
Universität Koblenz-Landau

Campus Landau

Fachbereich 7: Institut für Umweltwissenschaften

Conservation Genetics



Die abgrenzungsorientierte Beschreibung der
Baumsteigerfrösche *Epipedobates anthonyi* und
Epipedobates tricolor vor dem Hintergrund der
genetischen Artzuordnung

Bachelorthesis

im Studiengang der Umweltwissenschaften



Jan-Christopher Fischer (210 200 997)

fisc1061@uni-landau.de

Maxburgstraße 17, 76831 Billigheim-Ingenheim

Erstgutachterin: Dr. Anne Schrimpf

Zweitgutachterin: Dr. Kathrin Theissing-Theobald

Zusammenfassung

Die monophyletische Familie der Dendrobatiden zeichnet sich durch teilweise auffällige aposematische Färbungen sowie komplexe Revier-, Brutpflege- und Sozialverhaltensweisen aus. Diese Merkmale werden auch von den in dieser Ausarbeitung thematisierten Arten *Epipedobates anthonyi* und *Epipedobates tricolor* geteilt. Als Angehörige einer neotropischen Familie, die sich durch eine ständig wandelnde Systematik auszeichnet und deren Phylogenie durch Art- und Gattungsneubeschreibungen sowie Umordnungen stets aktualisiert wird, unterlag auch der taxonomische Status der beiden genannten Baumsteigerfroscharten einem fortwährenden Wechsel.

Aufgrund einer großen phänotypischen Ähnlichkeit sowie kaum Verhaltensunterschieden zwischen beiden Arten, kam es auch bedingt durch eine folgenschwere Fehlbestimmung in 1976 zu andauernden Verwechslungen zwischen Vertretern von *E. anthonyi* und *E. tricolor* in den folgenden Jahrzehnten. Unterscheidungen anhand äußerlicher Merkmale sind zwar möglich, jedoch bedürfen gesicherte Aussagen genetischen Tests. So konnten die Arten und deren Verbreitungsgebiete erst in 2004 durch eine kombinierte Untersuchung aus modellierten Umweltparametern und DNA-Analysen eindeutig differenziert werden. Die Chronologie der Einordnung beider Arten ist in dieser Arbeit enthalten. Die Artzugehörigkeit der Tiere in der Terraristik war bislang weitgehend unklar.

Die Aufklärung dessen war Ziel des zugrunde liegenden Projekts, wobei diese Ausarbeitung den theoretischen Hintergrund zur Analyse der 12S und 16S rRNA von 94 Fröschen aus 22 europäischen Zoo- und Zuchtbeständen enthält. Die Nomenklatur, die phänotypische Erscheinung, die Verbreitung, das Habitat, die Ökologie sowie das Verhalten, der Gefährdungsstatus und Schutzmaßnahmen zu beiden Arten werden in dieser Thesis detailliert beschrieben. In der praktischen Untersuchung konnte die Annahme bestätigt werden, dass es sich beim Großteil der Tiere (95.5 %) um *E. anthonyi* und nicht wie größtenteils fälschlicherweise angegeben (98.3 %) um *E. tricolor* handelt.

Basierend auf diesen Ergebnissen können nun im Hinblick auf die Arterhaltung Zuchtprogramme etabliert werden. In diesem Kontext können die Zoos auch ihrem Bildungsauftrag gerecht werden und auf die Problematik von Fehlbestimmungen, Hybridisierungen und die entscheidende Rolle der Genetik im Naturschutz hinweisen.

Abstract

Aposematic coloration as well as complex territorial, parental care and social behavior are characteristic traits of the monophyletic family Dendrobatidae. These features are also shared among species of *Epipedobates anthonyi* and *Epipedobates tricolor* which are the main subjects of this thesis. The taxonomic status of these species was subject to perpetual changes. This is caused by their membership in a neotropical family characterized by continuous changing systematics as well as a constantly updated phylogeny evoked by an ongoing description of new species and genera.

Due to highly phenotypical similarities, marginal behavioral differentiations between both species in combination with a historical misidentification in 1976 *E. anthonyi* and *E. tricolor* have often been mixed up in the following decades. The identification of distinctions based on external characteristics is in fact possible but reliable assignments require genetic tests. In 2004 a study combining environmental niche models with DNA-based analyses achieved a clear differentiation between both species and their distribution ranges. The chronology of the species' assignment of both species is part of this paper. Nevertheless the species' assignment of the animals in the terraristics remained uncertain.

The clarification of this concern was the aim of the underlying project, of which this paper contains the theoretical part of the analysis of 12S and 16S rRNA of 94 frogs from 22 European zoo- and breeding populations. The nomenclature, the phenotypic guise, the distribution, the habitat, the ecology and behavior as well as the state of endangerment and protective measures of both species are described in detail in this thesis. The practical investigation confirmed the hypothesis of most of the specimens (95.5 %) being *E. anthonyi* instead of *E. tricolor* (98.3 %) as which they were incorrectly declared to be.

Based on this result, species conservation breeding programs can be established. Thus, zoos can also fulfill their educational duty by pointing out the problems caused by historical misidentifications and hybridization as well as the crucial role of genetics in nature conservation.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	8
1.1 Die Familie der Dendrobatiden.....	8
1.2 Die Problematik der ungeklärten Artzugehörigkeit.....	10
1.3 Die Identifikation geeigneter Zuchttiere.....	11
2. <i>Epipedobates anthonyi</i>	13
2.1 Nomenklatur.....	13
2.2 Morphologie und Färbung.....	13
2.3 Fundorte, Verbreitung und Vorkommen.....	16
2.4 Habitat.....	17
2.5 Ökologie.....	18
2.6 Verhalten.....	18
2.7 Gefährdung.....	19
2.8 Schutzmaßnahmen.....	20
3. <i>Epipedobates tricolor</i>	22
3.1 Nomenklatur.....	22
3.2 Morphologie und Färbung.....	22
3.3 Fundorte, Verbreitung und Vorkommen.....	25
3.4 Habitat.....	26
3.5 Ökologie.....	27
3.6 Verhalten.....	27
3.7 Gefährdung.....	28
3.8 Schutzmaßnahmen.....	28
4. Die historische Entwicklung der phylogenetischen Einordnung	30
5. Die Nutzung durch den Menschen	33
5.1 Historische Nutzung.....	33
5.2 Internationaler Tierhandel.....	33

Inhaltsverzeichnis	III
5.3 Forschung und Wissenschaft	34
5.4 Öffentlichkeit	36
5.5 Die Artbestimmung der Tiere in der europäischen Terrarienhaltung	36
5.6 Die Herkunft und Zuordnung der Referenzsequenzen aus GenBank	37
5.7 Die Konsequenzen der geklärten Artzugehörigkeiten von <i>Epipedobates spec.</i>	38
Anhang	41
Literatur	46
Eidesstattliche Erklärung	54
Danksagung	55

Abbildungen

Abbildung 1: Rücken- (links) und Bauchseite (rechts) von <i>E. anthonyi</i> aus Moromoro (links) und Salvias (rechts), Ecuador (Fotos: J. Verkade).....	16
Abbildung 2: Das Verbreitungsgebiet von <i>E. anthonyi</i> (Coloma et al. 2010)	17
Abbildung 3: Dorsale (links) und ventrale (rechts) Ansicht eines <i>E. tricolor</i> aus dem Zuchtbestand eines Züchters aus Schwerte (Fotos: T. Schikora)	25
Abbildung 4: Das Verbreitungsgebiet von <i>E. tricolor</i> (Coloma 2004).....	26
Abbildung 5: Hypothetische Phylogenie der Klade um <i>E. anthonyi</i> und <i>E. tricolor</i> nach Graham et al. 2004.....	32
Abbildung 6: Vergleich der Anzahlen gehandelter <i>E. spec.</i> von 1973 bis 2013 (CITES 2014)	41
Abbildung 7: Exportländer von <i>E. spec.</i> (unter „Sonstige“ sind Ungarn, Tschechien, die Schweiz, Dänemark, Belgien, Großbritannien und Nordirland sowie Schweden geführt) (CITES 2014).....	42
Abbildung 8: Importländer von <i>E. spec.</i> (unter „Sonstige“ sind Frankreich, Italien, Thailand, Kanada, Mexiko, Spanien, Dänemark, Großbritannien und Nordirland , Österreich, die Vereinten Arabischen Emirate, Israel, die Niederlande, Malaysia, Schweden, die Türkei, Südkorea, Norwegen und Togo geführt) (CITES 2014).....	42
Abbildung 9: Herkunft gehandelter <i>E. spec.</i> (CITES 2014)	43
Abbildung 10: Zweck gehandelter <i>E. spec.</i> (CITES 2014).....	43
Abbildung 11: In die USA importierte <i>E. spec.</i> pro Jahr (CITES 2014).	44
Abbildung 12: Aus Ecuador exportierte <i>E. spec.</i> pro Jahr (CITES 2014).	44
Abbildung 13: Vergleichende Übersicht charakteristischer Merkmale von <i>E. anthonyi</i> und <i>E. tricolor</i> (Fotos: T. Schikora, J. Verkade, IUCN)	45

Tabellen

Tabelle 1: Gesicherte Referenzsequenzcodes von <i>E. anthonyi</i>	37
Tabelle 2: Gesicherte Referenzsequenzcodes von <i>E. tricolor</i>	38

Abkürzungen

CITES: Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora

DGHT: Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde

E. anthonyi: *Epipedobates anthonyi*

E. spec.: *Epipedobates spec.* (explizit nur *Epipedobates anthonyi* und *Epipedobates tricolor*)

E. tricolor: *Epipedobates tricolor*

EU: Europäische Union

ISIS: International Species Information System

IUCN: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources

NN: Normalnull

WAZA: World Association of Zoos and Aquariums

WGS 84: World Geodetic System 1984

1. Einleitung

1.1 Die Familie der Dendrobatiden

Die neotropische Anurenfamilie „Dendrobatidae“ wurde 1865 erstmals durch Cope benannt. Aus einer nur etwa 60 Arten umfassenden Systematik mit den drei Gattungen *Dendrobates* (Wagler 1830), *Phyllobates* (Bibron 1841) und *Colostethus* (Cope 1867) (Savage 1968) entwickelte sich bis zum Beginn des 21. Jahrhunderts eine umfassende phylogenetische Ordnung der Familie. Laut Grant et al. 2006 umfasst die Familie der Baumsteigerfrösche (Dendrobatidae) insgesamt 247 Arten, welche systematisch in drei Überfamilien und elf Gattungen geordnet sind. Die Phylogenie der Familie unterlag in den letzten Jahrzehnten einem ständigen Wandel, wobei es zu Einführungen neuer Gattungen (Zimmermann und Zimmermann 1988; Myers, Paolillo und Daly 1991; Glaw et al. 1998) sowie Umordnungen einzelner Arten und ständig neuer Artbeschreibungen kam (Duellman und Wild 1993, Coloma 1995; Lötters et al. 1997; Barrio-Amorós, Fuentes und Rivas 2004; Grant et al. 2006; Cisneros-Heredia und Yanez-Muñoz 2010).

Die Verbreitung der endemischen Neuweltfamilie ist grundsätzlich auf die feuchten und immergrünen Neotropen Zentral- und Südamerikas beschränkt (Savage 1968). Das Vorkommen erstreckt sich von Nicaragua und den kleinen Antillen bis Südost Brasilien und Bolivien (Coloma 1995; Grant et al. 2006). Nur die anthropogen ausgeführte Art *Dendrobates auratus* kommt außerhalb des ursprünglichen Verbreitungsgebietes als Neobiota auf Hawaii vor (Schmidt und Henkel 1995, 9; Caldwell und Summers 2003).

Neben den teilweise sehr auffälligen Erscheinungsformen einzelner toxischer Arten stellt vor allem das komplexe Sozial- und Brutpflegeverhalten ein grundlegendes Charakteristikum der Dendrobatiden dar (Zimmermann und Zimmermann 1988). Trotz der Ablage der Eier an Land sind die weitgehend tagaktiven Anuren an Wasservorkommen gebunden. Im Zuge der Brutpflege erfolgt ein Transport der Kaulquappen in Gewässer oder kleine Wasservorkommen, wie wassergefüllte Astlöcher, Blattspalten, Fruchtschalen, oder Blüten, wo die Metamorphose erfolgt. Diese Verhaltensweisen sind plesiomorph (Vences et al. 2000). Die Dendrobatiden zeichnen sich auch durch ein vielschichtiges Partnerwerbungs- und Revierverhalten mit innerartlichen Aggressionen aus (Savage 1968; Silverstone 1975; Lötters, Jungfer und Widmer 2000).

Als monophyletische Gruppe (Santos, Coloma und Cannatella 2003; Grant et al. 2006), weisen die Dendrobatiden neben den bereits erwähnten ursprünglichen Merkmalen, wozu auch die kryptische, graubraune Grundfärbung zu zählen ist, apomorphe Merkmale auf. Bei den abgeleiteten Merkmalen handelt es sich vor allem um leuchtende, aposematische Warnfärbungen (Silverstone 1975, Duellman und Wild 1993), deren Vorkommen mit giftigen Hautinhaltsstoffen korreliert ist (Lötters, Jungfer und Widmer 2000; Summers und Clough 2001). Neben der Abschreckung von Prädatoren (Daly, Myers und Whittaker 1987) dient das Hautsekret auch zur Autodesinfektion der Tiere (Schmidt und Henkel 1995, 6). Mit dem Aposematismus geht eine Nahrungsspezialisierung einher. Auch dieser Zusammenhang ist direkt korreliert (Santos, Coloma und Cannatella 2003; Darst et al. 2005). In der Haut der Baumsteigerfrösche wurden knapp 500 verschiedene Alkaloide, die aus der Nahrung aufgewonnen werden (Santos und Cannatella 2011), festgestellt (Lötters et al. 2007, 98). Eine grundsätzliche Wirkungsweise dieser Gifte liegt in den selektiven Effekten der Eisenpermeabilität, welche zu irreversiblen Depolarisationen von Nerven und Muskeln und somit zu Lähmungen führen (Daly et al. 1978).

Resultierend aus dem Aposematismus und auch dem Vorkommen von Mimikry (Lötters et al. 2007, 92) weisen die Dendrobatiden eine große Variabilität an Färbungen auf. Bedingt durch variierende Artbildungsformen sind sogar innerhalb einzelner Populationen diverser Arten vielfältige Erscheinungsformen möglich (Jungfer 1989). Infolge ähnlicher Lebensbedingungen sind jedoch auch teilweise große morphologische Ähnlichkeiten von Vertretern verschiedener Arten festzustellen (Myers 1987). Diese große Typenvielfalt ist durch die hohe Humidität und die heterogenen Habitate im Verbreitungsgebiet der Baumsteigerfrösche bedingt (Duellman und Wild 1993). Die bewohnten Biotope reichen vom Tiefland bis in 3000 m Höhe (Savage 1968) und umfassen Flüsse und Tiefländer, offene Flächen, tropische Regen- und Bergregenwälder sowie hochalpine Gebiete. Hier werden entweder aquatische, vor allem aber terrestrische Habitate bewohnt (Grant et al. 2006).

Da aufgrund der klimatischen Bedingungen in den Neotropen keine fossilen Überreste von Dendrobatiden vorhanden sind (Silverstone 1975), die Aufschluss über deren Herkunft geben, existieren mehrere Hypothesen zum Ursprung und der Ausbreitung der Baumsteigerfrösche. Annahmen über das erste Auftreten umfassen das gesamte Tertiär (Savage 1973), werden vor 5 Mio. Jahren (Maxson und Myers 1985) oder vor 44 Mio. Jahren (Silverstone 1975) angenommen. Sehr wahrscheinlich ist die Entwicklung der Dendrobatiden nach der Trennung der ersten Landverbindung zwischen Süd- und Mittelamerika vor circa 60 Mio. Jahren und

vor der Auffaltung der Anden vor etwa 10 Mio. Jahren. Als Ursprungsgebiet wird das Amazonasbecken vermutet, wobei die Artdifferenzierungen bedingt durch geomorphologische Ereignisse erfolgten. Schon vor diesen Teilisolationen, infolge derer nur noch ein eingeschränkter Genfluss möglich war, waren wesentliche Verhaltensmerkmale der gesamten Familie bereits ausgeprägt (Zimmermann und Zimmermann 1988).

1.2 Die Problematik der ungeklärten Artzugehörigkeit

Aufgrund der großen phänotypischen Ähnlichkeit zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* (Noble 1921; Silverstone 1976; Graham et al. 2004; Verkade und Verkade 2011) sowie annähernd gleichen Verhaltensweisen (Zimmermann und Zimmermann 1988) ist eine Unterscheidung anhand äußerlicher Betrachtung zwar möglich (Verkade 2014, pers. Komm.), eine eindeutige und sichere Aufklärung liefern allerdings nur DNA-Analysen (Clough and Summers 2000; Graham et al. 2004; Verkade und Verkade 2011). Die Artidentifikation anhand rein morphologischer Unterschiede zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* führte zu falschen Zuordnungen – so wurde *E. tricolor* teilweise als Hochlandvariante von *E. anthonyi* bezeichnet (Schulte 1999, 270).

