observaties telkens door het mannetje geproduceerd. Waarschijnlijk produceert het vrouwtje deze roepen niet. In hoofdstuk 6 wordt een sonogram van een courtship roep weergegeven (zie figuur 6.3.2.3.). Gedurende de amplexus maakten de vrouwtjes onregelmatige keelbewegingen. Misschien is dit een visuele prikkel voor het mannetje.

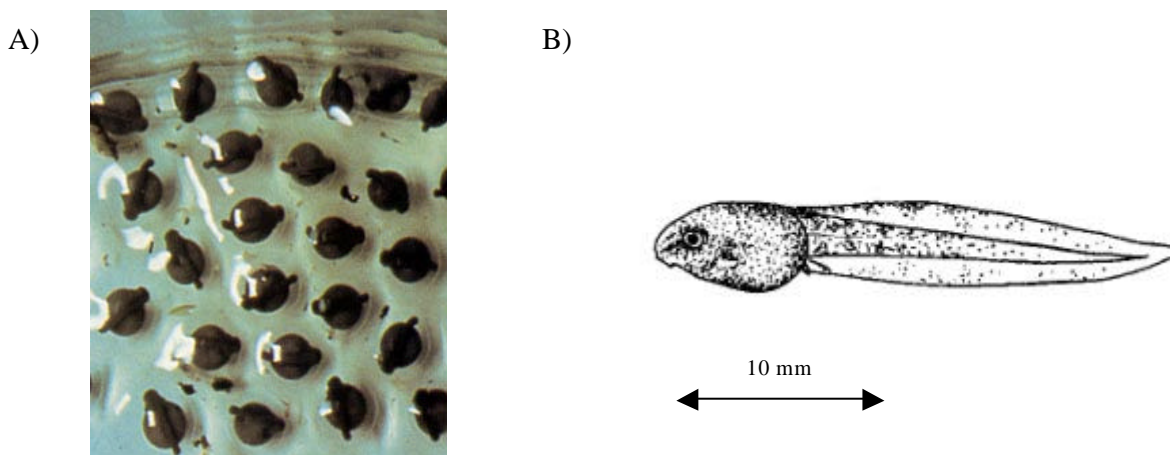
Vervolgens worden de eieren uitgedreven. Het wijfje draait rond haar eigen as en maakt enkele achterwaartse strekbewegingen met haar achterpoten (HESELHAUS 1992; ZIMMERMANN 1990 en persoonlijke waarnemingen). Misschien dient dit om eventuele onzuiverheden van het substraat te verwijderen. Een andere hypothese is dat het enkel zou dienen om hierdoor de zijflanken samen te persen waardoor de eileg gemakkelijker kan plaats vinden (ZIMMERMANN 1990). Een andere mogelijkheid is dat dit gedrag beide functies heeft. Het mannetje blijft de zachte courtship roepen produceren en masseert het lichaam van het vrouwtje met zowel zijn voor- als achterpoten (HESELHAUS 1992). Vervolgens positioneert het vrouwtje haar lichaam voor de eiafdrijving. Deze afdrijving wordt ingeleid door enkele hevige lichaamssamentrekkingen (persoonlijke waarnemingen). Gedurende de ad libitum observaties werden er in totaal twaalf legfels geproduceerd. Bij de waarneming van een legsel is vaak enkel nog het mannetje aanwezig. De vrouwtjes blijken in de meeste gevallen reeds verjaagd te zijn bij het legsel (zie verder). Hierdoor is het vaak erg moeilijk het juiste vrouwtje aan te duiden die verantwoordelijk was voor het legsel. De daarnet vermelde twaalf legfels werden wel met zekerheid door minimaal drie vrouwtjes geproduceerd. De legfels bestonden uit 16 tot 27 (met een gemiddelde van 19.7) donkergekleurde eieren. Vaak worden de eieren in twee tot drie pakketjes afgezet (HESELHAUS 1992), doch dit werd nooit persoonlijk waargenomen. HESELHAUS vermeldt dat een wijfje uit zijn kweekgroep gedurende een periode van drie maanden zeven legfels (gemiddeld om de 17 dagen) produceerde met een gemiddelde van 19.9 eieren per legsel (HESELHAUS 1992). Zelf heb ik bij twee verschillende wijfjes een tussentijd van 15 dagen vastgesteld. In de meeste gevallen is de periode tussen twee opeenvolgende legfels echter langer.

Het mannetje spuit enige tijd na de eileg zijn sperma over het legsel. De spermalozing kan ook gebeuren nadat het mannetje het wijfje van het legsel heeft verjaagd. In dit laatste geval heb ik ook reeds bij enkele andere pijlgifkikkersoorten (*Dendrobates tinctorius*, *Phyllobates vittatus* en *Epipedobates pictus*) gezien dat het mannetje na zijn post-amplexus spermalozing met zijn buik over de eitjes schuift, hetgeen misschien dient om een gelijkmatige verdeling van de spermacellen over het legsel te verkrijgen. Niet-bevruchte eieren worden dan ook bijna altijd in de periferie van de eiklomp aangetroffen. Vanaf het ogenblik dat het legsel bevrucht is, is uitsluitend het mannetje verantwoordelijk voor de verdere ouderzorg. Gedurende de tien tot twintig dagen dat de eitjes zich ontwikkelen tot vrijzwemmende larfjes (HESELHAUS 1992; SCHMIDT 1981), bewaakt hij het legsel. Ook voorkomt hij uitdroging van het legsel door er meerdere malen per dag over te urineren (persoonlijke waarnemingen). Er werd vastgesteld dat het mannetje slechts sporadisch foerageerde gedurende deze periode. De mannetjeskikker blijft gedurende deze periode roepen produceren; ditmaal is de geluidsproductie er wellicht op gericht om eventuele eirovende soortgenoten (zie ook 1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae) te verjagen. Eiroof heb ik persoonlijk nooit waargenomen maar werd bij deze soort waargenomen door HESELHAUS (1992). Alhoewel ik over geen gedetailleerde



kwantitatieve gegevens beschik, heb ik toch sterk de indruk dat het aantal roepen geproduceerd per tijdseenheid sterk afneemt tijdens de eibewakingsperiode. Een mogelijkheid is dat het mannetje niet in staat is om met meerdere vrouwtjes gedurende deze periode te paren. Hierdoor zal hij dan ook geen nutteloze energie gaan verspelen met de aanlokking van vrouwelijke individuen. Nooit heb ik een mannetje opgemerkt die gedurende de eilegperiode met meerdere vrouwtjes paarde en hiervan de legsels bewaakte. Bij de gouden pijlgifkikker (*Dendrobates auratus*) werd daarentegen vastgesteld dat mannetjes polygaam kunnen zijn (SUMMERS 1989, 1990, 1998).

Het startstadium van de ontwikkeling van bevruchte eieren is visueel waar te nemen doordat er vanaf de tweede dag een witachtige vlek verschijnt op het ei. Deze vlek luidt het begin in van het dooierstadium (HESELHAUS 1992). Na ongeveer vijf dagen ontwikkeling (zie figuur 3.3.2.A) beginnen de embryo's te bewegen op de dooierzak en na zeven dagen kunnen ze reeds als primitieve larfjes herkend worden aan hun externe kieuwen. Op het einde van het dooierstadium is de dooier verdwenen en tracht de larve zich een weg naar buiten te banen doorheen de geleachtige randmassa (persoonlijke waarnemingen). De larfjes meten dan ongeveer 9 millimeter (ZIMMERMANN 1983).



Figuur 3.3.2. :A) Legsels van *Epipedobates tricolor*; de eitjes zijn hier ongeveer vijf dagen oud; de embryo's zijn reeds te zien op de dooiermassa en B) larve van *Epipedobates tricolor* (SCHMIDT 1981); de leeftijd van deze larve is ongeveer 35 dagen.

De ontwikkelingsduur van de, onder labomstandigheden opgekweekte (zie 3.2. Materiaal en methoden), larven bedroeg ongeveer zeven weken (zie figuur 3.3.2.B). Na de eerste vier en een halve week van deze periode kwamen de achterpoten tevoorschijn. De voorpoten braken slechts enkele dagen voor de metamorfose uit de lichaamswand. De ontwikkeling van deze poten vindt grotendeels in het lichaam plaats. Op het ogenblik dat de voorpoten verschijnen scheuren ze, door hun groei, de voorheen beschermende lichaamsmembranen open. De metamorfose start op dit moment. De finale lengte van de larven bedraagt ongeveer 30 mm. Gedurende de metamorfose adsorberen ze hun staart en komen uiteindelijk als kleine (8-12mm) kikkertjes aan land. Deze juveniele kikkers hebben nog niet de intensief roodbruine kleur van de adulte kikkers maar zijn eerder lichtbruin van kleur. De dorsale patronen verschijnen pas enkele weken na het aan land komen. Een eerste vocalisatie van de jonge kikkers werd opgemerkt zes maanden na de metamorfose. Exacte bepalingen van de aanvang van de geslachtsrijpe leeftijd werden niet gedaan. ZIMMERMANN vermeldt in een artikel dat jonge kikkers reeds na zeven maanden succesvol kunnen voortplanten (ZIMMERMANN



1983). Tijdens de thesisperiode werden er in totaal 14 jonge kikkers opgekweekt. Wetende dat er 236 eieren uit 12 legsels geproduceerd werden (zie eerder), levert dit ons een larvale overleving van slechts 6% op. Het lage aantal legsels is een gevolg van het feit dat de seksen tijdens het grootste gedeelte van het verdere onderzoek gescheiden werden. De oorzaak van de zeer lage overleving is me onbekend.

Onder natuurlijke omstandigheden of in grote terraria en tropische serres kruipen de larfjes na het doorbreken van de geleimantel (zie eerder) op de rug van de vader (persoonlijke waarnemingen). De vader zal deze larfjes nu naar een geschikt poeltje brengen waar de larven de rest van hun ontwikkeling gaan doormaken. De vader kan zeer selectief zijn betreffende de vereiste kwaliteiten van dit water. De larven verblijven gedurende deze queeste, die enkele dagen in beslag kan nemen (HESELHAUS 1992), op de rug van de vader. Na het vinden van een geschikte poel worden de larven in dit water afgezet en eindigt, bij deze soort althans, alle verdere ouderzorg. Bij andere pijlgifkikkers werd er zowel vaderzorg, moederzorg als biparentale ouderzorg (zie SUMMERS 1997) vastgesteld (zie ook eerder: 1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae).

Agressief gedrag (DUELLMAN 1966) manifesteert zich wanneer een ander mannetje het legsel of een eventuele eilegplaats benadert. Het residente mannetje tracht dan op de rug van zijn rivaal te kruipen en hem door middel van een cephalische of axillaire amplexus tegen de grond aan te duwen en hem zo te verhinderen de eitjes te roven of te beschadigen (persoonlijke waarnemingen). Er ontstaat een soort worstelpartij waarbij het residente mannetje vaak blijkt te winnen (persoonlijke waarnemingen). Deze verdediging is zeer efficiënt, zodat er slechts weinig legsels verloren gaan. Nooit werd mannelijke agressie ten overstaan van vrouwelijke individuen opgemerkt. Vrouwelijke agressie heb ik bij deze soort ook nooit opgemerkt. De vrouwtjes hebben vrij toegang tot de territoria (zie ook verder bij Hoofdstuk 4: Observaties betreffende territorialiteit en vocalisatie). Bij sommige andere pijlgifkikkersoorten (onder andere *Dendrobates auratus* en *Phyllobates vittatus*) werd wel vrouwelijke agressie opgemerkt (SUMMERS 1989, 1990, 1992a, 2000). Tussen de vrouwtjeskikkers ontstond telkens contest competitie voor een roepend mannetje. Belangrijk is hier om op te merken dat de mannetjes bij deze soorten vaak polygaam zijn. Een interessant experiment zou eruit kunnen bestaan de seks ratio artificieel te wijzigen. Men zou in het veld mannetjes kunnen wegvangen of in gevangenschap één mannetje kunnen plaatsen in een terrarium met een grote overvloed aan wijfjes. Misschien gaan de vrouwtjes hier wel de eitjes van soortgenoten verorberen zodat het mannetje niet langer aan ouderzorg moet doen. Hierdoor wordt hij in staat gesteld een volgend legsel bij haar te bevruchten.

Zowel het ethogram met de bespreking als de stimulus-reactieketen (zie figuur 3.1.1.) kunnen als basis dienen voor verder meer gedetailleerd onderzoek.

Enkele belangrijke gedragingen worden in hoofdstuk 5 in nader detail bestudeerd.



4. MORFOLOGISCHE METINGEN

4.1. INLEIDING

De meeste kikkers hebben, wat de grootte betreft, een seksueel dimorfisme (DUELLMAN en TRUEB 1994). Vrouwelijke individuen blijken in 90 % van de onderzochte gevallen groter dan de mannetjes te zijn (ANDERSSON 1994). Ook de legselgrootte neemt toe met de vrouwelijke afmetingen (ANDERSSON 1994). Bij 13 van de 32 kikkersoorten, waar gevechten tussen mannetjes werden opgemerkt (en beschreven), blijken de mannetjes groter te zijn dan de vrouwtjes. Het bezit van een grote lichaamslengte blijkt voordelig te zijn in contest competitie (TRIVERS 1972, WELLS 1978; zie eerder: 1.1.2. Seksuele selectie bij de kikkers). Toch blijken bij de meeste van deze soorten, de mannetjes kleiner te zijn dan de vrouwtjes en dit ondanks het feit dat lichaamsgrootte positief gecorreleerd is met de overwinningskans (DAVIES en HALLIDAY 1979).

Bij *Epipedobates tricolor*, waar mannelijke kikkers dezelfde verschijningsvorm hebben als vrouwelijke kikkers, werd nagegaan of er verschillen zijn tussen de seksen in lengte en gewicht. Ook werd, per sekse, het verband onderzocht tussen het gewicht en de lengte.

4.2. MATERIAAL EN METHODEN

In totaal werden er 15 mannelijke kikkers en 10 vrouwelijke kikkers gemeten en gewogen. De lengtebepaling werd uitgevoerd met een digitale schuifpasser (Mitutoyo® *Digimatic*; nauwkeurigheid tot op 0.01 mm). Zoals gebruikelijk is, wordt bij kikkers de snuit-ischium lengte bepaald (zie figuur 4.2.1.). Voor de meting werd het kikkertje met een achterpoot vastgehouden.



Figuur 4.2.1. : Bepaling van de snuit-ischium lengte bij *Epipedobates tricolor*.



Wat de gewichtsbepalingen betrof, werd gebruik gemaakt van een digitale balans (Mettler® *College* ; nauwkeurigheid tot op 0.1 mg). Elke kikker werd gewogen in een plastic doosje (brutogewicht). Na deze weging werd het doosje zonder de kikker gewogen. Het gewicht van het doosje werd van het brutogewicht afgetrokken.

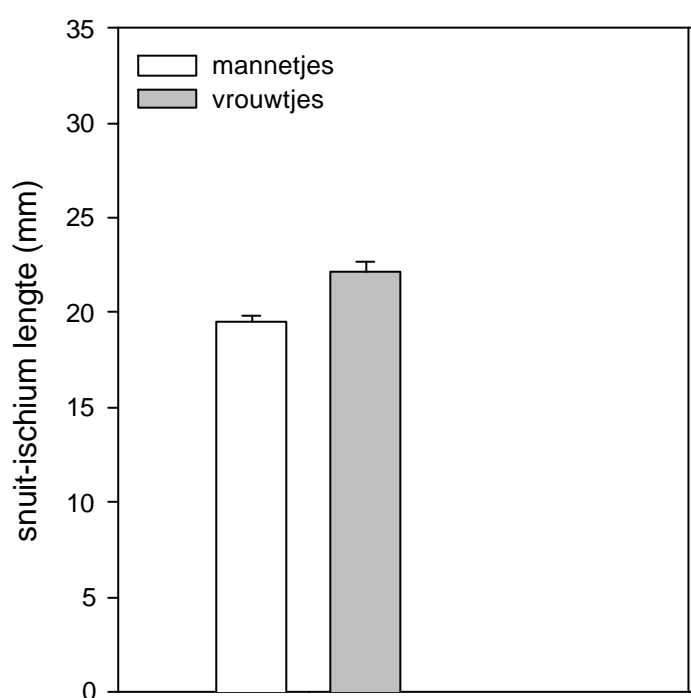
Om van deze metingen de gemiddeldes en standaardfouten te bepalen werd het statistische programma SPSS gebruikt.

Om na te gaan of de lengtes en gewichten verschillen tussen de seksen, werd een students t-test gehanteerd. Hiervoor werd het statistische programma STATISTICA gebruikt.

Mogelijke verbanden tussen gewicht en lengte werden nagegaan via een Pearson product moment correlatie. Ook hiervoor werd het programma STATISTICA gebruikt.

4.3. RESULTATEN

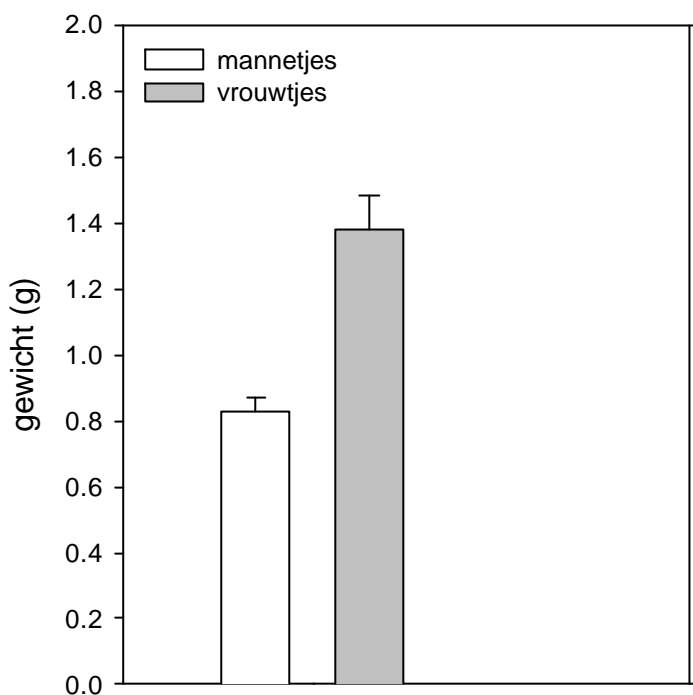
Mannelijke individuen blijken significant kleiner dan vrouwelijke individuen te zijn (t-test: $t = -4.99$; $df = 23$; $p = 0.00005$; zie figuur 4.3.1.). Een gemiddeld mannetje heeft een lengte van 19.487 ± 0.311 mm ($n = 15$). Een gemiddeld vrouwtje heeft daarentegen een lengte van 22.184 ± 0.472 mm ($n = 10$; zie figuur 4.3.1. en de samenvattende tabel 4.3.1.).



Figuur 4.3.1. : De snuit-ischium lengte wordt hier weergegeven voor de mannelijke en vrouwelijke individuen (totaal 25 individuen).



Wat het gewicht betreft, zijn mannelijke individuen significant lichter dan vrouwelijke individuen (t-test: $t = -5.814$; $df = 23$; $p = 0.000006$; zie figuur 4.3.2.). Een gemiddeld mannetje heeft een gewicht van 0.827 ± 0.041 g ($n = 15$) en een gemiddeld vrouwtje weegt 1.381 ± 0.100 g ($n = 10$; zie figuur 4.3.2. en de samenvattende tabel 4.3.1.).



