

# Phytotelm nach Größen ordnen in Bezug auf die elterliche Versorgung und Paarung

## Strategien in zwei Arten von peruanischen Gift-Fröschen

Jason L. Brown<sup>1,3</sup>), Evan Twomey<sup>1</sup>), Victor Morales<sup>2</sup>) & Kyle Summers<sup>1,4</sup>)

Ein **Phytotelm** (plur. Phytotelmata, seltener auch Phytotelmen, von **griechisch** φυτόν, „Pflanze“ und τέλμα, „Pfütze“) ist ein Kleinstgewässer, das sich in einer Vertiefung einer lebenden Landpflanze bildet. Das Wasser stammt meist aus **Regen**, seltener wird es aktiv von der Pflanze ausgeschieden.

(1 Abteilung der Biologie, Osten Universität von Carolina, Greenville, North Carolina, die USA; 2 La Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma, Lima, Peru)  
(Akzeptiert: Am 7. März 2008)

### Zusammenfassung

Faktoren, die zur Evolution von Fortpflanzungsstrategien beitragen, sind von großem Interesse gewesen Entwicklungsbiologen. Im tropischen Amphibie-Raub und der Konkurrenz sind angedeutet worden eine Hauptrolle zu spielen. Gift-Frösche der Familie Dendrobatidae zeigen eine Tendenz dazu der Gebrauch von sehr kleinen Lachen und vergrößerter elterlicher Sorge, besonders in der Klasse *Dendrobates*. Einige Arten mit der weiblichen elterlichen Sorge, asymmetrischen Biparental-Sorge und biparental sorgen Sie sich, haben neuartige Handlungsweisen in Verbindung mit dem Gebrauch sehr kleiner phytotelmata entwickelt. Es hat gewesen stellte Hypothese auf, dass der Auswahl-Druck, der durch den Raub und die Konkurrenz auferlegt ist, bevorzugte Gebrauch von kleinem phytotelmata, und erzeugte das abwechselnd Auswahl für das trophische Ei, das dazu mit Nachschub versorgt ist verbessern Sie den Mangel an verfügbaren Nährstoffen. Die ökologischen Faktoren aufzuhellen, verkehrte damit der Übergang von der uniparental männlichen Sorge bis biparental sorgt sich und vereinigte Änderungen in sozial Handlungsweisen, wir bewerteten Schlüssel ökologische und Verhaltensunterschiede zwischen *Dendrobates imitator* und *D. variabilis*. *Dendrobates imitator* verwendete bedeutsam kleineren phytotelmata darin verschiedene Pflanzenart als *D. variabilis* für die Kaulquappe und Embryo-Absetzung. Das elterliche die Strategie von *D. variabilis* wurde auf die männliche elterliche Sorge beschränkt, wohingegen *D. imitator* biparental ausstellte Sorge. Wie man beobachtete, hatten Männer und Frauen von *D. variabilis* eine gemischte Paarung System mit wenig Genosse-Treue. Das hob sich vom *D. imitator*, wo paarweise angeordnete Männer und Frauen ab wurden beobachtet, täglich aufeinander wirkend, und wurden nie beobachtet, zusätzlichen Genossen huldigend. Unsere Ergebnisse sind mit der Hypothese dass ein Schlüssel ökologischer Unterschied zwischen diesen im Einklang stehend Art, die Größe von für die Fortpflanzung normalerweise verwendeten Lachen einschließend, wird stark vereinigt mit der Evolution der Biparental-Sorge und Einehe im *D. imitator*.

**Schlüsselwörter:** Biparental-Sorge, Dendrobatidae, männlich-elterliche Sorge, Einehe, phytotelmata, Promiskuität, Fortpflanzung.

3) Die E-Mail-Adresse des entsprechenden Autors: jlb0627d2@ecu.edu

4) Die E-Mail-Adresse des zweiten entsprechenden Autors: summersk@ecu.edu

© Koninklijke Brill NV, Leiden, 2008 *Behaviour* 145, 1139-1165

Auch verfügbar online-[www.brill.nl/beh](http://www.brill.nl/beh)

1140 Brown, Twomey, Morales & Summers

### Einführung

Faktoren, die zur Evolution der Biparental-Sorge in ectotherms führen, sind verschieden und nicht gut verstanden, und das Ereignis ist relativ selten. Ein möglicher Grund besteht darin, dass zwei Eltern gewöhnlich nur ein bisschen wirksamer sind als einer Elternteil am Sorgen für die Nachkommenschaft (Clutton-Brock, 1991). Die Evolution von biparental Sorge wird wenn bevorzugt der Sorge von zwei Eltern wesentlich mit Nachschub zu versorgen vergrößert die Wahrscheinlichkeit des Überlebens in der Nachkommenschaft und den Chancen dessen Wiederpaarung (für Männer) bleibt hoch (Maynard Smith, 1977). In Arten wo Auswahl-Bevorzugungen sich schützende oder mit Nachschub versorgende

Nachkommenschaft, elterliche Sorge ist mehr wahrscheinlich depreciable und Biparental-Sorge zu sein, ist relativ üblich (Clutton- Brock, 1991). Das wird in Cichlid-Fischen, wo weit beobachtet mit Nachschub zu versorgen der Sorge von zwei Eltern ist kritisch, um große Kupplungen zu brüten (Barlow, 1974; Wisenden & Keenleyside, 1995; Morley & Balshine, 2002). Andere Faktoren das kann die Evolution der Biparental-Sorge beeinflussen schließen Verhältnisse ein in dem Frauen nur einmal in derselben Jahreszeit (Blumer, 1982) laichen können oder Paar-Bildung verursacht eine hohe männliche Sterblichkeitsziffer (Schachak u. a. 1976; Linsenmair & Linsenmair, 1997). Nachkommenschaft-Zufuhrkonkurrenz könnte auch spielen Sie eine wichtige Rolle in der Evolution von biparental sorgen sich, und wird darin beobachtet viele Biparental-Sorge-Arten (Milne & Milne, 1976; Talamy, 1984; Scott, 1990). In diesen Systemen füttern Eltern ihren Jungen, die Konkurrenz für das Essen ist intensiv und die Vorteile der elterlichen Sorge sind depreciable. Es ist wiederholt darauf hingewiesen worden, dass das Bedürfnis nach der Biparental-Sorge führte sozial monogame Paare (Fehlen 1968; Ligon, 1999; Reichard & Boesch, 2003). Wenn die Frau (oder der Mann) den Jungen erfolgreich nicht erziehen kann ohne Hilfe von einem Genossen wird soziale Einehe wahrscheinlich Mann maximieren und weibliche Fitness (Wittenberger & Tilson, 1980; Kleiman & Malcolm, 1981; Birkhead & Møller, 1992). In anurans ist soziale Einehe selten und dort ist kleine Beweise für die elterliche Sorge-Hypothese (Caldwell & de Oliveira, 1999; Gillette u. a. 2000). In den meisten Fällen ist Einehe dazu wahrscheinlich seien Sie das Ergebnis der Genosse-Verteidigung oder kurze Fortpflanzungsperioden (Wittenberger & Tilson, 1980).

In Amphibien hat sich viel Forschung auf den Einfluss ökologisch konzentriert Faktoren auf Fortpflanzungsweisen im Zusammenhang von komplizierten Lebenszyklen (z.B. Crump, 1974; Bohrlöcher, 1977; Duellman, 1985; Duellman & Trueb, 1986; Wilbur, 1987). In gemäßigten Systemen sind komplizierte Lebenszyklen angesehen worden weil Strategien vorhatten, auf vergänglichen Gelegenheiten für das Wachstum Kapital anzuhäufen, und *Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien* 1141 nach Größen Streuung (Wilbur, 1980). In diesen Systemen sind Fortpflanzungsperioden relativ kurz und Larven werden angepasst, um den Frühjahr-Puls in der primären Produktivität auszunutzen (Wilbur, 1997). In den Wendekreisen sind ökologische Wechselwirkungen verschiedener und Komplex, und der amphibische Lebenszyklus schließen häufig zusätzlich einarbeiten Sie Fortpflanzungsstrategien, wie der Transport von Kaulquappen zu klein sorgfältig aus Landlachen. Raub und Konkurrenz können eine Hauptrolle in spielen Evolution dieser komplizierten Fortpflanzungsstrategien (Crump, 1974; Alford, 1999), obwohl relevante Beweise knapp sind (aber sieh Heyer u. a. 1975; Harris, 1999).

In gemäßigten Teich-Systemen ist eine positive Beziehung demonstriert worden zwischen Teich-Größe und Faktoren, die Kaulquappe-Überleben wie die Dichte betreffen Raubfische und Mitbewerber und des Überflusses am Essen (z.B. Sih u. a. 1985; Pearman, 1993, 1995; Gurevitch u. a. 2000; Snodgrass u. a. 2000). Wie man gezeigt hat, haben diese Faktoren Kaulquappe-Überleben in den Wendekreisen ebenso betroffen (Gascon, 1995). Weil sich Wassermassen in die Größe, die primären Faktoren das ändern betreffen Sie Kaulquappe-Überleben werden sich auch wahrscheinlich ändern. In größer, mehr dauerhaft Lachen, Raub wird wahrscheinlich ein Schlüsselfaktor sein, der anuran Larvenbevölkerung beschränkt Dichten. Als vereint Abnahme in der Größe, Raubfisch-Abnahme in der Zahl und Ungleichheit (Menge & Sutherland, 1976, 1987; Posten u. a. 2000), und zwischen – und intraspezifische Konkurrenz wird primäre Einschränkungen (Menge & Sutherland, 1976, 1987). In sehr kleinen Lachen, wie phytotelmata (kleine Baumlachen Wassers in Blattachsen von Werken und Baumwürfen), die Einschränkungen des Raubs und Konkurrenz wird reduziert (oder fehlend), aber ist so Nahrungsmittelverfügbarkeit (Brust, 1993; Pramuk & Hiler, 1999; Sommer, 1999). Obwohl ein beträchtlicher Betrag der Forschung ist geführt worden, um die Beziehungen zwischen dem Teich zu bewerten Größe und Raubfische, Mitbewerber und Nahrungsmittelmittel in Larvenamphibien (siehe oben), wenige Studien haben diese Faktoren in Bezug darauf ausführlich untersucht Arten, die kleinere Wassermassen für die Fortpflanzung verwenden.