Zur Unterscheidung zwischen den Gattungen *Phyllobates*, unter der die beiden hier betrachteten *E. spec.* damals geführt wurden, und *Dendrobates* untersuchte Silverstone (1976) die relative Länge der Finger und die Größe der Fingerscheiben. Außerdem erfolgte die Artbestimmung durch die Betrachtung des Vorhandenseins von Zähnen und Schwimmhäuten, der Ausprägung der Signalflecken, der Körpergröße, der Musterung sowie der Hauttextur. Silverstones (1976) umfassende Artdifferenzierungen, auf welche sich viele nachfolgende Autoren bezogen (Schulte 1999, Duellman und Wild 1993, Clough und Summers 2000), beinhalten zweifelhafte Aufzeichnungen, bei denen Fundorte außerhalb der hauptsächlichen Verbreitungsgebiete sowie deutlich abweichende Höhenlagen zwar erwähnt, aber nicht in die Verbreitungskarten einzelner Arten aufgenommen wurden. Zudem nahm Silverstone (1976), der in seiner Untersuchung 32 Exemplare vermeintlicher *E. anthonyi* und 39 vermeintliche *E. tricolor* betrachtete, in gewissen Fällen individuelle Abwägungen bezüglich der Merkmalseinordnung vor (Silverstone 1976).

Nachfolgende Autoren führen *E. anthonyi* und *E. tricolor* als identische Art, wobei die Herkunftsorte der Tiere darauf hinweisen, dass ausschließlich *E. anthonyi* untersucht wurden (Duellman und Wild 1993, Clough und Summers 2000). Deren Ergebnisse wurden wiederum

von anderen Autoren (beispielsweise Santos, Coloma und Cannatella 2003) übernommen (Ostrowski und Mahn 2014).

Generell wurden Dendrobatiden in der Vergangenheit vor allem anhand toxikologischer, molekulargenetischer und ethologischer Merkmale unterschieden (Lötters et al. 2007, 92). Dies führte im Fall von *E. anthonyi* und *E. tricolor* zu unzureichenden Differenzierungen (Zimmermann 1983), wobei die genetischen Untersuchungen aufgrund mangelhafter Probenumfänge nicht zu Unterschieden führten. Hier wurden zumeist nur Vertreter von *E. anthonyi* betrachtet. Eine Untersuchung der Bioakustik, die sich aufgrund ihrer Rolle in der Artbildung gut zur Differenzierung phänotypisch sehr ähnlicher Arten eignet (Jungfer 1989), wurde zum Vergleich von den beiden betrachteten *E. spec.* nicht angewendet.

Im Hinblick auf die Artbestimmung von Baumsteigerfröschen stellen neben einer nicht vollumfänglich detaillierten Beschreibung sämtlicher bekannter Arten auch die teilweise sehr kleinen und abgelegenen Verbreitungsgebiete einzelner Spezies sowie die Sympatrie besondere Schwierigkeiten dar. Zu Verwirrungen bezüglich der Artzugehörigkeit tragen auch die mitunter großen innerartlichen Variationen, wie auch teilweise große zwischenartliche Ähnlichkeiten unter Vertretern der Dendrobatiden bei (Lötters et al. 2007). Erschwerend kommt hinzu, dass die gesamte Familie einem ständigen systematischen Wandel unterliegt und jährlich drei bis vier neue Arten beschrieben werden (Caldwell und Summers 2003). Problematisch ist vor allem, dass aufgrund der Umordnungen verschiedene Bezeichnungen für einzelne Arten verwendet werden. Verschärft wird diese Problematik durch eine generelle Unterschätzung der Artenvielfalt neotropischer Anuren. Die hohen Aussterberaten bei Amphibien in den letzten Jahren sowie kryptische Arten sind klaren Artunterscheidungen ebenfalls nicht zuträglich (Fouquet et al. 2007).

Erst durch eine Modellierung von Umweltnischendaten in Kombination mit DNA-Analysen und einem umfassenden Probensatz gelang eine eindeutige Differenzierung zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* (Graham et al. 2004). Im Zuge dieser phylogenetischen Revision der gesamten Familie konnte auch die zuvor widersprüchliche taxonomische Einordnung von *E. tricolor* aufgeklärt werden (Graham et al. 2004).

1.3 Die Identifikation geeigneter Zuchttiere

Im Hinblick auf die Arterhaltung ist die Etablierung reinrassiger Zuchtlinien essentiell. In der Terraristik wurden *E. anthonyi* und *E. tricolor* lange als unterschiedliche Artnamen verwendet, im Nachhinein jedoch für Synonyme erklärt (Verkade und Verkade 2010). Daher

ist die genaue Artzugehörigkeit von Vertretern der beiden angesprochenen *E. spec.* in der europäischen Terrarienhaltung äußerst unklar (Schikora 2012, pers. Komm.). Früher als *E. tricolor* bezeichnete Tiere wurden zeitweise *E. anthonyi* zugeschrieben (Deullman und Wild 1993). Verkade und Verkade (2011) stellten eine große Ähnlichkeit von *E. anthonyi*-Morphen aus der Nähe von Cuenca (Azuay, Ecuador) mit in Europa (explizit Niederlande) als *E. tricolor* gehaltenen Tieren fest. Es liegt nahe, dass es sich bei den Vorfahren dieser Populationen um die gegen Ende der 1980er Jahre erstmals in die europäische Terraristik exportierten Tiere handelt (Verkade und Verkade 2011).

Aufgrund der zumindest zeitweiligen Annahme vieler Halter, dass es sich um nur eine Art handelt, können Deklarierungen von Einzelindividuen oder ganzen Zuchtlinien, als entweder *E. anthonyi* oder *E. tricolor*, als nichtig angesehen werden und bedürfen einer Überprüfung durch genetische Tests. Unbewusste Kreuzungen beider Arten in der Terraristik sind äußerst wahrscheinlich (Lötters et al. 2007, 416), jedoch nicht eindeutig nachgewiesen. Es wird vermutet, dass es sich bei den in der Terraristik gehaltenen Tieren vor allem um *E. anthonyi* und nicht um *E. tricolor* handelt (Verkade und Verkade 2010). Dem widersprechend werden 62,4% der *E. spec.* (*E. anthonyi* und *E. tricolor*) aus 45 europäischen und nordamerikanischen Zoos als *E. tricolor* geführt (ISIS 2014). Manche Autoren erwähnen, dass bei der Kreuzung beider Arten fertile Nachkommen entstehen (Zimmermann und Zimmermann 1988; Schulte 1999, 270, 275), was jedoch nicht genanalytisch nachgewiesen ist. Dennoch macht die theoretische Möglichkeit eine genetische Artidentifikation unerlässlich.

2. *Epipedobates anthonyi*

2.1 Nomenklatur

Die Erstbeschreibung von *E. anthonyi* erfolgte in 1921 durch Noble anhand von im Vorjahr von H.E. Anthony in der Nähe von Salvias (El Oro, Ecuador) gesammelten Tieren. Der Artname ist auf den Sammler der Typenexemplare zurückzuführen (Silverstone 1976). Anfänglich wurde die Art als *Phyllobates anthonyi* bezeichnet (Noble 1921). Infolge der damaligen Gattungszuordnung kam es zu einer zwischenzeitlichen Benennung als *Dendrobates anthonyi* (Myers, Daly und Malkin 1978; Daly, Myers und Whittaker 1987), bevor in 1987 die Zuordnung zur damals neu eingeführten Gattung *Epipedobates* erfolgte (Myers 1987). Bedingt durch eine falsche Gattungszuordnung wurden Vertreter von *E. anthonyi* auch als *Colostethus anthonyi* (Edwards 1971) und *Colostethus paradoxus* bezeichnet. Der Artname *paradoxus* (griech.: gegen alle Erwartungen) bezieht sich hierbei auf die unklare und inkorrekte Einordnung innerhalb der Gattung *Colostethus* (Rivero 1991). Durch die zeitweise Führung als eine einzige Art wurden dieser Name sowie auch *E. tricolor* noch bis 2003 als Synonyme für *E. anthonyi* verwendet (Deullman und Wild 1993; Santos, Coloma und Cannatella 2003). Aus diesem Grund nannten auch Moya, Alarcón und del Pino (2007) *E. tricolor* und *Phyllobates tricolor* als vorherige Namen für *E. anthonyi*. Während die deutsche Bezeichnung als *El Oro Baumsteiger* auf das Verbreitungsgebiet der Art zurückzuführen ist, nimmt der englische Name als *Anthony's Poison-arrow Frog*, wie auch die wissenschaftlichen Bezeichnungen, Bezug auf den Entdecker der Art (Ostrowski und Mahn 2014).

2.2 Morphologie und Färbung

Bereits Noble (1921) wies in seiner Erstbeschreibung der Art auf die große äußerliche Ähnlichkeit zur 22 Jahre zuvor durch Boulenger beschriebenen Art *Prostherapis tricolor*, der damaligen Artbezeichnung für *E. tricolor*, hin. Eine morphologische Unterscheidung beider Arten ist grundsätzlich anhand der längeren Beine, des längeren ersten Fingers im Vergleich zum zweiten sowie der etwas kürzeren Schnauze bei *E. anthonyi* im Vergleich zu *E. tricolor* möglich (Noble 1921, Verkade und Verkade 2011), liefert jedoch aufgrund der hohen morphologischen Vielfalt keine unbedingt sichere Differenzierung.

Noble (1921) beschreibt *E. anthonyi* als Anurenart mit verkürzter Schnauze, die nur etwas länger als der maximale Durchmesser der Augen ist. Die Nasenöffnung befindet sich näher an der Spitze der Schnauze als am Auge. Die vertikale Stirnfläche zwischen den Augenerhebungen ist 1,4-mal so breit wie das obere Augenlied. Der Ohrdurchmesser ist etwas mehr als halb so lang wie der maximale Durchmesser des Auges und oben von einer hervorstehenden Hautfalte eingefasst. Die Knorpel der Fingerenden sind relativ klein. Der erste Finger ist etwas länger als der zweite. Auf dem Mittelfuß sind zwei leicht hervorstehende Knoten zu erkennen. Ein ausgeprägter Knoten befindet sich außerdem am Augenlied. Bei nach vorne gestrecktem Bein reicht das Unterschenkelgelenk bis zum vorderen Ende des Auges. Die Haut auf dem Rücken und an den Körperseiten ist glatt (Noble 1921). Die Körperrumpflänge des Holotypen beträgt 21 mm, seine maximale Kopfbreite liegt bei 6,5 mm. Der Abstand vom Ansatz der Vorderbeiden bis zur Spitze des längsten Fingers beträgt 14 mm, wobei die Beinlänge bei 30 mm von der Leiste bis zur Spitze des längsten Zehs liegt (Noble 1921). Verkade und Verkade (2011) nennen eine Gesamtlänge von 22 mm, wobei sie angeben, dass *E. anthonyi* meist nur Körperrumpflängen von etwa 17 mm erreichen.

Nach dem Unterscheidungsschlüssel von Silverstone (1976), welcher auf der Beschreibung von Noble (1921) basiert, besitzt *E. anthonyi* weiße Knochen. Männliche Tiere erreichen Körperrumpflängen von 16,5 bis 19,0 mm, wobei die Weibchen, wie bei Dendrobatiden allgemein üblich, etwas größer sind und zwischen 19,0 und 21,0 mm lang werden (Zimmermann 1989; Lötters et al. 2007, 395). Somit unterscheidet sich *E. anthonyi* minimal vom etwas größeren *E. tricolor* (Silverstone 1976). Weitere morphologische Kriterien sind nach Silverstone (1976) das Vorhandensein von Zähnen sowie Zehen mit basalen Schwimmhäuten und eine glatte oder nur leicht granulierte Haut (Silverstone 1976, Rivero 1991). Die Kaulquappen sind schwarz und mit Kopfkörperlängen von circa 2,5 mm (Silverstone 1976) etwas kleiner als die Larven von *E. tricolor* (Verkade 2014, pers. Komm).

Als Kriterium zur Unterscheidung der Geschlechter gilt der bei Männchen geschwollene dritte Finger und die ausgeprägte Schallblase im Halsbereich (Schulte 1999, 267-276).

Die Färbung von *E. anthonyi* ist stark variabel. Das Spektrum der Grundfarbe reicht von tiefem Dunkelbraun über rötliches Kastanienbraun (Noble 1921) bis Hellbraun (Rivero 1991; Lötters et al. 2007, 395 ff.), kann aber auch leicht grünlich sein (Verkade und Verkade 2011). Die farblich abgesetzten Markierungen bestehen aus einem breiten Mittelstreifen und jeweils zwei dorso- und ventrolateralen Seitenstreifen (Caldwell und Summers 2003). Diese Muster

sind bei manchen Morphen fast fluoreszierend (Verkade und Verkade 2011). Der mittige Rückenstreifen ist weiß, gräulich, cremefarben, gelblich oder hellblau. Er kann verbreitert, seitlich ausgebuchtet, stellenweise unterbrochen sein oder gänzlich fehlen (Lötters et al. 2007, 395 ff.). Auf der Oberseite der Schnauze weitet er sich auf und verschmilzt mit den Lateralstreifen (Silverstone 1976). Der dunkle Grundton liegt hier nur in einzelnen Flecken vor. Die zwei seitlichen Streifen am Rücken sind hellbraun, bei manchen Varianten auch blass bläulich grau (Verkade und Verkade 2011), verlaufen von der Leiste zum Augenglied und gehen dann in die helle Schnauze über. Die bauchgerichteten Seitenstreifen sind in der gleichen Farbe und verlaufen von der Hüftbeuge bis zur Oberlippe, bevor sie sich an der Spitze der Schnauze treffen. Diese Zeichnungen können teilweise etwas unscharf, stellenweise unterbrochen oder nur rudimentär vorhanden sein (Schulte 1999, 267-276). Der Grundton der Flanken ist im Bereich zwischen den Seitenstreifen etwas dunkler als am Rücken. Die Oberschenkel weisen neben der Grundfarbe auch weiße oder blass graue Querstreifen und Flecken auf (Verkade und Verkade 2011). Die Bauchseite ist weiß oder leicht gelblich und mit dunkelbraunen Marmorierungen (Rivero 1991, Duellman und Wild 1993), die in den Randbereichen am stärksten ausgeprägt sind, durchzogen. Der Brust- und Halsbereich weist keine dunklen Stellen auf (Noble 1921, Silverstone 1976, Verkade und Verkade 2011, Ostrowski und Mahn 2014).

Insgesamt weist *E. anthonyi* eine derart große Variation in Musterungen und Färbungen auf, dass die Vermutung von mehreren Arten nahe liegt (Verkade und Verkade 2011). Es sind auch deutliche Variationen in Musterungen und Flecken innerhalb einzelner Populationen überliefert (Silverstone 1976).

Ein Merkmal zur Abgrenzung von *E. tricolor* sind die seitlich rückseitigen Streifen, die eher bläulich und nicht, wie bei *E. tricolor*, gelblich sind. Ein Merkmal zur Abgrenzung liegt außerdem im Fehlen extremer Warnfärbungen bei *E. anthonyi* (Noble 1921). Zwar besitzt *E. anthonyi* rote Signalflecken an den Hinterbeinen und orangene Partien in der Leistenregion (Duellman und Wild 1993; Schulte 1999, 267-276; Lötters et al. 2007, 395 ff.) sowie teilweise auch gelbe oder orangefarbene Inguinalflecken, die jedoch nur klein und bei normaler Sitzhaltung nicht zu sehen sind. Bei *E. tricolor* sind diese Warnfärbungen an der Unterseite wesentlich stärker ausgeprägt und auch in normaler Sitzhaltung sichtbar (Ostrowski und Mahn 2014). Die phänotypische Erscheinung von *E. anthonyi* ist in Abbildung 1 zu sehen.



Abbildung 1: Rücken- (links) und Bauchseite (rechts) von *E. anthonyi* aus Moromoro (links) und Salvias (rechts), Ecuador (Fotos: J. Verkade).

2.3 Fundorte, Verbreitung und Vorkommen

E. anthonyi kommt auf der Westseite der Anden (Caldwell und Summers 2003) im Südwesten Ecuadors in den Provinzen El Oro, Azuay und Loja sowie im südlichen Bereich Guayas vor (Verkade und Verkade 2011). Eine Darstellung dessen enthält Abbildung 2. Vereinzelt Funde sind auch aus den Grenzgebieten zu den Provinzen Cañar, Guayas und Chimborazo bekannt. In Norden Perus ist die Art in den Departementos Piura und Tumbes zu finden (Silverstone 1976; Graham et al. 2004; Lötters et al. 2007, 395). Eine überlieferte Verbreitung bis in den Südosten der ecuadorianischen Provinz Bolívar (Duellman und Wild 1993) ist auf die fehlerhafte Auffassung von *E. anthonyi* und *E. tricolor* als identische Art zurückzuführen und somit inkorrekt.

Das Vorkommen ist in Höhen von 20 bis 1800 Metern über NN überliefert (Schulte 1999, 275; Lötters et al. 2007, 395), wobei einige Autoren ein Vorkommen in etwas geringeren Maximalhöhen von 1200 m über NN (Verkade und Verkade 2010) oder 1387 m über NN (Silverstone 1976) angeben.