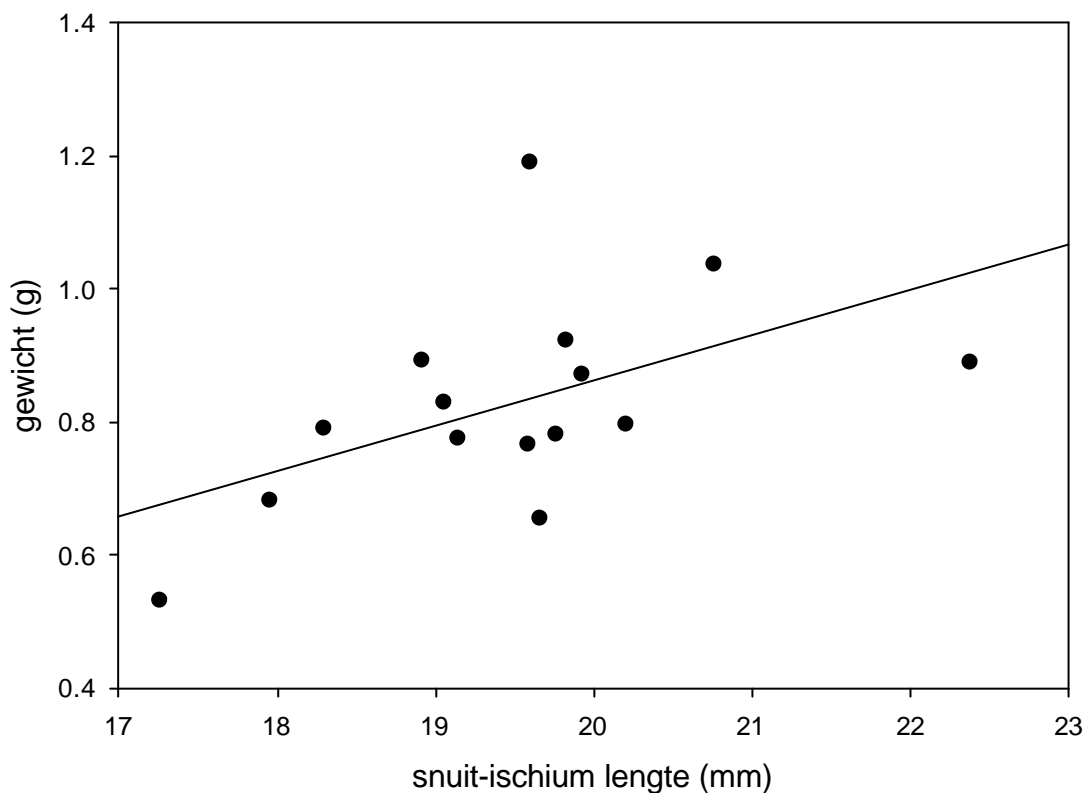
Figuur 4.3.2. : Het gewicht wordt hier weergegeven voor de mannelijke en vrouwelijke individuen (totaal 25 individuen).

Tabel 4.3.1. : Samenvattende tabel met de gegevens van de snuit-ischium lengte en het gewicht weergegeven voor beide seksen.

geslacht	Snuit-ischium lengte (mm)	Gewicht (g)
Mannelijk	19.487 ± 0.311	0.827 ± 0.041
Vrouwelijk	22.184 ± 0.472	1.381 ± 0.100



Bij de mannelijke individuen blijkt er een significante positieve correlatie tussen de lengte en het gewicht te bestaan (Pearson-correlatie: $r = + 0.522$; $n = 15$; $p = 0.0460$; zie figuur 4.3.3.).



Figuur 4.3.3. : Verband tussen de snuit-ischium lengte en het gewicht bij de mannetjes (n= 15).

Bij de vrouwelijke individuen blijkt er geen significante correlatie tussen de lengte en het gewicht te bestaan, alhoewel er wel een trend aanwezig is (Pearson-correlatie: $r = + 0.578$; $n = 10$; $p = 0.080$).



4.4. BESPREKING

De resultaten geven weer dat mannelijke kikkers significant kleiner zijn dan de vrouwelijke kikkers. Toch werd er ook bij deze pijlgifkikkersoort mannelijke agressie waargenomen. Het is geweten dat grotere mannetjes tijdens gevechten tussen mannetjes hogere overwinningskansen zullen hebben (zie eerder). Wanneer er scramble competitie zou optreden zou er een selectie gebeuren op mobiliteit. De snelste individuen zullen het eerst bij de wijfjes raken. Hier hebben kleinere en lichtere individuen een voordeel op de grotere en zwaardere individuen. Omdat de bestudeerde soort tot de aanhoudende broeders (zie 1.3. De studiesoort) kan gerekend worden, is een scramble competitie onwaarschijnlijk. Fertiele vrouwelijke individuen zijn gedurende het hele jaar aanwezig en de mannetjes moeten bovendien niet buiten hun 'home-range' treden om geschikte territoria en eilegplaatsen te vinden. Er blijkt een 'constraint' op de selectie naar grote mannelijke individuen te bestaan. Welke remming dit zou kunnen zijn is niet geweten. Misschien kunnen kleinere mannetjes beter zonder voedsel gedurende de tien tot twintig dagen durende legselbewaking (zie 3.3). Bij het waterhoen, waar ook mannelijk broedgedrag optreedt, bleek dit zo te zijn (ANDERSSON 1994). Bij de meeste van de pijlgifkikkersoorten blijken de mannelijke kikkers overigens kleiner dan de vrouwelijke kikkers te zijn (SILVERSTONE 1976). Kyle SUMMERS suggereerde me een andere hypothese. Volgens hem zou er een fecunditeitshypothese op de vrouwtjes inwerken. Algemeen kan hier gesteld worden dat hierdoor bij soorten met relatief grote legsels een groter seksueel grootte dimorfisme optreedt.

De gemiddelde afmetingen voor de vrouwtjes en de mannetjes (zie tabel 4.3.1.), blijken in overeenstemming te zijn met de literatuurgegevens. SILVERSTONE vermeldt de afmetingen van de vier syntypes (SILVERSTONE 1976). Voor de twee mannelijke kikkers bedroeg de gemiddelde afmeting 20.3 mm. De twee vrouwtjes hadden een gemiddelde afmeting van 22.3 mm. SILVERSTONE vermeldt in zijn artikel echter ook de gemiddelde afmetingen van een andere populatie tricolors. Deze individuen bleken groter te zijn dan de syntypes en de door mij bekomen afmetingen. Zo waren de mannetjes ($n=14$) hier gemiddeld 22.3 ± 0.42 mm groot. De vrouwtjes ($n=25$) waren hier 24.4 ± 0.30 mm groot (SILVERSTONE 1976). Dit toont aan dat er in Ecuador en Peru verschillende populaties van deze pijlgifkikkersoort bestaan die elk fenotypisch verschillend aan mekaar zijn (zie eerder: 1.3. De studiesoort). Hoogstwaarschijnlijk zijn de kikkers die in deze thesis bestudeerd werden allen oorspronkelijk afkomstig uit het verspreidingsgebied van de beschreven syntypes.

Mannelijke kikkers blijken ook significant lichter te zijn dan de vrouwelijke kikkers. Wanneer we het verband nagaan tussen lengte en gewicht, blijkt inderdaad dat er bij de mannetjes een significante positieve correlatie bestaat tussen deze twee maten. Bij de vrouwelijke kikkers was dit verband niet significant. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat niet alle vrouwtjes eieren in hun lichaam droegen op het ogenblik dat ze gewogen werden. Hierdoor kan het gewicht tussen vrouwtjes aanzienlijk verschillen. De voorraad eieren is zelfs uitwendig waar te nemen bij de fertiele vrouwelijke kikkers.

Of grotere vrouwtjes grotere legsels produceren, is niet geweten bij deze soort. Tijdens de broedbiologie (zie hoofdstuk 3) werden er onvoldoende vrouwtjes ($n=3$) geïdentificeerd om hier een uitsluitsel over te kunnen geven. Een toekomstige studie met een voldoende grote steekproef zou de aangewezen manier zijn om dit na te gaan.

Samenvattend kunnen we stellen dat mannelijke individuen van de studiesoort kleiner en lichter zijn dan de vrouwelijke individuen.



5. OBSERVATIES MET BETREKKING TOT TERRITORIAAL EN VOCAAL GEDRAG

5.1. INLEIDING

Bij de meeste soorten van de pijlgifkikkers treedt er territoriaal gedrag op (BAUGH en FORESTER 1994; BUNNELL 1973; CRUMP 1972; DUELLMAN 1966; McVEY *et al.* 1981; ROITHMAIR 1992, 1994; SUMMERS 2000; WELLS 1977a, 1977b, 1980a, 1980b; WEYGOLDT 1980). Meestal verdedigt het mannetje hier agressief een territorium. Bij sommige kikkers is dit echter het vrouwtje (WELLS 1977a, 1977b, 1980a, 1980b). Bij een zeer beperkt aantal soorten verdedigen beide seksen territoria (zie ook 1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae).

In haar doctoraatsthesis beschrijft ZIMMERMANN de temporele roepactiviteit bij de studiesoort (ZIMMERMANN 1985). Zij vermeldt dat deze kikkers gedurende de hele dag uitbundig roepen. In dit doctoraat worden echter slechts kwantitatieve gegevens verstrekt voor één, volgens haar, representatief mannetje.

Aan de hand van 'focal' observaties (zie 5.2.) werd er nagegaan welke van de seksen bij deze studiesoort territoriaal gedrag en/of agressie vertoonde. Speciale aandacht werd besteed aan de plaatsbezetting van alle individuen en aan fysieke interacties die optraden tussen individuen van zowel dezelfde als van de andere sekse.

Omwille van de, mijns inziens, onvolledige gegevens van ZIMMERMANN (1985) werd er ook nagegaan hoe de roepactiviteit evolueert tussen de ochtend- en avondobservaties.

5.2. MATERIAAL EN METHODEN

Alle observaties vonden plaats in een, door middel van rolluiken, verduisterde kamer. Gedurende deze waarnemingen brandden enkel de terrarialichten. De belichtingsapparatuur en -duur werden reeds eerder omschreven (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). Ook de gebruikte terraria zijn identiek aan de eerder beschreven terraria (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). Tien minuten alvorens de waarnemingen aan te vatten, werd de terrariumruit gekuist en van condenswater ontdaan. De observatie gebeurde, zittend op een stoel, op een afstand van ongeveer één meter van het terrarium. Door deze afstand te bewaren, zijn alle kikkers in staat hun natuurlijk gedrag te vertonen. De terraria werden eenmaal per dag gesproeid met op kamertemperatuur gebracht en van chloor ontdaan leidingwater. Het op kamertemperatuur brengen en ontchloren van het leidingwater vindt spontaan plaats door het water minstens 24 uur in de kikkerkamer te laten staan. De kikkers werden gevoederd met *Drosophila* (fruitvliegen). Deze fruitvliegen werden, om de andere dag, bestoven met calciumcarbonaat en een vitaminepreparaat (zie ook 2.1. Huisvesting en verzorging). Besproeiing en voeding vonden plaats tussen de ochtend en avondwaarnemingen in (zie verder). Wat de avondobservaties betrof, werden de kikkers ten laatste twee uur voor de observaties gevoederd. Hierdoor kunnen de gedragsobservaties onmogelijk gestoord worden door eventueel foerageergedrag. In het totaal werden er 13 mannelijke kikkers en 9 vrouwelijke kikkers geobserveerd. De dieren werden individueel herkend door middel van



het eerder vermelde herkenning patroon (zie 2.2. De studiesoort). Deze 22 individuen werden random verdeeld over vier terraria. Wel werd er rekening mee gehouden dat er minstens twee vrouwelijke individuen per terraria aanwezig waren. In totaal werden er maximaal acht individuen per terrarium geplaatst.

Er werden zowel ochtend- als avondobservaties gedaan. De ochtendobservaties vonden ten vroegste 30 minuten nadat de verlichting aansprong plaats en werden ten laatste aangevat twee uur erna. De avondobservaties werden ten vroegste aangevat drie uur vooraleer de lampen doofden.

Voor de gedragsobservaties werden er punttellingen gebruikt. Bij deze punttellingen werd op het einde van elke minuut genoteerd waar elk dier zich in het terrarium bevond. De observatieperiode bedroeg 30 minuten (punten) en werd per terrarium gedurende vijf achtereenvolgende kalenderdagen herhaald. Voor het noteren van deze gegevens werden standaardformulieren opgesteld waar de aanwezige kikkers per terrarium met hun herkenning patroon, de relatieve luchtvochtigheid, de temperatuur, het aanvangsuur en de datum genoteerd werden. Het observeren van elk terrarium werd zodanig gerandomiseerd dat elk terrarium, gedurende deze vijf achtereenvolgende kalenderdagen, op een verschillend tijdstip geobserveerd werd. Rekening houdend met zowel de ochtend- als avondobservaties werd dus elk terrarium en dus ook elke kikker in totaal gedurende 300 minuten geobserveerd. De totale observatietijd, voor de vier terraria samen bedroeg twintig uur (300 min x vier terraria). Wanneer een dier zich op de bodem bevond, werd eveneens genoteerd in welk van de negen kwadranten dit was (bijvoorbeeld: midden-rechts, voor-centraal, achter-links, ...). De vier grotjes werden genummerd volgens de eerder omschreven methode (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). Wanneer een kikker zich in de bromelia op een grotje (van de zijwanden) bevond, werd hij geregistreerd als zijnde op dat grotje.

Voor de verwerking van de gegevens werd de proportie van de totale tijd doorgebracht op een verhoging eerst voor elke kikker afzonderlijk berekend. Bovendien werd deze proportie eerst per observatiedag en periode berekend. Wanneer kikker x bijvoorbeeld gedurende een ochtendobservatie op observatiedag 1, 14 van de 30 observatiepunten een verhoog bezette, wordt deze proportie: $14/30 = 0.47$. Vervolgens werd, per kikker, het gemiddelde van de vijf observatiedagen, per periode, berekend. Ten slotte werd het algemeen gemiddelde berekend voor alle individuen en dit per observatieperiode.

Vocalisatie, fysieke en andere interacties tussen kikkers werden continu genoteerd. Bovendien werd dit in het vakje van de welbepaalde minuut genoteerd zodanig dat het mogelijk is om een beeld te krijgen van de herhaalfrequentie van de roep alsook van de interacties die er chronologisch optreden tussen bepaalde kikkers. Figuur 5.2.1. geeft een voorbeeld van een dergelijk ingevuld formulier voor een ochtendobservatie van terrarium 4.

Om het gemiddeld aantal roepen per uur te berekenen, werd op een analoge manier gewerkt als bij de proportieberekening. Telkens werd eerst per kikker het gemiddeld aantal roepen per uur per observatiedag en per periode berekend. Vervolgens werd ook hier het algemeen gemiddelde berekend voor alle individuen en dit per observatieperiode.



Omdat met proporties gewerkt werd, werden deze eerst getransformeerd (Boogsinus van de vierkantswortel). We gebruikten een twee-wegs ANOVA (gemengd ANOVA-model met periode als tweede factor en individu als random-effect) om de proporties tussen de verschillende individuen te kunnen vergelijken. Individu werd als random-effect in het model gestoken omdat de gegevens voor beide perioden gepaard zijn (herhaalde metingen van dezelfde individuen) en dus niet onafhankelijk van mekaar zijn. Hierdoor moet het aantal vrijheidsgraden aangepast worden. Er werd eerst getest of er een significante interactie tussen periode en sekse was. Hiermee gingen we na of verschillen tussen de seksen afhankelijk waren van de periode die we beschouwden. We maakten een onderscheid tussen de ochtend en de avondperiode. Verder werd voor elke periode nog getest of er significante verschillen konden worden teruggevonden tussen de verschillende seksen. Vervolgens testten we ook of er voor elke sekse significante verschillen waren tussen de ochtend- en avondperiode.

Gemiddeldes en standaardfouten werden berekend met behulp van het statistische programma SPSS. Via de Shapiro Wilk's W-test uit STATISTICA werd nagegaan of al de gegevens al dan niet een normale verdeling volgen.

Om eventuele verschillen in roepactiviteit tussen de ochtend- en avondobservaties na te gaan werd de niet-parametrische en gepaarde WILCOXON-test gehanteerd. Deze WILCOXON werd eveneens met behulp van het statistische programma SPSS uitgevoerd.

Mogelijke verbanden tussen de proportie van de totale tijd dat een verhoging bezet werd en de mate van het roepen werden door middel van een SPEARMAN RANG correlatie getest. Deze niet-parametrische test werd met behulp van het programma STATISTICA uitgevoerd.



TERRARIUM: 4 *mannetjes: 3 datum: 4-2-00 temperatuur: 23,7
 *vrouwtjes: 3 aanvangstijd observaties: 10.50 vochtigheid: 78
 OBSERVATIE: OCHTEND

E. tricolor

	M16	M18	M19	V14	V17	V20
kenmerken						

1	H4P	H20 II	BMM	BAL	BMR	BMA
2	H40	I				
3		I				
4		II				
5		I				
6		I				
7		I				
8		PLB II				
9		I				
10	H4P	II				
11	H40	I				
12		I				
13		II				
14	H20	I				
15		I				
16		III				
17						
18	H30	I				
19						
20						
21						
22						
23						
24						
25			BML			
26						
27						
28						
29					H3P	
30					rechterzijde M16	
31						

Figuur 5.2.1. : Voorbeeldformulier voor de gedragsobservaties. Dit formulier geeft de gegevens weer voor een ochtendobservatie van terrarium 4. Gebruikte afkortingen: H4P=huisje 4 platform; H40=huisje 4 op; H3P=huisje 3 platform (analoog voor de andere huisjes); PLB= zangplatform links boven; BMM=bodem midden midden; BMA=bodem midden achter; BMR=bodem rechts midden; BML=bodem links midden. Streepjes zijn een voorstelling van de roepen geproduceerd binnen die minuut. Om de formulieren eenvoudig te houden werd er slechts na elke plaatsverandering de drielettercode neergeschreven. Lege cellen wijzen dus op een identieke plaats als de laatst ingevulde cel erboven.



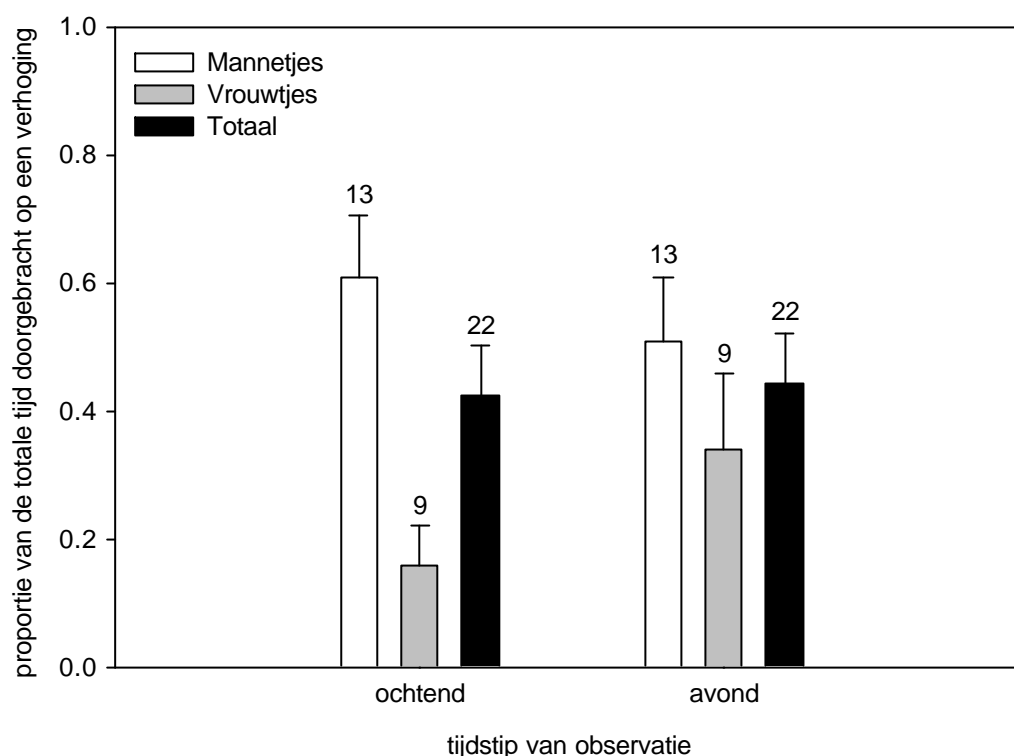
5.3. RESULTATEN

Wat de plaatsbezetting van de pijlgifkikkers in de terraria betreft, blijkt er een significante seks-periode interactie te bestaan (zie tabel 5.3.1. en figuur 5.3.1.). Dit betekent dat de verschillen tussen de seksen afhankelijk zijn van de periode. Uit figuur 5.3.2. blijkt dat de mannelijke kikkers gedurende de ochtendobservaties meer verhogingen bezetten. Hun proporties zijn significant hoger dan deze van de wijfjes (t-test; $t = 3.01$, $df = 24$, $p = 0.006$). Zo brengen mannelijke kikkers 61 ± 9.5 % van de totale ochtend observatietijd op een verhoog door (zie figuur 5.3.1.). De vrouwtjes brengen daarentegen slechts 16 ± 6 % van de totale ochtend observatietijd op een verhoging door (zie figuur 5.3.1.). Bij de avondobservaties blijkt dit interseksueel verschil weg te vallen; met andere woorden de mannetjes brengen hun tijd dan niet significant meer op een verhoging door dan de vrouwtjes (t-test; $t = 1.27$, $df = 24$, $p = 0.22$). Mannetjes brengen hier 51 ± 10 % door op een verhoging en de vrouwelijke kikkers 34 ± 12 % (zie figuur 5.3.1.).