Lache-Größe kann wichtige Effekten auf die Evolution von Strategien dessen haben elterliche Sorge und Paarungssysteme in Fröschen (z.B. Crump, 1974; Sommer & McKeon, 2004). Mehr spezifisch kann der Gebrauch von kleinen Lachen nötig machen Nachkommenschaft, die wegen der niedrigen Nährverfügbarkeit (Weygoldt, 1987 mit Nachschub versorgt; Brust, 1993; Caldwell & de Oliveira, 1999). Der Reihe nach, biparental Sorge kann entwickeln Sie sich, wenn die Sorge durch zwei Eltern einen

bedeutenden Vorteil zum Nachkommenschaft-Überleben zur Verfügung stellt hinsichtlich der Sorge durch einen einzelnen Elternteil (Maynard Smith, 1977; Weygoldt, 1987). Die Wichtigkeit von der Zusammenarbeit und Koordination für das wirksame die Übergabe der elterlichen Sorge kann Auswahl für das Paar-Abbinden erzeugen, 1142 *Brown, Twomey, Morales & Summers* Einehe und gegenseitige Landverteidigung (Wittenberger & Tilson, 1980; Whiteman & Cote, 2004).

Gift-Frösche der Familie Dendrobatidae (konnten die Autoren nicht zustimmen auf eine Arbeitstaxonomie (sieh Bewilligung u. a. 2006); deshalb haben wir gewählt konservativ zu sein und die vorher feststehende Taxonomie bis zu zu verwenden die Sache wird weiter nachgeprüft) zeigen eine Tendenz zu vergrößert elterlich sorgen Sie sich und der Gebrauch von kleineren Lachen, besonders in der Klasse *Dendrobates* (Sommer & McKeon, 2004). In allen Arten dieser Klasse sind Ei-Kupplungen geschützt von einem Elternteil, und Kaulquappen werden nach dem Ausbrüten von einem Elternteil transportiert zu einem passenden phytotelm. Diese Klasse zeigt eine verschiedene Reihe elterlich Sorge-Strategien (Tisch 1), das allgemeinste Wesen uniparental männliche Sorge, darin welche Kupplungsbedienung und Kaulquappe-Transport vom Mann getan werden. In einigen Arten, diese Aufgaben können durch beide Geschlechter gespalten werden (asymmetrische Biparental-Sorge oder Biparental-Sorge), oder übernommen von der Frau völlig (uniparental Frau Sorge). Arten mit der weiblichen elterlichen Sorge sorgen sich asymmetrische biparental und Biparental-Sorge, haben neuartige Handlungsweisen entwickelt, sehr kleinen phytotelmata zu verwerten (wie Bromelie-Blattachsen); zum Beispiel, in vielen Arten, erwachsenen Frauen stellen Sie trophische Eier zu ihren Larven zur Verfügung (Weygoldt, 1987; Brust, 1993; Caldwell & de Oliveira, 1999). Es ist dieser auferlegte Auswahl-Druck Hypothese aufgestellt worden durch den Raub und die Konkurrenz bevorzugte den Gebrauch von kleinem phytotelmata (Sommer & McKeon, 2004), und diese folglich erzeugte Auswahl dafür trophisch mit Nachschub zu versorgen, um den Mangel an verfügbaren Nährstoffen in klein zu verbessern Lachen (Sommer & Verdienen 1999).

Innerhalb der Klasse sind *Dendrobates* dort mindestens zwei evolutionär gewesen Übergänge von der uniparental männlichen Sorge: ein in der *histrionicus* Gruppe, wo

**Tisch 1.** Verallgemeinerte Fortpflanzungshandlungsweisen stellten in Gift-Fröschen aus Klasse-*Dendrobates* (sieh Summers & McKeon, 2004).

Sorge-Kaulquappe-Ei des Typs Clutch, das Taxonomische Gruppen füttert  
Bedienungstransport

Uniparental Mann-Mann Niemand die Meisten Mitglieder von *Dendrobates*  
männliche Sorge (36 Arten)

Uniparental Frau-Frau-Frau nur *Histrionicus* Gruppe (4 Arten)  
weibliche Sorge

Asymmetrische Männliche Weibliche Frau nur *Histrionicus* Gruppe (4 Arten)

Biparental-Sorge

Biparental sorgen sich Männliche Männliche Frau, aber *Vanzolinii* Gruppe (5 Arten)  
(symmetrisch) geleitet vom Mann

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien* 1143 nach Größen

Arten stellen beide asymmetrische Biparental-Sorge aus (wo elterliche Sorge ist durchgeführt hauptsächlich von Frauen, aber Männern wohnen Kupplungen bei), und uniparental weibliche Sorge, und anderer innerhalb der *vanzolinii* Gruppe, die dazu gedacht wird stellen Sie in erster Linie biparental Sorge aus (Caldwell, 1997; Caldwell & de Oliveira, 1999), obwohl das nur im Feld in *D. vanzolinii* bestätigt worden ist (Caldwell, 1997). Phylogenetic analysiert (Symula u. a. 2003; Roberts und al. 2006) weisen darauf hin, dass Biparental-Sorge auch die vier anderer charakterisieren kann Mitglieder der *vanzolinii* Gruppe (*D. imitator*, *D. biolat*, *D. lamasi* und *D. flavovittatus*), aber das bleibt spekulativ. *Dendrobates imitator* ist gewesen beobachtet, biparental auszustellen, sorgen sich in der Gefangenschaft (JLB, persönliche Beobachtungen), aber das ist im Feld nicht bestätigt worden.

Die ökologischen Faktoren aufzuhellen, verkehrte mit dem Übergang von uniparental die männliche Sorge zu biparental sorgt sich und verwandte Änderungen in sozialen Handlungsweisen

(d. h., Einehe), bewerteten wir Schlüssel ökologische und Verhaltensunterschiede zwischen *D. Imitatoren* (ein Mitglied der *vanzolinii* Gruppe mit vermeintlichem biparental Sorge) und *D. variabilis* (ein Mitglied der *ventrimaculatus* Gruppe mit der männlichen elterlichen Sorge) (Sommer & Amos, 1997; Summers & Clough, 2001; Poelman & Dicke, 2007). Das Verwechseln von Faktoren verkehrte mit phylogentic Abschweifung und Umweltbedingungen, werden weil diese reduziert zwei Arten sind nah verbunden (Symula u. a. 2001; Noonan & Wray, 2006) und kommen Sie sympatrically im nordöstlichen Peru in der Provinz von San Martin vor (Schulte, 1999; Roberts u. a. 2006). Diese Faktoren stellen einen einzigartigen zur Verfügung Gelegenheit, die Vereinigung zwischen Fortpflanzungsmitteln zu bewerten, und elterliche Strategien der Sorge/ Paarung. In diesem Manuskript melden wir Beobachtungen darauf Phytotelmata-Gebrauch, elterliche Sorge, Hofmachen, Verhalten, Aggression verbindend, und Territorialität im *D. Imitatoren* und *D. variabilis*. Auf der Grundlage von einleitend Beobachtungen auf gefangenen Mustern sagten wir voraus, dass *D. Imitator* zeigen würde Biparental-Sorge, wohingegen *D. variabilis* nicht würde. Wir sagten weiter voraus das, das *D. Imitator* sozialer Einehe zeigen würde, wohingegen *D. variabilis* würde stellen Sie ein gemischtes Paarungssystem aus. Wir kehren zu diesen Vorhersagen in zurück Diskussion.

## Methoden

Das Studiengebiet wurde im Cainarachi Tal nordöstlich von Tarapoto gelegen, Departamento San Martín, Pro ú, auf der Straße zu Yurimaguas (km 34). Im Mai 1144 *Brown, Twomey, Morales & Summers* 2005 wir stellen zwei Feldseiten im Cainarachi Tal auf, das wir kontrollierten täglich vom 19. Mai bis zum 28. Juli 2005, am 15. Mai bis zum 27. Juli 2006, und Am 25. Mai bis zum 1. August 2007. Legen Sie einer wurde nach Osten von Rio Cainarachi gelegen (6°25\_25.60 \_ S, 76°18\_25.52 \_ W) an 597 M über dem Meeresspiegel. Das Gebiet überblickt war 36 × 26 M (936 m<sup>2</sup>). Legen Sie ein und eine Mehrheit des Landes oben und angrenzend war dichter sekundärer Wald. Viel vom Land unter der Seite war man geklärt oder für die Landwirtschaft verwendet werden. Der Ostrand der Seite (tiefer Rand) war fünfzig Meter vom Rand einer Wegerich-Plantage. Seite zwei wurde gelegen nach Westen von Rio Cainarachi (6°24\_57.74 \_ S, 76°17\_41.05 \_ W) an 612 M über dem Meeresspiegel, etwa 4 km NW von der Seite ein. Das Gebiet überblickt an der Seite zwei war 24 × 40 M (960 m<sup>2</sup>). Mit Ausnahme von landwirtschaftlichen Anschlägen neben den südlichen Rändern unserer Testseite, die Umgebung (dicht sekundär Wachstum) blieb relativ intakt. Beide Seiten enthielten Bevölkerungen sowohl Arten (*D. Imitator* als auch *D. variabilis*) und Lüge innerhalb von premontane Regenwald (fide Holdridge, 1967). Durchschnittlicher jährlicher Niederschlag ist 2500 Mm, damit reduzierte Beträge zwischen Juni und September. Saisonlufttemperaturen innerhalb der Tal-Reihe, die in Reinigungen mit kühleren Saisonperioden 16-32 °C ist während des Julis und Augusts.