2. *Epipedobates anthonyi*

Zum Zeitpunkt der erstmaligen Beschreibung durch Noble in 1921 war das Vorkommen nur direkt am Typenfundort, einem kleinen Bachlauf in Salvia (El Oro, Ecuador), bekannt (Noble 1921). Graham et al. (2004) berichten von insgesamt 23 bekannten Fundorten.

Ein angeblicher Fund in Ancash, Peru gilt als sehr fraglich (Coloma et al. 2010), dennoch ist das Verbreitungsgebiet wohl größer als bisher angenommen (Ostrowski und Mahn 2014).



Abbildung 2: Das Verbreitungsgebiet von *E. anthonyi* (Coloma et al. 2010).

2.4 Habitat

E. anthonyi gilt als sehr anpassungsfähig (Lötters et al. 2007, 135) und bewohnt sehr variable Habitate in feuchtheißen sekundären Rest-, sowie auch in Galerie- und Trockenwäldern im pazifischen Tiefland und den Tälern der westlichen Andenvorhügel (Silverstone 1976; Maxon und Whittaker 2008). Die Art kommt auch in beeinflussten Gebieten, wie beispielsweise abgeholzten Wäldern, in der Umgebung von Zuckerrohrfeldern, in Kakao- und Bananenplantagen vor (Coloma et al. 2010; Verkade und Verkade 2011). Anzutreffen sind die Tiere vor allem im Laubstreu, in Wiesen und in der Kraut- und Buschvegetation in unmittelbarer Ufernähe von Fluss- und Bachläufen (Duellman und Wild 1993; Verkade und Verkade 2011) sowie auch bis zu einiger Entfernung in trockenen Gebieten mit Sukkulanten- und Kakteenbestand (Lötters et al. 2007, 395). In der humiden Zone der Neotropis sind Vertreter von *E. anthonyi* im offenen Gelände fast baumloser Gebiete mit jährlichen

Trockenzeiten bis zu dichten Wäldern zu finden (Silverstone 1976). Trotz einer generellen Bindung an Gewässer (Schulte 1999, 267-276) kommt *E. anthonyi* auch in ariden Gebieten um kleine Wasservorkommen vor (Graham et al. 2004; Verkade und Verkade 2011). Die mittleren Temperaturen liegen am Tag zwischen 22 und 28 °C, nachts etwa 3 bis 5°C darunter (Ostrowski und Mahn 2014).

2.5 Ökologie

Als aposematische Art (Vences et al. 2003) besitzt *E. anthonyi* Hautalkaloide zur Abwehr von Fressfeinden. Diese Gifte bleiben bei Wildfängen in Gefangenschaft bis zu mehrere Jahre erhalten. Die Nachzuchten giftiger Vorfahren entwickeln in der Haltung nur durch die Fütterung mit alkaloidhaltigen Nahrungszusätzen eine über Monate anhaltende Toxizität. Diese akkumulierten Gifte können noch Monate nach der Verabreichung der Nahrungsergänzung nachgewiesen werden. In der Natur stammen die Alkaloide aus der Ernährung der Tiere unter anderem von Ameisen, die Indolizidine enthalten. Durch den Verzehr abgestoßener Hautreste recyceln die Frösche die Wirkstoffe (Daly et al. 1994). Als Angehörige der Gattung *Epipedobates* handelt es sich bei *E. anthonyi* nicht um Nahrungsspezialisten. Die Tiere greifen auf ein breites Beutespektrum zurück (Toft 1995; Schulte 1999, 274 f.; Lötters et al. 2007, 397-403).

Man geht davon aus, dass Vertreter von *E. anthonyi* bis zu 15 Jahre alt werden können (Ostrowski und Mahn 2014). In der Haltung wurde ein 13 Jahre altes Tier dokumentiert (Lötters et al. 2007, 264).

2.6 Verhalten

Bei *E. anthonyi* handelt es sich um einen agilen Baumsteigerfrosch mit ausgeprägtem Bewegungs- und Kletterdrang (Ostrowski und Mahn 2014). Während manche Populationen sehr scheu sind, zeigen andere Vertreter kein Fluchtverhalten (Verkade und Verkade 2011).

Die Männchen verteidigen kleine Reviere mit einem bevorzugten Platz zur Eiablage. Durch intensive und ständige trillernde Werbungsrufe des Männchens wird die Paarung eingeleitet (Zimmermann 1989). Zum Abläichen führt das Männchen das Weibchen an eine geeignete Stelle, wo es das Weibchen besteigt oder sich dieses unter das Männchen schiebt. Während der Paarung erfolgt der Kopffamplexus. Bei diesem, für die Gattung *Epipedobates* typischen, Klammerreflex drückt das Männchen die Innenseiten seiner Vorderbeine gegen den Kopf- und Nackenbereich des Weibchens, was zur Synchronisation der Ei- und Samenabgabe führt.

Hierbei stößt das Männchen Paarungsrufe in Form kurzer Quarksequenzen aus (Zimmermann 1989). Nachdem das Gelege abgesetzt ist, zieht sich der männliche Frosch vorübergehend zurück. Das Weibchen verweilt einige Zeit am Gelege. Nachdem es sich zurückgezogen hat, kehrt das Männchen zurück und bleibt bis zum Schlüpfen der Larven nach neun bis 14 Tagen in der Nähe der Brut. Es befeuchtet die bis zu 40 terrestrischen Eier (Caldwell und Summers 2003) regelmäßig mit Wasser und verteidigt sie gegen Eindringlinge (Zimmermann 1989). Nachdem die Larven geschlüpft sind, setzt sich das Vatertier in das Gelege, wobei es mitunter noch nicht geschlüpfte Larven aus den Gallerthüllen befreit. Die Kaulquappen schlängeln sich nun über die Beine auf den Rücken des Frosches, der diese daraufhin an eine Wasserstelle, wie Pfützen, kleine Bäche oder wassergefüllte Felsspalten, Blattachseln, Fruchtschalen oder Blüten, bringt (Duellman und Wild 1993). Es werden mitunter nicht alle Larven mitgenommen. Die zurückgebliebenen Kaulquappen werden vom Vaterfrosch nicht mehr beachtet. Teilweise werden die Kaulquappen bis zu einigen Tagen herumgetragen. Nach etwa 60 Tagen erfolgt die Metamorphose der Larven zu circa elf Millimeter langen Jungfröschen (Zimmermann 1989; Lötters et al. 2007, 397-403). Im Alter von elf bis 12 Monaten beginnen die Männchen mit dem Rufen. Die Weibchen setzten mit 13 bis 14 Monaten die ersten Gelege ab (Ostrowski und Mahn 2014), was vor allem in der Regenzeit erfolgt (Maxon und Whittaker 2008).

Neben diesem komplexen Paarungs- und Brutpflegeverhalten zeichnet sich *E. anthonyi* auch durch ein ausgeprägtes Revierverhalten aus (Maxon und Whittaker 2008). Durch krächzende und trillernde Rufe markieren die Männchen ihre Territorien, die gegebenenfalls auch durch aggressives Verhalten wie Rammen, Anspringen, Wegdrücken und Klammern verteidigt werden. Teilweise kommt territoriales Verhalten auch unter den Weibchen, die auch zu Lautäußerungen fähig sind, vor (Lötters et al. 2007, 397-403).

Wie fast alle Dendrobatiden ist auch *E. anthonyi* tagaktiv (Duellman und Wild 1993), wobei die Tiere früh morgens und am späten Nachmittag besonders aktiv sind (Maxon und Whittaker 2008). In ihrem Verhalten unterscheiden sich *E. anthonyi* und *E. tricolor* kaum voneinander (Zimmermann 1983).

2.7 Gefährdung

Bedroht wird der Bestand von *E. anthonyi* in erster Linie durch Wasserverschmutzungen (Coloma et al. 2014) und Habitatverluste, welche im natürlichen Verbreitungsgebiet vor allem mit der Holzfällung zur Schaffung neuer Flächen für Landwirtschaft und Viehhaltung einhergehen (Duellman und Wild 1993). Mit dem Rückgang der Regenwälder in Ecuador

nimmt auch die Anzahl der Amphibien ab (Zimmermann 1989). Während in den 1970er Jahren in den tropischen Gebieten stellenweise noch bis zu sechs Frösche pro Quadratmeter vorgefunden wurden, waren die Abundanzzahlen zehn Jahre später schon deutlich zurückgegangen (Müller 1996). Bedingt durch die spezialisierte Reproduktionsstrategie ergibt sich eine grundsätzliche Anfälligkeit für Störungen des Ökosystems (Zimmermann 1989).

Neben der Bedrohung durch zunehmende Habitatverluste gehen auch von Klimaveränderungen und Chytridiomykose mögliche Gefahren für die Amphibienpopulationen in Ecuador aus (Menéndez-Guerrero und Graham 2013). Diese Pilzinfektion ist bei *E. anthonyi* noch nicht nachgewiesen worden, gilt aber als durchaus möglich (Lötters et al. 2007, 165).

Eine zumindest potenzielle Gefährdung geht auch von gezielten Sammlungen der Frösche zu wissenschaftlichen oder kommerziellen Zwecken aus (Coloma et al. 2014), wobei natürlich gesunde Bestände selbst durch die regelmäßige Entnahmen zahlreicher Exemplare nicht nachhaltig negativ beeinflusst werden (Lötters et al. 2007, 163).

Die Einstufung der IUCN von *E. anthonyi* als „potenziell gefährdet“, ist vor allem durch die rückläufige Ausdehnung und die abnehmende Qualität des Verbreitungsgebietes von etwa 20.000 km² bedingt. In Südecuador kommt die Art häufig vor, hier gilt der Populationstrend als stabil (Coloma et al. 2010) und *E. anthonyi*, vor allem aufgrund der Fähigkeit des Überlebens in beeinflussten Habitaten, nicht als gefährdete Art (Coloma und Ron 2014; Verkade 2014, pers Komm.).

2.8 Schutzmaßnahmen

Als Baumsteigerfrosch ist *E. anthonyi* seit 1984 im Anhang II des Washingtoner Artenschutzgesetzes (IUCN) (Daly 1998) sowie im Anhang B der Artenschutzverordnung der EU geführt. Somit ist nur ein eingeschränkter Handel der Tiere erlaubt. Eine Ausfuhr von Wildtieren aus Ecuador ist nicht gestattet (Verkade 2014). Im Hinblick auf die Terrarienhaltung gelten für Halter die Melde- und Nachweispflichten nach der Bundesartenschutzverordnung (Lötters et al. 2007, 165; Ostrowski und Mahn 2014).

Die Kultivierung von Dendrobatiden in Zuchtfarmen begann bereits in den 1990er Jahren (Schulte 1999, 270). Heute werden Vertreter der Art in ex situ Nachzuchten durch das Centro Jambatu in Quito für die Terraristik weltweit vermarktet. Der erste Versand und Verkauf von

2. *Epipedobates anthonyi*

unter kontrollierten Bedingungen und Lebensverhältnissen gezüchteten blaugestreiften *E. anthonyi* erfolgte in 2014 (Verkade 2014).

Ein Vorkommen in Naturschutzgebieten ist nicht bekannt (Verkade 2014, pers. Komm.). Die illegalen Entnahmen zu vorwiegend kommerziellen Zwecken sollten im Hinblick auf die Erhaltung der natürlichen Populationen überwacht werden (Ostrowski und Mahn 2014). Ein effektiver Schutz der Wildpopulationen geht nur vom Erhalt der natürlichen Lebensräume sowie dem Aufbau eines Netzwerkes aus Schutzgebieten vor Ort aus (Zimmermann 1989).

3. *Epipedobates tricolor*

3.1 Nomenklatur

In der Erstbeschreibung durch Boulenger in 1899 wurde *E. tricolor* unter dem Namen *Prostherapis tricolor* geführt. Im Zuge der Gattungszuordnungen kam es zur Benennung in *Phyllobates tricolor* (Silverstone 1976) und *Dendrobates tricolor* (Myers, Daly und Malkin 1978; Daly, Myers und Whittaker 1987). Nach der Einführung der neuen Gattung *Epipedobates* wurde *Dendrobates tricolor* dieser unterstellt (Myers 1987). Die Artbezeichnungen *Colostethus paradoxus* (Rivero 1991) und *Phyllobates anthonyi* (Noble 1921) wurden infolge der Auffassung beider Arten als identisch synonym für *Epipedobates tricolor* verwendet (Duellman und Wild 1993). Die Bezeichnung als *dreifarbig*er *Baumsteiger* im Deutschen greift die lateinische Wortherkunft auf. Somit setzt sich der Namen aus den Wörtern *tria* (lat.: drei) und *color* (lat.: Farbe) zusammen, was sich auf die marmorierte Bauchseite aus Weiß und Dunkelbraun sowie die roten Signalflecken bezieht. Andere Namen sind *Epipedobates bicolor*, was auf eine falsche Schreibweise zurückzuführen ist (Rivero und Almendariz 1992) sowie *Phyllobates tricolor* (Barbour und Noble 1920), was der Gattungszuordnung zuzuschreiben ist (Ostrowski und Mahn 2014). Im Englischen wird *E. tricolor* als *Phantasmal Poison Frog* bezeichnet (Baker, Whittaker und Zhuang 2010).

3.2 Morphologie und Färbung

In der Beschreibung des Holotypen von *E. tricolor* werden im Hinblick auf dessen Morphologie die verkürzte nach vorne abstehende Schnauze, welche dem Auge in der Länge entspricht, genannt. Die Nasenöffnung befindet sich näher am Ende der Schnauze als am Auge, während der Abstand der Nasenöffnungen breiter als das obere Augenlid ist. Das Trommelfell ist deutlich erkennbar, wobei der Durchmesser der Ohröffnung etwa zwei Drittel des Augendurchmessers beträgt. Der erste Finger ist nicht länger als der zweite, was ein Unterscheidungskriterium zu *E. anthonyi* darstellt (Noble 1921; Silverstone 1976). Die Zehen sind frei mit basalen Schwimmhäuten (Silverstone 1976). Die Scheiben am Ende der Zehen sowie die Höcker unterhalb der Fußgelenke sind eher klein, wie auch die zwei Warzen am Mittelfuß. Bei voller Streckung der hinteren Gliedmaßen nach vorne, reicht das Unterschenkelgelenk bis zum Auge. Die Haut ist am ganzen Körper glatt (Boulenger 1899) und nur selten leicht granuliert (Verkade und Verkade 2010). *E. tricolor* besitzt Zähne (Silverstone 1976).

3. *Epipedobates tricolor*

Mit Körperrumpflängen von circa 19,0 bis 24,5 mm bei den Männchen und bis zu 26,5 mm bei den Weibchen ist *E. tricolor* etwas größer als *E. anthonyi* (Silverstone 1976; Caldwell und Summers 2003; Forsman und Hagman 2006; Lötters et al. 2007, 413). Neben dieser Differenzierung nennt Silverstone (1976) in seinem Unterscheidungsschlüssel außerdem noch die Farbe der Knochen. Demnach besitzt *E. tricolor* grüne Knochen, was ihn von den mit weißen Knochen ausgestatteten *E. anthonyi* unterscheiden soll (Silverstone 1976). Da Silverstone seine Untersuchungen an konservierten Exemplaren vornahm und die Farbe der Knochen von der Art der Konservierung abhängt (Coloma 2014, pers. Komm.), sollte man sich bei der Bestimmung der Arten nicht darauf verlassen, weil diese Merkmalsausprägungen nur schwer praktisch zu überprüfen sind und Silverstone die Tiere falsch identifizierte.