Tabel 5.3.1.:

Factor	F	df	p
Periode	0.58	1, 20	0.455
Sekse	5.05	1, 20	0.036
Periode*Sekse	8.20	1, 20	0.0096

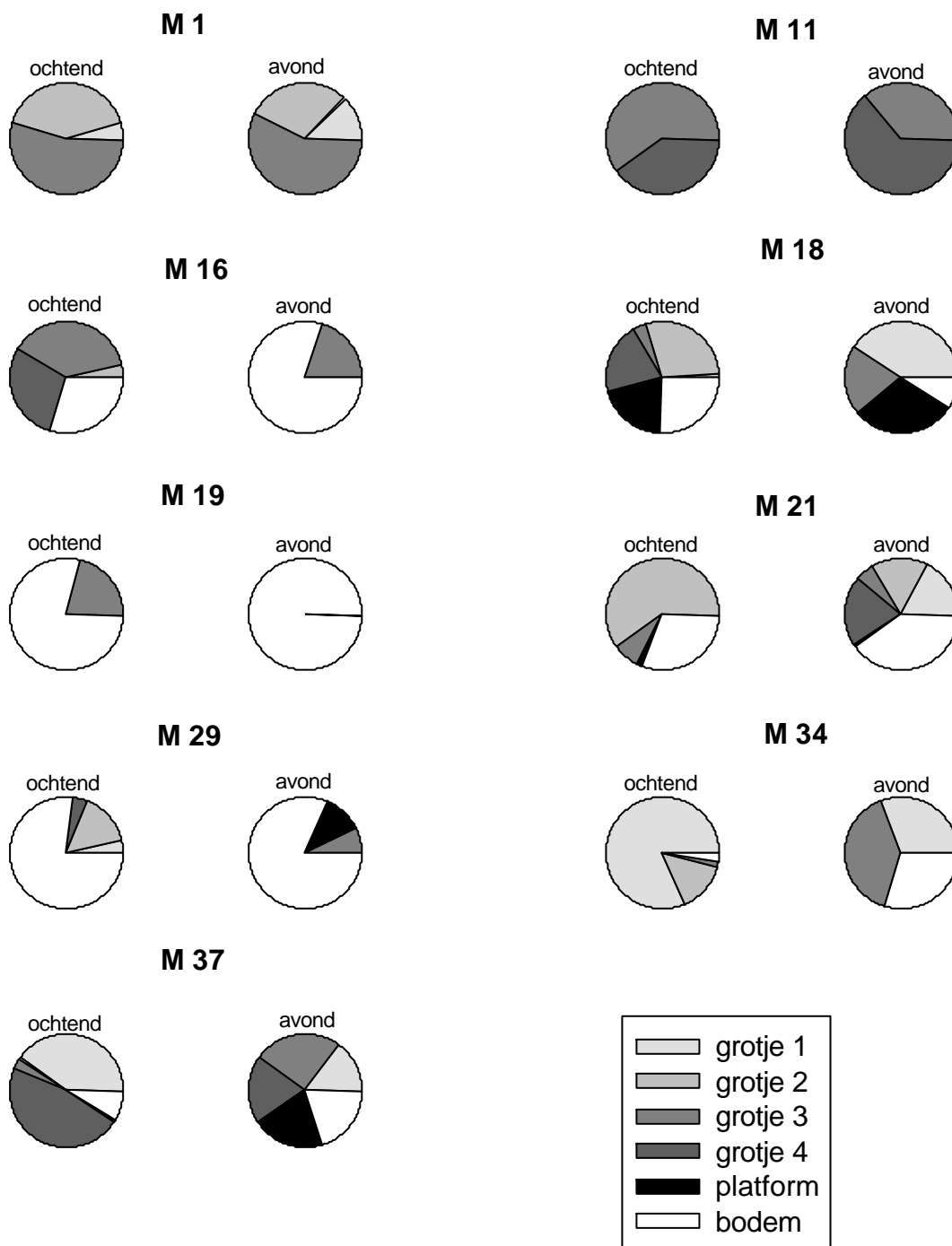
Bij de mannetjes blijkt er geen significant verschil tussen de ochtend- en avondobservaties, wat verhoogbezetting betreft, te bestaan (61 ± 9.5 % gedurende de ochtend versus 51 ± 10 % gedurende de avond; t-test; $t = 1.64$, $df = 20$, $p = 0.12$). Vrouwelijke kikkers daarentegen blijken tijdens de avondobservaties meer verhogingen te bezetten (34 ± 12 % gedurende de avond versus 16 ± 6 % gedurende de ochtend; t-test; $t = -2.36$, $df = 20$, $p = 0.029$). Zie figuur 5.3.1. voor een grafische weergave van de gegevens.



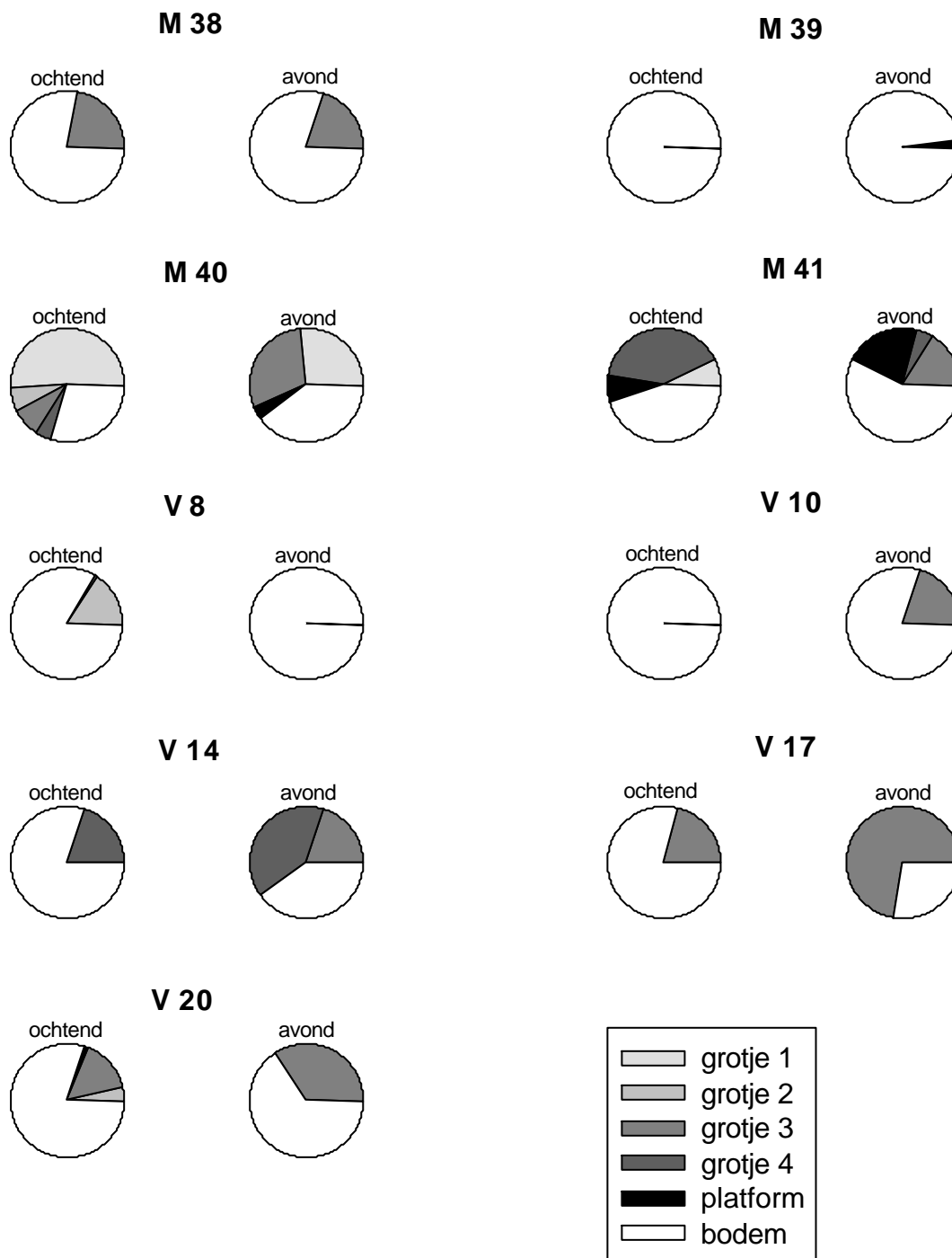
figuur 5.3.1. : Proportie van de totale observatietijd doorgebracht op een verhoog. Het getal boven de standaardafwijking aanduiding geeft het aantal individuen weer.

Alle waargenomen roepen werden door mannelijke kikkers geproduceerd. Deze roepen werden door 10 van de 13 mannetjes geproduceerd. Drie mannelijke kikkers (M19, M29 en M39) hebben gedurende de observatieperiode niet gefloten (zie figuur 3.3.3.). Vrouwelijke vocalisatie werd nooit opgemerkt. Gedurende de 20 uur observatie werden er in totaal 2036 roepen genoteerd; 92 % van deze roepen werd gedurende de ochtend geproduceerd. Bovendien blijkt 91.6 % van deze ochtendlijke roepen op een verhoog te zijn gebeurd. Individuele prestaties van de dertien mannetjes worden weergegeven aan de hand van figuur 5.3.3. . Roepende mannetjes van hetzelfde terrarium verbleven steeds op een minimale afstand van 10 cm van elkaar verwijderd.

Agressieve interacties werden enkel waargenomen tussen mannelijke individuen. Telkens ontstond het conflict wanneer een indringer het grotje van een roepende kikker wou betreden. Deze contest gedragingen waren identiek aan deze beschreven in het ethogram (zie 3.3. Resultaten en bespreking).

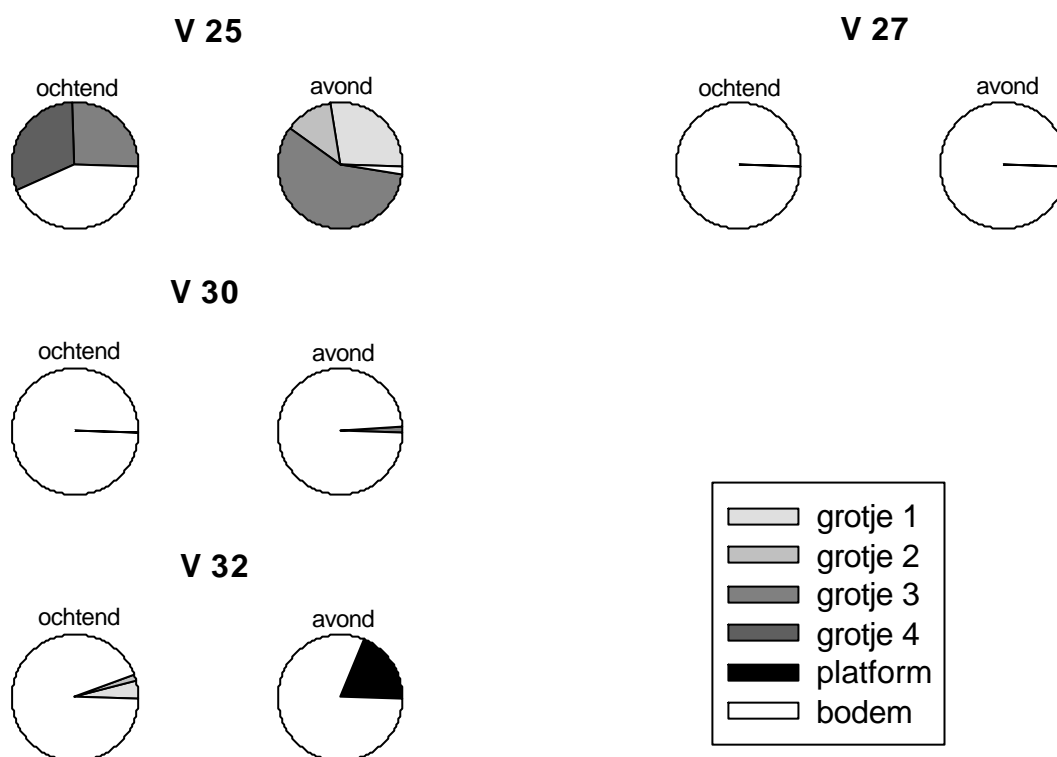


Figuur 5.3.2. : Taartdiagrammen van de plaatsen bezet door elk van de 22 individuen. Met platform worden hier de eerder vermelde zangplatformen bedoeld (zie 2.1.). De indeling van de taart start met grotje 1 op 3 uur; vervolgens wordt de legende doorlopen in tegenwijzerzin in. De letter 'M', boven de taarten slaat op 'mannetje'; het cijfer erachter duidt de nummer van het individu aan; analoog voor de vrouwtjes. Opgelet de figuur loopt door op de volgende twee pagina's.



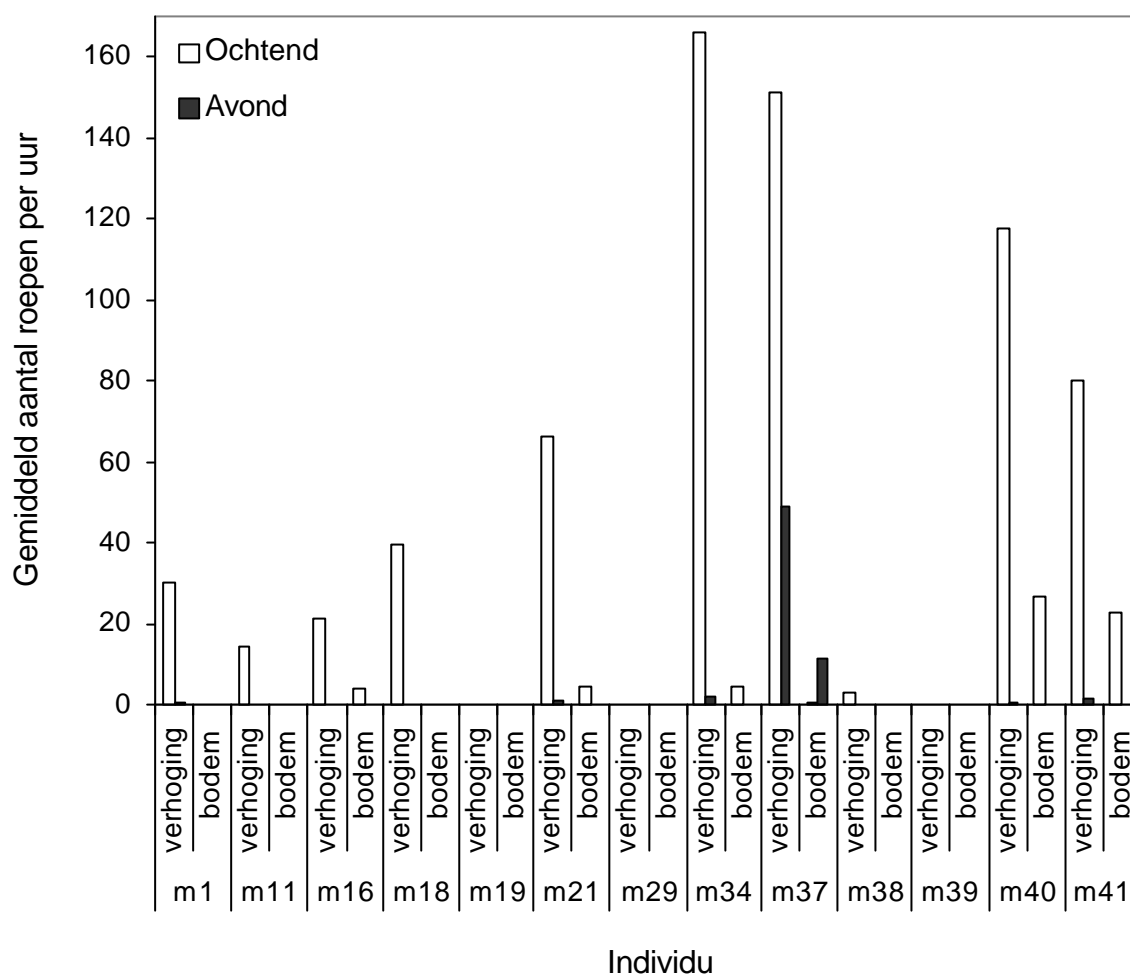
Vervolg van

figuur 5.3.2. : Taartdiagrammen van de plaatsen bezet door alle individuen. Met platform worden hier de eerder vermelde zangplatformen bedoeld (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). De indeling van de taart start met grotje 1 op 3 uur; vervolgens wordt de legende doorlopen in tegenwijzerzin in.



Vervolg van

figuur 5.3.2. : Taartdiagrammen van de plaatsen bezet door alle individuen. Met platform worden hier de eerder vermelde zangplatformen bedoeld (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). De indeling van de taart start met grotje 1 op 3 uur; vervolgens wordt de legende doorlopen in tegenwijzerzin in.

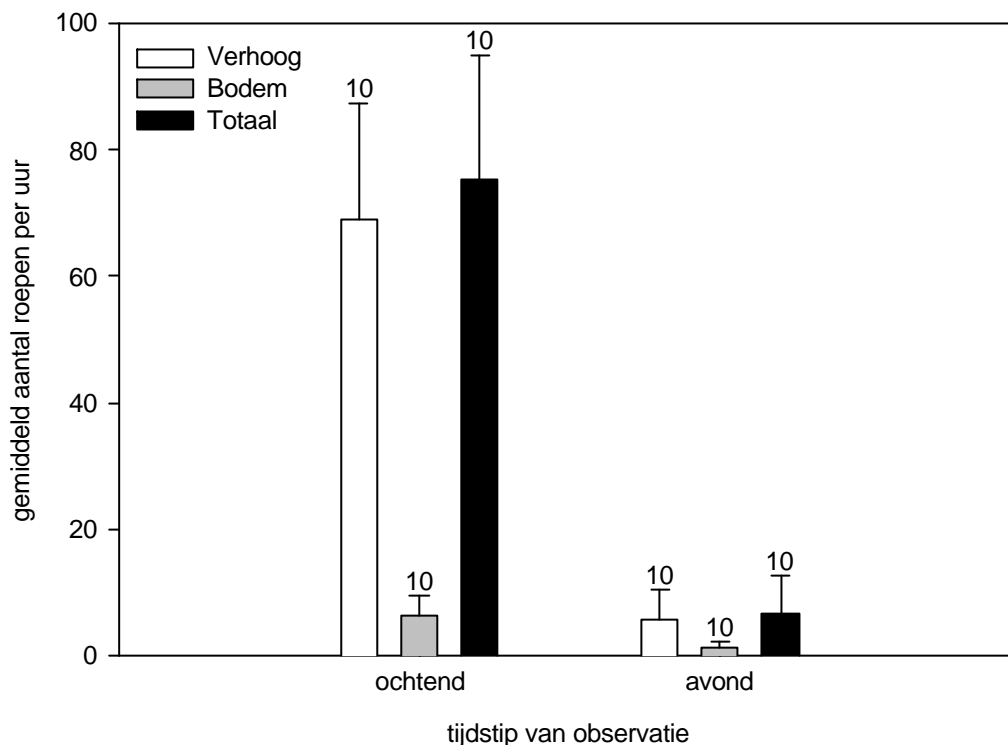


Figuur 5.3.3. : Individuele zangprestaties van alle mannelijke individuen (n= 13). Witte blokken geven de prestaties weer gedurende de ochtendobservaties; zwarte blokken deze van de avondobservaties.