Bratrost und transects wurden an jeder Seite gegründet. Der transects bestand einer vorher bestimmten Reihe von Haarnadelkurven, die die Breite der Seite winden; das Verlängern von einem Ende zum anderen. Wegen der Seite abnormities waren transects nicht dasselbe zwischen Seiten, aber dem an jeder Abteilung von transect überblickten Gebiet war ähnlich (ca. 3 m<sup>2</sup>). Die Beobachter gingen in die Seite von zufällig entschlossen ein Seite und transects wurden von einem vorher bestimmten Entsprechen angefangen Punkt. Jeder andere Überblick, transects wurden rückwärts spazieren gegangen. Festnahme-Punkte wurden an 0.5 m<sup>2</sup> Entschlossenheit registriert; das wurde getan sich visuell aufteilend jeder 2 m<sup>2</sup> Bratrost in vier 1 m<sup>2</sup> Quadrate, die weiter in vier unterteilt wurden 0.5 M<sup>2</sup>-Quadrate. Diese transects erlaubten uns zu beginnen, das ökologische zu bewerten

und Verhaltensunterschiede zwischen diesen Arten im Feld. Am 17. Mai 2005 wählten wir zwei Anschläge für Transect-Überblicke aus: ein 'natürlicher' Anschlag und ein 'künstlicher' Anschlag. Der natürliche Anschlag (legen einen), enthielt keinen künstlichen phytotelmata, wohingegen der 'künstliche' Anschlag (Seite zwei) eine hohe Speicherdichte künstlich enthielt phytotelmata (Plastikflaschen, die zu Bäumen ca befestigt sind. 1-2 M hoch). Künstlich phytotelmata war 1999 gegründet worden. Dem künstlichen phytotelmata erlaubt wir, um Fortpflanzungshandlungsweisen leicht zu beobachten, ausführlich berichtete Beobachtungen machend mehr ausführbar (Abbildung 1). Die Kombination von Seiten mit natürlich und künstlich phytotelmata erlaubte uns, mehr Daten zu erhalten, sondern auch sicherte dem Daten *Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1145 nach Größen*

**Abbildung 1.** Photographien von im Brennpunkt stehenden Beobachtungen. (A) Ein Paar *des Dendrobates Imitatoren*, der frisst ihre Kaulquappe ein trophisches Ei (hervorgehoben mit einem Pfeil). Dieses Paar wurde zusammen dafür beobachtet mehr als drei Monate, 3 andere Kaulquappen während dieser Periode fütternd. Dieses Verhalten war nie beobachtet in *D. variabilis*. (B) Eine Zuchtgruppe von *D. variabilis*, aus zwei Frauen bestehend und ein Mann (zwei mit dem Pfeil hervorgehobene Embryos). Vielfacher *D. variabilis* Männer und Frauen Paarung war nicht eine ungewöhnliche Beobachtung, jedoch wurde das in *D. Imitatoren* nie beobachtet. von den künstlichen Lachen sind für natürliche Situationen wichtig. Der ganze phytotelmata an beiden Seiten wurden identifiziert und gekennzeichnet, dann täglich für die Anwesenheit überprüft Kaulquappen und/oder Eier. Zusätzliche Beobachtungen wurden während dessen gesammelt Studie an verschiedenen Seiten überall im Cainarachi Tal, einschließlich Seiten wo sowohl Arten kommen allein als auch zusätzliche natürliche und 'künstliche' Seiten vor. Überwachung von transects (ca. 40 Minuten) bezog zwei Beobachter ein, die spazieren gehen langsam, den Waldboden, die auftauchenden Felsen, und die Vegetation für den Erwachsenen scannend Frösche. Alle Personen machten Beobachtungen wurden gewonnen und ein kennzeichnendes Zeichen gegeben (Rennhaken), der individuelle Identifizierung erlaubte. Personen waren sexed (wenn möglich, basiert auf das Benennen und die Fortpflanzungstätigkeit), fotografiert (für die Identifizierung, wenn neue Festnahme), und, Tastzirkel, gemessene Länge der Schnauze-Öffnung verwendend (SVL). Wir registrierten Zeit des Tages, der individuellen Identifizierung, Position (Bratrost Zahl), Festnahme-Höhe (nur 2005 an der Seite ein), Lufttemperatur, Zeit erforderlich transect, sowie irgendwelche anderen bemerkenswerten Beobachtungen spazieren zu gehen. Wir führten im Brennpunkt stehende Beobachtungen auf beiden Arten auf einer Anzeige libitum Basis durch. Diese bestanden in erster Linie aus paarweise angeordneten Männern und Frauen; jedoch, wir auch beobachteter Kaulquappe-Transport/Wiederauffindung/Absetzung und erwachsene Aggression. Während diese Überblicke blieben wir relativ unbeweglich und waren im Stande, zuzusehen Themen von einer Entfernung 2-4 M. Überall in Beobachtungen behandelten wir nie oder gefangene Personen; jedoch, zuweilen, wurden Personen danach festgenommen im Brennpunkt stehende Beobachtungen wurden begrenzt, um Identität zu bestätigen. Datenerfassung zu helfen auf Verhaltensbeobachtungen, wenn möglich, paarweise angeordneten Personen in künstlich *1146 Brown, Twomey, Morales & Summers* Lachen wurden gefilmt, einen entfernten aktivierten Sony DCR-HC42 auf einem Dreifuß verwendend, der an den Rändern von Lachen gelegt wurde. Diese Methode danach verwendend Kamerastellen blieben wir 6-10 M weg (Störung minimierend), verwendend Fernglas, um Paare anzusehen. Im Brennpunkt stehende Beobachtungen wurden auch gesammelt, zwei verwendend automatisierte Videokameras mit Infrarotsensoren (Sony DCR-HC42, modifiziert Schließen Sie Master Aktiver IR Sensor: TM1050 Fledermaus und TM700vRT, und entfernter IR zünden Sie Quelle an). Die Kameras wurden an künstlichen Lachen gelegt, wo Paare hatten

vorher gewesen beobachtet. Die Kameras wurden seit 35 Tagen verwendet erzeugend an ganz von 348 Minuten von zusätzlichen Verhaltensbeobachtungen (d. h., vereinen Sie Gebrauch und Kaulquappe-Absetzung).

Die kennzeichnenden Farbenmuster dieser Frösche erlaubten uns, spezifisch anzuerkennen Personen in einer Entfernung in den meisten Fällen. Die meisten Personen wurden erkannt durch den Gebrauch 'von Photokarten': Karten mit Fotos ganz vorher gefangen Personen und ihre Zahl. Nach jeder Jahreszeit regenerierten sich die Zehen der Frösche gewöhnlich (obwohl Narbe-Gewebe da war), und Personen zwischen Jahreszeiten wurden basiert auf Foto-Karten identifiziert. Wenn wir von einem Personalausweis unsicher waren, wir nahmen ventrale Fotos und verglichen sie mit den fraglichen Personen.

Im Cainarachi Tal sind *D. Imitator* und *D. variabilis* Müllerian ahmt nach (Symula u. a. 2001), und zeigen bemerkenswerte Ähnlichkeit in der Morphologie aber kann von einander ausgezeichnet sein, die folgenden Eigenschaften verwendend: trillermäßiger Anruf (hörbar *von* > 4 m) mit Pausen zwischen Anrufen (*D. Imitator*) dagegen. ruhiger Anruf des kurzen Summens (nur hörbar *von* <4 m), der oft wiederholt wird (*D. variabilis*); Anwesenheit paarweise angeordnet (*D. Imitator*) oder einzeln (*D. variabilis*) Nase Punkt (E); das dorsale Entdecken eiförmig und groß (*D. variabilis*) gegen dichte dorsale Punkte, unregelmäßig in der Gestalt und Größe (*D. Imitator*); Eintönigkeit dorsale Färbung (*D. Imitator*) gegen den Anstieg, der davon vorder-später ist, gelb-grün bis blau-grün (*D. variabilis*); Anwesenheit des sehr feinen Grünes zum gelben grünen Netz und einem Schwarzen Hintergrund (sind Glieder > 50%-Schwarzer; *D. Imitator*) gegen klein gleichmäßig entdeckt Glieder auf einem schwarzen Hintergrund (Glieder normalerweise <50%-Schwarzer; *D. variabilis*). Die Feldidentifizierung von Kaulquappen wurde getan, die folgenden Eigenschaften verwendend: grau zur dunklen Pigmentation (*D. variabilis*) gegen durchsichtig zu Sahne Pigmentation (*D. Imitator*); wenn gefärbt (> Gosner Bühne 30), einzelner Nase-Punkt Gegenwart (*D. variabilis*) gegen paarweise angeordnete Punkte (*D. Imitator*); führen Sie Gestalt herum an und

große Zwischenaugenhöhlenentfernung (*D. Imitator*). Zweifelhafte Kaulquappen wurden erzogen bis der Nase-Punkt und die Muster offensichtlich waren.

Während der 2005 Feldjahreszeit überblickten wir 100 künstliche Lachen zweimal wöchentlich.

Lachen wurden von 0.5-1.5 l Soda-Flaschen gebaut, halbierten und nagelten zu Bäumen

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1147 nach Größen*

(meinen Sie Wasservolumen = 254 ml, ordnen Sie 60-740 ml an). Alle überblickten Lachen waren feststehend, spätestens, vor 2003, und erwachsene Frösche wurden an ihre Anwesenheit gewöhnt und verwendet sie regelmäßig. Lachen wurden in Eimer und Inhalt entleert

wurden durch das Ineinandergreifen gegossen, das sich in einen anderen Eimer filmen lässt. Die gefilterte Sache

wurde mit der Hand erforscht, nach Kaulquappen suchend. Kaulquappe-Anwesenheit/Abwesenheit war registriert und die folgenden Kaulquappe-Maße wurden genommen: Körperlänge (Länge vom Tipp des Rotzes zur Basis des Schwanzes), Körperbreite (am breitesten Punkt), und Gesamtlänge (Länge vom Tipp der Schnauze zum Tipp des Schwanzes).

2006 überblickten wir Baldachin phytotelmata dreimal pro Woche für drei

Monate, baumbesteigendes Zahnrad verwendend. Diese Überblicke bewerteten vertikalen Raumgebrauch durch beide Arten. Wir überblickten sechs Bäume, von denen alle größer waren als 12 M hoch (ordnen 12.5-40 m an), und enthalten mindestens ein Dutzend phytotelmata am Verändern Höhen (zwischen 3 und 37 m). Die Überblick-Gebiete wurden von beiden *D* bewohnt.

*Imitator* und *D. variabilis*. Sechs künstliche Lachen wurden innerhalb jedes Baums gelegt an gleich weit entfernten Zwischenräumen. Wir registrierten Zeit, individuelle Identifizierung, Arten, Absetzungshöhe der Festnahme/Kaulquappe, Lufttemperatur, Zeit des Tages, sowie irgendwelche anderen bemerkenswerten Beobachtungen.