Bezüglich der Färbung weist *E. tricolor* am ganzen Körper eine dunkelbraune Grundfarbe auf. Die meist hellgelben, teilweise auch cremefarbenen oder grünlichen Markierungen bestehen in erster Linie aus einem mittigen Rückenstreifen sowie je zwei bauch- und rückseitig gerichteten Seitenstreifen. Der mediane Streifen auf der Körperoberseite ist oft breit und seitlich ausgefrant, teilweise auch nur in unregelmäßigen Flecken oder Punkten vorhanden und manchmal unterbrochen (Verkade und Verkade 2010). Er kann auch fast den ganzen Rücken bedecken. Dies stellt einen Unterscheid zu *E. anthonyi* dar: die Schwesterart weist schmale und klar definierte Streifenmuster auf (Verkade 2014, pers. Komm.). In der Leistenregion entspringend (Silverstone 1976) geht er auf der Oberseite der Schnauze breitflächig in die Seitenstreifen über. Die Lateralstreifen reichen von der Spitze der Schnauze bis zur Leistenregion und sind in manchen Fällen nur in Form von Strichen und Flecken vorhanden (Cisneros-Hercdia und Yanez-Muñoz 2010; Verkade und Verkade 2010). Die teilweise unterbrochenen Ventrolateralstreifen beginnen im Bereich der Nasenlöcher oder unterhalb der Augen und reichen über den Vorderbeinansatz bis zu den Hinterbeinen. Zwischen den Beinansätzen gehen diese Markierungen in die helle Bauchfärbung über. Zwischen den hellen Markierungen an den Seiten sind diese unregelmäßig geformten Flächen sehr dunkel braun oder schwarz gefärbt (Boulenger 1899). Die Extremitäten sind nur ansatzweise in der Farbe der Rückstreifen gepunktet oder gefleckt (Verkade und Verkade 2010). Der blass grüne, gelbe oder bläuliche Bauch ist durch ein scharf definiertes Muster grober sehr dunkel brauner bis schwarzer Flecken gezeichnet. Hier besteht ein klarer Unterschied zu *E. anthonyi*, der einen cremefarbenen Bauch mit schmalen seitlichen Streifen und undeutlich ausgeprägten kleinen dunklen Flecken besitzt (Verkade 2014, pers. Komm.). Bei *E. tricolor* ähnelt die Bauchfärbung einer dunklen Marmorierung, die sich auch auf die Hinterbeine erstrecken kann (Boulenger 1899, Silverstone 1976). Die Unterseite kann jedoch

auch ausschließlich hell und stellenweise transparent sein. Die sehr auffälligen Signalflecken der Körperunterseite befinden sich auf den Waden sowie auf den Oberschenkeln zur Kniekehle und Leiste hin gerichtet (Boulenger 1899). Manchmal liegen diese orangeroten oder roten Warnfärbungen auch in Form von Streifen in der Hüftbeuge vor. Teilweise ist auch ein kräftig roter Axilarfleck vorhanden (Lötters et al. 2007, 413 f.). Die intensiv gefärbten Markierungen unterscheiden *E. tricolor* von *E. anthonyi*, bei dem diese Zeichnungen wesentlich schwächer ausgeprägt sind (Noble 1921). Die auffälligen Inguinalflecken sind, anders als bei *E. anthnoyi*, auch bei normaler Sitzhaltung von hinten sowie bei seitlicher Ansicht erkennbar (Ostrowski und Mahn 2014).

Bei *E. tricolor* können eine große Vielfalt an Farbvarianten und Musterungen innerhalb einer Population vorkommen (Forsman und Hagman 2006). Ein beispielhaftes Exemplar ist in Abbildung 3 zu sehen. Es sind auch einige außergewöhnliche Farbvarianten bekannt. So weisen manche Morphe unter anderem beispielsweise blaue Punkte im Bauchbereich oder grünen Stellen am Rücken auf. Die rückseitigen Markierungen können auch bräunlich rot statt dem typischen Gelb sein (Verkade und Verkade 2010).

Aufgrund gezielter Züchtungen sind manche Farbvarianten, wie grell gelbe und pinke *E. tricolor*, in der Terrarisitk weiter verbreitet als ihre natürlichen Ahnen (Stuart et al. 2008, 24). Mit Körperlängen bis circa drei mm sind die dunkelbraunen Kaulquappen von *E. tricolor* etwas größer als die Larven von *E. anthonyi* (Verkade 2014, pers. Komm.).



Abbildung 3: Dorsale (links) und ventrale (rechts) Ansicht eines per Genanalyse eindeutig als *E. tricolor* identifizierten Tieres aus dem Zuchtbestand eines Züchters aus Schwerte (Fotos: T. Schikora).

3.3 Fundorte, Verbreitung und Vorkommen

Als endemische Art kommt *E. tricolor* ausschließlich auf den Westflanken der Anden in den Provinzen Bolívar und Cotopaxi (Verkade und Verkade 2010; Santos 2013, pers. Komm.) sowie möglicherweise auch im den Grenzgebieten zu den Provinzen Cañar, Guayas und Chimborazo im westlichen Zentralecuador vor. Eine Darstellung des Verbreitungsgebietes findet sich in Abbildung 4. Überliefert sind Funde in Höhen von 600 bis 1800 m über NN (Coloma 2004; Graham et al. 2004; Lötters et al. 2007, 413). Mit einem Vorkommen zwischen dem ersten und dem zweiten Breitengrad der südlichen Hemisphäre erstreckt sich das Verbreitungsgebiet zwischen dem Rio Pilalo und dem 125 Kilometer südlich gelegenen Rio Chimbo (Verkade und Verkade 2010).

Der angebliche Fundort von *E. tricolor* am Rio Minas 20 km westlich von Santa Isabel sowie bei Girón in der ecuadorianischen Provinz Azuay ist auf eine Verwechslung mit *E. anthonyi* zurückzuführen (Silverstone 1976). Graham et al. (2004) korrigierten das nun ausschließlich in Zentralecuador befindliche Verbreitungsgebiet auf limitierte Höhenlagen.

3. *Epipedobates tricolor*

Das Exemplar der Erstbeschreibung durch Boulenger (1899) stammt aus der Provinz Bolívar in Ecuador. Die Höhenangabe von 1769 Metern ist aufgrund von Fehlern bei der Übernahme von Maßeinheiten nicht korrekt. Nach einer Akteneinsicht des Holotypus am National History Museum in London wurde der Fundort in Nuevo Provenir, ehemals San Luis de Pambil identifiziert (Verkade 2013). Heute sind insgesamt sieben Fundorte bekannt (Coloma 2004).

Entgegen anders lautender Quellen (Coloma 2004; Coloma et al. 2010) beträgt die geografische Distanz zwischen den Verbreitungsgebieten von *E. anthonyi* und *E. tricolor* wohl deutlich unter 200 Kilometer. Dies liegt nahe, da etwa 100 km nördlich des Verbreitungsgebietes von *E. anthonyi* und circa 60 km südlich der Ausbreitung von *E. tricolor* eine Population potentieller Vertreter einer dieser Arten gefunden wurde (Lötters et al. 2007, 414-416).



Abbildung 4: Das Verbreitungsgebiet von *E. tricolor* (Coloma 2004).

3.4 Habitat

E. tricolor bewohnt sub- und prämontane Waldreste entlang von aus den Anden kommenden Bach- und Flussläufen (Verkade und Verkade 2010), sofern eine Baum- und Buschvegetation vorhanden ist. Ursprünglich kam die durch anthropogene Lebensraumveränderungen beeinflusste Art wohl in primären Vegetationszonen, die heute allerdings nicht mehr vorhanden sind, vor (Lötters et al. 2007, 413). Die hoch gelegenen Habitate von *E. tricolor* unterscheiden sich durch relativ kühle Temperaturen, hohe Niederschlagsmengen und eine

geringere Saisonalität deutlich von den Verbreitungsgebieten von *E. anthonyi* (Graham et al. 2004). Die Temperaturen liegen tags zwischen 20 und 25°C und können nachts auf 10 bis 15°C absinken (Ostrowski und Mahn 2014). In den montanen Andenwäldern halten sich die Tiere vor allem im Laubstreu (Coloma 2004), sowie am Waldboden und in Sumpfböden auf (Forsman und Hagman 2006). *E. tricolor* kann auch in gestörten und zerstückelten Biotopen, wie bewachsenen Straßenrandstreifen, sowie in völlig künstlichen Biotopen, wie Plantagen oder Viehweiden, überleben (Verkade und Verkade 2010).

3.5 Ökologie

Trotz einer generalistischen Ernährung weist *E. tricolor* als aposematische Art (Vences et al. 2003) eine beachtliche Toxizität auf. Die Aufnahme der Wirkstoffe erfolgt durch die Ernährung, wobei der Ursprung mancher Gifte noch unbekannt ist. Möglicherweise stammen diese Substanzen aus größeren Arthropoden (Santos, Coloma und Cannatella 2003). Ansonsten besteht die Nahrung vor allem aus Ameisen und kleinen Insekten (Forsman und Hagman 2006). Es wird angenommen, dass *E. tricolor* bis zu 15 Jahre alt werden kann (Ostrowski und Mahn 2014).

3.6 Verhalten

In ihrem Verhalten unterscheiden sich *E. anthonyi* und *E. tricolor* kaum voneinander (Verkade 2014, pers. Komm.). Entsprechungen beider Arten finden sich sowohl im Revier- und Partnerwerbungsverhalten, als auch in der Brutpflege (Zimmermann 1983; Lötters et al. 2007, 395 ff.). Aggressionen unter weiblichen Tieren sind bei *E. tricolor* allerdings nicht überliefert. In einer Etho-Taxonomie von Zimmermann und Zimmermann (1988) konnten bei der Betrachtung von 62 Verhaltensmerkmalen keine Unterschiede zwischen den beiden angesprochenen Arten gefunden werden.

E. tricolor besitzt einen verzögernd trillernder Werbungsruf (Lötters, Reichele und Jungfer 2003), der durch leicht summende Rufe ergänzt wird. Die Tiere sind teilweise sehr scheu und stellen bei Annäherungen auf wenige Meter die Lautäußerung ein (Verkade und Verkade 2010). Es wurde festgestellt, dass der Paarungserfolg der Männchen mit der Rufrate und der Zirpdauer zunahm und die Weibchen männliche Frösche mit aufwändigen Rufen bevorzugen. In diesem Kontext wurde eine Korrelation zwischen der Rufleistung der Männchen und deren Paarungserfolgen sowie der Qualität des Nachwuchses festgestellt (Forsman und Hagman 2006). In der Terrarienhaltung wurden Tiere beim Verzehr fremder Gelege und Larven beobachtet (Schmidt und Henkel 1995, 93). Bezüglich der Ablage der Larven wird stehendes

Wasser bevorzugt, wobei Kaulquappen auch in Abwasserrinnen und Drainagen gefunden wurden (Verkade und Verkade 2010).

3.7 Gefährdung

Eine hauptsächliche Bedrohung des Wildbestandes von *E. tricolor* geht vom fortschreitenden Habitatverlust aus (Verkade 2014, pers. Komm.). Die Gründe hierfür liegen in der Entwaldung und in den Folgen der Abholzung, einer intensivierten Landwirtschaft und Beweidung, der zunehmenden Verstädterung, der agrochemische Gewässerverschmutzung sowie der Überentnahme und aktiven Sammlung (Baker, Whittaker und Zhuang 2010). Aufgrund des kleinen Verbreitungsgebietes von einer Ausdehnung unter 5.000 km² sowie weniger als zehn bekannten Fundorten und dem ständigen Rückgang der Größe und Qualität des Habitats, sind auch die Anzahlen geschlechtsreifer Tiere rückläufig. Aus diesen Gründen wird *E. tricolor* von der IUCN als „stark gefährdet“ eingestuft und von CITES unter Anhang II geführt. Der Populationstrend ist abnehmend. Dies gilt vor allem im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes, wo Populationen verschwunden sind (Coloma 2004, Baker, Whittaker und Zhuang 2010). Auch Chytridiomykose kann nicht ausgeschlossen werden, wurde bei *E. tricolor* jedoch noch nicht nachgewiesen (Lötters et al. 2007, 165).

Trotz des rückläufigen Populationstrends wird die Art von Experten teilweise als nur leicht gefährdet angesehen (Coloma und Ron 2014). Dies liegt einerseits an der großen Anpassungsfähigkeit der Frösche und andererseits an den sehr abgelegenen Habitaten, wo es noch Rückzugsgebiete in sehr steilen, noch annähernd ungestörten Bereichen gibt (Verkade und Verkade 2010).

Eine generelle Gefährdung geht von gestörten Umweltbedingungen durch Klimaveränderungen aus (Menéndez-Guerrero und Graham 2013). Aufgrund der Tatsache, dass Frösche allgemein nur eine geringe Vagilität besitzen, reagieren sie auf Umweltveränderungen vor allem auf der räumlichen Ebene, was gerade bei dem begrenzten Verbreitungsgebiet von *E. tricolor* zu Problemen führen kann (Graham et al. 2004).

3.8 Schutzmaßnahmen

Infolge der Indexierung in Anhang II der CITES in 1984 wurden alle Dendrobatiden unter Schutz gestellt (Daly 1998). Außerdem unterliegen die Tiere der Washington Konvention von 1973 zur Kontrolle des internationalen Tierhandels (Lilge und van Meeuwen 1987, 26). Im Hinblick auf die Terrarienhaltung wird die Art in Anhang B der Artenschutzverordnung der

3. *Epipedobates tricolor*

EU geführt, außerdem bestehen Melde- und Nachweispflicht nach der Bundesartenschutzverordnung (Lötters et al. 2007, 165; Ostrowski und Mahn 2014).

Über ein Vorkommen von *E. tricolor* in Schutzgebieten ist nichts bekannt (Verkade 2014, pers. Komm.). Nach Coloma (2004) wäre ein Schutz der Habitate sehr effektiv für den Erhalt der Art.

Vertreter von *E. tricolor* werden in ex situ Nachzuchten in Farmen des Centro Jambatu in Quito vermehrt und für die Terraristik vermarktet. Somit ist langfristig möglicherweise eine Etablierung von genetisch variablen Beständen in der Terraristik möglich (Verkade 2014).

4. Die historische Entwicklung der phylogenetischen Einordnung

Die Baumsteigerfrösche *E. anthonyi* und *E. tricolor* gehören zur eher ursprünglichen Unterfamilie Colostethinae, innerhalb derer sie in der Gattung *Epipedobates* geführt werden (Vences et al. 2000; Grant et al. 2006; Lötters et al. 2007, 16).

Mit der Einführung von *Epipedobates* wurden die zuvor zu *Phyllobates* gezählten *E. anthonyi* und *E. tricolor* dieser neuen Gattung unterstellt. Bei der Typusart von *Epipedobates* handelte es sich um *Prosterapis tricolor* (Boulenger 1899), also um den Holotyp des heutigen *E. tricolor*. Der Gattungsname setzt sich aus den Wörtern *epipedos* (griech.: auf dem Boden) und *bates* (griech.: Läufer) zusammen und weist somit auf die vorwiegend bodennahe Lebensweise der vertretenen Arten hin (Myers 1987). Die Paraphylie unter den *Epipedobates* Arten macht eine konvergente Entwicklung der Fähigkeit zur Giftakkumulation in der Haut innerhalb der Dendrobatiden höchst wahrscheinlich (Vences et al. 2000). Aus DNA-Analysen ging *Epipedobates* als primitivere Schwestergruppe der höher entwickelten Gattungen *Dendrobates* und *Phyllobates* hervor (Clough und Summers 2000; Vences et al. 2000). Die basale Stellung innerhalb der Dendrobatiden wird auch durch das breite Nahrungsspektrum sowie die nicht spezialisierte und eher opportunistische Ernährungsweise von *E. spec.* untermauert (Bennett und Huey 1990; Toft 1995).

In 1976 wurden Vertreter von *E. anthonyi* aus der Nähe von Santa Isabel (Azuay, Ecuador) fälschlicherweise als *E. tricolor* bezeichnet und das Verbreitungsgebiet der zweitgenannten Art somit auf Südwest Ecuador ausgeweitet (Silverstone 1976). Infolge dessen sowie auch durch die Analyse von Merkmalen, die durch Noble (1921) und Silverstone (1976) beschrieben waren, wurden beide Arten mitunter zeitweise als identisch (Duellman und Wild 1993) oder räumlich nicht differenziert (Schulte 1999) angesehen. Nach dem heutigen Kenntnisstand wurden dabei wohl nur Vertreter von *E. anthonyi* untersucht.

Bei einer Analyse von 62 Verhaltensparametern wurden zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* nur sehr geringe Unterschiede festgestellt. Resultierend daraus wurde von einer engen Verwandtschaft und einem gemeinsamen Vorfahren ausgegangen (Zimmermann und Zimmermann 1988).

Bei der Untersuchung mitochondrialer DNA der Genregionen Cytochrom b sowie 16S und 12S rRNA stellten Clough und Summers (2000) fest, dass der ermittelte genetische Unterscheid zwischen *E. anthonyi* und vermeintlichen *E. tricolor* 44mal geringer war als die

4. Die historische Entwicklung der phylogenetischen Einordnung

Mittelwerte der Gendifferenzen zwischen diese beiden Arten und den übrigen untersuchten Dendrobatiden (Clough und Summers 2000). Aufgrund dieses Resultats sowie der Übernahme der Verbreitungsgebiete nach Silverstone (1976) liegt es nahe, dass tatsächlich kein Vertreter von *E. tricolor* in die Untersuchung mit einbezogen wurde (Summers 2014, pers. Komm).

Basierend auf einer Analyse der 12S und 16S rRNA wurden *E. anthonyi* und *E. tricolor* nach Vences et al. 2003 als Schwestertaxa in einer Klade mit *E. machalilla* und *E. boulengeri* geführt. Die Zuordnung dieser beiden Arten zur gleichen Unterart (Santos, Coloma und Cannatella 2003) wurde im Folgejahr revidiert.