Mannelijke kikkers blijken in de ochtend significant meer te roepen dan in de avond (Wilcoxon-test; $z = -2.80$, $n = 10$, $p = 0.0051$). Het gemiddeld aantal roepen per uur bedraagt 's morgens 75.22 ± 19.78 . Het gemiddeld aantal roepen 's avonds bedraagt slechts 6.64 ± 5.98 roepen per uur. De gegevens tonen ook aan dat de meeste roepen significant meer op een verhoging plaats vonden (Wilcoxon-test; $z = -2.24$, $n = 8$, $p = 0.025$). Het steekproefaantal was hier acht omdat de drie niet-roepende mannetjes én twee mannetjes (M1 en M11) die constant op een verhoging zaten, weggelaten werden. Voor de plaatsbezetting van elk individueel mannetje verwijs ik naar figuur 5.3.2. . Gedurende de ochtendobservaties werden gemiddeld 68.90 ± 18.46 roepen per uur op een verhoging geproduceerd (zie figuur 5.3.4). de bodem geproduceerd. 's Avonds werden er gemiddeld 5.52 ± 4.86 roepen per uur op een verhoging en 1.12 ± 1.12 roepen per uur op de bodem geproduceerd (zie figuur 5.3.4).



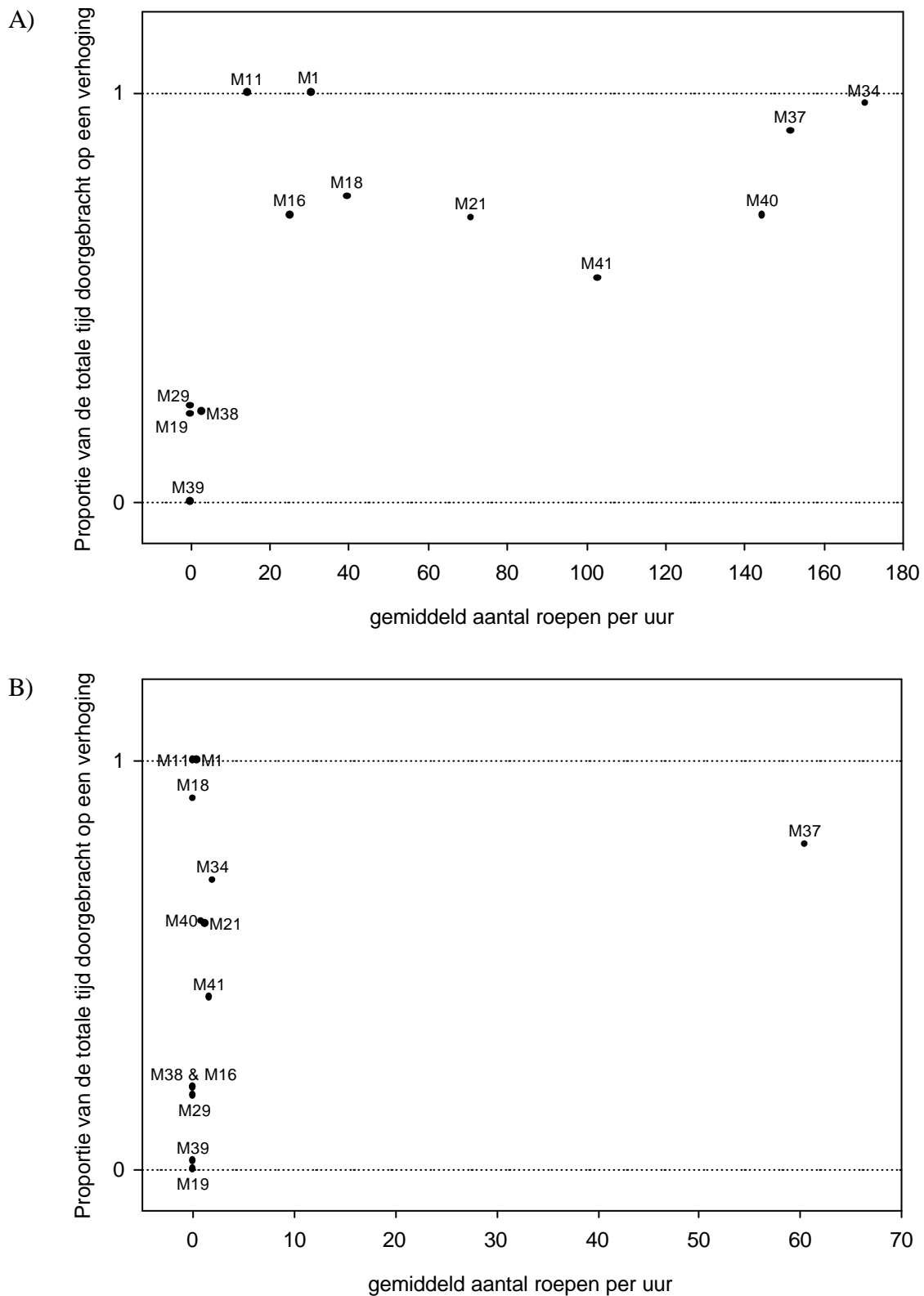
De roepende mannelijke kikkers ($n=10$) hebben een variatie in roepherhalingsfrequentie van 1 tot 10 roepen per minuut. Toch blijft 90 % van deze kikkers tussen de 1 tot 7 roepen per minuut.



Figuur 5.3.4.: Algemeen gemiddeld aantal roepen voor de mannelijke kikkers ($n=10$) in relatie tot de plaatsbezetting voor zowel de ochtend- als avondobservaties. Het getal boven de standaardafwijking aanduiding geeft het aantal individuen weer.

Zoals eerder aangehaald hebben drie mannetjes niet gezongen tijdens de observatieperiode. Wanneer we kijken naar hun proporties van de totale tijd dat ze op een verhoging zaten, is dit voor de ochtendobservaties achtereenvolgens voor mannetje 19, 29 en 39: 0.21, 0.23 en 0 (zie figuur 5.3.2.). Wat de avondobservaties betreft zijn deze proporties respectievelijk 0, 0.18 en 0.02 (zie figuur 5.3.2.). Door deze individuen wordt 's ochtends (enkel relevant) significant minder een verhoog bezet dan de roepende mannetjes (t -test; $t=3.60$, $df=11$ $p=0.004$).

Bij de mannetjes werd er nagegaan of er een verband bestaat tussen de proportie van de totale tijd dat een verhoog bezet werd en de mate van het roepen (gemiddeld aantal roepen per uur). Dit verband werd onderzocht voor zowel de ochtend- als avondobservaties. Bij de ochtendobservaties blijkt er inderdaad een significant positief verband te bestaan (Spearman rang-correlatie; $R_s=0.584$, $n=13$, $p=0.036$; zie figuur 5.3.6. A). Tijdens de avondobservaties is er geen significant verband (Spearman rang-correlatie; $R_s=0.377$, $n=13$, $p=0.20$; zie figuur 5.3.6. B).



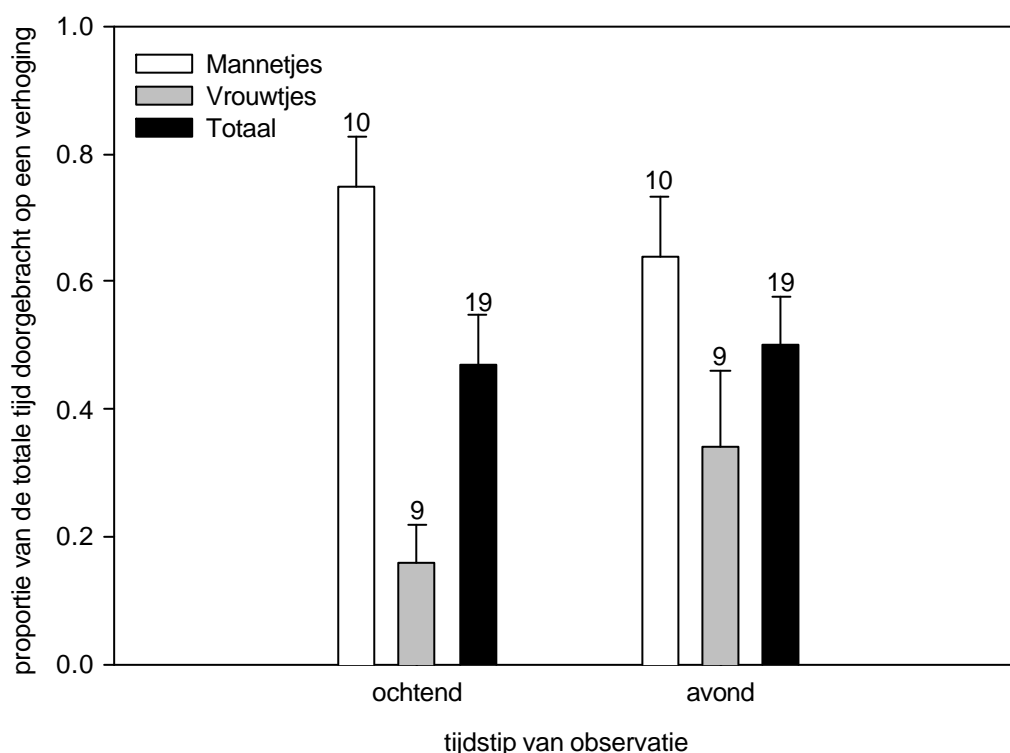
Figuur 5.3.6. : Verband tussen proportie van de totale tijd doorgebracht op een verhoging en het gemiddeld aantal roepen per uur. *Figuur A)* geeft het verband weer voor de ochtendobservaties en *figuur B)* geeft het verband weer voor de avondobservaties; merk op dat mannetje 37, in tegenstelling tot de andere mannelijke kikkers, ook veel roepen produceerde gedurende de avondobservaties.



Uit het voorgaande blijkt dat er voor de ochtendobservaties een significant positief verband bestaat tussen de proportie van de totale tijd doorgebracht op een verhoging en het gemiddeld aantal roepen per uur. Het is nu interessant om de eerst vermelde resultaten (zie paragraaf 1 van 5.3. Resultaten) te herrekenen maar dan zonder de drie niet-roepende mannetjes. Dit levert ons dezelfde significante resultaten op (zie tabel 5.3.2. en figuur 5.3.7.) Bovendien blijkt nu dat mannetjes ook gedurende de avondobservaties significant meer dan de vrouwtjes een verhoog bezetten (t-test; $t = 2.44$, $df = 22$, $p = 0.023$; zie figuur 5.3.7 en vergelijk ze met figuur 5.3.1).

Tabel 5.3.2.: Resultaten van een twee-wegs ANOVA (Gemengd ANOVA-model met periode en sekse als vaste factoren en individu als random effect) voor de proportie dat een verhoog bezet werd

Factor	F	df	p
Periode	0.54	1, 17	0.47
Sekse	13.29	1, 17	0.002
Periode*Sekse	7.04	1, 17	0.017



Figuur 5.3.7.: Proportie van de totale observatietijd doorgebracht op een verhoog in relatie tot het tijdstip van observatie. Het getal boven de standaardafwijking aanduiding geeft het aantal individuen weer.



5.4.BESPREKING

Om het territoriaal en roepgedrag van deze pijlgifkikker nader te bestuderen, heb ik voor het experimenteel design beschreven in paragraaf 5.2. gekozen. Volgens mij kan men met dit design een goede benadering van het natuurlijke territoriale en roepgedrag bekomen.

Wanneer we voorgaande resultaten bekijken, blijkt bij deze soort het mannetje territoriaal gedrag te vertonen. Ze verdedigen, hoger gelegen, eilegplaatsen door te roepen en door eventuele indringers agressief te verjagen.

In het design van dit experiment waren de grotten de territoria en de filmroldoosjes de eilegplaatsen. De hier vermelde territoria waren erg klein (ongeveer 0.02 m²). De interterritoriale afstand bedroeg maar ongeveer 15 cm. Hoe groot de territoria in natuurlijke omstandigheden zijn, is nog niet onderzocht bij deze soort. Misschien zijn hun territoria in de natuur ook wel erg klein. Veldstudies bij andere pijlgifkikkers vermelden territoria groottes van 0.25 tot 156 m² (ROITHMAIR 1992: 0.25-26 m² bij *Epipedobates femoralis*; ROITHMAIR 1994: 4-156 m² bij *Epipedobates trivittatus*; SUMMERS 2000: 13.1 ± 4.4 m² bij *Colostethus talamancae*, 5.8 ± 2.9 m² bij *Colostethus nubicola*, 2.8 ± 1.4 m² bij *Dendrobates granuliferus* en 6 ± 7 m² bij *Phyllobates vittatus*). In de standaard terraria, met een bodemoppervlak van 0.25 m², bezetten meerdere mannetjes gelijktijdig verschillende territoria. Misschien zijn de territoria in de natuur groter maar kan territoriumgrootte gewijzigd worden naar gelang de beschikbare ruimte. Territoriumgrootte is afhankelijk van de roepactiviteit. Verhoogde roepactiviteit vergt hogere energiekosten (zie 1.2.1. Vocalisatie bij de kikkers). Deze voorgaande stellingen houden in dat territoriumgrootte zeer waarschijnlijk de mannelijke kwaliteit van het individu weerspiegelt (ROITHMAIR 1992).

Een interessant experiment zou eruit kunnen bestaan om de oppervlaktes van alle grotjes te veranderen zodat er artificieel grotere en kleinere territoria ontstaan. Men zou het roepgedrag van de individuen op elk territorium moeten analyseren en kijken of de hypothese van ROITHMAIR (1992) ook klopt bij deze soort. Bovendien zou men het aantal vrouwtjes in dit terrarium kunnen beperken zodat er een sterke competitie om partners en goede territoria zal ontstaan. Deze methode kan dan ook beschouwd worden als een alternatieve (in plaats van playback experimenten) manier om de selectieve vrouwelijke partnerkeuze te testen (zie ook hoofdstuk 6).

Uit de resultaten bleek dan ook dat mannetjes die een grotje (verhoog) bezetten, significant meer riepen dan mannetjes die op de bodem verbleven.

Mannetjes bleken gedurende de ochtendobservaties significant meer een verhoging te bezetten dan de vrouwtjes. Tijdens de avondobservaties zaten de mannetjes echter niet significant meer op een verhoging dan de vrouwtjes. Wat de vrouwtjes betreft zaten zij meer 's avonds op een verhoog dan 's ochtends. Een mogelijke verklaring voor deze resultaten is dat vrouwtjes voornamelijk in de namiddag eieren afzetten. Ze gaan dan pas in de namiddag de mannelijke territoria verkennen en betreden.

De mannetjes verdedigden de territoria gedurende de gehele dag. Misschien worden de territoria elke ochtend opnieuw ingenomen. Bij een vroege inspectie van de terraria (enkele minuten vooreer de belichting aansprong) merkte ik op dat bijna alle individuen van de terraria op de bodem verbleven. Waarschijnlijk brachten zij hier de nacht door. Bij het



aanspringen van de belichting werden snel alle territoria weer ingenomen door de mannetjes, terwijl de vrouwtjes op de bodem bleven.

Het zou interessant zijn om een studie uit te voeren waar ook de slaappleaatsen van alle individuen onderzocht worden. Hier zou dan ook bij het ochtendgloren (het aanspringen van de belichting in semi-natuurlijke omstandigheden) moeten geobserveerd worden of er meer agressie optreedt onder de mannetjes. Vermoedelijk vertonen mannelijke individuen tijdens de nachtrust geen territoriaal gedrag en moeten dus de territoria elke ochtend weer opnieuw ingenomen worden.

Wanneer we naar de resultaten kijken van het roepgedrag blijken enkel mannetjes geluid te produceren. Dit is in overeenstemming met alle andere onderzochte studies bij pijlgifkikkers (onder andere: BUNNELL 1973; DE LA RIVA *et al.* 1996; MYERS en DALY 1976; WELLS 1980; ZIMMERMANN en RAHMANN 1987). Tien van de dertien mannetjes bleken te roepen. De drie niet-roepende mannetjes verbleven significant meer op de bodem. Een mogelijke verklaring is dat deze mannetjes door een beïnvloeding van de andere mannetjes in het terrarium, niet in staat waren hun normale roepgedrag te vertonen. Zij zijn kwalitatief misschien minder begaafd om te roepen. Bovendien is het heel waarschijnlijk dat kikkers uit hetzelfde terrarium mekaars roepgedrag gaan beïnvloeden. Anderzijds is dit ook zo onder natuurlijke omstandigheden. Misschien gaan deze niet-roepers wel roepen indien ze alleen of met kwalitatief minder goede mannetjes dan zichzelf, geplaatst worden. Bij vele kikkersoorten werd ook satelliet gedrag opgemerkt (HOWARD 1978; PERRILL *et al.* 1978; zie ook 1.1.2. Seksuele selectie bij de kikkers). Bij de pijlgifkikkers werd dit echter nog nooit opgemerkt. Ook ik heb dit nog nooit waargenomen bij pijlgifkikkersoorten in gevangenschap. De mogelijkheid bestaat echter dat dit gedrag ook bij deze kikkergroep optreedt als een 'best-of-a-bad-job' strategie.

De roepen werden significant meer in de ochtend en op een verhoging waargenomen. Er werd, wat de ochtendobservaties betreft, een positief verband gevonden tussen de verhoogbezetting en de roepactiviteit. Het feit dat de roepen meer 's ochtends geproduceerd worden, is tegenstrijdig met de resultaten van ZIMMERMANN (1985). Wanneer we de hypothese van drie paragrafen terug opvissen, zou het inderdaad kunnen zijn dat mannetjes iedere morgen terug een territorium moeten veroveren. Deze 'ochtendlijke' roepen hebben dan waarschijnlijk als voornaamste functie de andere mannetjes ervan te weerhouden hun territorium te betreden. De aantrekking van de wijfjes vindt misschien eerder in de namiddag plaats; toen zaten de vrouwtjes ook significant meer op de grotjes.

Voor de avondobservaties werd er geen verband tussen de verhoogbezetting en de roepactiviteit gevonden. Zeer waarschijnlijk is dit zo omdat er bijna niet geroepen werd tijdens deze periode.

Fysieke interacties werden enkel onder mannetjes waargenomen. Nooit werd er vrouwelijke agressie opgemerkt. De vrouwtjes doorkruisten zonder problemen (voornamelijk in de namiddag) de mannelijke territoria. Dit wijst er nogmaals op dat bij deze soort de mannetjes territoriaal zijn en de vrouwtjes niet. Bovendien moet opgemerkt worden dat er ook geen agressieve conflicten ontstonden wanneer niet-roepers de territoria van de roepers betraden.

Bij de herrekening van de resultaten (ditmaal enkel de gegevens van de roepende mannetjes) van de verhoogbezetting kwamen we tot de vaststelling dat mannetjes ook



gedurende de avondobservaties meer een verhoging bezetten dan de vrouwtjes. Dit verandert niets aan de voorgaande gestelde hypothesen. Het bevestigt enkel dat sommige vrouwtjes tijdens de avond observaties in de territoria van de mannetjes gaan verblijven. Niet alle vrouwtjes zullen in de namiddag meer verhogingen gaan bezetten (zie ook de taartgrafieken van de plaatsbezetting van de vrouwtjes in figuur 5.3.2.) omdat er slechts gedurende vijf opeenvolgende kalenderdagen geobserveerd werd en de vrouwtjes, hoogstwaarschijnlijk, niet allen gelijktijdig paringsbereid zijn.

De standaard terraria voldeden aan de eisen van het experiment. Toch was het wellicht beter geweest om in elk van de vier terraria evenveel individuen te plaatsen. Zes individuen (drie mannetjes en drie wijfjes) lijkt mij een ideaal aantal om in deze standaard terraria te plaatsen. Hierdoor kan men veronderstellen dat het roep- en verhoogbezettingsgedrag van elk mannetje door evenveel andere mannetjes kan beïnvloed worden. Toch denk ik niet dat een evenredige verdeling van de dieren over de terraria andere resultaten zouden opgeleverd hebben.