Statistische Analysen wurden in SPSS 15.0 (SPSS, 2007) durchgeführt. Unabhängig

*Der t* des Studenten - Tests wurden verwendet, um für die Bedeutung zwischen Mitteln zu prüfen

der zwei Arten. Wenn die Annahme der Gleichartigkeit der Abweichung nicht war  
entsprochen waren Daten umgestalteter ln. In einem Fall (Vergleich von Kupplungsgrößen), ln  
umgestaltete Daten entsprachen die Annahme der Gleichartigkeit der Abweichung nicht.  
In diesem Fall wurde ein Mann-Whitney-Test durchgeführt. Chi-Quadrat-Eventualität  
Tests wurden verwendet, um Bedeutungen zwischen aus Frequenzen zusammengesetzten Daten zu  
berechnen.

## Ergebnisse

Zwischen am 19. Mai 2005 und am 1. August 2007 gingen wir transects spazieren ( $N = 178$ ,  
legen Sie denjenigen = 65, Seite zwei = 113; sich auf 7547 Minuten belaufend), durchschnittliche 8mal  
pro  
Woche in unterschiedlichen Stunden. Insgesamt und machten wir 15 Beobachtungen ordnete *D.*  
*Imitatores* dafür paarweise an  
insgesamt 2625 Minuten (durchschnittliche Beobachtung 43.3 Minuten, ordnen Sie 26-255 Minuten an),  
und  
23 Umwerben-Paare von *D. variabilis* seit insgesamt 1866 Minuten (durchschnittliche 48.3 Minuten,  
ordnen Sie 9-186 Minuten an), und 1202 Minuten von Beobachtungen von paarweise nichtangeordneten  
Personen dessen  
beide Arten (durchschnittliche Beobachtung 12.1 Minuten, ordnen Sie 1-56 Minuten an).

1148 Brown, Twomey, Morales & Summers

### Größe

Die bösartige ( $\pm$ SD) Länge der Schnauze-Öffnung (SVL) von Erwachsenen war  $\pm 1.2$  Mm von 17.4  
Jahren alt  
für Männer (ordnen 13.2-19.7 Mm,  $N = 64$  an), und  $18.2 \pm 1.1$  Mm für Frauen  
(ordnen Sie 15.9-20.5 Mm,  $N = 35$  an) im *D. Imitatores*, und  $17.4 \pm 1.0$  Mm für Männer  
(ordnen Sie 15.6-19.5 Mm,  $N = 31$  an), und  $18.0 \pm 1.0$  Mm für Frauen (erstrecken sich 14.8-  
19.6 Mm,  $N = 28$ ) in *D. variabilis*. Frauen waren bedeutsam größer als  
Männer in beiden Arten ( $t = 3.25$ ,  $df = 97$ ,  $p < 0.001$ ;  $t = 2.18$ ,  $df = 55$ ,  
 $p < 0.017$ , beziehungsweise).

### Habitat-Gebrauch

*D. Imitator*: Art This wurde überall früh sekundär zu alt gefunden  
Wachstumswälder, wo phytotelmata reichlich waren. Alle beobachteten Personen  
vorgekommen im niedrigeren Teil des Baldachins, mit der höchsten Beobachtung an 4.5 M  
(meinen Sie = 0.9 M,  $N = 115$ ). Keine Frösche wurden gehört, von höheren Sitzstangen rufend.  
Erwachsene Frösche wurden auf der Blatt-Sänfte (13 %,  $N = 12$ ) selten gefunden; eine Mehrheit  
des Zielens waren oberirdisch auf vertikalen Gegenständen oder den breiten Blättern  
Werke (87 %,  $N = 103$ ).

*D. variabilis*: Art This wurde überall sekundär zum alten Wachstum gefunden  
Wälder, wo Baum-, phytotelmata waren da. Personen wurden beobachtet  
im understory und dem Baldachin, mit den zwei höchsten Beobachtungen an 8.4 und  
7.0 M. Keine Frösche wurden gehört, von höheren Sitzstangen rufend. Erwachsene Frösche waren  
selten gefunden auf der Blatt-Sänfte und einer Mehrheit des Zielens waren oben  
Boden auf vertikalen Gegenständen.

### Verallgemeinerte Fortpflanzung

*D. Imitator*: Fortpflanzung kam normalerweise früh an Morgen vor (0700 h-1000  
h) oder am späten Nachmittag (1500 h-1800 h). Fortpflanzung wurde vom Mann begonnen,  
wer begann, von einer Hochsitzstange zu rufen. Die Frau näherte sich langsam  
Mann nennend, und, sobald sie sichtbar war, besuchte er eine schnellere Rate. Einmal die Frau  
war in der sehr nächsten Nähe (ca. 10 Cm), der Mann setzte fort spazieren zu gehen  
in der Richtung auf eine passende Zuchtseite. Der Mann machte ungefähr Pause  
jede Minute, in der Richtung auf die folgende Frau zu rufen. In den meisten Beispielen

die Fortpflanzungsseite wurde innerhalb der Blatt-Sänfte, des dichten Laubs abgeschlossen, oder innerhalb der Blattachsel oder des grundlegenden Verschalungsblattes, Werk phytotelm-enthaltend. Kupplungen wurden auf den inneren Blättern und Stämmen von *Heliconia* beobachtet (52 %, *Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien* 1149 nach Größen  $N = 26$ ), *Dieffenbachia* (22 %,  $N = 11$ ), *Xanthosoma* (24 %,  $N = 12$ ) und bromeliads (2 %,  $N = 1$ ). Auf das Erreichen der passenden Zuchtseite, Mann besuchte eine vergrößerte Rate (19.4 Anrufe pro Minute,  $N = 4$ ) für einen verlängerten Periode (81 Minuten, ordnen Sie 72-120 Minuten,  $N = 4$  an). Schließlich wurde die Frau empfänglich und abgelegt 1-3 Eier (bedeuten =  $1.6 \pm 0.5$  Eier,  $N = 33$  Kupplungen), gewöhnlich ein paar Minuten abgesondert von einander. Der Mann sofort fruchtbar gemacht das Ei (Er), sich von der Frau (beide abwendend, dann gegenüber liegend Richtungen) und das Stellen seiner Öffnung gegen ihrig. Eier wurden im Ende nie gelegt Nähe zu Wasser; wenn sie innerhalb eines phytotelm gelegt wurden, waren sie mindestens 14 Jahre alt Cm über der Oberfläche des Wassers.

*D. variabilis*: Fortpflanzung kam im Laufe des Tages vor und wurde begonnen durch den Mann, der von einer Hochsitzstange gewöhnlich als Antwort auf rief Anwesenheit einer Frau. Der Mann näherte sich der Frau und vergrößerte seinen nennen Sie Rate. Als die Frau in der nächsten Nähe war, führte der Mann die Frau zur Ei-Absetzungsseite (wie beschrieben, für *den D. Imitatoren*). In den meisten Beispielen die Fortpflanzungsseite war am Rand des Wassers, das innerhalb der Blattachsel dessen abgeschlossen ist eine Bromelie. Ei-Kupplungen wurden in gefüllten Blattachsen von Wasser von *Heliconia* beobachtet (9 %,  $N = 2$ ), *Dieffenbachia* (24 %,  $N = 5$ ) und bromeliads (67 %, *Aechmea* spp.  $N = 9$ ; *Guzmania* spp.  $N = 3$ ; anderer,  $N = 2$ ) nahe oder unten Wasserlinie. Auf das Erreichen der passenden Zuchtseite verlangte der Mann verlängerte Periode (bedeuten 163 Minuten,  $N = 8$ , ordnen 71-424 Minuten an). Schließlich Frau legte 2-6 Eier (böartig =  $3.7 \pm 0.6$  Eier,  $N = 32$  Kupplungen). Der Mann sofort fruchtbar gemacht die Eier, weg von der Frau und dem Stellen liegend seine Öffnung gegen ihrig oder spielend gewinnend des Eies danach oviposition. Normalerweise Fortpflanzung wurde in Paaren getan (77 %,  $N = 27$ ), obwohl wir Beobachtungen gemacht haben Gruppen von zwei Männern und einer Frau (17 %,  $N = 6$ ) und zwei Frauen und ein Mann (6 %,  $N = 2$ ), sich mit Fortpflanzungshandlungsweisen beschäftigend. In Fortpflanzungsrunden mit zwei Mann-Gegenwart rangen die Männer damit einander, während die Frau blieb nahe bei, scheinend, Beobachtungen zu machen männlich-männliche aggressive Wechselwirkungen ( $N = 4$ ). Zwischen ringenden Runden, auch Mann würde der Frau huldigen. Schließlich gab ein Mann zu und reiste ab Lache ( $N = 2$ ) oder die Frau legte ein Ei in Gegenwart von beiden Männern und der aggressivere Mann würde den ersten Zugang zum Ei haben (dazu erscheinend machen Sie sie fruchtbar). Kurz danach (ca. 1 Minute), der untergeordnete Mann versuchte dazu machen Sie das Ei (Er) fruchtbar, während der dominierende Mann fortsetzte, der Frau zu huldigen ( $N = 4$ ). Dieser Zyklus des Umwerbens und der Ei-Absetzung wurde für jedes Ei wiederholt abgelegt und ging weiter, bis es dunkel wurde. In den Beispielen von zwei Frauen

1150 *Brown, Twomey, Morales & Summers*

und ein Mann, der Mann huldigte beiden Frauen, seine Anstrengungen dazwischen abwechseln lassend jede Frau jedes Paar Minuten. In beiden Beobachtungen, nur einem Frauen legten Eier ab. Fortpflanzung kulminierte nach dem Regen besonders, wenn es kam nach einer trockenen Periode (unveröffentlichte Daten). Männer riefen nur, indem sie dazu versuchten huldigen Sie einer Frau oder während des Hofmachens.

*Verallgemeinerte Handlungsweisen von paarweise angeordneten Männern und Frauen*

*D. Imitator*: In vielfachen Fällen besetzte ein besonderes weibliches und männliches Paar dasselbe Territorium ( $N = 15$ ). Der Mann vokalisierte zur Frau überall der Tag, sogar ohne andere Männer. Obwohl Paare innerhalb blieben der gemeinsame Bereich seit einer verlängerten Periode wirkten sie selten physisch außer aufeinander

wenn Ei-Fütterung oder das Reproduzieren. Frauen foraged im Laufe des Tages, aber andere Handlungsweisen sind schlecht bekannt, weil Frauen selten waren gestoßen. Männer wurden 2.1mal öfter beobachtet als Frauen.