Durch den erstmaligen Einbezug von Proben der westlichen Andenhänge aus Zentralecuador in die phylogenetische Untersuchung von Dendrobatiden wurde ersichtlich, dass es sich bei den *E. spec.*-Populationen im Zentrum und im Südwesten Ecuadors um verschiedene Arten handelt. Eine hypothetische Phylogenie hierzu mit Ortsbezügen findet sich in Abbildung 5. Aufgrund des Typenfundortes in Zentralecuador gilt die Bezeichnung *E. tricolor* nur für die Populationen in diesem Gebiet (Graham et al. 2004). Alle südlichen Populationen im Südwesten Ecuadors und im Norden Perus zeigten nur geringe genetische Differenzen, die keinen Anlass dazu gaben, hier von mehreren Arten auszugehen (Santos, Coloma und Cannatella 2003; Graham et al. 2004). Aufgrund der großen morphologischen Vielfalt handelt es sich hierbei um Varianten von *E. anthonyi*, nicht um Vertreter von *E. tricolor*. Durch eine Verarbeitung von Phylogenie und georeferenzierten Daten in Umweltnischenmodellen wurde *E. anthonyi* als Schwesterart von *E. tricolor* eingestuft sowie eine parapatrische Verbreitung beider Arten in einer Klade mit *C. machalilla* und *E. boulengeri* nachgewiesen. Die Modellierung der Umweltparameter der Fundort beider Spezies (BIOCLIM-Modell) ergab keine Überlappung der Verbreitungsgebiete von *E. anthonyi* und *E. tricolor*, womit eher von der parapatrischen als der allopatrischen Artbildung ausgegangen wird. Der Abstand zwischen den Verbreitungsgebieten beider Arten wurde auf mindestens 200 Kilometer geschätzt (Graham et al. 2004). Andere Autoren nennen beide Arten als allopatrisch voneinander differenziert (Ostrowski und Mahn 2014). Gegen die Allopatrie spricht auch die möglicherweise geringe geografische Distanz (Lötters et al. 2007, 415 f.).

4. Die historische Entwicklung der phylogenetischen Einordnung

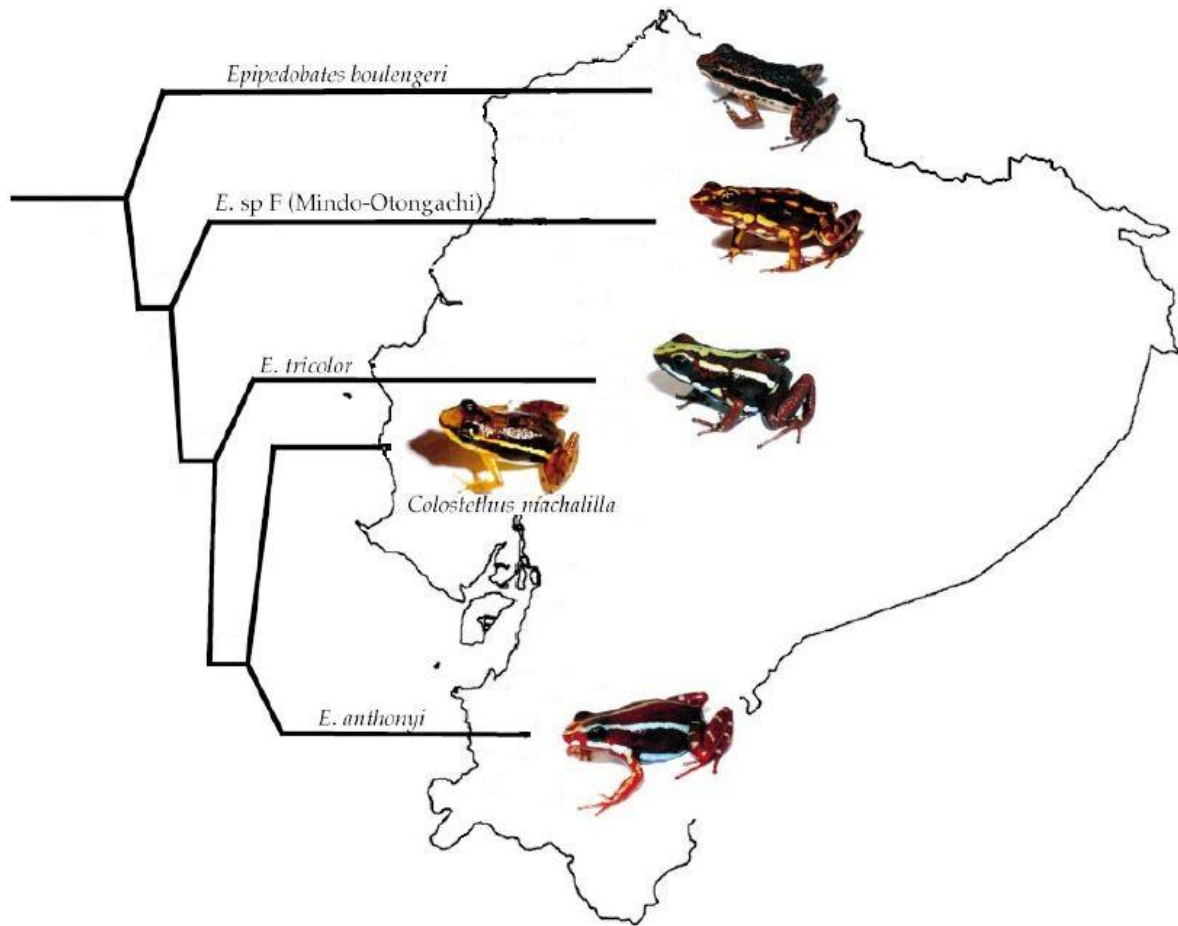


Abbildung 5: Hypothetische Phylogenie der Klade um *E. anthonyi* und *E. tricolor* nach Graham et al. 2004.

5. Die Nutzung durch den Menschen

5.1 Historische Nutzung

Aus der Vergiftung von Balsrohrpfeilen durch die Indianerstämme Emberá und Noanamá in Kolumbien stammt die umgangssprachliche Bezeichnung der Dendrobatiden (Daly et al. 1980; Myers 1987). Bei den hierfür verwendeten Arten handelt es sich ausschließlich um *Phyllobates terribilis*, *Phyllobates bicolor* und *Phyllobates aurotaenia* (Lötters et al. 2007,157). Die Bezeichnung der Familie als „Färberfrösche“ hat ihren Ursprung nach Böhme 1995 (Schmidt und Henkel 1995, 6) ebenfalls in der Verwendung der Tiere im Kulturkreis neotropischer Indianerstämme. Die Ureinwohner Französisch Guyanas und Venezuelas bestrichen bei dieser als Tapirage bezeichneten Praktik teilweise entfederte Vögel mit den Hautsekreten von Dendrobatiden, woraufhin die Federn an den behandelten Stellen Farbnuancen der verwendeten Anuren annahmen (Reina und Kensinger 1991, 112).

Über derartige Nutzungen der beiden betrachteten *Epipedobates* Arten ist nichts bekannt. Von der stark analgetischen Wirkung der Hautalkaloide von *E. spec.* wussten die Ureinwohner Ecuadors nichts. Sie nutzten diese Eigenschaften nicht (Daly et al. 2000).

5.2 Internationaler Tierhandel

Die CITES-Datenbank zum Handel bedrohter Tierarten liefert zu den Taxa „*Epipedobates anthonyi*“ und „*Epipedobates tricolor*“ im Zeitraum von 1975 bis 2013 Daten zu insgesamt 13193 gehandelten Exemplaren in 269 verschiedenen Transaktionsvorgängen. 98.3 % der geführten Tiere werden als *E. tricolor* und nur 1,7 % als *E. anthonyi* bezeichnet (Abbildung 6). Das ist auf die unklare Artzugehörigkeit der Vertreter dieser Arten im Handel zurückzuführen (Coloma 2004) und unterstreicht das Anliegen dieser Arbeit. Im Hinblick auf den Export ist Ecuador als Ursprungsland der Arten mit 62.9 % aller Exporte führend. Dahinter rangieren die Niederlande (11.4 %), Deutschland (7.0 %) Kanada (6.7 %) und die USA (4.2 %) (Abbildung 7). Mit 55.9 % aller Bezüge sind die USA der größte Importeur von *E. spec.* Es folgen Japan (13.3 %), Belgien (7.9 %), Deutschland (6.1 %) und die Schweiz mit 4.2 % der importierten Tiere (Abbildung 8). 88.5 % aller gehandelten *E. spec.* stammen laut CITES aus der Haltung. Der Anteil von Wildfängen ist mit nur 3.0 % übermittelt (Abbildung 9), wobei davon auszugehen ist, dass die Dunkelziffer aufgrund illegaler Entnahmen hier deutlich höher liegt (Verkade und Verkade 2011). Auch aktuell kommt es zu widerrechtlichen

Fängen von bis zu mehreren hundert Tieren, was nicht in der CITES-Datenbank erfasst wird. Hiervon sind vor allem außergewöhnliche Farbmorphe der beiden betrachteten Arten betroffen (Verkade 2014, pers. Komm.). Deren Seltenheit ist ein verkaufsfördernder Faktor (Lilge und van Meeuwen 1987, 33). Mit 94.3 % ist der größte Anteil der Tiere im Handel für kommerzielle Zwecke bestimmt, was sowohl den Handel an sich, als auch Forschungszwecke umfasst. Auf Zoos, Ausstellungen und die wissenschaftliche Verwendung entfallen zusammen nur 1.8 % der gehandelten *E. anthonyi*/ *E. tricolor* (Abbildung 10) (CITES 2014).

Es besteht weltweit ein großer Dendrobatidenmarkt, was auch durch den finanziellen Anreiz aus dem Verkauf von Terrarientieren, gerade in Entwicklungsländern, bedingt ist (Lilge und van Meeuwen 1987, 33). Eine Gefährdung natürlicher Populationen der thematisierten Arten ist aber selbst durch regelmäßige Entnahmen von Tieren aus ungestörten Lebensräumen nicht bekannt oder plausibel (Lötters et al. 2007,164, Verkade 2014, pers. Komm.). Dennoch geht von der Entnahme wilder Tiere aus der Natur zu kommerziellen Zwecken grundsätzlich ein gewisses Risiko für die betroffenen Bestände aus (Schlaepfer, Hoover und Dodd 2005).

Die Einfuhr von Tieren für die Terraristik vor allem nach Deutschland und in die Niederlande begann in den 1960er Jahren. Zu Beginn waren die Ausfallraten im Transport groß. Teilweise wurden regelmäßig große Anzahlen aus der Natur entnommen. In den folgenden Dekaden gingen die Exporte auch in andere europäische Länder sowie nach Japan und in die USA (Abbildung 11), wo die Tiere vor allem Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen waren (Lötters et al. 2007,163 f.).

Von 2004 bis 2008 wurden weltweit über 63.000 Dendrobatiden aus 32 Arten gehandelt. Im Vergleich zu den vorherigen Jahrzehnten hatte sich der Handel bis zu diesem Zeitraum bereits vervielfacht. In diesem Zeitraum stieg der Anteil von Tieren aus Nachzuchten um über 70 % (Nijman und Shepherd 2010).

5.3 Forschung und Wissenschaft

Von 1970 bis zur Jahrtausendwende wurden mehr als 400 verschieden Alkaloide aus über 20 Strukturklassen aus der Haut diverser Amphibien extrahiert und bestimmt (Daly 1998). Durch Zufall stießen Daly und Myers in 1974 bei der Suche nach pumilotoxinhaltigen Fröschen in der Nähe von Santa Isabel im Südwesten Ecuadors auf *E. spec.*, die neben den gesuchten Pumilotoxinen auch einen Stoff aufwiesen, der bei Mäusen das Straub'sche Schwanzphänomen auslöste (Daly et al. 1978). Von dieser unbekannt Substanz musste eine größere Menge besorgt werden, um sie näher analysieren zu können. So holten Daly und

Myers in 1976 insgesamt 750 Froschhäute (Daly et al. 1980), die bei einem Gehalt von etwa 1 µg pro Tier zusammen weniger als 1 mg des relevanten Alkaloids lieferten (Daly, Myers und Whittaker 1987). Der Wirkstoff wurde bei zwei Froschpopulationen, deren Angehörige Unterschiede in ihrer Größe und ihrem Aussehen aufwiesen, in Ecuador gefunden. Die in 1974 gesammelten Tiere stammten aus einem Kakaohain in der Nähe der Küste, während die Tiere der Entnahme von 1976 aus einem Wassergraben neben einer Straße im ecuadorianischen Hochland stammten. Trotz diesen äußerlichen und verbreitungsmäßigen Unterschieden wurde von einer einzigen Froschart, die fälschlicherweise als *E. tricolor* bezeichnet wurde, ausgegangen. Bei der zweiten Expedition war die epibatidinhaltige Population aus der Region nahe der Küste verschwunden. Eine in der Nähe dieses Fundortes vorhandene Population in einer Bananenplantage enthielt das gesuchte Alkaloid nicht. In 1980 konnte die chemische Struktur analytisch noch nicht genau entschlüsselt werden. Eine weitere Expedition zur Gewinnung der gesuchten Substanz wurde in 1982 unternommen. Sie scheiterte aufgrund eines veränderten Straßensystems am einstigen Fundort im ecuadorianischen Hochland. Die in der Nähe gefundenen Frösche enthielten zwar Epibatidin, jedoch in zu geringen Mengen, um es isolieren zu können. Nach den neuen Schutzbestimmungen von 1984 war die Entnahme von mehreren hundert Tieren, die zur Gewinnung verwertbarer Mengen nötig gewesen wären, nicht mehr möglich. Mit der bis dato vorhandenen Menge musste also sehr vorsichtig verfahren werden (Daly 1998).

In 1992 konnte die Summenformel $C_{11}H_{13}N_2Cl$ mittels einer kombinierten Analyse aus UV-Spektroskopie, chromatographischen Reinigungsvorgängen, einer Fourier-Transformations-Infrarotspektrometrie, sowie einer hochauflösenden Massen- und einer Protonenkernresonanzspektrometrie schließlich aufgeklärt werden (Spande et al. 1992). Epibatidin stellt ein basisches, lipophiles, relativ polares Alkaloid mit einer etwa 200fach stärker analgetischen Wirkung wie Morphin dar (Daly 1995; Daly 1998). Der in der Natur bis dato einzigartige Stoff wird in der medizinischen Forschung als nebenwirkungsneutralere Alternative zu Opiaten gehandelt. Es ist davon auszugehen, dass vor allem zu Forschungszwecken von 1994 bis 1998 jährlich zwischen 1.000 und 3.000 Tiere aus Ecuador exportiert wurden (Abbildung 12). Exakt in diesen Jahren wurden im Verlauf der letzten 30 Jahre mit bis zu 2.000 Tieren pro Jahr die meisten Vertreter von *E. spec.* in die USA importiert (Abbildung 11) (CITES 2014). Epibatidin ist aktuell das einzige pharmazeutisch relevante Alkaloid aus Dendrobatiden (Lötters et al. 2007,163).

Daly, Myers und Whittaker 1987 verwendeten die Artnamen *E. anthonyi* und *E. tricolor* synonym, doch da die analysierten Tiere aus Pasaje in El Oro, Ecuador stammten, ist nach heutigen Erkenntnissen davon auszugehen, dass es sich um *E. anthonyi* handelte (Graham et al. 2004). Die Frösche wiesen differierende Vorkommen an Alkaloiden auf, was nicht näher untersucht wurde (Daly, Myers und Whittaker 1987). Das Alkaloid-Profil von *E. tricolor* ist noch nicht beurteilt (Darst et al. 2005). Die Frösche in Gefangenschaft sind generell nicht epibatidinhalzig (Daly et al. 2000).

5.4 Öffentlichkeit

Als typische Dendrobatiden in der Terraristik (Schulte 1999; Ostrowski und Mahn 2014) sind Vertreter von *E. anthonyi* und *E. tricolor* oftmals Bestandteil öffentlicher Ausstellungen und werden in zahlreichen Zoos gehalten (ISIS 2014). Dies ist auf ihre äußere Erscheinung und ihr komplexes Verhalten zurückzuführen (Schmidt und Henkel 1995, 7). Die Haltung dieser Tiere ist dem Gewinn wissenschaftlichen Wissens zuträglich, da Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen möglich sind (Proy 1996). Bei den betrachteten Arten spielen vor allem Verhaltensuntersuchungen, wie beispielsweise von Zimmermann und Zimmermann (1988) oder Hermans, Pinxten und Eens (2002), eine große Rolle (Lötters et al. 2007, 164). Außerdem ist durch ethologische und ökologische Studien der Tiere eine Verbesserung der Kenntnisse über diese möglich, was deren Schutz zuträglich ist (Lilge und van Meeuwen 1987, 28).

Als Vertreter der prominenten Familie der Pfeilgiftfrösche eignet sich die Ausstellung der untersuchten Arten auch zur Generierung von Umweltbewusstsein bei Besuchern und somit letztlich auch der Finanzierung von Forschungs- und Schutzprojekten. Wie beispielsweise in der dieser Ausarbeitung zugrunde liegenden Laborarbeit, diente der Bestand von *E. spec.* aus Zoos und von Züchtern zur Ausbildung von Wissenschaftlern sowie als Beitrag zur Forschung im Bereich des Naturschutzes. Dies entspricht den Naturschutzstrategien der WAZA (2009).

5.5 Die Artbestimmung der Tiere in der europäischen Terrarienhaltung

Den praktischen Teil dieser Untersuchung bildete die genetische Analyse von insgesamt 94 Hautabstrichproben von als *E. anthonyi* oder *E. tricolor* bezeichneten Dendrobatiden aus 22 Zoos oder von privaten Züchtern aus Europa. Nur zwei der untersuchten Tiere wurden als *E. tricolor* identifiziert. Nach dem Ausschluss von kontaminierten oder minderqualitativen

Proben konnten insgesamt 42 Tiere als *E. anthonyi* nachgewiesen werden. Somit handelt es sich nur bei 4,5 % (zwei Proben) um *E. tricolor*, was der eingangs erwähnten Hypothese zur Artzugehörigkeit dieser Baumsteigerfrösche in der europäischen Terraristik entspricht. Eine detaillierte Beschreibung der analytischen Arbeit zur Artidentifikation der betrachteten Dendrobatiden ist bei Bodenseh (2015) zu finden.