De roepen werden op een continue wijze genoteerd op het standaard observatie formulier (zie figuur 5.2.1.). Dit verschaft ons voldoende informatie om het gemiddeld aantal roepen per uur en per individu te berekenen. Toch laten we door op deze wijze te werken veel informatie verloren gaan. Om een volledig beeld van de fysische karakteristieken van deze roepen te verkrijgen was het beter geweest om gedurende elke observatie alle geproduceerde roepen op te nemen. Hierdoor konden dan belangrijke roepkenmerken zoals roepduur, percentage van de tijd geroepen, minimale en maximale frequentie gebruikt worden bij het zangonderzoek. Bovendien zou men exact kunnen bepalen welke roepen in welke context gebruikt werden (zie verder in 5.3.2. Verschillende roeptypes). Bij de aanvang van het experiment werd eerst overwogen om alle roepen op te nemen. Praktisch gezien levert dit echter zeer grote problemen op. Tijdens de observaties moet men dan zowel, via puntobservaties, elke minuut de plaatsbezetting van elk individu weergeven (tot acht individuen per terrarium!) als op een continue wijze aan elke roep per individu een nummer toekennen. Hierdoor zou elke opgenomen roep achteraf via een akoestisch programma geanalyseerd kunnen worden. Doordat alle roepen van alle mannetjes in het terrarium gelijktijdig worden opgenomen zou bij het vergeten te noteren van één roep de gehele temporele volgorde van de roepen in de war gebracht worden. Met andere woorden gaat men dan de roepkenmerken onrechtmatig verspreiden over de roepende individuen. Bovendien worden de roepen, door twee of drie verschillende mannetjes geproduceerd, vaak gelijktijdig of vlak na mekaar geproduceerd hetgeen de analyse van de opgenomen roepen sterk zal vermoeilijken.

Door omstandigheden (zie 6.5. Algemene bespreking) konden niet van alle mannetjes de morfologische maten bepaald worden. Zo werd er geen enkel niet-roepend mannetje gemeten of gewogen. Hierdoor is een morfologische vergelijking tussen de roepende en niet-roepende mannetjes onmogelijk. Wanneer men over een voldoende grote steekproef zou beschikken, zou het zeer interessant zijn niet-roepende mannetjes morfologisch met roepende mannetjes te gaan vergelijken. Er is een grote kans dat deze individuen lagere morfologische maten zullen hebben. Waarschijnlijk is dit zo omdat grote mannetjes meer kans hebben een agressief conflict te winnen en op deze wijze betere territoria zullen veroveren (BEE *et al.* 1999). Bovendien werd er bij andere kikkersoorten reeds aangetoond dat vrouwtjes selectief voor grotere mannetjes kiezen (zie onder andere MORRIS 1989; MORRIS en YOON 1989).



Tijdens de observaties bemerkte ik dat sommige individuen redelijk schuw waren. De meeste individuen bleken echter absoluut niet schuw te zijn. Waarschijnlijk is de voorgeschiedenis verantwoordelijk voor de 'aibaarheidsfactor' van elk individu. Zo zullen individuen die reeds tientallen generaties in een tropische serre werden gekweekt waarschijnlijk wel schuwer zijn dan individuen die door liefhebbers in een huiskamerterrarium gekweekt werden (zie 2.2. Herkomst van de studiesoort).

Als conclusie bij dit experiment kan gesteld worden dat mannelijke individuen van *Epipedobates tricolor* territoriaal zijn. Zij verdedigen, hoger gelegen eilegplaatsen. De verdediging gebeurt zowel door het uiten van territoriale advertentie roepen als met fysieke agressie ten overstaan van andere roepende mannetjes (besproken in 3.3.). Er werd geen vrouwelijke agressie en/of territorialiteit vastgesteld. Onder de mannetjes werden zowel roepende als niet-roepende individuen onderscheiden.



6. BESCHRIJVING VAN HET ZANGGEDRAG

6.1. INLEIDING

De meest gekende roepen bij de kikkers zijn de advertentie roepen ('Advertisement-calls'). Deze roepen hebben vaak een tweeledige functie. Ten eerste dienen ze om fertiele vrouwtjes aan te trekken en ten tweede hebben ze wellicht een territoriale functie en kunnen ze dienen om agressieve conflicten (contest-competitie) tussen mannetjes te vermijden. De productie van roepen is een kostelijk proces (zie 1.2.1. Vocalisatie bij de kikkers). Hierdoor zal lichaamsgrootte dan ook vaak een remming op de dominante frequentie en de intensiteit van de roepen betekenen (DUELLMAN en TRUEB 1994; RYAN 1980).

In dit hoofdstuk wordt het zanggedrag van deze soort in meer detail bekeken. Er wordt onderzocht of de roepkarakteristieken (roepduur, totale akoestische tijd, maximale en minimale frequentie) tussen mannetjes verschillen. Bovendien wordt nagegaan of er verschillende roeptypes bestaan.

Omdat in de loop van het onderzoek bleek dat een groot aantal kikkers niet riepen worden de niet-roepers morfologisch met de roepers vergeleken.

6.2. MATERIAAL EN METHODEN

Voor het experiment werden 12 mannelijke individuen uitgeselecteerd. Enkel mannetjes waarvan eerder werd opgemerkt dat ze riepen, werden uitgeselecteerd. Deze individuen werden verdeeld over twee standaard terraria (zie 2.1. Huisvesting en verzorging). Deze terraria stonden samen in een kamer. De selectie en plaatsing van de mannetjes vond circa twee weken alvorens het experiment startte plaats.

Zes fertiele vrouwelijke individuen werden uitgeselecteerd en samen in een standaard terrarium geplaatst. Een goede indicatie voor fertiliteit is de opgezwollen buik, die de eitjes bevat. Ook deze vrouwtjes werden circa twee weken alvorens het experiment aan te vatten uitgeselecteerd en geplaatst. Het standaard terrarium met de zes vrouwelijke individuen in, werd in een andere kamer geplaatst dan de mannelijke individuen. In deze 'vrouwtjes'-kamer bevonden zich geen mannelijke kikkers.

Mannetjes in een semi-natuurlijke context, zoals bijvoorbeeld bij de voorgaande experimenten (zie hoofdstuk 3 en 4), kunnen mekaar stimuleren in het roepgedrag. Daarom werd bij dit experiment telkens één mannetje bij een groep (n=6) vrouwtjes geplaatst. Deze introductie vond steeds plaats in de ochtend tussen 9u 30 en 11u 00. Op het ogenblik dat het mannetje bij de vrouwelijke kikkers geplaatst werd, startte een geluidsopname. De geluidsopname werd met behulp van een microfoon, aangesloten op een draagbare Minidisk recorder (Sony® type MZ-R90), uitgevoerd. Er werd een mono-opname van 45 minuten gemaakt. De microfoon werd op het plafond van het standaard terrarium gelegd en dit boven een centraal verluchtingsgat. Hierdoor bevond de microfoon zich maximaal op een afstand van 40 cm van een roepend individu. Meestal was deze afstand echter maar circa 20 cm. Een etmaal erna werd op hetzelfde introductietijdstip een tweede opname van 45 minuten gemaakt. De mannelijke kikker bleef gedurende dag één en twee bij de groep vrouwtjes. Na



de tweede opname werd het mannetje verwijderd uit het terrarium en werd zijn snuit-ischium lengte en zijn gewicht bepaald. Het individu werd na deze metingen terug bij de andere mannetjes geplaatst. Alle andere mannetjes werden op analoge wijze getest bij dezelfde groep vrouwelijke kikkers. Van elk mannelijk individu hebben we dus twee geluidsopnames van 45 minuten verzameld; de eerste opnamen dadelijk na introductie en de tweede opname 24 uur erna.

Om de verschillen in roepkarakteristieken tussen de individuen na te gaan, werden alle roepen geproduceerd tijdens de zangopnames van dag twee gebruikt. We gebruikten enkel de gegevens van dag twee omdat we hier over meer gegevens beschikten. Bovendien veronderstellen we dat de dieren na 24 uur voldoende aangepast zijn aan de nieuwe situatie en hierdoor roepen met normale roepkenmerken zullen gaan produceren.

Om na te gaan of er verschillende roeptypes bestaan en om deze te beschrijven werden eveneens de opnames van de tweede dag gebruikt.

Om eventuele verschillen in roepduur, maximale als minimale frequentie tussen individuen te testen werd voor elk van deze roepkenmerken een aparte één-wegs ANOVA gebruikt. Dit gebeurde via het statistische programma SPSS.

Voor de berekening van gemiddeldes en standaardfouten werd het statistische programma SPSS gebruikt.



6.3. RESULTATEN

6.3.1. Individuele verschillen

Gedurende het experiment hebben slechts vijf van de twaalf mannetjes geroepen. Het tijdstip waarop de eerste roep geuit werd na de introductie is zeer verschillend voor alle mannetjes (zie tabel 6.3.1.1). Mannetje 44 heeft zelfs niet geroepen bij deze eerste zangopname (zie tabel 6.3.1.1). Bij de tweede opnamedag heeft dit individu echter wel geroepen (zie verder).

*Tabel 6.3.1.1. : Per individu wordt, voor de zangopnames van dag 1, het gemiddeld aantal roepen per uur en het tijdstip waarop voor het eerst gevocaliseerd werd, weergegeven (n=4; dag 1). *Het gemiddeld aantal roepen per uur werd berekend vanaf de eerste roep.*

individu	gemiddeld aantal roepen*/uur	eerste roep na
18	28.08	8 s
34	6.10	1620 s
37	78.17	131 s
40	49.78	169 s
44	0	-

Gedurende de tweede dag van de geluidsopnames produceerden alle roepende mannetjes samen (n=5) in totaal 320 roepen. Van deze roepen verschillen zowel de roepduur, de maximale als de minimale frequentie significant tussen de individuen (zie tabel 6.3.1.2. en tabel 6.3.1.3.).

Ook het percentage van de tijd dat geroepen werd, verschilt zeer sterk tussen deze vijf individuen (zie tabel 6.3.1.3.).

Tabel 6.3.1.2. : Resultaten van drie één-wegs ANOVA's. De verschillen in roepduur, maximale en minimale frequenties tussen individuen wordt weergegeven (n= 5; dag 2).

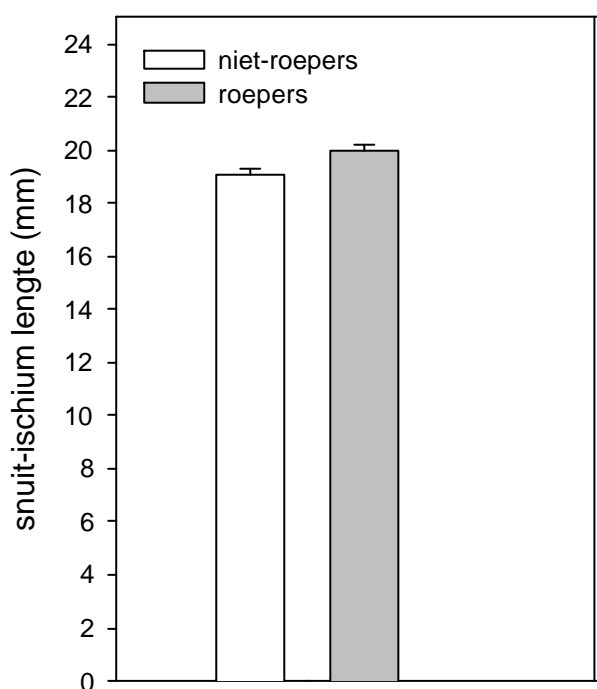
roepkenmerk	F	df	p
Roepduur	421.27	1, 4	< 0.0001
Maximale frequentie	257.18	1, 4	< 0.0001
Minimale frequentie	207.37	1, 4	< 0.0001



Tabel 6.3.1.3. : Per individu wordt, voor de zangopnames van dag 2, het totaal aantal roepen, het gemiddeld aantal roepen per uur, de gemiddelde roepduur, het percentage van de tijd dat geroepen werd en de gemiddelde maximale en minimale frequenties weergegeven.

Individu	Totaal aantal roepen	Gemiddeld aantal roepen/uur	Gemiddelde roepduur (s)	Percentage van de tijd geroepen (%)	Gemiddelde maximale frequentie (kHz)	Gemiddelde minimale frequentie (kHz)
18	66	88.2	1.583	3.87	4.074	2.999
34	142	189.6	1.830	4.47	4.471	3.582
37	21	28.2	1.822	1.42	4.581	3.511
40	54	72	5.121	10.24	4.383	3.476
44	37	49.2	2.223	3.05	4.665	3.906

Zeven van de twaalf individuen hebben niet gezongen gedurende dit experiment. Wanneer we deze niet-roepers morfologisch vergelijken met de roepers blijken ze significant kleiner te zijn dan de roepers (t-test: $t = -2.43$, $df = 10$, $p = 0.035$; zie figuur 6.3.1.1.). Niet-roepende mannetjes hadden een snuit-ischium lengte van 19.031 ± 0.288 mm ($n = 7$). Roepende mannetjes hadden een lengte van 19.970 ± 0.205 mm ($n = 5$). Het gewicht van de niet-roepers is echter niet significant verschillend van dat van de roepers (t-test: $t = -1.83$, $df = 10$, $p = 0.098$).



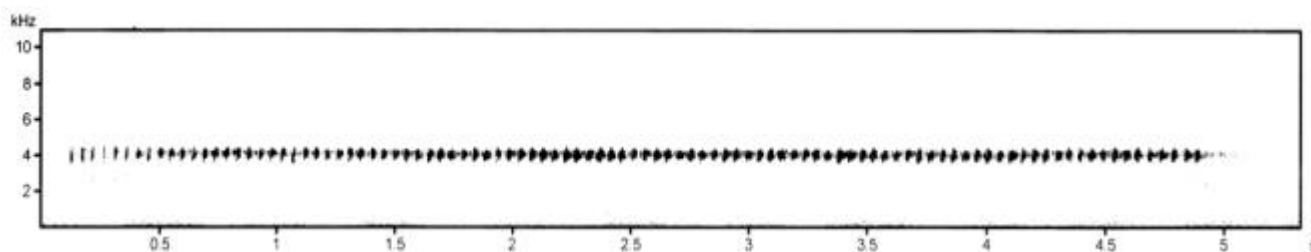
Figuur 6.3.1.1.: Weergave van de snuit-ischium lengte van de roepende ($n = 5$) en de niet-roepende individuen ($n = 7$).



6.3.2. Verschillende roeotypes

Bij de zanganalyse van de opnames van dag twee konden drie verschillende roeotypes worden onderscheiden: de lange trilroep, de korte trilroep en de eerder vermelde (zie hoofdstuk 3: Ethogram en broedbiologie) courtship roep. De drie roeotypes hebben verschillende fysieke kenmerken. Deze roepkarakteristieken worden verder kort besproken.

De *lange trilroep* was de meest voorkomende roep ($n=305$). Het is een luide, scherpe trillende roep, die bestaat uit een groot aantal kort achter elkaar herhaalde noten (zie figuur 6.3.2.1.). De duur van de roep lag tussen de 1010 en 6089 ms. De gemiddelde duur bedroeg 2458 ± 77 ms ($n= 305$; zie ook tabel 6.3.2.1. en figuur 6.3.2.1.). Het frequentiebereik lag tussen 2.497 en 4.823 kHz (voor gemiddeldes en standaardfouten van de minimale en maximale frequenties verwijs ik naar tabel 6.3.2.1.). De herhalingsfrequentie van de roep bedroeg 0.47 tot 3.16 roepen per minuut.



Figuur 6.3.2.1. : Sonogram van de lange trilroep (mannetje 40; roepduur: 4830 ms; minimale frequentie: 3.445 kHz; maximale frequentie: 4.479 kHz).

Tabel 6.3.2.1. : Roepkarakteristieken voor de lange trilroep.

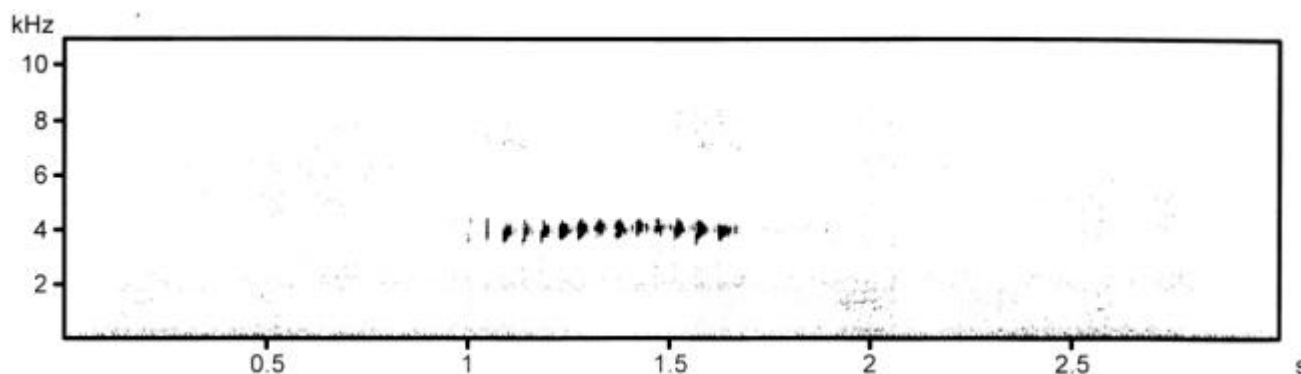
Lange trilroep ($n= 305$)	Roepduur (ms)	Minimale frequentie (kHz)	Maximale frequentie (kHz)
Gemiddelde waarde	2458 ± 77	3.482 ± 0.0178	4.411 ± 0.0117
Minimale waarde	1010	2.497	3.789
Maximale waarde	6089	4.048	4.823



De *korte trilroep* werd minder geproduceerd tijdens het onderzoek ($n=14$). Hij werd door vier van de vijf roepende individuen geproduceerd. Deze roep is iets minder luid dan de lange trilroep. Subjectief werd hij door mij ervaren als een korte, 'twijfelende' roep, wat zou kunnen verklaard worden door de minder constante opeenvolging van noten. De roepduur was beduidend korter dan de duur van de lange trilroep en lag tussen de 360 en 981 ms. De gemiddelde roepduur bedroeg 651 ± 54.3 ms ($n=14$; zie ook tabel 6.3.2.2. en figuur 6.3.2.2.). Het frequentiebereik is vergelijkbaar met dit van de lange trilroep en lag tussen 2.583 en 4.910 kHz (voor gemiddeldes en standaardfouten van de minimale en maximale frequenties zie tabel 6.3.2.2.; zie ook figuur 6.3.2.2.). Omdat deze roep niet echt herhaald werd maar eerder sporadisch optrad heeft het hier geen zin om de herhalingsfrequenties van de roep te berekenen.

Tabel 6.3.2.2. : Roepkarakteristieken voor de korte trilroep.

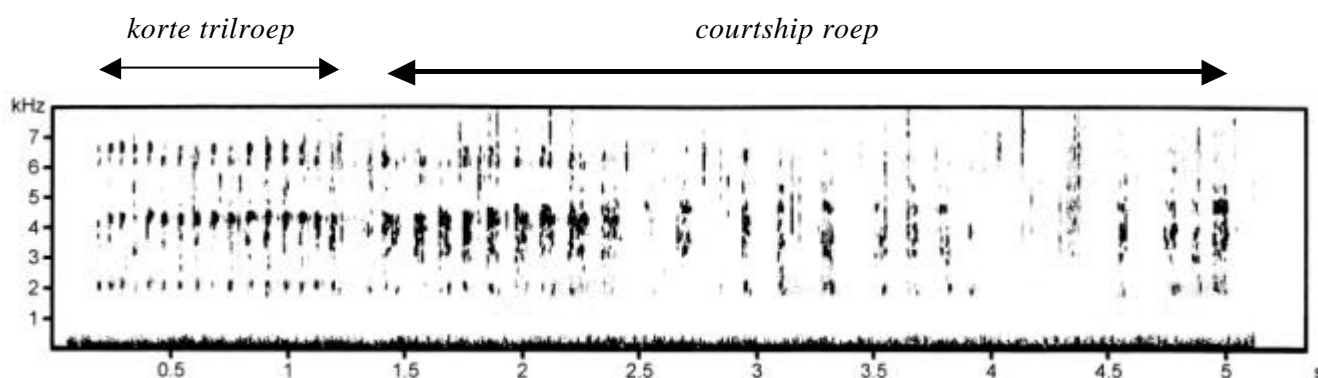
Korte trilroep ($n=14$)	Roepduur (ms)	Minimale frequentie (kHz)	Maximale frequentie (kHz)
Gemiddelde waarde	651 ± 54.3	3.353 ± 0.118	4.251 ± 0.0816
Minimale waarde	360	2.583	3.875
Maximale waarde	981	4.048	4.910



Figuur 6.3.2.2. : Sonogram van de korte trilroep (mannetje 40; roepduur: 718ms; minimale frequentie : 3.703 kHz; maximale frequentie: 4.269 kHz).