Paar-Obligationen wurden für die Dauer jeder Feldjahreszeit aufrechterhalten ( $N = 13$ , Maximum von 4 Monaten). Wie man beobachtete, blieben keine Paare intakt für aufeinander folgend Feldjahreszeiten und bekannte Personen wurden ohne ihren Partner beobachtet von vorherigen Jahreszeiten ( $N = 2$ ). Paarweise angeordnete Personen wurden zusammen beobachtet, Ei-Fütterung, sogar 8mal (bedeuten = 2.9,  $N = 44$ ).

*D. variabilis*: Es gibt keine Beweise des Paares, das in dieser Art und reproduktiv verpfändet wie man beobachtete, wirkten Paare nach der Fortpflanzung nicht aufeinander. Auf mehrerer Gelegenheiten, über eine Zeitdauer von weniger als 30 d, paarten sich Personen wurden beobachtet Fortpflanzung mit verschiedenen Genossen ( $N = 4$ ).

#### *Verallgemeinerte Ei-Zufuhrhandlungsweisen*

*D. Imitator*: Residentmänner wurden oft innerhalb ihres Territoriums beobachtet nahe Lachen, die Kaulquappen ( $N = 26$ ) enthielten. Zuweilen wurden Kaulquappen aktiv und näherte sich der Oberfläche des Wassers in der Nähe vom Erwachsenen. Männer überblickt Lachen in ihrem Territorium ebenso oft wie jeden zweiten Tag. Alle 6-10 Tage (böartig = 7.3, 7 Beobachtungen) der Mann begann Ei, das das frisst, besuchend die Seite der Lache, die eine Kaulquappe enthielt. Der Mann setzte fort, bis zu zu rufen Residentfrau kam an. Sobald sie ankam, rief der Mann vom Rand dessen die Lache, das Benennen von Seiten jedes Paar Minuten ändernd. Gelegentlich Kaulquappe näherte sich der Oberfläche des Wassers und vibrierte gewaltsam dagegen einer der Erwachsenen. In ein führt die Kaulquappe als Beispiel an, die erschienen ist, um an zu knabbern Glieder jedes Erwachsenen. Schließlich die weibliche Taube unter dem Wasser und

#### *Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1151 nach Größen*

veröffentlicht ein trophisches Ei. Der erfolgreichen Ei-Absetzung wurde gewöhnlich vorangegangen durch mehrere ähnliche Episoden, in denen die Frau ein trophisches Ei nicht ablegte.

In mehreren Beispielen wurde mehr als ein trophisches Ei ( $N = 9$ ) veröffentlicht; in diesen umgibt den Mann, der fortgesetzt ist, um nach der Absetzung des ersten trophischen Eies zu rufen, und die Frau ging in die Lache ein und veröffentlichte ein anderes trophisches Ei. Während kompletter Prozess, den der Mann fortsetzte zu nennen und selten ins Wasser vorher einging oder nach der trophischen Ei-Absetzung. Wie man beobachtete, fütterten Paare trophische Eier zu als viele als vier Kaulquappen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Keiner der trophischen wie man beobachtete, begannen Eier Entwicklung, und konnten nicht wahrscheinlich folglich nicht waren fruchtbar gemacht.

*D. variabilis*: Wir haben trophische Eier in Lachen nie beobachtet, die enthalten

*D. Variabilis*-Kaulquappen, noch haben wir irgendwelche Handlungsweisen beobachtet, die ähneln trophische Ei-Fütterung.

#### *Verhältnisgröße von Territorien und Wartung von Grenzen*

*D. Imitator*: Arten This besetzten kleine Territorien (etwa 10 m<sup>2</sup>, minimale konvexe Vielecke (unveröffentlichte Daten) definiert durch wiederholte Wiedererlangungen innerhalb eines Gebiets), und wurden beobachtet, in denselben Territorien dafür zu bleiben verlängerte Zeitspannen (mehr als 4 Monate). Residentmänner riefen oft, gewöhnlich als Antwort auf nahe gelegene rufende Männer. Stimmliche Runden kamen überall vor der Tag, aber kulminierte früh an Morgen zwischen 0800 h und 0900 h (böartig = 9.6 Anrufe pro Minute,  $N = 7$ ) und spät an Nachmittag, 1400 h zu 1600 h (böartig = 4.6 Anrufe pro Minute,  $N = 24$ ). Stimmliche Runden beteiligt sogar 6 Männer; jeder stellte ungefähr 3 M einzeln ein. Diese Landanrufe waren laut, und konnte werden Sie von Menschen von bis zu 20 M gehört; während stimmlicher eingestellter Runde-Männer sich selbst auf einer Sitzstange (normalerweise 1 Meter vom Boden) Einfassungen der Richtung des nächsten rufenden Mannes. Wenn sich ein sich nähernder Mann ins Territorium eindrangte eines rufenden Mannes näherte sich der Verteidigen-Mann dem Mann, begann zu besuchen

eine schnellere Rate, und dann angegriffen der Einbrecher. Der Angriff bestand gewöhnlich daraus ein Mann, der die andere Nähe des Leistengebietes ergreift, der Leistenamphibie ähnlich ist, und das Ringen ( $N = 8$ ). Personen setzten fort, bis ein zu ringen der zurückgezogenen zwei (wurde Verletzung in einigen der Teilnehmer nie beobachtet). In der Gefangenschaft haben wir ähnliche männlich-männliche Aggression und zusätzlich beobachtet weiblich-weibliche Aggression. Das weiblich-weibliche Ringen war dem ähnlich männlich-männliche Aggression (beschrieben oben); jedoch, außerdem, der Einwohner Mann rief in der Nähe überall in der Dauer der Wechselwirkungen ( $N = 2$ , ca. 4 h jeder).

1152 *Brown, Twomey, Morales & Summers*

*D. variabilis*: Die Meisten Männer waren in Bezug auf den Habitat-Gebrauch vergänglich; wenige besetzt der gemeinsame Bereich seit mehr als einer Woche. Personen waren oft gefunden mehr als 5 M von ihren vorherigen Beobachtungen. Gelegentlich Männer und Frauen blieben im gemeinsamen Bereich seit einer verlängerten Zeitspanne. Darin diese Beispiel-Männer beschäftigten sich nie mit stimmlichen Runden und erschienen dazu nicht kontrollieren Sie oder verteidigen Sie die Ränder seiner Hausreihe. Wir beobachteten nie irgendwelchen physische Aggression verkehrte mit der Territorium-Wartung.

*Kaulquappe-Transport-Verhalten und Absetzungsseiten*

*D. Imitator*: In jeder Beobachtung des Kaulquappe-Transports in der das Geschlecht des Erwachsenen war identifizierbar, alle waren erwachsene Männer ( $N = 18$ ). Männer wiederbekommen Embryos von der Fortpflanzungsseite, normalerweise die sich entwickelnden Embryos entfernend vom Ei. Das wurde getan, den mit seinen hinteren Beinen offenen Embryo-Sack reißend. Der befreite Embryo wackelte dann mit sich auf den Rücken des Mannes ( $N = 2$ ). Darin mehrere Beispiele, ein Mann entfernte einen Embryo ein Paar wenige Tage vor dem anderen ( $N = 3$ ). Aus 18 Beispielen, als Männer beobachtet wurden, Larven transportierend, in 16 Fällen (88 %) wurde ein einzelner Larve, und 2 Fälle (12 %) 2 Larven getragen wurden getragen. Männer reisten bis zu 5 M in ihrem Überblick für Lachen, um sich abzulagern ihre Kaulquappen innerhalb und ausgegebene längere Zeitdauer, nach Lachen suchend. Während Transport, einige Männer setzen zum Futter, Anruf fort und verteidigen aggressiv ihre Territorien ( $N = 5$ ). Jedoch, eine Mehrheit von Männern, die Larven tragen ausgestellt ein größerer Grad der Empfindlichkeit zur Drohung als tun Männer (oder sogar dieselben Männer) wenn nicht das Tragen einer Kaulquappe und sind beobachtet worden zu fliehen in die Blatt-Sänfte, sobald sie unsere Anwesenheit, ein ungewöhnliches Verhalten entdeckten unter dem Nichttransportieren von Männern. Wie man fand, verwendete *Dendrobates Imitator* im Anschluss an phytotelmata für die Kaulquappe-Absetzung: *Dieffenbachia* (35 %,  $N = 42$ ), *Xanthosoma* (36 %,  $N = 43$ ), *Heliconia* (15 %,  $N = 18$ ), Marantaceae (9 %,  $N = 11$ ), Bromeliaceae (3 %,  $N = 4$ ) und Baumwürfe (2 %,  $N = 3$ ).

Durchschnitt phytotelm verwendete Größe war  $24 \pm 11$  ml ( $N = 26$ , ordnen Sie 9-44 ml an).

*D. variabilis*: In jeder Beobachtung des Kaulquappe-Transports in der das Geschlecht des Erwachsenen war identifizierbar, alle waren erwachsene Männer ( $N = 25$ ). Männer wiederbekommene sich entwickelnde Kaulquappen von der Fortpflanzungsseite, sie davon entfernend das Ei ( $N = 9$ ) oder das Wiederbekommen der Kaulquappen vom phytotelmata welche sie ausgebrütet in ( $N = 1$ ). Der Embryo wurde vom Embryo-Sack dadurch entfernt der erwachsene Mann, der den mit seinen hinteren Beinen offenen Sack riss. Die befreite Kaulquappe dann gewackelt auf den Rücken des Mannes ( $N = 9$ ). Zuweilen verwendete der Mann seinen

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1153 nach Größen*

Zurückbeine, um die Kaulquappe auf seinen tiefer zurück ( $N = 3$ ) zu stoßen. In der Single Beobachtung eines Mannes, der die Kaulquappen vom Wasser wiederbekommt, er ging herein das Wasser und manipuliert die Kaulquappe auf seinen Rücken (wie beschrieben, oben) bis alle 3 Kaulquappen präsentieren, wurden auf seinem Rücken gelegt. Wir beobachteten Männer das Transportieren von Kaulquappen 25mal, und Männern trug zwischen 1 und 6 Kaulquappen (meinen Sie = 2.7), die Personen kommunal oder individuell ablegend. Wenn

Kaulquappen wurden kommunal abgelegt, der Mann transportierte und lagerte sich ab komplette Kupplung in die Lache. Normalerweise gab er zurück und bekam jede Kaulquappe wieder individuell und legen Sie sie in getrennte Lachen gewöhnlich in die nächste Nähe zur Kommunalabsetzungsseite ( $N = 3$ ). In vielen Beispielen tat der Mann nicht transportieren Kaulquappen überhaupt, alle Embryos erlaubend, in die Lache Junge auszubrüten in dem die Eier ( $N = 17$ ) gelegt wurden. In den folgenden Wochen, der Mann kehrte nicht zurück, um die Kaulquappen wiederzubekommen. *Dendrobates variabilis* wurde dazu gefunden

verwenden Sie in erster Linie Bromeliaceae (81 %, *Aechmea* spp.  $N = 9$ ; *Guzmania* spp.  $N = 4$ ), *Heliconia* (13 %,  $N = 2$ ) und *Dieffenbachia* (6 %,  $N = 1$ ) dafür Kaulquappe-Absetzung. Durchschnitt phytotelm Größe war  $112 \pm 42$  ml ( $N = 16$ , Reihe 29-172 ml).