5.6 Die Herkunft und Zuordnung der Referenzsequenzen aus GenBank

Infolge der in der Vergangenheit unklaren Differenzierung zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* bedurften auch die Codes der Referenzsequenzen einer Überprüfung. Diese Codes entsprechen Referenzsequenzen, die beim Abgleich der im praktischen Teil dieser Studie generierten Sequenzen mit den Ressourcen der Gendatenbank „GenBank“ als übereinstimmend identifiziert wurden. Beispielsweise wurden beide Arten bei den Sequenzcodes AY263212 bis AY263269 aufgrund des Bezuges auf Silverstone (1976) als identisch angenommen (Vences et al. 2003).

Bei anderen Referenzen aus GenBank, darunter AF124127, DQ502151 und FJ882778, wurde von aus Nachzuchten in Haltung oder dem Tierhandel stammenden *E. spec.* gesprochen (Vences et al. 2000). Aufgrund der eingangs erwähnten Problematik ist die Artzugehörigkeit von derartig beschriebenen Tieren generell zu hinterfragen und somit auch die Anwendbarkeit der Sequenzcodes. Eine Differenzierung zwischen *E. anthonyi* und *E. tricolor* liefern sie nicht.

In den Tabellen 1 und 2 sind gesicherte Sequenzcodes der beiden betrachteten Arten aufgeführt. Diese Referenzen wurden zur Artbestimmung herangezogen (siehe 5.5.). Kriterien bei der Erstellung der Referenzen waren morphologische, akustische, biogeografische sowie genetische Parameter der einzelnen Tiere (Santos 2013, pers. Komm).

Tabelle 1: Gesicherte Referenzsequenzcodes von *E. anthonyi*.

Code	Fundort	Herkunftsort des Tieres		Erstautor
		WGS 84 Koordinaten	Höhe über NN in m	<i>E. spec.</i>
AY364576	El Progreso-Pasaje, El Oro, Ecuador	-4,2599994° -79,4900006°		<i>E. anthonyi</i> Santos, J.C.
AY364577	Macará-Catacocha, Loja, Ecuador	-4,2599994° -79,4900006°	1135	<i>E. anthonyi</i> Santos, J.C.

5. Die Nutzung durch den Menschen

DQ502215	Pasaje, El Oro, Ecuador			<i>E. anthonyi</i>	Grant, T.
EU342573	Canchaque, Piura, Peru	-5,22231594° -79,36108°	1120	<i>E. anthonyi</i>	Santos, J.C.
EU342574	Pasaje-Giron, Azuay, Ecuador	-3,17599994° -79,20599994°	1512	<i>E. anthonyi</i>	Santos, J.C.
HQ290995	Macará-Catacocha, Loja, Ecuador	-4,2599994° -79,4900006°	1135	<i>E. anthonyi</i>	Santos, J.C.

Tabelle 2: Gesicherte Referenzsequenzcodes von *E. tricolor*.

Code	Fundort	Herkunftsort des Tieres		<i>E. spec.</i>	Erstautor
		WGS 84 Koordinaten	Höhe über NN in m		
AY395961	Moraspungo, Bolívar, Ecuador			<i>E. tricolor</i>	Santos, J.C.
EU342577	Corazón- Moraspungo, Cotopaxi, Ecuador	-1,10479994° -79,712°	1250	<i>E. tricolor</i>	Santos, J.C.
EU342578	Echeandía, Bolívar, Ecuador	-1,25588° -79,15576°	879	<i>E. tricolor</i>	Santos, J.C.
HQ291001	Corazon- Moraspungo, Cotopaxi, Ecuador	-1,10479994° -79,712°	1250	<i>E. tricolor</i>	Santos, J.C.

5.7 Die Konsequenzen der geklärten Artzugehörigkeiten von *Epipedobates spec.*

Durch die Untersuchung von 12S und 16S rRNA konnten die Artzugehörigkeiten der untersuchten Vertreter von *E. anthonyi* und *E. tricolor* geklärt werden. Die Halter werden über diese Ergebnisse informiert. Eine Richtigstellung der Bezeichnung ausgestellter Exemplare in den Zoos kann durch eine korrigierte Beschilderungen und detailliertere Beschreibungen der Tiere realisiert werden. Auf diese Weise werden den Zoobesuchern die Ergebnisse zugänglich gemacht.

Eine eindrucksvolle Veranschaulichung der äußerlichen Ähnlichkeiten verschiedener Arten könnte durch die Ausstellung von *E. anthonyi* und *E. tricolor* in zwei getrennten, jedoch nebeneinander platzierten Schaubecken geschaffen werden. Eine beispielhafte Beschilderung stellt Abbildung 13 dar. Neben den zahlreich vorhandenen geteilten phänotypischen Merkmalen würden dem geduldigen Betrachter auch die dennoch vorhandenen morphologischen Unterschiede zwischen den Arten ersichtlich. Anhand dieses anschaulichen Beispiels könnte auch allgemein auf die Auswirkungen von Fehlbestimmungen und die entscheidende Rolle der Genetik in der Naturschutzbiologie eingegangen werden. Damit kann das Angebot von Informationen erweitert und somit eine der Naturschutzstrategien des Weltverbandes von Zoos und Aquarien umgesetzt werden (WAZA 2005).

Von grundlegender Bedeutung ist auch die Korrektur der Artbezeichnungen in den Haltungsbüchern der Zoos und Züchter. Durch die angedachte Kommunikation der Ergebnisse in der Fachpresse sowie in Absprache mit Fachverbänden, wie beispielsweise der DGHT, könnten weitere Halter der betrachteten Arten aufgefordert werden ihre Tiere genetisch bestimmen zu lassen. Bis zu einer derartigen eindeutigen Klärung sollte der Artstatus bei allen übrigen Vertretern potentieller *E. anthonyi* und *E. tricolor* in deren Dokumenten als fraglich angegeben werden.

Es können nun einheitliche Zuchtgruppen beider Arten gebildet werden, um die negativen Konsequenzen von Hybridisierungen (Beebee 1996, S. 54) aufgrund vermeintlicher Artgleichheiten zu vermeiden. Hierbei sollte vor allem auf die Entwicklung von Populationen der selten vorkommenden *E. tricolor* besonderer Wert gelegt werden. Durch koordinierte Erhaltungszuchtprogramme, welche durch Dachverbände wie die DGHT oder die WAZA kommuniziert und organisiert werden könnten, wäre die Etablierung von Beständen möglich. Dies entspricht der Schlüsselrolle der Zoos im Hinblick auf den Schutz der Arten und der Biodiversität (Leader-Williams et al. 2007). Zu diesen Aufgaben zählt laut Miller et al. 2004 auch der Beitrag der Zoos zu Bildung und Forschung, was durch Kooperationen mit wissenschaftlichen Institutionen, wie Universitäten, umgesetzt werden könnte.

Neue Zuchtpopulationen könnten auch durch ex-situ-Nachzuchten aus den Farmen des Centro Jambatu in Quito ergänzt werden. Die beiden thematisierten Arten werden in dieser nachhaltigen Kultivierung unter artgerechten und kontrollierten Bedingungen in ihrem Ursprungsland vermehrt und wie andere bedrohte Froscharten für die weltweite Terraristik vermarktet. Auf diese Weise kann die genetische Stabilität von Zuchtgruppen erhöht sowie die Individuenzahl aufgestockt werden. Diese Nachzucht und somit eine Bereitstellung auch

5. Die Nutzung durch den Menschen

von außergewöhnlichen Formmorphen beugt auch der illegalen Entnahmen von Wildtieren aus der Natur vor. Die finanziellen Erträge aus dem Verkauf dieser vor Ort gezüchteten Frösche werden für den Schutz der Dendrobatiden in ihrem Ursprungsgebiet genutzt. Dies umfasst den Lebensraumschutz, die wissenschaftliche Erforschung der Tiere und die Umweltbildung durch Schulungsprojekte und Stipendienvergaben an lokale Jugendliche (Verkade 2014).

Anhang

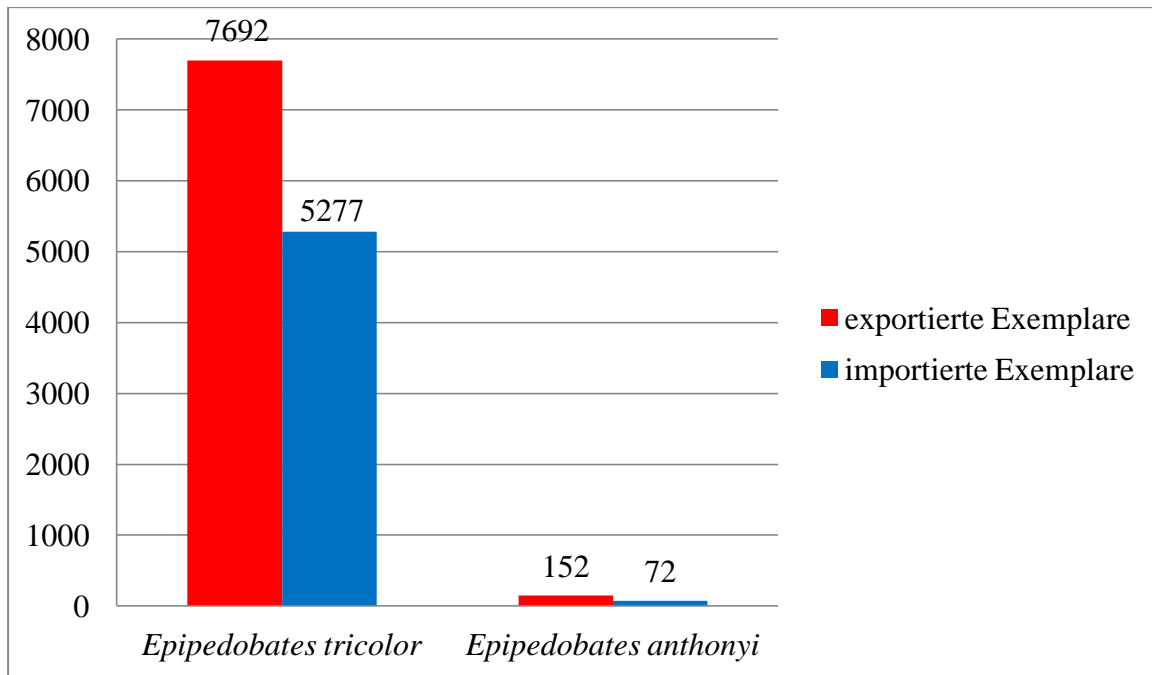


Abbildung 6: Vergleich der Anzahlen gehandelter *E. spec.* von 1973 bis 2013 (CITES 2014), wobei hier die eingangs erwähnte Problematik der fälschlichen Artzuordnung offensichtlich wird. Daher sind diese Anzahlen als falsch anzunehmen, was durch die Ergebnisse unserer Untersuchung bestätigt wird.

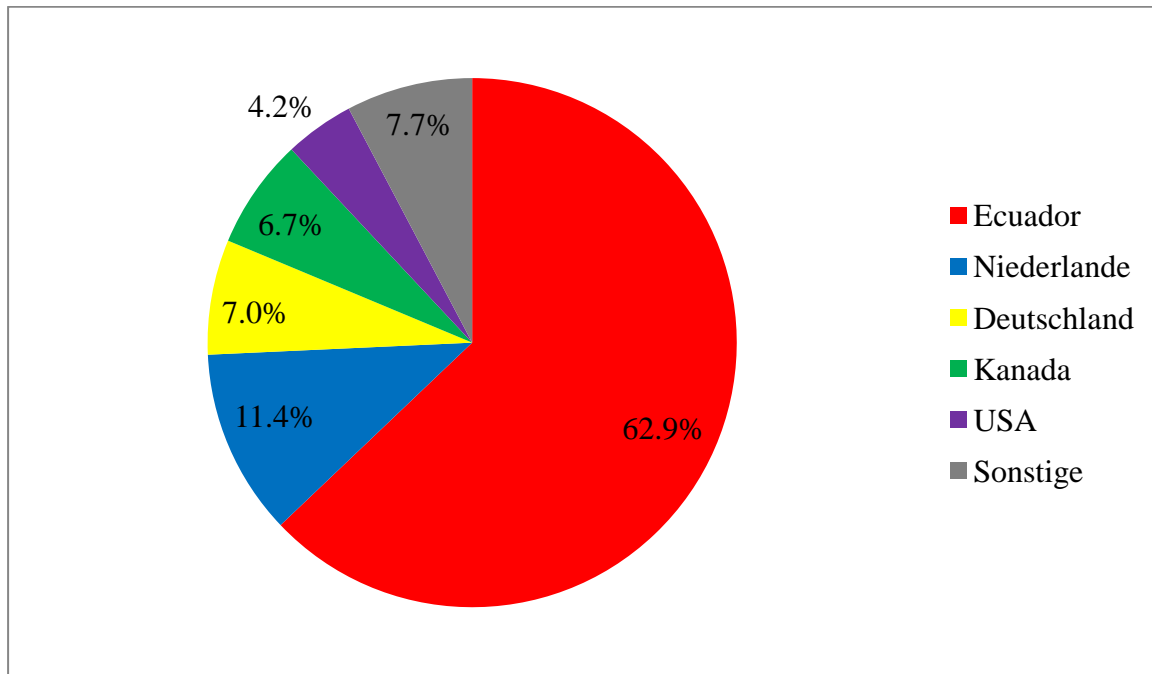


Abbildung 7: Exportländer von *E. spec.* (unter „Sonstige“ sind Ungarn, Tschechien, die Schweiz, Dänemark, Belgien, Großbritannien und Nordirland sowie Schweden geführt) (CITES 2014).

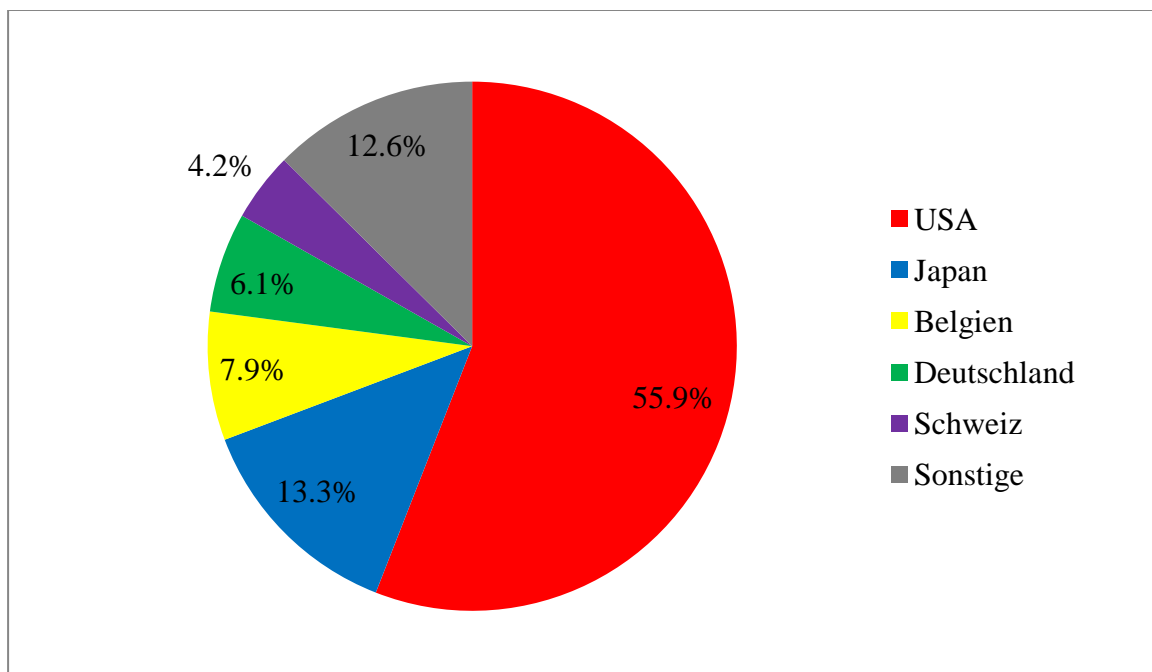


Abbildung 8: Importländer von *E. spec.* (unter „Sonstige“ sind Frankreich, Italien, Thailand, Kanada, Mexiko, Spanien, Dänemark, Großbritannien und Nordirland, Österreich, die

Vereinten Arabischen Emirate, Israel, die Niederlande, Malaysia, Schweden, die Türkei, Südkorea, Norwegen und Togo geführt) (CITES 2014).