De *courtship roep* werd slechts eenmaal op Minidisk opgenomen. Toch werd hij reeds eerder opgemerkt bij de ad libitum waarnemingen (zie hoofdstuk 3: Ethogram en broedbiologie). De roep is zeer zacht, waardoor hij moeilijk te registreren is. Bovendien worden de mannelijke kikkers snel gestoord gedurende deze roep (zij zitten dan in amplexus met het wijfje; zie hoofdstuk 3: Ethogram en broedbiologie), hetgeen de opname des te moeilijker maakt. De roepduur van de geregistreeerde roep bedroeg 3650 ms. Hij werd bovendien ingeleid door een korte trilroep. De noten zijn langer dan bij de lange en korte trilroepen en worden op een onregelmatige manier herhaald (zie figuur 6.3.2.1., 6.3.2.2. en 6.3.2.3.). Zowel bij de inleidende korte trilroep als bij de courtship roep worden zowel boven als onder de basisfrequentie harmonieken in het sonogram opgemerkt. De bovenharmonieken hebben een frequentie van ongeveer 6.7 kHz. De onderharmonieken hebben een frequentie van ongeveer 2.1 kHz (zie figuur 6.3.2.3.). De basisfrequentie heeft een bereik van 4.062 tot 4.687 kHz (zie figuur 6.3.2.3.).



Figuur 6.3.2.3. : Sonogram van de courtship roep (mannetje 44).



6.4. BESPREKING

Mannelijke individuen verschillen in alle onderzochte roepkarakteristieken. Deze variatie zorgt ervoor dat *Epipedobates tricolor* een interessante kikkersoort is om verder experimenteel onderzoek mee te doen. Een bekomsig experiment zou eruit kunnen bestaan om een groot aantal mannetjes met verschillende roepkarakteristieken te selecteren. Hiervoor zouden we moeten beschikken over een groot aantal roepende mannetjes. Telkens zou men een aantal mannetjes met verschillende roepkarakteristieken in een terrarium kunnen plaatsen met slechts één fertiel vrouwtje in. Bij een voldoende grote steekproef is het wellicht mogelijk om dan op een directe manier na te gaan welke mannetjes door de vrouwtjes verkozen worden. Er kan dan achterhaald worden of het steeds hetzelfde 'type' mannetjes zijn die selectief verkozen worden. Indien het steeds om hetzelfde type mannetjes gaat, is het mogelijk om de mannetjes in kwalitatieve categorieën op te delen. Vervolgens probeert men, bijvoorbeeld door middel van playbackexperimenten, te achterhalen welke roepkarakteristiek het voornaamst is bij deze selectieve vrouwelijke partnerkeuze. Een hierop volgend interessant experiment zou eruit kunnen bestaan om de vrouwelijke kikkers géén partnerkeuze te verschaffen en hen te laten paren met een mannetje van elke kwalitatieve categorie. Er kan dan nagegaan worden of de vrouwtjes al dan niet paren met het desbetreffende mannetje. Misschien moet de partner een bepaalde kwalitatieve drempelwaarde overschrijden vooreer het vrouwtje met hem wil paren. Indien er gepaard wordt kan men, voor elke kwalitatieve categorie, de legselgrootte bepalen. De studiesoort is bijzonder geschikt om legselgrootte onderzoek mee te doen. Beide seksen zijn, onder semi-natuurlijke omstandigheden, het gehele jaar door seksueel actief en vrouwelijke kikkers zijn potentieel in staat iedere 15 dagen een legsel te produceren. Door de bepaling van de legselgroottes kan men onderzoeken of vrouwelijke kikkers in staat zijn hun legselgroottes aan te passen aan de kwaliteit van hun partner. Eerder onderzoek toonde dit reeds aan bij het groene kikkercomplex (REYER *et al.* 1999). Bovendien zou men de snelheid voordat ze aan de eileg beginnen en de periode die er tussen de legsel is, kunnen gaan bepalen voor elke kwalitatieve categorie. Tenslotte zou het ook zeer interessant zijn om de embryonale en larvale overleving te onderzoeken. Hierdoor kan nagaan worden of deze gegevens een weerspiegeling vormen van elke kwalitatieve categorie van vaders.

Door de te kleine steekproef was het niet mogelijk om te onderzoeken of er een verband tussen de fundamentele frequentie en de lichaamsgrootte bestaat. Ryan toonde, bij de Tungara kikker (*Physalaemus pustulosus*) aan dat dit zo is (Ryan 1980). Hij vond een significante negatieve correlatie tussen mannelijke grootte en de fundamentele frequentie (RYAN 1980). Niet-roepende mannetjes bleken, bij dit onderzoek, significant kleiner te zijn dan roepende mannetjes. Bij deze soort was het niet duidelijk waarom enkel de grotere mannelijke kikkers riepen. Andere onderzoeken konden echter aantonen dat vrouwtjes consistent grotere mannetjes verkozen om mee te paren (MORRIS 1989, MORRIS en YOON 1989).

Om een vollediger beeld te krijgen van de individuele variatie zouden er echter meer mannetjes moeten getest worden. Hierdoor zullen we over een grotere groep roepende mannetjes beschikken en kunnen de roepkarakteristieken ervan vergeleken worden. Bovendien lijkt het me beter om de mannelijke vocalisatie gedurende drie of vier (in plaats van twee) opeenvolgende dagen op te nemen.

Zoals eerder vermeld, zijn deze kikkers (in gevangenschap) gedurende het gehele jaar seksueel actief. Onafscheidelijk ermee verbonden roepen de mannetjes dan ook gedurende



het gehele jaar (ZIMMERMANN 1985). Bij deze pijlgifkikkersoort werden er drie roeptypes onderscheiden: de lange trilroep, de korte trilroep en de courtship roep.

De lange trilroep werd het meest geproduceerd in dit experiment. Zowel tijdens de ad libitum als tijdens de focuserende observaties naar het territoriaal en vocaal gedrag, werd deze roep ook het meest geuit. Het is een advertentie roep met een tweeledige functie. Enerzijds heeft hij als doel wijfjes naar het territorium te lokken en anderzijds dient hij om een interterritoriale afstand tussen mannetjes te bewaren. Gedurende de focale observaties betreffende territoriaal en vocaal gedrag (zie hoofdstuk 5) werd opgemerkt dat deze afstand steeds minimaal 10 cm bedroeg. De lange trilroep bezit, door zijn hoge geluidsterkte, lange duur en fysische eigenschappen, alle benodigde kenmerken om een goede transmissie doorheen de woudvegetatie (met een hoge geluidsabsorptie) te garanderen (ZIMMERMANN 1985).

De korte trilroep verschilt enkel in duur van de lange trilroep. Korte trilroepen zijn beduidend korter dan lange trilroepen. Tijdens de observaties van het vorige hoofdstuk werd er opgemerkt dat deze roep enkel en alleen geuit werd in territoriale context. Bij de betreding van een bezet territorium gaat het residente mannetje de productie van lange trilroepen stopzetten en gaat overschakelen naar de korte trilroep. Bovendien vindt er een verandering van roepherhalingsfrequentie plaats. Deze korte trilroepen gaan tegen een hoger tempo geproduceerd worden. Na het eventuele fysieke gevecht tussen de mannetjes (zie hoofdstuk 3) druipt de verliezer af en gaat de winnaar van dit duel een tijdje afwisselend lange en korte trilroepen produceren. De temporele volgorde van deze roepen verloopt onregelmatig (ZIMMERMANN 1985). Na een tijdje produceert het mannetje enkel nog de lange trilroepen. De mogelijke functie van deze korte tril roep bestaat erin het indringende mannetje te weerhouden een agressief gevecht met de resident aan te gaan. Omdat er geen andere mannelijke individuen aanwezig waren is het eigenaardig dat deze roep ook geproduceerd werd tijdens het experiment. Een mogelijke verklaring bestaat erin dat de mannetjes, door de nieuwe situatie, dit nog niet weten en nog steeds af en toe deze roep produceren om het zekere voor het onzekere te nemen. Deze mannetjes bevonden zich overigens, maximaal 24 uur ervoor, nog in een territoriale context. Een andere mogelijke verklaring zou zijn dat deze roep ook een betekenis zou hebben bij de aanlokking van vrouwelijke kikkers of dat mannetjes niet altijd correct een onderscheid kunnen maken tussen mannetjes en vrouwtjes.

De courtship roep werd enkel vastgesteld in een voortplantingscontext. Telkens bevonden de mannetjes zich in amplexus. Nooit werd deze roep buiten de amplexus waargenomen. Hoogstwaarschijnlijk zorgt deze roep, samen met tactiele communicatie, voor een synchronisatie van de paaractiviteit. Eieren en sperma zullen hierdoor niet lang na elkaar geproduceerd worden waardoor er een maximale kans op bevruchting bestaat. In het hoofdstuk van het ethogram en de broedbiologie (hoofdstuk 3) geef ik aan dat er een mogelijke alternatieve weg bestaat waar het mannetje het wijfje reeds vóór de eileg verlaat. Het is mogelijk dat er door deze dieren geen courtship roepen geproduceerd worden. Verder ethologisch onderzoek is hieromtrent vereist. De registratie van deze zachte courtship roep verliep moeizaam. De kikkers werden zeer snel gestoord en gingen bij verstoring uit amplexus. Hoogstwaarschijnlijk zijn deze dagactieve kikkers bijzonder waakzaam tijdens de amplexus. De kikkers bevinden zich dan ook in een gevaarlijke immobiele situatie. Door deze immobiele situatie vallen de kikkers waarschijnlijk makkelijker ten prooi aan eventuele predatoren.



7. HET TESTEN VAN DE SELECTIEVE VROUWELIJKE PARTNERKEUZE

7.1. INLEIDING

Selectieve vrouwelijke keuze werd bij kikkers reeds uitvoerig getest door middel van playbackexperimenten (onder andere: ARAK 1988; BRENOWITZ en ROSE 1999; GRAFE 1996; JENNIONS *et al.* 1995a, 1995b; KLUMP en GERHARDT 1987; RYAN 1980, 1983; SULLIVAN 1983, 1992; WILCZYNSKI *et al.* 1999). Zoals eerder vermeld (zie paragraaf 1.1.2.) worden de kikkers vaak als modelspecies beschouwd voor de studie naar selectieve partnerkeuze (GERHARDT 1994).

Veel playbackexperimenten hebben reeds aangetoond dat vrouwelijke kikkers inderdaad een selectieve keuze maken uit potentiële partners. Een groot aantal roepkarakteristieken kunnen deze partnerkeuze beïnvloeden (GERHARDT 1994). In de meeste playbackexperimenten werden vrouwtjes verzameld die reeds in amplexus met een partner waren. Met andere woorden, hun selectieve keuze had reeds plaatsgevonden. Twee mogelijke voordelen zijn hieraan verbonden. Ten eerste zijn deze vrouwelijke kikkers, in het veld, gemakkelijker te vinden (lagere mobiliteit) dan nog niet gepaarde vrouwtjes. Ten tweede wordt aangenomen dat deze vrouwtjes beter zullen reageren in playbackexperimenten (88%: ARAK 1988). Ondanks deze voordelen zijn er ook redenen om aan te nemen dat deze, reeds in amplexus zijnde vrouwtjes, minder selectief zullen zijn dan de vrouwtjes die nog geen keuze gemaakt hebben (MURPHY en GERHARDT 1996). Bovendien worden bij veel playbackexperimenten de vrouwtjes enkele uren na de vangst pas getest op phonotactisch gedrag. Op dit tijdstip van testen is de natuurlijke chorus vaak reeds afgelopen en hebben vrouwelijke individuen hun partner reeds verlaten om alzo de predatiedruk te verminderen (MURPHY en GERHARDT 1996). Het testen van vrouwelijke kikkers die uit amplexus gehaald zijn, kan dus misschien een onderschatting opleveren van de selectieve vrouwelijke partnerkeuze die optreedt onder natuurlijke condities.

Bij de pijlgifkikkers is er bij mijn weten nog geen onderzoek gebeurd naar de effecten van vocalisatie op de selectieve vrouwelijke partnerkeuze. Eerder onderzoek beperkte zich tot veldwaarnemingen (ROITHMAIR 1994) en selectieve keuze op basis van visuele prikkels (SUMMERS 1999). Toch wordt aangenomen dat akoestische signalen ook bij deze familie een belangrijk criterium zijn om een keuze te maken tussen potentiële partners (ROITHMAIR 1994, SUMMERS 1999). Bij alle pijlgifkikkers gebruiken mannelijke individuen akoestische signalen om wijfjes aan te lokken. Bovendien zijn bijna alle soorten dagactief, wat het observeren gemakkelijker maakt.

Voor deze thesis heb ik mij moeten beperken tot het testen van slechts twee facetten van de selectieve partnerkeuze bij de studiesoort. Ten eerste wordt er nagegaan of soorteigen roepen phonotactisch gedrag uitlokken bij vrouwelijke individuen. Ten tweede wordt door middel van een 2-wegs playbackexperiment nagegaan of de roepduur van belang is bij het maken van de selectieve keuze.



7.2. MATERIAAL EN METHODEN

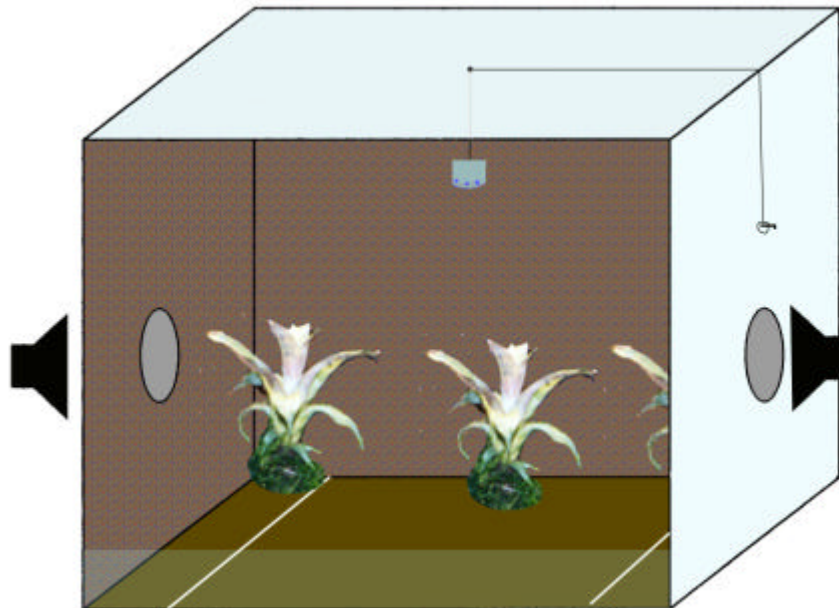
Voor het onderzoek werden fertiele vrouwtjes van de studiesoort uitgekozen. In totaal werden 12 vrouwelijke individuen getest. Bij het eerste deel van het onderzoek werden elf vrouwtjes getest. Bij het tweede deel van het onderzoek werden tien vrouwtjes getest. In de periode tussen deel één en twee stierf één vrouwtje (V25) aan een ongekende oorzaak. Een plaatsvervangend vrouwtje (V7) werd hiervoor uitgeselecteerd. Een ander vrouwtje (V14) toonde geen interessesignalen tijdens het eerste playbackexperiment en bleek dus niet receptief te zijn voor soorteigen vocalisatie. Hierdoor werd ze niet geselecteerd voor het tweede playbackexperiment.

Alle vrouwtjes werden samen in een standaard terrarium geplaatst. In dit terrarium waren geen mannetjes aanwezig. De wijfjes waren echter wel in staat de mannetjes te horen roepen in de ernaast gelegen kamer. De wijfjes verbleven ongeveer drie weken in dit terrarium alvorens het eerste playbackexperiment aanvatte. Gedurende de playbackexperimenten stonden de andere wijfjes op een voldoende grote afstand van het experimentele terrarium, zodat ze onmogelijk gestoord konden worden door de playbacks. De belichtingsduur, besproeiing en voeding bleven ongewijzigd aan het eerder vermelde stramien (zie 2.1 Huisvesting en verzorging).

De playbackexperimenten vonden 's morgens plaats. Het testen van de vrouwelijke keuze gebeurde in een zelf ontworpen en vervaardigd observatieterrium. Dit terrarium (zie figuur 7.2.1.) werd deels uit glas en deels uit plexiglas gemaakt. De afmetingen bedragen 50cm lengte op 40cm hoogte en 40 cm diepte. De plexiglazen zijwanden bevatten elk een, van gaas voorziene, ventilatiecirkel. Deze openingen bevinden zich op een hoogte van 15 cm boven het bodemoppervlak en hebben een diameter van 86 mm. Buiten de ventilatie om deden ze dienst als transmissiekanaal voor het geluid (zie verder). Als bodembedekking werd gekozen voor een donkergrijze bevochtigde katoenen doek. Het bodemoppervlak werd onderverdeeld in drie zones. Uiterst links en rechts werd een rechthoekige zone van 10 cm door middel van een smalle strook kleefband afgebakend. De hierdoor ontstane middelste 'neutrale zone' bedroeg 30cm. In elk van deze drie gebieden werd tegen de achterwand aan een kleine bromelia (*Vriesea gigantea*) geplaatst. De achterwand en zijwanden werden bekleed met gebrande kurkplaten. Deze isolerende kurklaag deed dienst om mogelijke echo's te dempen.

Als geluidsapparatuur werd gekozen voor draagbare Minidisk recorders (Sony® type MZ-R90). De Minidiskrecorders werden aangesloten op PC-luidsprekers (Compaq®). Deze luidsprekers werden voor de ventilatieopeningen geplaatst. Alle roepen werden aan dezelfde geluidsterkte afgespeeld. De geluidsterkte werd zo ingesteld zodat deze sterkte als normaal ervaren werd.

Alvorens de observaties aan te vatten werd de kikker eerst, centraal in het terrarium, vier minuten aan de playbacks blootgesteld. Dit gebeurde onder een klein plastic doosje met gaten in. Bij het begin van het experiment werd dit doosje opgetild. Om de kikker hierbij niet te verstoren gebeurde dit optillen via een geleidingsmechanisme met visdraad (zie figuur 7.2.1.). Het optillen gebeurde dus buiten het terrarium zodat de voorruit gesloten bleef. Op deze manier kon de vrouwelijke kikker op een ongestoorde manier haar eventueel phonotactisch gedrag aanvatten. Deze gewenningsprocedure werd voor beide experimenten uitgevoerd.



Figuur 7.2.1.: Het gehanteerde observatieterrarium (zonder voorruit) voor de playbackexperimenten. Luidsprekers worden weergegeven door het ►-symbool.

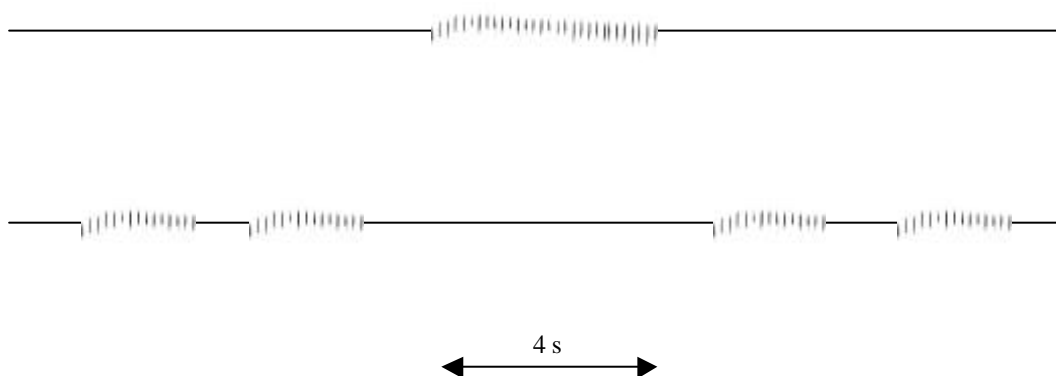
De observatie startte na de gewenningsperiode. Het vrouwelijke individu werd dan gedurende 15 minuten op een continue wijze geobserveerd. Continu werd er opgeschreven hoe lang het kikkervrouwtje in elk gebied verbleef. Een vrouwtje werd als zijnde in een gebied genoteerd wanneer ze met haar gehele lichaam over de smalle strook kleefband was die de gebieden afbakt. Ook vrouwelijke interessesignalen (zie 3.3.) werden continu genoteerd. Het observeren gebeurde in een verduisterde kamer en in afwezigheid van mannelijke individuen. Ook hier werd er zittend geobserveerd op een afstand van ongeveer één meter van het terrarium.

