

# Abundanz des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates pumilio* in verschiedenen Biotopen

RENÉ P.A. VAN WUNGAARDEN & PAUL J. VAN DEN BRINK

## Abstract

*Abundance of Dendrobates pumilio in various habitat types.*

The poison dart frog *Dendrobates pumilio* is abundant on the Atlantic side of Costa Rica and western Panama. Besides in lowland rainforests, the species can also be found in various types of cultivated and disturbed areas. The ability of *D. pumilio* to survive in these unnatural habitats is probably due to its reproduction strategy: Any small water accumulations, such as leaf axils of epiphytes and other phytotelmata, are used as tadpole deposition sites, which are not restricted to the rainforests.

To measure the abundance of *D. pumilio* in natural and disturbed habitats, we counted the number of specimens in 100 m<sup>2</sup> plots in different types of habitat (forests, small plantations, pastures, pioneer vegetations). We also estimated the number of phytotelmata and registered several other habitat characteristics to see whether there was a correlation between these characteristics and the population density of *D. pumilio*.

We found up to 30 individuals per 100 m<sup>2</sup>. In one case, we counted 14 specimens in a 25 m<sup>2</sup> plot. Density could vary strongly within and between habitat type. In disturbed habitats, density was sometimes higher than in forest plots. Male densities were more constant than female densities. Numbers of females tended to increase with numbers of phytotelmata.

Key words: Dendrobatidae: *Dendrobates pumilio*; abundance; distribution; habitat type; phytotelmata.

## Zusammenfassung

Der Pfeilgiftfrosch *Dendrobates pumilio* ist an der atlantischen Seite von Costa Rica und dem westlichen Panama weit verbreitet. Sein Lebensraum ist nicht auf den tropischen Regenwald begrenzt, er ist auch in verschiedenen Gebieten mit degradiertem Vegetation und selbst in bewohnten Gebieten zu finden. Das Vermögen von *D. pumilio*, auch außerhalb seines natürlichen Habitats überleben zu können, verdankt er wahrscheinlich seiner Fortpflanzungsstrategie, weil diese Art kleine Wasseransammlungen, wie in Blattachseln von Epiphyten und andere Phytotelmata, zur Ablage ihrer Larven benutzt.

Um einen Eindruck von der Abundanz dieser Art in ihren natürlichen und degradierten Lebensräumen zu bekommen, haben wir in Quadranten von 100 m<sup>2</sup> an verschiedenen Orten des Verbreitungsgebietes die Frösche gezählt. In diesen Quadranten registrierten wir auch verschiedene Habitateigenschaften, um zu sehen, ob ein Zusammenhang zwischen diesen Merkmalen und der Abundanz von *D. pumilio* besteht. Wir fanden bis zu 30 Individuen auf 100 m<sup>2</sup>. Einmal fanden wir auf 25 m<sup>2</sup> eines Sekundärbewuchses 14 Tiere. Die Abundanzen variierten stark innerhalb und zwischen den Habitattypen. Die Populationsdichte der Männchen war konstanter als die der Weibchen. Die Zahl der weiblichen Tiere schien mit der Zahl der vorzufindenden Phytotelmata zuzunehmen.

Schlagwörter: Dendrobatidae: *Dendrobates pumilio*; Abundanz; Vorkommen; Biotop-typen; Phytotelmata.

## 1 Einleitung

Verschiedene Arten der Pfeilgiftfroschfamilie Dendrobatidae kommen in Zentral- und Süd-Amerika und auf den karibischen Inseln Martinique und Trinidad vor (SILVERSTONE 1975, 1976, KAISER et al. 1994). Das größte Vorkommen findet man in Bereichen der tropischen Tiefebene mit natürlichem Regenwald sowie in prämonta-

nen und montanen Regenwäldern. Ihr Lebensraum ist meist der Waldboden. Angesichts dieser Verteilung ist anzunehmen, daß in der Entwicklung von Pfeilgiftfröschen der Waldboden der Regenwälder das ursprüngliche Habitat darstellt.

Innerhalb der Dendrobatidae werden die Arten der Gattung *Colostethus* im evolutionären Sinn als relativ primitiv angesehen. Die Arten der Gattungen *Minyobates* und *Dendrobates* gelten hingegen als am weitesten entwickelt (MYERS et al. 1978, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1988). Deren Reproduktionsbiologie zeigt eine evolutionäre Weiterentwicklung von fließendem Wasser bis hin zu kleinsten stehenden Wasseransammlungen für das Ablegen der Larven. Konsequenz der Unabhängigkeit von fließenden Gewässern als Ablageplatz für die Brut ist eine enorme Vergrößerung des potentiellen Lebensraumes. Eine solche Unabhängigkeit findet man auch in der Familie Leptodactylidae, zum Beispiel bei *Eleutherodactylus*-Arten (DUELLMAN & TRUEB 1986).

In der Gattung *Dendrobates* ist *D. pumilio* hinsichtlich seiner Fortpflanzung ein Vertreter der am weitesten evoluierten Gruppe [der *D. histrionicus*-Gruppe (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1988)]. In dieser Artengruppe sind die Larven auf Eifütterung durch die Mutter angewiesen (WEYGOLDT 1987). Dies ist eine wesentliche Voraussetzung für die Nutzung kleiner, nahrungsarmer Phytotelmata.