Während sieben Beobachtungen in den künstlichen Lache-Überblicken, *D. variabilis* Kaulquappen verschwunden von Testlachen (bis zur Gosner Bühne 35). Das erschien nicht das Ergebnis des Raubs zu sein, weil keine potenziellen Raubfische in anwesend waren Lachen. Außerdem beobachteten wir größere Kaulquappen (bis zur Gosner Bühne 35) plötzlich das Erscheinen in vorher leeren Lachen ( $N = 4$ ), und hat Männer gefangen im Prozess, späte Bühne-Kaulquappen auf ihren Rücken ( $N = 2$ ) zu transportieren.

#### *Kaulquappe-Verhalten*

Kaulquappen von beiden Arten foraged auf dem Geröll, den Algen, den kleinen Wasserkerbtieren (z.B. Mosquito-Larven). Im *D. Imitatoren* verzehrten sich Kaulquappen zusätzlich trophische Eier. Die Zeit zum Verbrauch schien, von Größe der Kaulquappe abzuhängen, mit dem kleinsten (8-11-Mm-Gesamtlänge, TL) das nicht Verbrauch der Eier daran alle ( $N = 2$ ), die mittelgroßen Kaulquappen (11-19-Mm-TL) das Verbrauch der Eier an einem Tag oder zwei ( $N = 15$ ), zum größten (19-30-Mm-Körper TL) das Verbrauch Eier innerhalb von Stunden ( $N = 10$ ). Ein trophisches Ei, die gekaute Kaulquappe zu verbrauchen ein Loch in der vitelline Membran, um auf das nahrhafte Ei zuzugreifen. Die Kaulquappen dessen *D. Imitator* schien, die Anwesenheit von Erwachsenen, besonders während anzuerkennen Ei-Fütterung. Alle *D.* in natürlichen Lachen beobachteten *Imitator*-Kaulquappen waren einsam ( $N = 112$ ). Jedoch, in künstlichen Lachen, waren 92 % ( $N = 49$ ) Kaulquappen

1154 Brown, Twomey, Morales & Summers

einsam, 6 % mit einem conspecific ( $N = 3$ ) und 2 % mit einem congeneric (mit *D. variabilis*  $N = 1$ ). Des *D. variabilis* Kaulquappen machte in natürlichen Lachen Beobachtungen, 13 % (2 16) wurden mit conspecific Kaulquappen gefunden. Wir beobachteten einen ähnlichen Prozentsatz in künstlichen Lachen von 13 % (7 56) und zwei Beispiele mit einem congeneric Kaulquappe (*D. fantasticus* und *D. Imitator*). In künstlichen Lachen, 71 % (5 dessen 7) dieser vielfachen Absetzungen hinausgelaufen conspecific Kannibalismus während die Periode der Beobachtung. Libelle (Anisoptera,  $N = 13$ ,  $N = 2$ ) und damselfly (Zygoptera,  $N = 2$ ,  $N = 0$ ) Larven wurden auch im künstlichen gefunden und *Aechmea* bromeliads (schätzt beziehungsweise), jedoch Raubmosquito-Larven (*Toxorhynchites* sp. Culicidae), und Dytiscid Käfer (Dytiscidae) waren nie beobachtet in überblickten Lachen. Die Lachen, die Raubfische enthielten, waren größer und waren Typen von phytotelm verwendet öfter durch *D. variabilis*.

#### *Zwischenspezifische Wechselwirkungen*

Aggressive Wechselwirkungen zwischen diesen Arten wurden zweimal beobachtet. In beiden Fälle, ein *Imitator* des Mannes *D.* wurde beobachtet, sein Territorium gegen ein Stören verteidigend *D. Variabilis*-Mann, kurze Zwischenräume besuchend, indem er sich nähert Einbrecher, bis es sein Territorium verließ.

#### *Statistische Vergleiche zwischen beiden Arten*

Weil eine verallgemeinerte Übersicht von Vergleichen zwischen den zwei Arten sieh Tisch 2. *Dendrobates Imitator*-Kaulquappen besetzten bedeutsam kleineren phytotelmata als *D. variabilis* ( $t = 10.23$ ,  $df = 40$ ,  $p < 0.001$ , Abbildung 2).

Die Arten zeigten keine statistischen Unterschiede in erwachsenen Körpergrößen oder bösartig männliche Größe ( $t = 0.28$ ,  $df = 224$ ,  $p = 0.783$ ). *Dendrobates Imitator*-Frauen waren ein bisschen größer als diejenigen von *D. variabilis* (bösartig 18.2 gegen 18.0 Mm,  $t = -1.05$ ,  $df = 60$ ,  $p = 0.297$ ). Kupplungsgrößen des *D. Imitatoren* waren bedeutsam kleiner als *D. variabilis* ( $t = 26.50$ ,  $df = 65$ ,  $p < 0.001$ ).

Frequenz, mit der conspecific Kaulquappen zusammen in natürlich gelegt wurden Lachen unterschieden sich bedeutsam zwischen den zwei Arten ( $t = 15.17$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), mit *D. variabilis* das Stellen von Kaulquappen mit conspecifics häufiger als *D. Imitator*. Die Frequenz von phytotelmata Typen von jedem verwendet Art war ( $t = 79.65$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.001$ ) bedeutsam verschieden.

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1155 nach Größen*

## **Tisch 2.** Übersicht von beobachteten Unterschieden zwischen dem *D. Imitatoren* und *D. variabilis*.

Beobachtung *D. Imitator D. variabilis*

Habitat-Gebrauch

Waldtyp Early, der dazu sekundär ist, alt Sekundär zu alten Wachstumswäldern

Wachstumswälder

Vertikaler Halbbaum-Vertrieb (0-2 m) Halbbaum-, scansorial (0-7 m)

Abwesende Territorialitätsgegenwart

Nach Hause ordnet Reihe Sehr klein (10 m<sup>2</sup>) Klein zu groß (20-100 m<sup>2</sup>) nach Größen

Wartung von Territorien Stimmliche Runden ringend machte Niemand Beobachtungen

Kaulquappe-Absetzungsseiten Phytotelmata In erster Linie phytotelmata dessen

Landwerke epiphytes

Ei-Stellen Weg von Wasser Über der Oberfläche von Wasser darin

phytotelm

Kupplung ordnet 1.6 ± 0.5 Eier 3.6 ± 0.6 Eier nach Größen

Phytotelmata ordnen für 24 ± 11 ml 112 ± 42 ml nach Größen

Kaulquappe-Absetzung

Soziales Verhalten

Paarung des Systems Sozial monogam Gemischt

Elternteilsorge Biparental Mann elterlich oder niemand

Paar, das Gegenwärtig Abwesend verpfändet

**Abbildung 2.** Fehlerbar-Anschlag-Vertretungsunterschiede in Größen von natürlichem phytotelmata von jedem verwendet Arten für die Kaulquappe-Absetzung (vertreten Fehlerbars 1 Standardfehler).

1156 *Brown, Twomey, Morales & Summers*

## **Diskussion**

Die phytotelmata, die für die Kaulquappe-Absetzung durch den *D. Imitatoren* verwendet sind, sind bedeutsam kleiner (im Volumen) als diejenigen, die durch *D. variabilis* (Abbildung 2) verwendet sind. In unserem natürlichen

Anschläge, *D. Imitator* verwendete in erster Linie Blatt-Blattachsen von *Heliconia* spp. *Xanthosoma* spp. und *Dieffenbachia* spp. sowohl für das Ei als auch für die Kaulquappe-Absetzung, obwohl Eier wurden normalerweise weg von der Lache abgelegt. Wenn Gegenwart, *Heliconia* spp. schien, über anderen phytotelmata bevorzugt zu werden. Das ist wahrscheinlicher a das Ergebnis der reduzierten Raub-Gefahr verkehrte mit *Heliconia*, als beide der Mann und Frau konnte gefunden werden, innerhalb der Blatt-Blattachsen schlafend. Die Blatt-Blattachsen verwendet

in *Heliconia* bestanden aus dem grundlegenden Verschalungsblatt, das zur Verfügung stellte ein langer Durchgang mit einer kleinen Öffnung oben (kaum groß genug für a einzelner Frosch, um hereinzugehen), und am Boden, eine Lache (wo das Blatt damit durchbrennt der Stamm). Im Gegensatz *D. variabilis* verwendet in erster Linie Blatt-Blattachsen von bromeliads, in besonderen Arten der *Guzmania* und *Aechmea*, sowohl für das Ei als auch für die Kaulquappe-Absetzung.

*Dendrobates variabilis* zeigte wenig Vorliebe für jeden Typ; jedoch kommen bromeliads in höheren Dichten, und infolgedessen vor, sie werden verwendet öfter. Die Verfügbarkeit von Lache-Typen kommt über einen vertikalen Anstieg vor. Arten von *Heliconia*, *Dieffenbachia*, *Xanthosoma* und Marantaceae sind Landwerke und der verwertete bromeliads sind epiphytes, in reichend obere Schichten des Baldachins. Der Vertrieb jeder Art scheint nachzudenken der Vertrieb seiner oviposition Seiten.