In het eerste playbackexperiment werd onderzocht of de wijfjes positief phonotactisch gedrag vertoonden op soorteigen vocalisatie. De soorteigen roep werd vier keer per minuut herhaald. Dit gebeurde slechts aan één kant van het terrarium. Aan de andere kant werd geen geluid gespeeld. Het experiment werd gerandomiseerd door bij elke volgende kikker de andere kant te gebruiken. De roep was 4 seconden lang en kende een normaal verloop (maximale frequentie 4307Hz; minimale frequentie 3790 Hz). Bij de resultaten worden de gebieden respectievelijk 'luidspreker', 'neutraal' en 'anti' (=geen geluidsproductie) genoemd.

Het tweede experiment bestond uit een 2-wegs playbackexperiment. Door met twee geluidsbronnen te werken, zijn we in staat de eventuele selectieve keuze van de vrouwtjes te testen. Er werd gekozen om lange en korte roepen te produceren omdat uit voorgaande studies bleek dat dit een belangrijke factor was bij de selectieve keuze (zie verder). Bovendien werd er in het vorige hoofdstuk significante verschillen in roepduur opgemerkt onder mannetjes. De lange en korte roepen werden op twee afzonderlijke Minidisks



opgenomen. De lange roepen zijn identiek aan deze besproken in de vorige paragraaf. De korte roepen werden met behulp van het akoestisch verwerkingsprogramma 'SASLab pro' synthetisch geproduceerd. Met behulp van dit programma werd van de eerste roep de eerste twee seconden behouden. Zo bekomen we dus een lange roep van vier seconden en een korte roep van twee seconden. Elke roep werd aan een andere zijde van het observatieterrium afgespeeld. Drie lange roepen per minuut werden aan de ene zijde afgespeeld en zes korte roepen per minuut aan de andere zijde. Hierdoor is de totale akoestische tijd voor beide roepen gelijk aan 12 seconden per minuut. Alle roepen werden zo gesynchroniseerd dat de pauze tussen alle roepen, ongeacht van welke zijde, gelijk gehouden werden (zie figuur 7.2.2.). Het 2-wegs playbackexperiment werd gerandomiseerd door bij elke volgende kikker de lange en korte roepen van kant te wisselen. Bovendien werd er afwisselend met een lange of een korte roep begonnen. Hierdoor vermijdt men de mogelijkheid dat de beginroep een invloed heeft op de keuze van de vrouwtjeskikker. Bij de resultaten, in verband met plaatsbezetting, worden de drie gebieden respectievelijk 'k



***Figuur 7.2.2. :** Voorstelling van de temporele scheiding van de lange en korte roepen. De bovenste lijn bevat een lange roep en wordt gedurende drie maal per minuut afgespeeld. De onderste lijn bevat vier korte roepen die zes maal per minuut worden afgespeeld.*

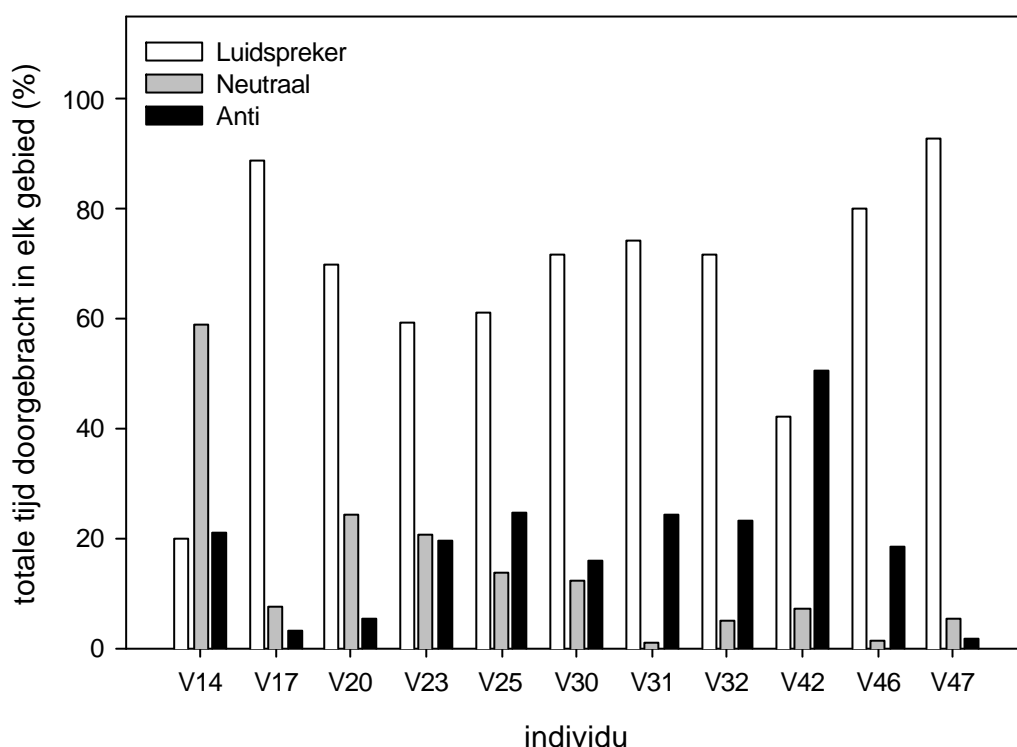
Voor de statistische verwerking van de plaatsbezettingsgegevens werd een gepaarde t test (uitgevoerd via het statistische programma SPSS) gebruikt. Er werd voor het eerste playbackexperiment nagegaan of de plaatsbezetting significant verschilde tussen de luidspreker en anti-kant. Voor het tweede playbackexperiment werd op analoge manier nagegaan of de plaatsbezetting significant verschilde tussen het gebied waar de lange roepen werden afgespeeld en het gebied waar de korte roepen werden afgespeeld.



7.3. INVLOED VAN SOORTEIGEN VOCALISATIE

7.3.1. Resultaten

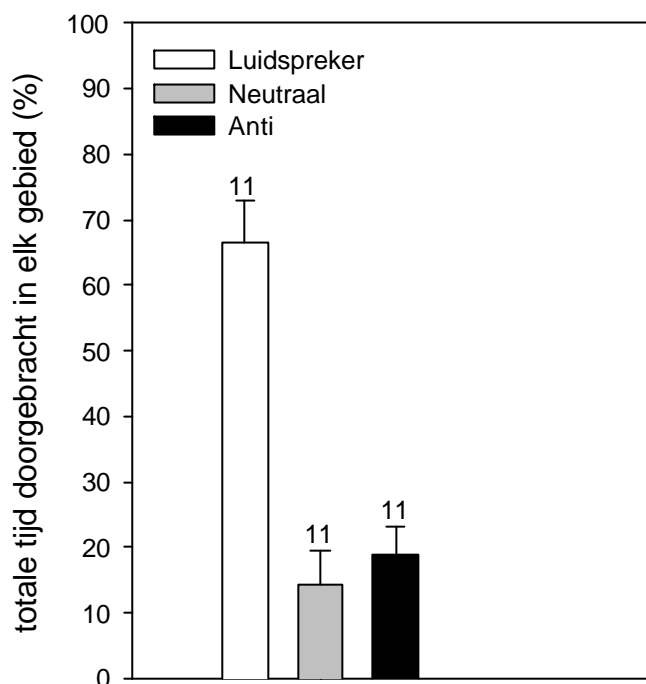
Negen van de elf vrouwelijke individuen bleken een uitgesproken voorkeur te hebben voor de kant waar de roep afgespeeld werd (zie figuur 7.3.1.1.). Globaal gezien kiezen vrouwelijke individuen significant meer voor het gebied waar de soorteigen vocalisatie wordt afgespeeld (gepaarde t-test; $t = 5.09$, $df = 10$, $p = 0.00046$; zie figuur 7.3.1.2.). Samen met het vertonen van de vrouwelijke interesse signalen (zie volgende paragraaf) kan men hierdoor stellen dat mannelijke zang een belangrijke invloed heeft op de aanlokking van vrouwtjeskickers.



Vrouwelijke interesse signalen, als reactie op de mannelijke vocalisatie, bestonden verder uit: zwaaibewegingen met de voorpoten, oriëntatie van het lichaam naar de geluidsbron toe, oprichting van het lichaam, onregelmatige snelle kloppende keelbewegingen en het trachten te betasten van de geluidsbron (zie ook eerder: 3.3.). Dit laatst vernoemde interesse signaal gebeurde door via de bromelia een grote sprong te maken tot tegen het gaas. Eenmaal het gaas bereikt, werd deze plaats niet meer verlaten tot aan het einde van de observatie. Interessesignalen kunnen ook in de neutrale zone en in het antigebed optreden. Individueel 42 bleef in de beginperiode van het experiment bijna constant in het antigebed. Zij vertoonde toen ook deze interesse signalen, vervolgens oriënteerde zij zich naar de geluidsbron toe en beklom de bromelia in het luidspreker gebied. Hier verbleef ze gedurende de rest van het



experiment (zie figuur 7.3.1.1.). De interessesignalen werden bij tien van de elf individuen waargenomen. Enkel vrouwtje 14 vertoonde deze signalen niet. Gedurende het experiment verbleef dit vrouwtje ook het grootste deel van de tijd in de neutrale zone en was hier quasi immobiel (zie figuur 7.3.1.1.).



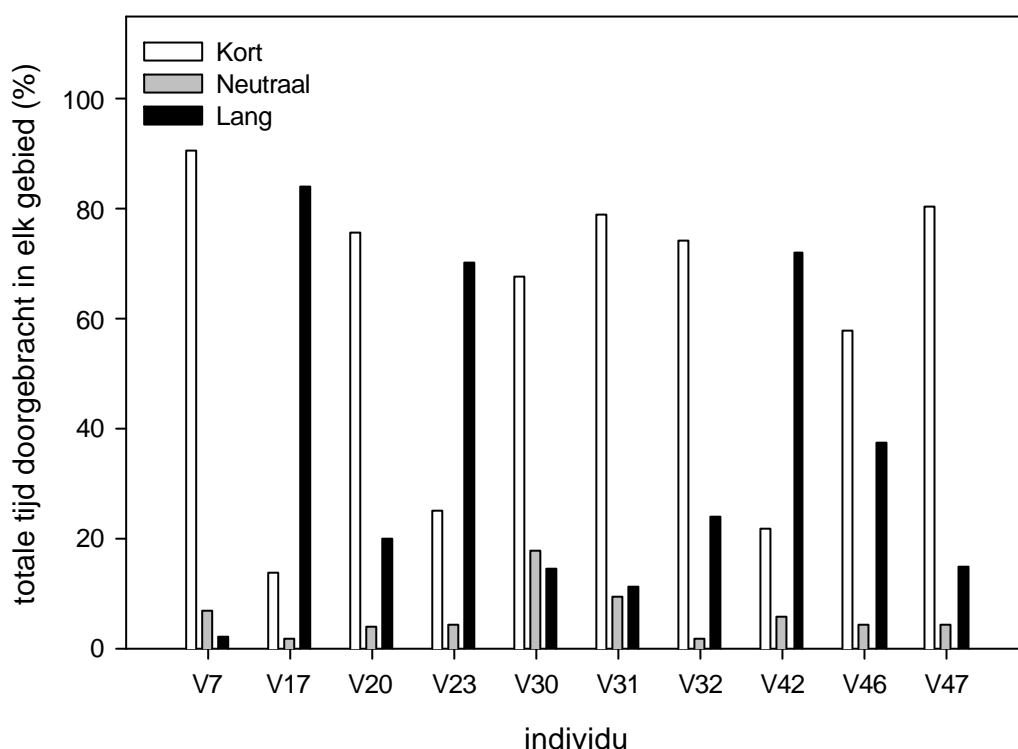
Figuur 7.3.1.2. : De totale tijd doorgebracht in elk gebied (%), weergegeven voor alle vrouwtjes ($n = 11$).



7.4. INVLOED VAN ROEPDUUR

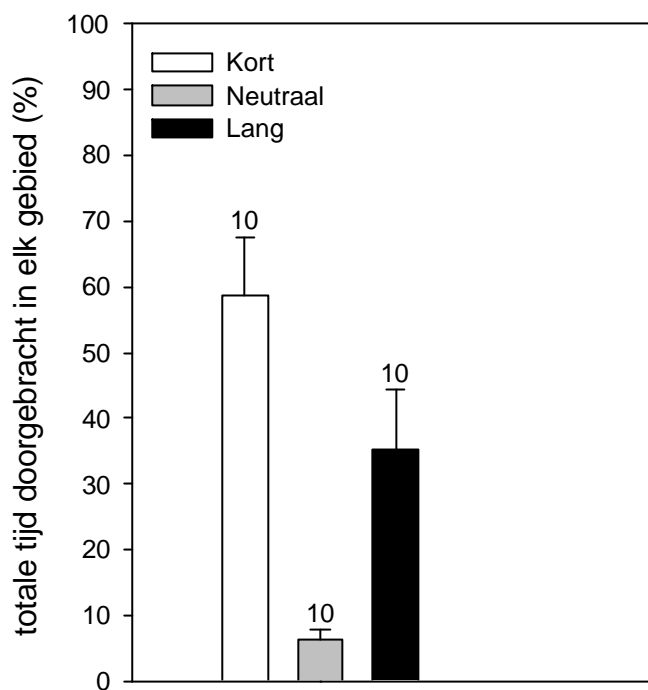
7.4.1. Resultaten

Zeven van de tien vrouwelijke individuen kiezen hier voornamelijk voor de kant waar de korte roepen afgespeeld werden. De drie resterende individuen kozen echter hoofdzakelijk voor de kant met de lange roepen (zie figuur 7.4.1.1.). Bij dit tweede playbackexperiment blijkt er geen significante voorkeur te bestaan voor korte of lange roepen (gepaarde t-test; $t = -1.30$, $df = 9$, $p = 0.23$; zie figuur 7.4.1.2.).



Figuur 7.4.1.1. : De totale tijd doorgebracht in elk gebied (%) wordt hier weergegeven voor alle vrouwelijke individuen (n= 10)

Vrouwelijke interesse signalen waren identiek aan deze eerder omschreven in 7.3.1. . Ze werden door alle (n= 10) vrouwtjes vertoond. Bovendien waren deze signalen niet verschillend tussen de kikkers die kozen voor de lange, respectievelijk, korte geluidssignalen.



Figuur 7.4.1.2. : De totale tijd doorgebracht in elk gebied (%), weergegeven voor alle vrouwtjes ($n = 10$).



7.5. Bespreking

Invloed van soorteigen vocalisatie

Bij de onderzochte pijlgifkikkersoort blijken fertiele vrouwelijke individuen aangetrokken te worden door synthetisch geproduceerde mannelijke advertentie roepen. Ze reageren op conspecificke roepen op twee onafscheidelijk met mekaar verbonden manieren. Ten eerste gaan de vrouwtjes zich naar de geluidsbron toe verplaatsen en ten tweede vertonen ze de eerder beschreven vrouwelijke interesse signalen. Alle individuen die positief phonotactisch reageerden (10 van de 11 individuen), vertoonden deze interesse signalen. Het individu dat niet reageerde vertoonde deze signalen niet. Hoogstwaarschijnlijk hebben deze signalen een visuele functie voor het mannetje. Globaal kan gesteld worden dat mannelijke advertentie roepen voldoende zijn om paargedrag bij de vrouwtjes uit te lokken. Mogelijke chemosensoriële prikkels blijken overbodig te zijn.

Alle geselecteerde vrouwtjes werden gedurende drie weken gezamenlijk in een terrarium geplaatst. Hierdoor waren ze visueel gescheiden van de mannetjes, die in een andere kamer zaten. Ze waren echter wel in staat, zij het aan een lage geluidsterkte, de mannetjes te horen roepen in de andere kamer. Met de resultaten van dit experiment werd bewezen dat, bij deze soort, vrouwtjes niet noodzakelijk uit amplexus moeten komen om phonotactisch gedrag te vertonen. ZIMMERMANN beweerde echter het tegendeel en stelde dat vrouwelijke individuen bij *Epipedobates tricolor* enkel op de dag van de eileg receptief bleken te zijn voor mannelijke advertentie roepen en bijgevolg een positief phonotactisch gedrag vertoonden bij playbackexperimenten (ZIMMERMANN 1985; ZIMMERMANN en RAHMANN 1987). Alweer ontbraken de benodigde kwantitatieve gegevens om haar onderzoek te steunen. Zoals in de inleiding reeds vermeld werd, zijn er voldoende argumenten om vrouwelijke individuen te selecteren die nog niet in amplexus zaten. Deze vrouwtjes hebben namelijk hun partner nog niet gekozen. Hierdoor is het waarschijnlijk dat ze op dat tijdstip selectiever zullen reageren op de mannelijke advertentie roepen (MURPHY en GERHARDT 1996).

Pijlgifkikkers zijn aanhoudende broeders die min of meer gedurende het gehele jaar seksueel actief zijn (zie 1.1.3. Seksuele selectie bij de familie Dendrobatidae). Omdat niet alle vrouwtjes gelijktijdig paren, is het, in tegenstelling tot explosieve broeders, bovendien een moeilijke zaak om voldoende vrouwtjes te vinden die zich in een amplexus bevinden.

Doordat bewezen werd dat ook deze vrouwtjes receptief bleken te zijn voor de synthetisch geproduceerde advertentie roepen kan verder experimenteel onderzoek worden gedaan naar de selectieve vrouwelijke partnerkeuze.

Invloed van roepduur

Vrouwelijke fertiele individuen blijken geen significante voorkeur voor één van de twee roepen te hebben. Toch blijken 7 van de 10 vrouwtjes consistent voor de kortere roepen te kiezen. Bij een herhaling van het experiment met een groter aantal vrouwtjes zou misschien kunnen blijken dat vrouwtjes een voorkeur voor korte roepen hebben. Met andere woorden dat deze vrouwtjes kiezen voor meer roepen per tijdseenheid van een kortere duur dan minder roepen per tijdseenheid van een langere duur (zelfde akoestische tijd).



Studies op de grijze boomkikker toonden echter aan dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor roepen met een langere duur boven roepen met een kortere duur (KLUMP en GERHARDT 1987). Zij suggereerden dat bij deze boomkikkers de vrouwelijke kikkers een voorkeur voor metabolisch kostelijker signalen ontwikkelden. KLUMP en GERHARDT stellen dat mannetjes die in staat zijn om deze lange roepen te produceren hoogstwaarschijnlijk in een betere fysieke conditie verkeren dan mannetjes die kortere roepen produceren ('good-genes'-hypothese). Ook SULLIVAN en HINSHAW onderzochten dit bij de grijze boomkikker en bekwamen dezelfde resultaten (SULLIVAN en HINSHAW 1992). Zij merkten evenwel ook op dat hogere roepherhalingsfrequenties een voorkeur ondervonden.

Talrijke onderzoeken tonen aan dat, bij kikkers, deze roepherhalingsfrequentie een zeer voornamelijk akoestisch kenmerk bij de selectieve partnerkeuze is (onder andere: ARAK 1988; DYSON *et al.* 1994; GERHARDT 1992; JENNIONS *et al.* 1995; KLUMP en GERHARDT 1987; RYAN 1980; SULLIVAN 1983; SULLIVAN en HINSHAW 1992). ARAK onderzocht het belang van roepherhalingsfrequentie bij rugstreeppadden (*Bufo calamita*; ARAK 1988). De vrouwelijke kikkers bleken hier een duidelijke voorkeur te hebben voor roepen met een hogere roepherhalingsfrequentie. Ook bij een Afrikaanse rietkikker (*Hyperolius marmoratus*) werden dezelfde resultaten bekomen (JENNIONS *et al.* 1995).

Een mogelijke hypothese is dat vrouwtjes kiezen voor de directe energetische voordelen. Door mannetjes te kiezen met een hogere roepherhalingsfrequentie minimaliseren ze de energetische kosten van lokalisatie van soorteigen mannetjes. Deze vrouwtjes zullen deze directe voordelen verkiezen boven de indirecte voordelen. Indirecte voordelen bestaan uit de maximalisering van de kans om met een hoog kwaliteitsmannetje (lange roepen; zie eerder) te paren.