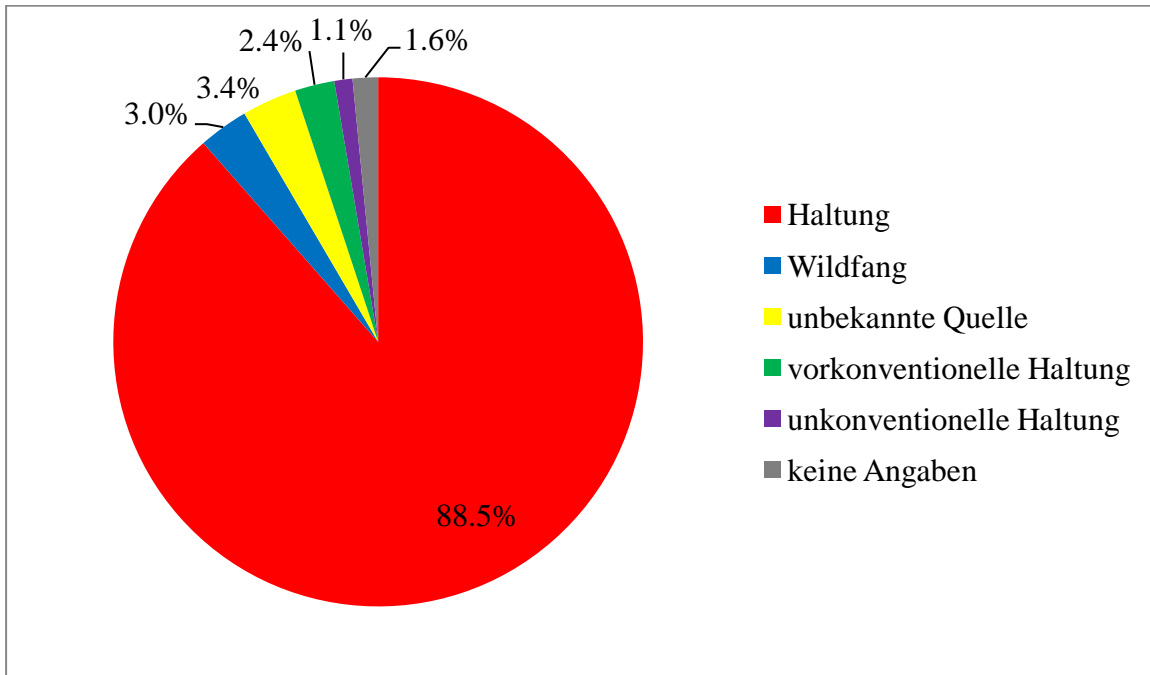


Abbildung 9: Herkunft gehandelter *E. spec.* (CITES 2014).

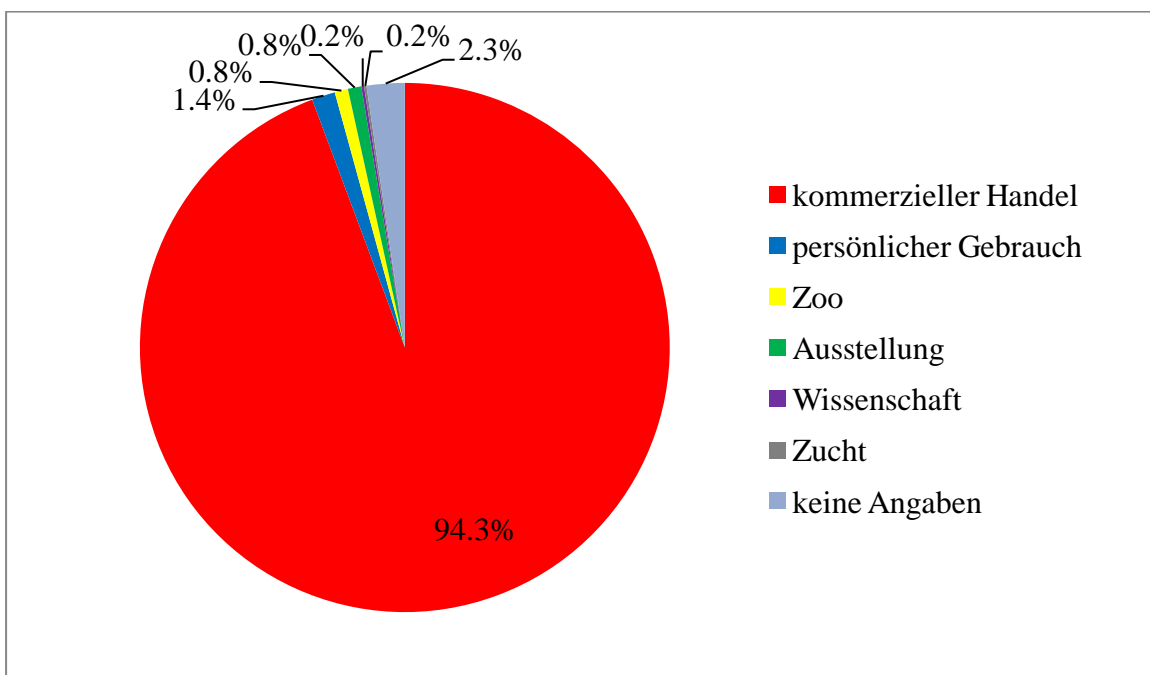


Abbildung 10: Zweck gehandelter *E. spec.* (CITES 2014).

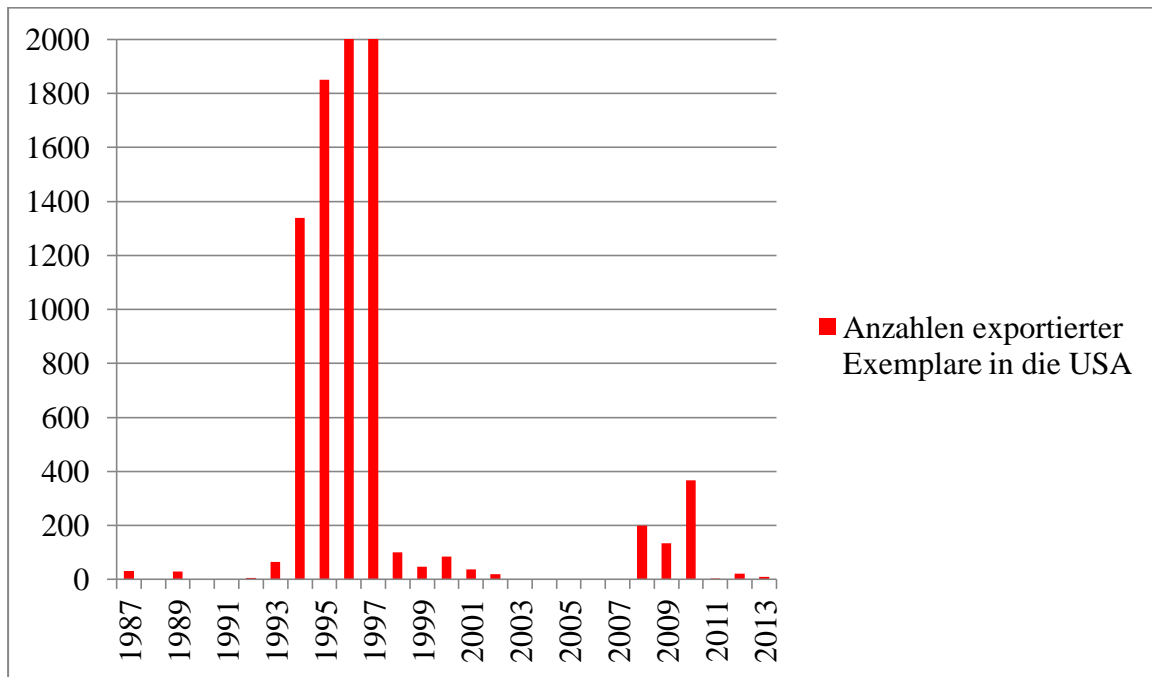


Abbildung 11: In die USA importierte *E. spec.* pro Jahr (CITES 2014).

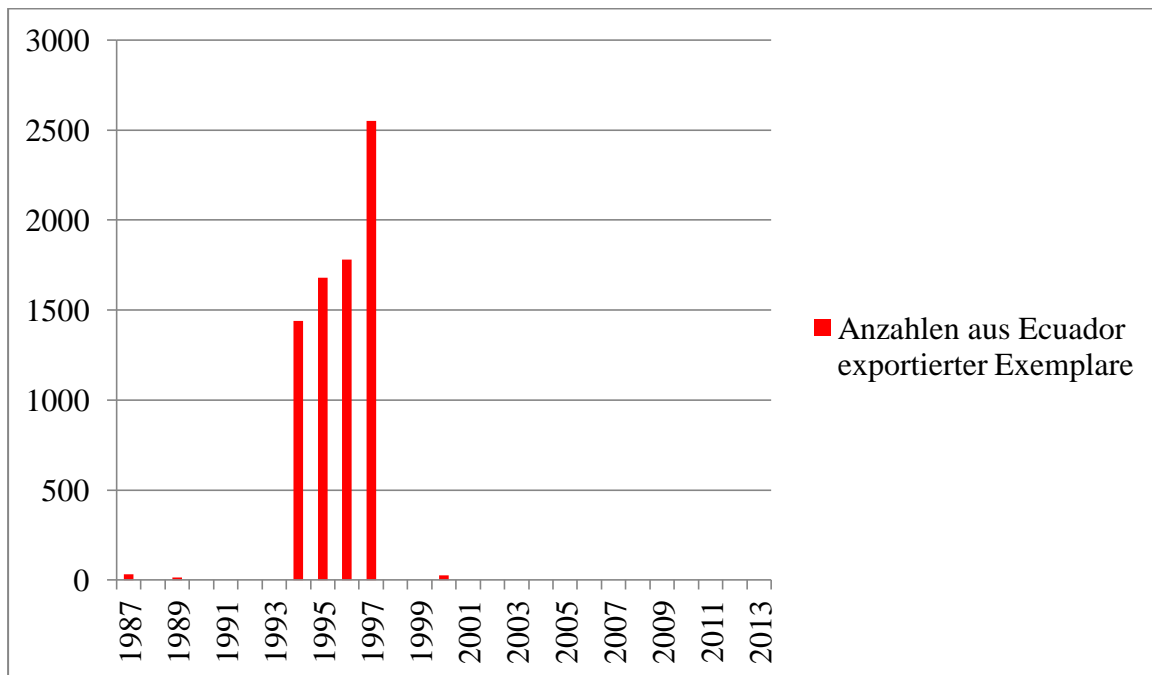


Abbildung 12: Aus Ecuador exportierte *E. spec.* pro Jahr (CITES 2014).

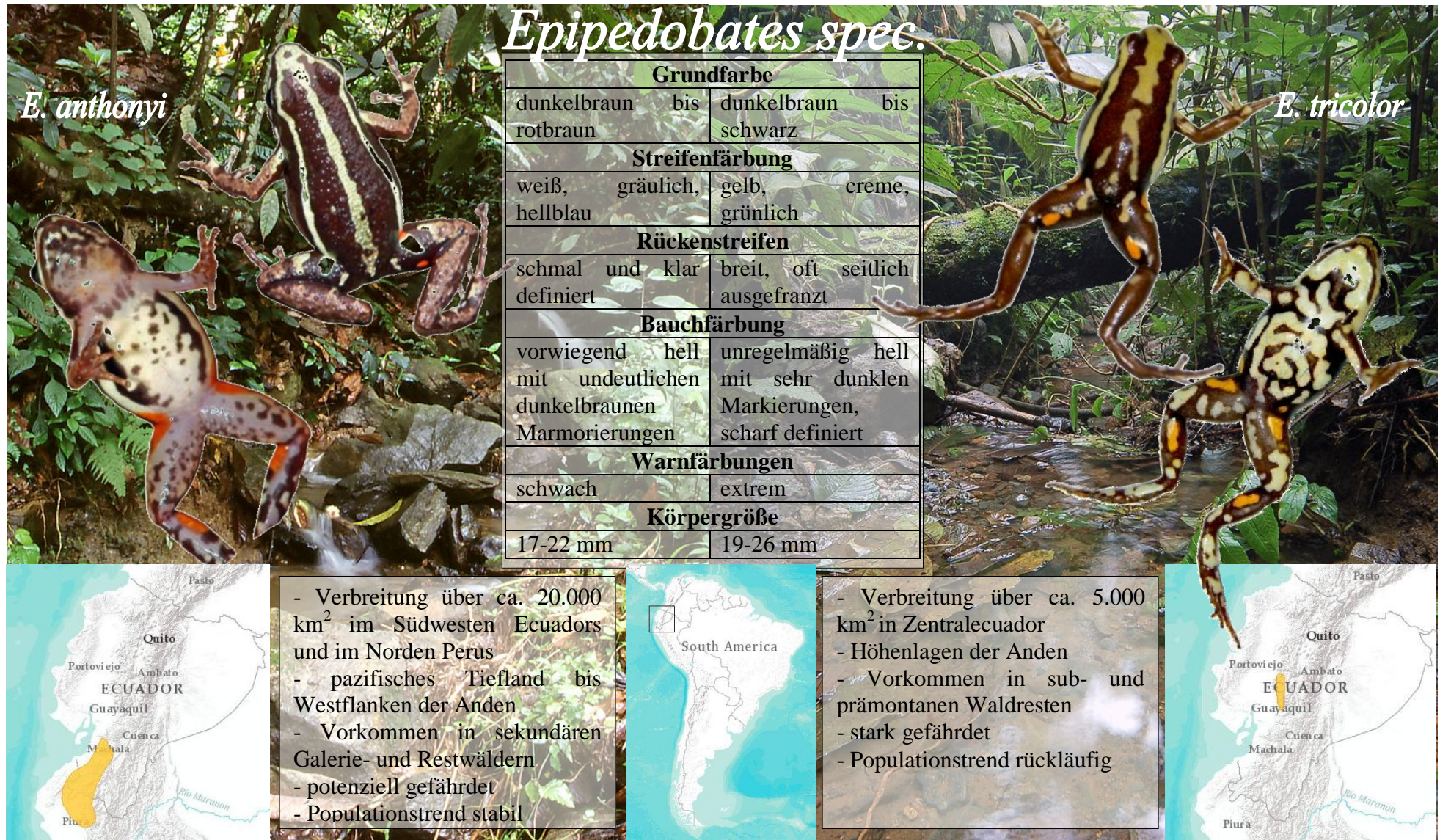


Abbildung 13: Vergleichende Übersicht charakteristischer Merkmale von *E. anthonyi* und *E. tricolor* (Fotos: T. Schikora, J. Verkade, IUCN).

Literatur

Baker, A., K. Whittaker, und M. Zhuang. *Epipedobates tricolor*, *AmphibiaWeb*. 2010. <http://amphibiaweb.org/species/1674> (Zugriff am 25. 10 2014).

Barrio-Amorós, C.L., O. Fuentes, und G. Rivas. „Two new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the Venezuelan Guayana.“ *Salamandra*; 40(3/4), 2004: 183-200.

Beebee, T. *Ecology and Conservation of Amphibians*. London: Chapman & Hall, 1996.

Bennett, A.F., und R.B. Huey. „Studying the evolution of physiological performance.“ In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, von D.J. Futuyma und J. Antonovis, 251-283. Oxford, UK: Oxford University Press, 1990.

Bodenseh, P. *Genetische Überprüfung der Artzugehörigkeit von Zoo- und privaten Zuchttieren der Pfeilgiftfroscharten *Epipedobates anthonyi* und *tricolor**. Bachelorarbeit, Landau: Universität Koblenz-Landau, 2015.

Boulenger, G.A. „Descriptions of new reptiles and batrachians collected by Mr. P.O. Simons in the Andes of Ecuador.“ *Annals and Magazine of Natural History*, 1899: 454-457.

Caldwell, J.P., und K. Summers. „Poison frogs (Dendrobatidae).“ In *Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 6, Amphibians*, von M. Hutchins, W.E. Duellman und N. Schlager, 197-210. Farmington Hills, Michigan: Gale Group, 2003.

Cisneros-Hercdia, D.F., und M.H. Yanez-Muñoz. „A new poison frog of the genus *Epipedobates* (Dendrobatoidea: Dendrobatidae) from the north-western Andes of Ecuador.“ *Avances*, 3, 2010: 83-86.

CITES. www.cites.org. 2014. <http://www.cites.org/> (Zugriff am 22. 10 2014).

Clough, M.E., und K. Summers. „Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences.“ *Biological Journal of the Linnean Society*; 70(3), 2000: 515-540.

Coloma, L.A. *Epipedobates tricolor*, *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2004. <http://www.iucnredlist.org/details/full/55239/0> (Zugriff am 25. 10 2014).

—. „Ecuadorian Frogs of the Genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae).“ *Miscellaneous Publication No. 87*, 1995: 1-72.

Coloma, L.A., S. Ron, S. Lötters, und P. Venegas. *Epipedobates anthonyi*, *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2010. <http://www.iucnredlist.org/details/full/55213/0> (Zugriff am 29. 10 2014).

Coloma, L.A., und S.R. Ron. *Fauna Web Ecuador*. 2014. <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/Vertebrata.aspx> (Zugriff am 06. 11 2014).

Cott, H.B. *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen & Co LTD, 1940.