Die elterliche Sorge-Strategie von *D. variabilis* wurde auf die männliche Kaulquappe beschränkt Transport und Absetzung (männliche elterliche Sorge) und gibt es keine Beweise das diese Art zeigt Biparental-Sorge. Die Bedienung von Embryos und Kaulquappen durch Männer geändert beträchtlich, und einige Männer kehrte zurück, um zu transportieren Kaulquappen, wohingegen anderer nicht tat. Die Erwachsenen schienen, vergänglich zu sein, und selten geblieben im gemeinsamen Bereich seit verlängerten Perioden. Im Gegensatz, *D. Imitator*-Paare wurden oft beobachtet, trophische Eier zu Kaulquappen fütternd. *Dendrobates Imitator* Erwachsene besetzten beträchtlich kleinere Hausreihen als *D. variabilis* (auf dem Durchschnitt 5mal kleiner, unveröffentlichte Daten). *Dendrobates Imitator* auch demonstriert ein hohes Niveau der Seite-Treue und aktiv verteidigten Territorien, das Bleiben im gemeinsamen Bereich seit verlängerten Perioden. Wenig Territorialität oder Seite Treue wurde in *D. variabilis* beobachtet.

Diese Unterschiede in Fortpflanzungsweisen wurden auch mit Unterschieden vereinigt in sozialen Handlungsweisen. Männer und Frauen von *D. variabilis* wurden beobachtet gemischt zu sein und wenig Genosse-Treue zu zeigen. Paarweise angeordnete Personen würden *Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1157 nach Größen* bleiben Sie zusammen nur während oviposition, und wurden selten beobachtet aufeinander wirkend mit vorherigen Genossen. Das hebt sich vom *D. Imitatoren*, wo paarweise angeordnete Männer ab und Frauen wurden beobachtet, täglich aufeinander wirkend, und wurden nie beobachtet huldigend zusätzliche Genossen.

Die Paarungsstrategien von Männern und Frauen in dendrobatid Fröschen erscheinen sowohl von ökologischen Faktoren als auch von der Natur der elterlichen Sorge abzuhängen. Darin einige Arten von *Dendrobates* mit der uniparental männlichen Sorge (z.B, *D. auratus* und *D. leucomelas*) Männer sind hoch mit der Seite spezifisch, und Frauen können anscheinend profitieren Sie reproduktiv 'von der Genosse-Wache', oder aggressiv dem Angreifen andere Frauen, die versuchen, sich mit dem Mann (Sommer, 1992) zu vermählen. Jedoch, in anderen Arten sind Männer weniger mit der Seite spezifisch, und es scheint, dass Frauen sind unfähig, männliche elterliche Sorge durch die aggressive Genosse-Wache zu monopolisieren (Sommer & Amos, 1997). Das ist für *D. variabilis* und einige Bevölkerungen der Fall *D. ventrimaculatus* (Sommer & Amos, 1997; aber sieh Poelman & Dicke, 2007). In diesen Arten scheint es, eine Krabbelei-Konkurrenz dafür zu geben der Gebrauch von phytotelmata. Vielfache Kupplungen werden auf der Peripherie kürzlich gelegt verfügbare Lachen, und vielfache Kaulquappen werden oft in einer Single abgelegt Lache (Sommer & Amos, 1997). Das führt zu hohen Niveaus der Kaulquappe-Konkurrenz, und auch Kannibalismus sowohl zwischen verwandten als auch zwischen Kaulquappen ohne Beziehung (Sommer & Amos, 1997; Summers & Symula, 2001).

Das Kaulquappe-Absetzungsverhalten von *D. variabilis* schien, ziemlich flexibel zu sein, mit einigen Beobachtungen von vielfachen Personen, die versuchen, sich darin fortzupflanzen eine einzelne Lache (der auch in *D. ventrimaculatus* beobachtet worden ist). Das der Typ der Krabbelei-Konkurrenz stellt die Gelegenheit für verschiedene Formen dessen zur Verfügung Fortpflanzungsparasitismus (Sommer & Amos, 1997). In der vorherigen Forschung darüber *D. ventrimaculatus*, Sommer und Amos (1997) herrschte Beobachtungs-vor und molekulare genetische Beweise (Mikrosatelliten verwendend), dass Fortpflanzungsparasitismus kommt wirklich vor. Unsere Beobachtungen auf *D. variabilis* weisen dass die Gelegenheiten darauf hin weil Fortpflanzungsparasitismus in dieser Art noch komplizierter sein kann.

Wir, machten bei vielfachen Gelegenheiten, *D. variabilis* bewegende Kaulquappen vom Test Beobachtungen

Lachen, um Lachen nachdem abwechseln zu lassen, waren die Kaulquappen in einer Lache abgelegt worden. Das

Verhalten erlaubt dem Mann, jede Kaulquappe zu bewegen, die er bereits abgelegt hat zu einer neuen Lache, wo es die Gelegenheit haben würde, Embryos auszuschlachten unter der Wasserlinie in der Lache, oder jüngeren, kleineren Kaulquappen, die bereits hatten gewesen gelegt in die Lache. Der Mangel an der Seite-Treue, die opportunistische Natur dessen die Larvenabsetzungsstrategien und die Beobachtungen von Personen von beiden

1158 *Brown, Twomey, Morales & Summers*

Geschlechter, die sich mit vielfachen Genossen in *D. variabilis* vermählen, unterstützen den Streit diese diese Art hat ein gemischtes Paarungssystem.

Unsere Beobachtungen des *D. Imitatoren* weisen darauf hin, dass diese Art biparental hat sorgen Sie sich und ein monogames Paarungssystem. Beobachtungen auf *D. vanzolinii* (Caldwell, 1997; Caldwell & de Oliveira, 1999), die einzigen weiteren Arten, die dazu bekannt sind stellen Sie symmetrische Biparental-Sorge aus, sind unseren Beobachtungen auf dem *D. Imitatoren* ähnlich.

Beide Arten verwendeten kleinen phytotelmata für die Kaulquappe-Absetzung (bösaartig dessen 17.5 ml in *D. vanzolinii* gegen 24.1 ml im *D. Imitatoren*). Ei-Absetzung war allgemein weg vom Wasser im phytotelmata, wohingegen trophische Eier waren gelegt unter der Oberfläche des Wassers in Lachen, die Kaulquappen (Caldwell enthalten & de Oliveira, 1999). Männer von beiden Arten transportierten einzelne Kaulquappen dazu Lachen und abgelegt sie in den Abwesenheiten von Frauen. Die Frequenz der Fütterung geändert zwischen Arten, mit *D. vanzolinii*, durchschnittlich jeder 4.8 fressend Tage und *D. Imitator*, der durchschnittlich alle 7.3 Tage frisst. Jedoch, Fütterung Verhalten war fast, mit Männern von beiden Arten führende Frauen dazu identisch eine Kaulquappe-Seite und erlebendes Hofmachen-Verhalten, Ei-Absetzung zu veranlassen. Wie man beobachtete, sorgte sich *Dendrobates Imitator* für sogar vier Kaulquappen daran einmal, wohingegen, wie man beobachtete, sich *D. vanzolinii* für sogar zwei sorgte. zwei Arten zeigten ähnliche Niveaus der Territorialität und paarten sich Frauen waren immer gefunden innerhalb der Territorien von Männern. Territorien schienen, mehr zu sein als zweimal als groß in *D. vanzolinii*. Jedoch wird Territorium-Größe wahrscheinlich abhängen auf dem Überfluss an phytotelmata, und phytotelmata waren darin weniger reichlich Seiten, die durch *D. vanzolinii* (unveröffentlichte Daten) verwendet sind. Alle Territorien von beiden Arten

umgeben Sie phytotelmata.

Faktoren, die zur Evolution der Biparental-Sorge in Gift-Fröschen führen, sind wahrscheinlich vereinigt mit dem Umtausch zwischen Nahrung und Gefahr des Raubs und Konkurrenz vermittelte durch die Phytotelmata-Größe. Das experimentelle Beweise-Demonstrieren eine Wirkung der Lache-Größe auf Larvenwachstumsraten ist damit im Einklang stehend Umtausch-Hypothese (Summers & McKeon, 2004). Dieser Umtausch kann haben gewesen kritisch im Übergang von der Landlache, die sich zu phytotelmbreeding fortpflanzt (Sommer & McKeon, 2004), und kann auch ein kritischer gewesen sein der Faktor im Übergang zur Biparental-Sorge (Sommer &, Verdienen 1999). Insbesondere der Gebrauch von sehr kleinen Lachen kann durch die Verfügbarkeit dessen beschränkt werden Nährstoffe, aber kann auch die Gefahr des Raubs und der Konkurrenz reduziert haben.

In Arten mit der Mann-Only-Sorge werden Kaulquappen nicht gefüttert, nachdem sie abgelegt werden, der sie davon zwingt, kleine Lachen mit wenig verfügbarem Essen zu verwenden. Obwohl Männer können die Verfügbarkeit des Essens zu Kaulquappen vergrößern, indem sie sich ablageren

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1159 nach Größen*

kleinere Kaulquappen oder verlockende Frauen, um Eier in der Nähe von der Oberfläche eines besetzten zu legen

Lache (Sommer & Amos, 1997), ist das ein unregelmäßiger und ineffizient Fütterung des Mechanismus. Von trophischen Eiern mit Nachschub zu versorgen, ist effizienter, aber er verlangt

weibliche Teilnahme in der elterlichen Sorge. Folglich, eine Hypothese für die Evolution der Biparental-Sorge in Gift-Fröschen besteht darin, dass sie den Gebrauch sehr erlaubt kleiner phytotelmata (Caldwell & de Oliveira, 1999; Sommer &, Verdienen 1999).

Der Gebrauch solcher kleinen Lachen könnte notwendig für die Vorfahren geworden sein *des D. Imitatoren* und *D. vanzolinii* aus mehreren verschiedenen Gründen (Caldwell & de Oliveira, 1999; Sommer &, Verdienen 1999). Zum Beispiel, Umwelt-Änderungen könnten den Überfluss an klein hinsichtlich großen phytotelmata ausgewechselt haben, das Verursachen die Auswahl, den Gebrauch von kleinem phytotelmata zu bevorzugen.