Algemeen

Op basis van de tot nog toe gevoerde experimenten is het nog niet duidelijk welke roepkarakteristieken vrouwtjes prefereren. Bij een gelijke roepherhalingsfrequentie, is er blijkbaar een lichte voorkeur voor korte roepen (doch niet significant). De bedoeling was om ook na te gaan of er een voorkeur bestond voor korte of lange roepen, ditmaal echter afgespeeld aan gelijke roepherhalingsfrequenties. Ook wou nagegaan worden welke invloed de spectrale frequentie op de keuze van de vrouwtjes heeft. Eerder onderzoek toonde aan dat vrouwtjes kiezen voor synthetisch geproduceerde roepen met een lagere fundamentele frequentie (RYAN 1980). Waarschijnlijk is dit zo omdat er een significante negatieve correlatie tussen de grootte van de mannetjes en de fundamentele frequentie bestaat. Vrouwtjes verkiezen met andere woorden bij voorkeur grotere mannetjes.

Om de mannelijke competitie om partners te onderzoeken, was het eveneens de bedoeling om mannetjes bloot te stellen aan synthetische roepen. Hiermee wou onderzocht worden of de mannetjes in staat zijn hun roepkarakteristieken aan te passen aan de roepen van naburige mannelijke individuen. BUNNELL vond bij de aardbeigifkikker dat de roepen zowel kwantitatief (roepherhalingsfrequentie) als kwalitatief (toonhoogte en geluidsterkte) aangepast werden aan synthetisch geproduceerde roepen (BUNNELL 1973). Het feit of dit al dan niet optreedt bij deze studiesoort kan een belangrijk gegeven vormen voor verdere studies omtrent territorialiteit. Mannetjes zullen met andere woorden enkel de benodigde minimale energie spenderen die nodig is om wijfjes aan te lokken en indringers buiten te houden. Bij



de aanwezigheid van mannetjes met kwantitatief en kwalitatief betere roepkenmerken, zal het individu in staat zijn, zijn roepkenmerken aan te passen. Hierdoor zal hij een evenwaardige tegenstander betekenen en in competitie met de andere mannetjes kunnen treden om de aanwezige wijfjes.

Het was echter niet mogelijk om deze experimenten uit te voeren. Wegens de uitzonderlijk warme omstandigheden op dinsdag 20 juni (omstreeks 15u: 40°C), werd de -kamer oververhit en stierven de meeste kikkers aan deze extreme temperaturen. De temperatuur bedroeg de dag ervoor (omstreeks 16u) 29°C; deze temperatuur wordt zonder problemen getolereerd door deze kikker soort. Gedurende de nacht van maandag op dinsdag vond er echter geen afkoeling van de lucht plaats. Hierdoor konden de temperaturen in de kikkerkamer, de volgende dag, zo hoog oplopen.

De meeste studies omtrent vrouwelijke selectieve partnerkeuze, met betrekking tot akoestische signalen, gebeuren op boomkikkers (zie eerder). Uit mijn resultaten blijkt dat ook bij de familie van de pijlgifkikkers onderzoek hieromtrent mogelijk is. Verder onderzoek zal dan ook moeten uitwijzen welke de specifieke kwalitatieve en kwantitatieve roepcriteria zijn die een selectieve keuze door vrouwtjes veroorzaken.



8. ALGEMENE BESPREKING EN BESLUIT

Door middel van ad libitum en focuserende observaties was het mogelijk om een ethogram op te stellen. Verdere toekomstige ethologische studies moeten echter sommige aspecten nog nader bekijken. Zo is er nog niet geweten of er al dan niet infanticide optreedt bij deze soort. Ook of de wijfjeskickers geluiden kunnen produceren is niet geweten. Misschien doen ze dit wel tijdens de amplexus en produceren ook vrouwelijke individuen courtship roepen.

Er werden volgens mij niet voldoende gegevens over de broedbiologie verzameld. Binnen het tijdsbestek van een academiejaar en de vooropgestelde doelstellingen is dit echter onmogelijk. Bij de studiesoort werd ook vastgesteld dat er een morfologisch seksueel dimorfisme bestaat. Dit vergemakkelijkt eventueel toekomstig onderzoek. Enkel mannelijke individuen bleken territoriaal te zijn. Toekomstig veldonderzoek zou bij deze pijlgifkickers de territoriumgroottes moeten bepalen. Hierdoor zullen we een vergelijking kunnen maken met de territoriumgroottes onder semi-natuurlijke omstandigheden.

Hoogstwaarschijnlijk werden alle roeptypes beschreven. Een verder onderzoek naar de functies van korte trilroepen is aangewezen. Eveneens zou men fysiologisch kunnen nagaan of het mannetje door middel van courtship roepen inderdaad de voortplantingsbiologie van het vrouwtje synchroniseert met de zijne.

Verder onderzoek naar de individuele verschillen in roepkarakteristieken blijkt ook noodzakelijk. Ditmaal echter met een veel grotere steekproef roepende mannetjes.

Vrouwelijke selectieve keuze experimenten blijken mogelijk door middel van playbackexperimenten. Verder onderzoek naar de discriminatoire roepkarakteristieken is noodzakelijk.

Als algemeen besluit kan gesteld worden dat deze pijlgifkickersoort uitermate geschikt is voor toekomstig onderzoek.



BIBLIOGRAFIE

- Alcock, J. (1993). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer associates, Inc. Sunderland.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, New Jersey.
- Andersson, M. en Iwasa, Y. (1996). *Sexual selection*. TREE 11: 53-58.
- Arak, A. (1983). Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In Bateson P (ed) *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge: 181-210
- Arak, A. (1988). Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Beh. Ecol. Sociobiol.* 22: 317-327.
- Backwell, P.R.Y. en Jennions, M.D. (1993). Mate choice in the neotropical frog, *Hyla ebreccata*: sexual selection, mate recognition and signal selection. *Animal Behavior* 45: 1248-1250.
- Baugh, J.R. en Forester, D.C. (1994). Prior residence effect in the dart-poison frog *D. pumilio*. *Behavior* 131: 207-224.
- Bechter, R. (1978). Zur aufzucht von *Dendrobates pumilio* und *lehmanni*. *Aquarienmagazin* 6: 273-276.
- Bee, M.A., Perrill, S.A., Owen, P.C. (1999) Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Beh. Ecol. Sociobiol.* 45: 177-184.
- Birkhead, T.R. en Möller, A.P. (1998). *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press Ltd.
- Bogert, C.M. (1960). The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. *Animals sounds and communication*: 149-250
- Bradbury, J.W. en Andersson M.B. (1987). *Sexual selection: testing the alternatives*. Wiley, Chichester, U.K. .
- Bradbury, J.W. en Davies, N.B. (1987). Relative roles of intra- and intersexual selection. In: Bradbury, J.W. en Andersson M.B. (1987). *Sexual selection: testing the alternatives*. Wiley, Chichester, U.K. .
- Brenowitz, E.A. en Rose, G.J. (1999). Female choice and plasticity of male calling behaviour in the Pacific treefrog. *Animal Behavior* 57: 1337-1342.
- Brust, D.G. (1993). Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds it's young. *Journal of herpetology* 27(1): 96-98.
- Bunnell, P. (1973). Vocalisations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 2: 277-284.
- Claessen, H. (2000). A new reproduction modus by *Colostethus degranvillei*. *Herp. Review* (in druk).
- Caldwell, J.P. (1997). Pair bonding in spotted poison frogs. *Nature* 385: 211.



- Caldwell, J.P. en De Araujo, M.C. (1998). Cannibalistic interactions resulting from indiscriminate predatory behavior in tadpoles of poison frogs. *Biotropica* 30(1): 92-103.
- Caldwell, J.P., en De Oliveira V.R.L. (1999). Determinants of biparental care in the spotted poison frog, *Dendrobates vanzolinii* (Anura:Dendrobatidae). *Copeia* 3: 565-575.
- Crump, M.L. (1972). Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus*. *Herpetologica* 28: 195-198.
- Daly, J.W. en Myers, C.W. (1967). Toxicity of Panamanian poison frogs (Dendrobates): some biological and chemical aspects. *Science* 156: 970-973.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species by means of natural selection. Murray, London.
- Darwin, C. (1871). The descent of man, and selection in relation to sex. Murray, London.
- Davies, N.B. en Halliday, T.R. (1979). Competitive mate searching in common toads, *Bufo bufo*. *Anim. Behav.* 27: 1253-1267.
- De la Riva, I., Marquez, R., Bosch, J. (1996). The advertisement calls of three south american poison frogs, with comments on their taxonomy and distribution *J.Natural History* 30: 1413-1420.
- D' Orgeix, C.A. en Turner, B.J. (1995). Multiple paternity in the red-eyed treefrog *Agalychnis callidryas* (Cope). *Mol. Ecol.* 4: 505-508.
- Duellman, W.E. (1966). Aggressive behavior in Dendrobatid frogs. *Hepetologica* 22: 217-221.
- Duellman, W.E. (1999). Patterns of distribution of amphibians; a global perspective. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Duellman, W.E. en Savitzky, A.H. (1976) Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. *Hepetologica* 32: 401-404.
- Duellman, W.E. en Trueb, L. (1994). Biology of amphibians. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Durant, P. en Dole, J.W. (1975). Aggressive behavior in *Colostethus collaris* (Anura : Dendrobatidae). *Herpetologica* 31: 23-26.
- Dyson, M.L. en Passmore, N.I. (1988). Two-choice phonotaxis in *Hyperolius marmoratus* (Anura:Hyperoliidae):the effect of temporal variation in presented stimuli. *Anim. Behav.* 36: 648-652.
- Dyson, M.L., Henzi, S.P., Passmore, N.I. (1994). The effect of changes in the relative timing of signals during female phonotaxis in the reedfrog, *Hyperolius marmoratus*. *Anim. Behav.* 48: 679-685.
- Emlen, S.T. en Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Emerson, S.B. (1997). Testis size variation in frogs: testing the alternatives. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 41: 227-235.
- Ennenbach, V. en Surla, S. (1993). *Epipedobates tricolor* (Boulenger, 1899). American Dendrobatidae Group newsletter 9.



- Fisher, R.A. (1930). The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Frost, D. (1999) Amphibian Species of the world; American Museum of Natural History
Internet: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>
- Gerhardt, H.C. (1987). Evolutionary and neurobiological implications of selective phonotaxis in the green treefrog (*Hyla cinerea*). Anim. Behav. 35: 1479-1489.
- Gerhardt, H.C. (1991). Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. Anim. Behav. 42: 615-635.
- Gerhardt, H.C. (1994a). The evolution of vocalisation in frogs and toads. Annu. Rev. Ecol. Syst. 25 :293-324.
- Gerhardt, H.C. (1994b). Reproductive character displacement on female mate choice in the gray treefrog, *Hyla chrysoscelis*. Anim. Behav. 47: 959-969.
- Gerhardt, H.C., Dyson, M.L., Tanner, S.D. (1996). Dynamic properties of the advertisement calls of gray treefrogs: patterns of variability and female choice. Behav. Ecology 7(1): 7-18.
- Gould, J.L., Gould, C.G. (1989). Sexual selection. Scientific American library, New York.: 277pp.
- Grafe, T.U. (1996). The function of call alternation in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 38: 149-158.
- Halliday, T.R. (1983). The study of mate choice. In P. Bateson, ed., Mate choice. Cambridge University Press, Cambridge: 3-32.
- Halliday, T.R., Verrell, P.A. (1984). Sperm competition in amphibians. In Schmidt, R.L. (ed) Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, New York: 487-508.
- Heselhaus, R. (1992). Poison Dart Frogs: their natural history and care in captivity. Blandford press : 112pp.
- Howard, R.D. (1978). The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. Evolution 32: 850-871.
- Ibanez, D.R. (1993). Female phonotaxis and call overlap in the neotropical glassfrog, *Centrolenella granulosa*. Copeia 3: 846-850.
- Jennions, M.D., Passmore, N.I. (1993) Sperm competition in frogs : testis size and a sterile male experiment on *Chiromantis xerampelina*. Biol. J. Linn. Soc. 50: 211-220.
- Jennions, M.D., Backwell, P.R.Y., Passmore, N.I. (1995a). Repeatability of mate choice: the effect of size in the African painted reed frog, *Hyperolius marmoratus*. Anim. Behav. 49: 181-186).
- Jennions, M.D., Bishop, P.J., Backwell, P.R.Y., Passmore, N.I. (1995b). Call rate variability and female choice in the African frog, *Hyperolius marmoratus*. Behav. 132(9&10): 709-720.
- Kirckpatrick, M. en Ryan, M.J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. Nature 350: 33-38.
- Klump, G.M. en Gerhardt, H.C. (1987). Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray treefrogs. Nature 326: 286-288.



- Kusano, T., Toda, M., Fukuyama, K. (1991). Testis size and breeding systems in Japanese anurans with special reference to large testis size in the treefrog, *Rhacophorus arboreus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 27-31.
- Mcvey, M.E., Zahary, R.G., Perry, D., Macdougall, J. (1981). Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). Copeia 1: 1-8.
- Morris, M.R. (1989). Female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*: the importance of identifying the scale of choice. Beh. Ecol. Sociobiol. 25: 275-281.
- Morris, M.R. en Yoon S.L. (1989). A mechanism for female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*. Beh. Ecol. Sociobiol. 25: 65-71
- Murphy, C.G. en Gerhardt, H.C. (1996). Evaluating the design of mate-choice experiments: the effect of amplexus on mate choice by female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. Anim. Behav. 51: 881-890.
- Myers, C.W. en Daly, J.W. (1976). Preliminary evolution of skin toxins and vocalisations in taxonomic and evolutionary studies of poison dart frogs. Bull. Amer. Mus. Of Natural History 157: 175-262.
- Myers, C.W. en Daly, J.W. (1983). Dart poison frogs. Scientific American 248 : 120-133.
- Pfennig, K.S., Rapa, K., McNatt (2000). Evolution of male mating behavior: male spadefoot toads preferentially associate with conspecific males. Beh. Ecol. Sociobiol. 48: 69-74.
- Parker, G.A. (1983). Mate quality and mating decisions. In P.Bateson, ed., Mate Choice, 144-166. Cambridge University press, Cambridge, UK.
- Perrill, S.A., Gerhardt, H.C., Daniel, R. (1978). Sexual parasitism in the green treefrog (*Hyla cinerea*). Science 200: 1179-1180.
- Pramuk, J.B., Hiler, B.I. (1999). An investigation of obligate oophagy of *Dendrobates pumilio* tadpoles. Herp. Rev. 30: 219-221.
- Pröhl, H. en Hödl, W. (1999). Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart poison frog, *D. pumilio*. Beh. Ecol. Sociobiol. 46: 215-220
- Reyer, H.U., Frei, G., Som C. (1999). Cryptic female choice : frogs reduce clutch size when amplexed by undesired males. Proc. R. Soc. Lond. B. 266 : 1-7.
- Roithmair, M.E. (1992). Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). Ethology 92: 331-343.
- Roithmair, M.E. (1994). Male territoriality and female mate selection in the dart poison frog *Epipedobates trivittatus*. Copeia 1: 107-115.
- Ryan, M.J. (1980). Female mate choice in a neotropical frog. Science 209: 523-525.
- Ryan, M.J. (1983). Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. Evolution 37(2): 261-272.
- Ryan, M.J. (1985). The Túngara frog: a study in sexual selection and communication. Univ. Chicago Press, Chicago: 230pp.



- Savage, J.M. (1968). The Dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 4: 745-776.
- Schmidt, H. (1981). *Dendrobates tricolor* (Boulenger 1899), eine wertevolle Bereicherung unserer Tropenterrarien. *Herpetofauna* 11:18-24.
- Schwartz, J.J. (1993). Male calling behavior, female discrimination and acoustic interference in the neotropical treefrog (*H. microcephala*). *Beh. Ecol. Sociobiol.* 32: 401-414.
- Schulte, R. (1999). Pfeilgiftfrösche "artenteil Peru". INIBICO, Waiblingen: 292 pp.
- Sexton, O.J. (1960). Some aspects of the behavior and ecology of a Columbian poison arrow frog, The kokoe-pa (*Dendrobates histrionicus* Berthold). *Herpetologica* 29: 295-301.
- Silverstone, P.E. (1976). A revision of the poison arrow frogs of the genus *Phylllobates* Bibron in saga (family Dendrobatidae). *NHM los Angeles county* 27: 1-53.
- Sullivan, B.K. (1983). Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*) ii. Female choice. *Anim. Behav.* 31: 1011-1017.
- Sullivan, B.K. en Hinshaw, S.H. (1992). Female choice and selection on male calling behaviour in the grey treefrog *Hyla versicolor*. *Anim. Behav.* 44: 733-744.
- Summers, K. (1989). Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog, *Dendrobates auratus*. *Anim. Behav.* 37: 797-805.
- Summers, K. (1990). Paternal care and the cost of polygyny in the green dart-poison frog. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 27: 307-313.
- Summers, K. (1992). Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Anim. Beh.* 43: 907-919.
- Summers, K. (1997). Phenotypic and genetic divergence in three species of poison dart frogs with contrasting parental behavior. *J. of Heredity* 88: 8-13.
- Summers, K. (1999). Visual mate choice in poison dart frogs. *The Royal Society.* 266: 2141-2145.
- Summers, K. (2000). Mating and aggressive behaviour in Dendrobatid frogs from corcovado national park, Costa Rica: a comparative study. *Behavior* 137: 7-24.
- Summers, K. en Earn, D.J. (1998). The cost of polygyny and the evolution of female care in poison frogs. *Biol.J.Linnean Society* 66(4): 515-538.
- Taigen, T.L., Wells, K.D. (1985). The enzymatic basis of high metabolic rates in calling frogs. *Physiol. Zool.* 58: 719-726.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. In B. Campbell, ed., *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Heinemann, London : 136-179.
- Welch, A.M., Semlitsch, R.D., Gerhardt, H.C. (1998). Call duration as an indicator of genetic quality in male gray treefrogs. *Science* 280: 1928-1930.
- Wells, K.D. (1977a). The social behavior of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- Wells, K.D. (1977b). The courtship of frogs. In: Taylor, D.H. en Guttman, S.I. *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York and London : 233-262.



- Wells, K.D. (1980a). Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). Behav. Ecol. and Sociobiol. 6: 199-209.
- Wells, K.D. (1980b). Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). Herpetologica 36(2): 189-199.
- Weygoldt, P. (1980). Complex brood care and reproduction behavior in captive poison arrow frogs, *Dendrobates pumilio*. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 319-332.
- Wilczynski, W., Rand, A.S., Ryan, M.J. (1999). Female preferences for temporal order of call components in the túngara frog: a bayesian analysis. Anim. Behav. 58: 841-851.
- Woodward, B.D. (1986). Paternal effects on juvenile growth in *Scaphiopus multiplicatus*. (the new-Mexico spadefoot toad). Am. Nat. 128: 58-65.
- Woodward, B.D. (1987). Paternal effects on offspring traits in *Scaphiopus couchi*. Oecologia 73: 626-629.
- Zimmermann, E. (1985). Verhaltensphysiologische studien zur akustischen kommunikation sowie histoautoradiografische untersuchungen zum einfluss akustischer stimulationen auf den glycoconjugat-stofwechsel im *Phyllobates tricolor*. Doctoraatsthesis. Univers. Hohenheim.
- Zimmermann, E. (1990). Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. Fortschritte zoologie 38: 61-73.
- Zimmermann, E. en Rahmann, H. (1987). Acoustic communication in the poison-arrow frog *Phyllobates tricolor*: advertisement calls and their effects on behavior and metabolic brain activity of recipients. J. Comp. Physiol. 160: 693-702.
- Zimmermann, E. en Zimmermann, H. (1994). Reproductive strategies, breeding, and conservation of tropical frogs: dart-poison frogs and Malagasy poison frogs. In: Captive management and conservation of amphibians and reptiles. eds.: Adler, K., Collins, J.T., Murphy, J., Contributions to Herpetology, SSAR Publ.: 255-266.
- Zimmermann, H. (1983). Durch nachzucht erhalten: *Phyllobates tricolor*. Aquarienmagazin 1: 17-22.

Fotoverantwoording: De foto's op pagina's 3 en 34 komen uit het fotoarchief van de DGHT (Deutsche Terrarienkunde)

P3: mannelijke *E. tricolor* met larven op de rug; **Schmidt U.**
P34 boven: roepend mannetje; **Siegenthaler R.**
P34 midden: cephalische amplexus; **Siegenthaler R.**
P36: legsel; **Zimmermann H.**

Sonogrammen: Alle sonogrammen werden gemaakt via het akoestische verwerkingsprogramma SASLabpro®.