Daly, J.W. „Thirty Years of Discovering Arthropod Alkaloids in Amphibian Skin.“ *Journal of Natural Products*, 61, 1998: 162-172.

—. „The chemistry of poisons in amphibian skin.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(1), 1995: 9-13.

Daly, J.W., C.W. Myers, J.E. Warnick, und E.X. Albuquerque. „Levels of batrachotoxin and lack of sensitivity to its action in poison-dart frogs (Phyllobates).“ *Science*; 208(4450), 1980: 1383-1385.

Daly, J.W., C.W. Myers, und N. Whittaker. „Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia.“ *Toxicon*; 25(10), 1987: 123-195.

Daly, J.W., G.B. Brown, M. Mensah-Dwumah, und C.W. Myers. „Classification of skin alkaloids from neotropical poison-dart frogs (Dendrobatidae).“ *Toxicon*; 16(2), 1978: 163-188.

Daly, J.W., H.M. Garraffo, T.F. Spande, M.W. Decker, J.P. Sullivan, und M. William. „Alkaloids from frog skin: the discovery of epibatidine and the potential for developing novel non-opioid analgesics.“ *Natural Product Reports*, 17, 2000: 131-135.

Daly, J.W., S.I. Secunda, H.M. Garraffo, T.F. Spande, A. Wisnieski, und J.F. Cover. „An uptake system for dietary alkaloids in poison frogs (Dendrobatidae).“ *Toxicon*; 32(6), 1994: 657-663.

Daly, J.W., T. Tokuyama, T. Fujiwara, R.J. Highet, und I.L. Karle. „A new class of indolizidine alkaloids from the poison frog, *Dendrobates tricolor*. X-ray analysis of 8-hydroxy-8-methyl-6-(2'-methylhexylidene)-1-azabicyclo[4.3.0] nonane.“ *Journal of the American Chemical Society*, 102, 1980: 830-836.

Darst, C.R., P.A. Menéndez-Guerrero, L.A. Coloma, und D.C. Cannatella. „Evolution of Dietary Specialization and Chemical Defense in Poison Frogs (Dendrobatidae): A Comparative Analysis.“ *The American Naturalist*, 165(1), 2005: 56-69.

Duellman, W.E., und E.R. Wild. „Anuran amphibians from the Cordillera de Huancabamba, northern Peru: systematics, ecology, and biogeography.“ *Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas* 157, 1993: 1-53.

Forsman, A., und M. Hagman. „Calling is an honest indicator of paternal genetic quality in poison frogs.“ *Evolution*, 60(10), 2006: 2148–2157.

Fouquet, A., A. Gilles, M. Vences, C. Marty, M. Blanc, und N.J. Gemmell. „Underestimation of Species Richness in Neotropical Frogs Revealed by mtDNA Analyses.“ *PLoS ONE*, 10(e11109), 2007: 1-10.

Glaw, F., J. Köhler, R. Hofrichter, und A. Dubois. „Systematik der Amphibien: Liste der rezenten Familien, Gattungen und Arten.“ In *Amphibien*, von R. Hofrichter, 252–258. Augsburg: Naturbuch- Verlag, 1998.

Graham, C.H., S.R. Ron, J.C. Santos, C.J. Schneider, und C. Moritz. „Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs.“ *Evolution*, 58(8), 2004: 1781–1793.

Grant, T. et al. „Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae).“ *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299(1), 2006: 1-262.

Guarnizo, C.E., und D.C. Cannatella. „Geographic Determinants of Gene Flow in Two Sister Species of Tropical Andean Frogs.“ *Journal of Heredity*, 2013: 1-10.

Hermans, K., R. Pinxten, und M. Eens. „Territorial and vocal behaviour in a captive dart-poison frog, *Epipedobates tricolor* Boulenger, 1899 (Anura: Dendrobatidae).“ *Belgian Journal of Zoology*; 132 (2), 2002: 105-109.

Holladay, M.W. et al. „Identification and initial structure-activity relationships of (R)-5-(2-azetidinylmethoxy)-2-chloropyridine (ABT-594), a potent, orally active, non-opiate analgesic agent acting via neuronal nicotinic acetylcholine receptors.“ *Journal of Medicinal Chemistry*; 41(4), 1998: 407-412.

ISIS. *ZIMS Datenbank*. Zoo Dortmund, T. Schikora, 04 2014.

Jungfer, K.H. „Pfeilgiftfrösche der Gattung *Epipedobates* mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Peru.“ *Salamandra*; 25, 1989: 81-98.

Koblenz-Landau, Universität. „Eidesstattliche Erklärung: - Universität Koblenz · Landau.“ 2014. <http://www.uni-koblenz-landau.de/landau/fb6/sowi/studierende/pruefungen-1/downloads/eidesstattliche-erklaerung.pdf> (Zugriff am 16. 12 2014).

Leader-Williams, N. et al. „Beyond the ark: conservation biologists' views of the achievements of zoos in conservation.“ *Zoological Society of London*, 2007: 236-254.

Lilge, D., und H. van Meeuwen. *Grundlagen der Terrarienhaltung*. Hannover: Landbuch-Verlag GmbH, 1987.

Lötters, S., K.H. Jungfer, F.W. Henkel, und W. Schmidt. *Pfeilgiftfrösche - Biologie, Haltung, Arten*. Frankfurt am Main: Chimaira Buchhandelsgesellschaft mbH, 2007.

Lötters, S., K.H. Jungfer, und A. Widmer. „A New Genus of Aposematic Poison Frog (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from the Upper Amazon Basin, with Notes on Its Reproductive Behaviour and Tadpole Morphology.“ *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg* 156. Jahrgang, 2000: 233-243.

Lötters, S., P. Debold, K. Henle, F. Glaw, und M. Kneller. „Ein neuer Pfeilgiftfrosch aus der *Epipedobates pictus*-Gruppe vom Osthang der Cordillera Azul in Peru.“ *Herpetofauna - Die Zeitschrift für Amphibien- und Reptilienkunde*, 19(110), 1997: 25-34.

Lötters, S., S. Reichele, und K.H. Jungfer. „Advertisement calls of Neotropical poison frogs (Amphibia: Dendrobatidae) of the genera *Colostethus*, *Dendrobates* and *Epipedobates*, with notes on dendrobatid call classification.“ *Journal of Natural History*, 37, 2003: 1899–1911.

Maxon, J., und K. Whittaker. *Epipedobates anthonyi*, *AmphibiaWeb*. 2008. <http://amphibiaweb.org/species/6581> (Zugriff am 26. 10 2014).

Maxson, L.R., und C.W. Myers. „Albumin evolution in tropical poison frogs (Dendrobatidae): a preliminary report.“ *Biotropica*; 17, 1985: 50-56.

Menéndez-Guerrero, P.A., und C.H. Graham. „Evaluating multiple causes of amphibian declines of Ecuador using geographical quantitative analyses.“ *Ecography*, 36, 2013: 1-14.

Mijares, A., und E. La Marca. „Tadpoles of the genus *Nephelobates* La Marca 1994 (Amphibia Anura Dendrobatidae), from Venezuela.“ *Tropical Zoology*; 10, 1997: 133-142.

Miller, B. et al. „Evaluating the Conservation Mission of Zoos, Aquariums, Botanical Gardens, and Natural History Museums.“ *Conservation Biology*, 18(1), 2004: 86-93.

Moya, I.M., I. Alarcón, und E.M. del Pino. „Gastrulation of *Gastrotheca riobambae* in comparison with other frogs.“ *Developmental Biology*, 304, 2007: 467–478.

Müller, C.E. „Epibatidin - ein nicotinartiges, analgetisch wirksames Alkaloid aus Pfeilgiftfröschen.“ *Pharmazie in unserer Zeit*; 25(2), 1996: 85-92.

Myers, C.W. „New generic names for some Neotropical poison frogs (Dendrobatidae).“ *Papeis Avulsos de Zoologia*; 36(25), 1987: 301-306.

Myers, C.W., A. Paolillo, und J.W. Daly. „Discovery of a Defensively Malodorous and Nocturnal Frog in the Family Dendrobatidae: Phylogenetic Significance of a New Genus and Species from the Venezuelan Andes.“ *American Museum Novitates*, 1991: 1-33.

Myers, C.W., J.W. Daly, und B. Malkin. „A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. Bulletin of the AMNH ; v. 161, article 2.“ *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 161(2), 1978: 307-365.

Nijman, V., und C. Shepherd. „The role of Asia in the global trade in CITES II-listed poison arrow frogs: hopping from Kazakhstan to Lebanon to Thailand and beyond.“ *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2010: 1963-1971.

Noble, G.K. „Five new species of Salientia from Sout America.“ *American Museum Novitates*, 1921: 1-7.

Ostrowski, T., und T. Mahn. *Artbeschreibung Epipedobates anthonyi*. - *Dendrobase.de* - Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura). 2014. http://www.dendrobase.de/html/D_epipedobates_anthonyi.html (Zugriff am 27. 10 2014).

—. *Artbeschreibung Epipedobates tricolor*. - *Dendrobase.de* - Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura). 2014. http://www.dendrobase.de/html/D_epipedobates_tricolor.html (Zugriff am 26. 10 2014).

Proy, C. „Zur Bedeutung der Terraristik bei der Erforschung der Biologie von Fröschen.“ *Stapfia*, 107, 1996: 219-226.

Reina, R.E., und K.M. Kensinger. *The Gift of Birds - Featherwork of Native South American Peoples*. Philadelphia: University Museum of Archaeology & Anthropology, 1991.

Rivero, J.A. „New Colostethus (Amphibia, Dendrobatidae) from South America.“ *Breviora*, 493, 1991: 1-28.

Santos, J.C., L.A. Coloma, und D.C. Cannatella. „Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 100(22), 2003: 12792–12797.

Santos, J.C., und D.C. Cannatella. „Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(15), 2011: 6175–6180.

Savage, J.M. „The Dendrobatid Frogs of Central America.“ *Copeia*, 1968: 745-776.

—. „The Dendrobatid Frogs of Central America.“ *Copeia*, No. 4., 1968: 745-776.

Savage, J.M. „The geographic distribution of frogs: patterns and predictions.“ In *Evolutionary Biology of the Anurans*, von J.L. Vial, 351-445. Columbia: University of Missouri Press, 1973.

Savage, J.M., C.W. Myers, D.R. Frost, und T. Grant. „Dendrobatidae Cope, 1865 (1850) (Amphibia, Anura): proposed conservation.“ *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 64(4), 2007: 255-260.

Schlaepfer, M.A., C. Hoover, und C.K. Dodd. „Challenges in Evaluating the Impact of the Trade in Amphibians and Reptiles on Wild Populations.“ *BioScience*, 55(3), 2005: 256-264.

Schmidt, W., und F.W. Henkel. *Pfeilgiftfrösche im Terrarium*. Hannover: Landbuch-Verlag GmbH, 1995.

Schulte, R. *Pfeilgiftfrösche "Artenteil - Peru"*. Waiblingen: INIBICO, 1999.

Silverstone, P.A. „A Revision of the Poison-Arrow Frogs of the Genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (Family Dendrobatidae).“ *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Bulletin* 27, 1976.

—. „A Revision of the Poison-Arrow Frogs of the Genus *Dendrobates* Wagler.“ *Natural History of Los Angeles County, Science Bulletin* 21, 1975.

Spande, T.F., H.M. Garraffo, H.J. Yeh, Q.L. Pu QL, L.K. Pannell, und J.W. Daly. „A new class of alkaloids from a dendrobatid poison frog: a structure for alkaloid 251F.“ *Journal of Natural Products*; 55(6), 1992: 707-722.

Spande, T.F., H.M. Garraffo, M.W. Edwards, H.J.C. Yeh, L. Pannell, und J.W. Daly. „Epibatidine: a novel (chloropyridine)-azabicyclo heptane with potent analgesic activity from an Ecuadorian poison frog.“ *Journal of the American Chemical Society*, 114, 1992: 3475-3478.

Stuart, S. et al. *Threatened Amphibians of the World*. Barcelona: Lynx Edicions, 2008.

Stuart, S.N. et al. „Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide.“ *Scienceexpress*, 306(5702), 2004: 1783-1786.

Summers, K., und M.E. Clough. „The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae).“ *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 98(11), 2001: 6227–6232.

Toft, C.A. „Evolution of Diet Specialization in Poison-Dart Frogs (Dendrobatidae).“ *Herpetologica*; 51(2), 1995: 202-216.

Vences, M. et al. „Phylogeny and Classification of Poison Frogs (Amphibia: Dendrobatidae), Based on Mitochondrial 16S and 12S Ribosomal RNA Gene Sequences.“ *Molecular Phylogenetics and Evolution*; 15(1), 2000: 34-40.

—. „Convergent evolution of aposematic coloration in Neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective.“ *Organisms Diversity & Evolution*; 3, 2003: 215–226.

Verkade, J. „Herontdekking van de typelocatie van *Epipedobates tricolor*.“ *DN magazine 2013*; 1, 2013.

—. „Kikkers voor natuurbehoud - Natuurbehoud voor kikkers.“ *DN magazine 2014*; 1, 2014.

Verkade, J., und J. Verkade. „*Epipedobates tricolor*.“ *DN magazine 2010*; 1, 2010.

—. „*Epipedobates boulengeri*, *E. machalilla* and *E. espinosai* in Ecuador.“ *DN magazine 2011*; 1, 2011: 20-25.

—. „*Epipedobates anthonyi*.“ *DN magazine 2011*; 2, 2011: 14-23.

WAZA. *Building a Future for Wildlife - The World Zoo and Aquarium Conservation Strategy*. Bern: P.J.S. Olney , 2005.

Zimmermann, H. „Durch Nachzucht erhalten: *Phyllobates tricolor*.“ *Aquarienmagazin*; 17, 1983: 17-22.

—. „Conservation studies on the ‘dart-poison’ frogs Dendrobatidae in the field and in captivity.“ *International Zoo Yearbook*; 28(1), 1989: 31-44.

Zimmermann, H., und E. Zimmermann. „Etho-Taxonomie und zoogeographische Artgruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen.“ *Salamandra*; 24, 1988: 125-160.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit bestätige ich, dass die vorliegende Arbeit von mir selbständig verfasst wurde und ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel – insbesondere keine im Quellenverzeichnis nicht benannten Internet-Quellen – benutzt habe und die Arbeit von mir vorher nicht in einem anderen Prüfungsverfahren eingereicht wurde. Die eingereichte schriftliche Fassung entspricht der auf dem elektronischen Speichermedium (CD-ROM).

Landau den 25.01.2015

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all Denjenigen bedanken, die mich durch wissenschaftliche Ratschläge, ihr Feedback und Fachwissen, sowie Kooperationen und Motivation bei dieser Arbeit unterstützt haben.

Mein besonderer Dank gilt den Betreuerinnen dieser Ausarbeitung, Dr. Anne Schrimpf und Dr. Kathrin Theissinger-Theobald, die eine Bearbeitung dieses Themas in ihrer Arbeitsgruppe erst möglich gemacht haben. Dank gilt auch Dr. Tim Schikora, der die untersuchte Fragestellung aufwarf und somit den Grundstein zu dieser Ausarbeitung lieferte. Schon während der Pilotstudie sowie in der weiterführenden Phase der Untersuchung wurden die inhaltlichen Belange und nächsten Schritte stets im „Team-Poison-Frog“ diskutiert und abgesprochen. Hierbei unterstützten zielführende Hinweise und ein hilfreiches Feedback den Arbeitsfortschritt. Dabei herrschte stets eine kollegiale und motivierende Atmosphäre.

Während der Laborarbeit stand das Team am Geilweilerhof immer mit praktischen Hinweisen und Hilfestellungen zur Verfügung. Danke hierfür, wie auch für die Unterstützung bei der nötigen Logistik!

Ohne meinen Kollegen und Freund, Philipp Bodenseh wäre eine derart umfangreiche Bearbeitung der behandelten Thematik nicht möglich gewesen. Ich denke, neben der Aussagekraft unserer Ergebnisse wirkte sich unsere stets ausgewogene Zusammenarbeit auch positiv auf unsere Abschlussarbeiten aus.

Ohne die Kooperation mit den Zoos und Züchtern wäre keine Datengrundlage vorhanden gewesen, besten Dank an dieser Stelle für die bereitgestellten Proben und die investierten Mühen bei der Untersuchung der Frösche.

Mein Dank gilt auch einer Vielzahl wissenschaftlicher Korrespondenten, insbesondere jedoch Dr. Juan Carlos Santos und Jan Verkade. Mit ihrem Fachwissen und ihren praktischen Erfahrungen sowie Hinweisen und bereitgestellter Literatur trugen sie maßgeblich zum vorliegenden Gesamtergebnis bei.

Bedanken möchte ich mich auch bei meiner Schwester, Katharina Fischer, die mir nach dem Lesen des Entwurfes dieser Arbeit hilfreiche Hinweise gab.

Auf die Unterstützung durch meine Eltern nicht nur während der Anfertigung dieser Arbeit, sondern während des gesamten Bachelor-Studiums konnte ich mich stets verlassen, danke

Danksagung

hierfür! Im Hinblick auf die Anfertigung dieser Thesis geht mein Dank auch an Dr. Manfred und Dr. Ursula Maaßen.