Unsere Verhaltensbeobachtungen sind mit dem Ereignis sozial im Einklang stehend die Einehe mit dem Paar-Abbinden *im D. Imitatoren* (wo Paar-Abbinden definiert wird einfach als eine soziale und reproduktive Beziehung zwischen einem Mann und einer Frau dieser Anteil elterliche Sorge-Aufgaben; Johnson & Burley, 1998). Es ist dafür wichtig weisen Sie darauf darauf hin, obwohl wir die Wartung von Paar-Obligationen dazwischen nicht beobachteten

aufeinander folgende Feldjahreszeiten bedeutet das nicht, dass Obligationen nur aufrechterhalten werden seit kurzen Perioden. Es ist wahrscheinlich, dass die meisten diese Obligationen, mindestens, aufrechterhalten werden

Dauer der Maximalzuchtjahreszeit (4-6 Monate) und vielleicht für vielfach Jahreszeiten. Paar-Obligationen können sich, oder Brechung während der trockenen Jahreszeit besonders entspannen

in Gebieten, die längere Perioden der Trockenheit erfahren (d. h., Huallaga Felsschlucht Bevölkerungen). In diesen Gebieten, während der trockensten Monate, Halt, Männer gebärend rufen Sie selten oder wirken Sie mit Frauen aufeinander, und die Erwachsenen bleiben verborgen innerhalb

feuchte Blatt-Sänfte und Blattachseln von Werken (unveröffentlichte Daten). Weiter, gegeben begrenzte Zahl 'von optimalen' Zuchtseiten, Männer stehen oft Aggression gegenüber von Mitbewerbern und verlieren schließlich ihre Territorien, die auch resultieren können im Verlust ihrer Genossen.

Soziale Einehe ist ein relativ seltenes soziales System in ectotherms, obwohl es ist in Vögeln (Schwarz, 1996) üblich. In vielen Fällen das Vorherrschen der sozialen Einehe wird mit dem Ereignis der Biparental-Sorge vereinigt (Whiteman & Cote, 2004), welcher in einigen Fällen angedeutet worden ist zu sein kausal (siehe Hypothese 1 unten). Mehrere verschiedene Hypothesen sind gewesen vorgeschlagen, um die Evolution der Einehe (jede soziale Einehe zu erklären, genetische Einehe, oder beide). Unten fassen wir das festeste zusammen Hypothesen:

1) Biparental Sorge (Wittenberger & Tilson, 1980; Gronell, 1984): Auswahl für biparental kann Sorge Einehe wenn der Wert von exklusivem coll 160 bevorzugen *Braun, Twomey, Morales & Summers*

Operation zwischen einem Mann und einer Frau (in Bezug auf den Fortpflanzungserfolg) überwiegt die potenziellen Vorteile der Polygamie für jedes Geschlecht.

2) Gegenseitige Genosse-Wache (Barlow, 1986): Diese Hypothese betont die Wichtigkeit Frauen, männliche elterliche Sorge, und die Wichtigkeit zu monopolisieren Männern, eine hohe Qualitätsfrau zu monopolisieren.

3) Landverteidigung (Hourigan, 1989): Einehe kann wenn bevorzugt werden zwei Personen sind erforderlich, ein Territorium im Zusammenhang dessen effektiv zu verteidigen Fütterung oder andere Mittel außerhalb des Zusammenhangs der Fortpflanzung (sonst das bricht in die Hypothese 1 oder 2 zusammen).

4) Quellenbeschränkung (Emlen & Oring, 1977): Wenn Mittel, die dadurch erforderlich sind

Frauen werden wenig verteilt das wird zu einem hoch verstreuten Vertrieb führen Frauen. In dieser Situation können Männer außer Stande sein, mehr zu monopolisieren als eine einzelne Frau wegen Einschränkungen auf der Größe eines Territoriums, das sein kann effektiv abpatrouilliert und verteidigt.

5) Niedrige Bevölkerungsdichte / niedrige Genosse-Verfügbarkeitsbeweglichkeit / niedrige Beweglichkeit (Ghiselin,

1969): Wenn die Wahrscheinlichkeit, auf einen anderen potenziellen Genossen nach dem Verlassen zu stoßen

der gegenwärtige Genosse ist dann genug niedrig Einehe kann die beste Auswahl sein.

6) Weiblicher Raumgebrauch (Komers & Brotherton, 1997): Wenn Frauen sind einsam und verteidigen ein kleines, exklusives Haus Reihe, Männer können dazu wählen verteidigen Sie nur eine einzelne Frau als eine Risikominderungsstrategie (bemerken Sie dass diese Hypothese

nimmt weibliche Territorium-Größe an, die in einem Zusammenhang entwickelt ist, außer geteilt elterliche Aufgaben).

Im Fall *von D. Imitatoren* können wir die Evolution der sozialen Einehe bewerten weil es sich auf diese Hypothesen bezieht, die Beobachtungsdaten präsentiert hier verwendend sowie Vergleiche mit anderen nah zusammenhängenden Arten. Das Muster der Frau Raumgebrauch (Hypothese 6) wird kaum soziale Einehe *in D* erklären.

*Imitator*, weil es keinen offenbaren ökologischen Grund für Frauen gibt zu verteidigen ein Zufuhrterritorium. Die Verteidigung von Zufuhrterritorien kommt in nah nicht vor zusammenhängende Arten mit sehr ähnlichen foraging Handlungsweisen, wie *D. ventrimaculatus* (Sommer & Amos, 1997; Poelman & Dicke, 2007) oder *D. variabilis*

(diese Studie), und sahen wir keine Beweise davon *im D. Imitatoren*. Niedrige Bevölkerung Dichte (Hypothese 5) ist nicht eine lebensfähige Erklärung für die Einehe *im D. Imitatoren* weil Personen an lokal hohen Speicherdichten (unveröffentlichte Daten) vorkommen, und so wird Genosse-Verfügbarkeit kaum eine Einschränkung auf der Polygamie sein. Quelle Beschränkung (Hypothese 4) ist auch unwahrscheinlich, weil sowohl Männer als auch Frauen lokal sind reichlich, und Frauen werden nicht hoch verstreut. Landverteidigung (Hypothese 3) in Zusammenhängen außer der Fortpflanzung ist auch unwahrscheinlich. Wie besprochen,

*Phytotelm ordnen in Bezug auf die elterliche Sorge und Paarungsstrategien 1161 nach Größen* oben scheinen Frauen nicht, Zufuhrterritorien in irgendeinem *D. Imitator* zu verteidigen oder nah verwandte Arten wie *D. variabilis*. Außerdem, Mann und

*Imitator* der Frau *D.* patrouilliert Landgrenzen, eher sie nicht gemeinsam ab werden normalerweise zusammen im Zusammenhang der Fortpflanzung gesehen. Das Unterscheiden dazwischen

Hypothese 1 und 2 ist etwas schwierig, weil beide gegenseitig einschließen Landverteidigung verkehrte spezifisch mit dem Fortpflanzungsverhalten (besonders elterliche Sorge). Unter der Hypothese 1, sowohl der Mann als auch die Frau in einem Paar sollte aus Genosse-Treue einen Nutzen ziehen (die Leistungsfähigkeit und Wirksamkeit erhöhend der elterlichen Sorge). Folglich sollte strenge Genosse-Wache dazu unnötig sein erhalten Sie Einehe aufrecht. Bemerken Sie, dass das die Möglichkeit von sexspecific nicht ausschließt Aggression (d. h., Männer können sich auf das Vertreiben anderer Männer spezialisieren, und Frauen im Vertreiben anderer Frauen, selbst wenn beide Geschlechter davon profitieren das Vertreiben von Mitgliedern jedes Geschlechtes). Unter der Hypothese 2, den Mitgliedern von einem oder

beide Geschlechter können aus Paarungen des zusätzlichen Paares einen Nutzen ziehen, aber werden effektiv verhindert davon, sich mit der Polygamie durch die Genossen schützenden Handlungsweisen ihrer Genossen zu beschäftigen.

Wie beschrieben, oben sind Genossen schützende Handlungsweisen durch Frauen beobachtet worden in der vorherigen Forschung über zwei Arten *von Dendrobates* mit der männlichen elterlichen Sorge

(*D. auratus* und *D. leucomelas*: Sommer, 1989, 1992). Die Frequenz und Intensität der weiblichen Aggression in *D. auratus* und *D. leucomelas* Unähnlichkeiten mit dem Verwandten fehlen von der weiblichen in *D. Imitatoren* bemerkten Aggression (wo Frau Aggression ist nur in der Gefangenschaft beobachtet worden), und in *D. vanzolinii* (wo weibliche Aggression nicht beobachtet worden ist). So, unsere Beobachtungen zu Datum ist mit der Vorhersage der Hypothese 1 mehr im Einklang stehend (beide der Mann und die Frau in einem Paar zieht aus Einehe einen Nutzen) als mit der Vorhersage dessen Hypothese 2 (würden ein oder beide Geschlechter aus Paarungen des zusätzlichen Paares einen Nutzen ziehen, aber

Genosse-Wache verhindert das). Bemerken Sie, dass eine Schlüsselvorsage der Hypothese 1 ist dass der Mann und die Frau in jedem Paar als genetisch monogam sein werden gut als sozial monogam. Wir prüfen zurzeit diese Vorhersage damit der Gebrauch von neutralen genetischen Anschließern (Mikrosatelliten).

Insgesamt sind unsere Ergebnisse mit der Hypothese dass ein ökologischer Schlüssel im Einklang stehend der Unterschied zwischen diesen Arten, die Größe von Lachen einschließend, normalerweise verwendet für die Fortpflanzung, wird mit der Evolution der Biparental-Sorge stark vereinigt in *D. Imitatoren*. Das ist mit den Ergebnissen anderer Studien von anurans im Einklang stehend mit der Biparental-Sorge (Caldwell & de Oliveira, 1999; Jungfer & Weygoldt, 1999; Bach u. a. 2001). Der Reihe nach, biparental Sorge wird mit langfristig vereinigt, Affiliative-Vereinigungen der männlichen Frau (Paar-Abbinden), und folglich damit soziale Einehe. Das ist mit den Ergebnissen der neuen Forschung darüber im Einklang stehend

1162 Brown, Twomey, Morales & Summers

einige andere Arten von dendrobatids mit der Biparental-Sorge (Caldwell & de Oliveira, 1999; Bach u. a. 2001).