*Dendrobates pumilio* kommt an der atlantischen Seite von Nicaragua, Costa Rica und dem westlichen Panama vor. Er ist dort in der tropischen und prämontanen Klimazone in verschiedensten Habitaten zu finden: vom natürlichen Lebensraum, dem Wald, bis in urbane Gebiete (eigene Beobachtung).

Um einen Eindruck der Abundanz von *D. pumilio* in seinen natürlichen und degradierten Lebensräumen zu bekommen, haben wir die Frösche an verschiedenen Orten des Verbreitungsgebietes gezählt. Zusätzlich wurden auch die Eigenschaften des Lebensraumes notiert.

## 2 Material und Methoden

Unsere Untersuchungen fanden in Panama, in der Provinz Bocas del Toro, am Rand des Dorfes Chiriqui Grande (dem Festland) und an verschiedenen Orten auf den Inseln Colón, Bastimentos, Solarte und Cayo de Agua, statt. Die Feldarbeit wurde in der Zeit vom 22. bis zum 29. Januar 1994 (Trockenzeit), jeweils zwischen 7:30 und 15:00 Uhr, durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der Klimazone natürlicher tropischer Tieflandregenwälder (TOSI 1969). Es schließt Weideland, kleine Pflanzungen, primären und sekundären Wald sowie Brachflächen ein.

Da wir einen Zusammenhang zwischen *D. pumilio* und den Umgebungsfaktoren suchten, wählten wir Quadranten, in denen die Art tatsächlich vorkam. Mögliche Störfaktoren, wie etwa die Abwesenheit potentiell geeigneter Biotope durch den Einsatz von Pestiziden, eine isolierte Lage oder zufälliges Fehlen in solchen Biotopen, wurden dadurch eliminiert. Auf diese Weise konnten wir innerhalb der tatsächlichen Froschvorkommen die Beziehung zwischen zahlenmäßiger Präsenz und Umgebungsfaktoren untersuchen.

Zur Auswahl von Probeflächen suchten wir nach repräsentativen Stellen in Gebieten, an denen *D. pumilio* regelmäßig beobachtet wurde. Die exakte Lage der Quadranten wählten wir dort, wo wir tatsächlich diese Frösche fanden. Die ausgesuchten Probeflächen unterteilten wir mit Seilen in 1 × 10 m große Quadranten. Danach wurden die Quadranten systematisch auf *D. pumilio* durchsucht. Dabei kämmten wir das gesamte markierte Areal ab, indem wir nebeneinander von der einen Seite des Quadranten zur anderen gingen. Individuen wurden – wenn möglich –

gefangen, Anzahl und Geschlecht wurden auf einem Vordruck verzeichnet und danach wurden sie wieder in demselben Quadranten freigelassen. Auf dem Vordruck wurden zudem Vegetationstyp, Beschattungsgrad, Zahl der Bäume, Durchmesser der Bäume auf einer Höhe von 1,5 m, sowie geschätzte Zahl der potentiellen Larvenablageplätze notiert. Einzelne, nicht strukturierbare Wahrnehmungen konnten auf dem Vordruck als „Anmerkung“ festgehalten werden.

Die Vegetationen, in denen sich die Quadranten befanden, wurden nach ihrer Struktur eingeteilt (Weideland, Plantagen, Primär-/Sekundärwald, Sonstiges). Weideland waren extensiv genutzte Grasländer mit vereinzelt Baumwachstum. Plantagen waren kleine Pflanzungen mit Kakaosträuchern, Bananenpflanzen oder Kokospalmen. Der Primärwald zeichnete sich durch hohe, ausgewachsene Bäume mit relativ offenem Unterholz aus, das vornehmlich aus Sträuchern und dünnen „auf Lichtstellung wartenden jungen Bäumen“ bestand. Dieser Waldtyp wies keinerlei Zeichen von Degradation auf. Sekundärwald kennzeichnete sich durch ein dichtes Unterholz aus Sträuchern und Kräutern. Die Bäume waren nicht ausgewachsen und hatten ungefähr dasselbe Alter. Diese Wälder wiesen Degradationsanzeichen auf, wie gefällte Bäume und Baumstümpfe. Bei „Sonstiges“ wurden verschiedene Formen von Sekundärbewuchs, zum Beispiel dichte, schnell wachsende Pioniervegetation, eingeteilt.

Die Zahl der größeren Bäume mit einem Durchmesser  $> 10$  cm wurde ermittelt, weil diese für *D. pumilio* oft als Schutz und als Territoriumsabgrenzung eine Rolle spielen und Wirt für Epiphyten sein können, die ihrerseits als Larvenablageplätze dienen.

Der Beschattungsgrad eines Quadranten wurde dadurch ermittelt, daß die Bedeckung der Kronenschicht auf den Boden projiziert wurde [nach der Methode BRAUN-BLANQUET (1921)]. Der geschätzte Bedeckungsgrad des Quadranten wurde anschließend in unterschiedliche Klassen eingeteilt (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 %) und als Maß für den Beschattungsgrad genommen.

Da von verschiedenen Arten der *D. histrionicus*-Gruppe bekannt ist, daß sie Phytotelmata als Larvenablagestellen benutzen (zum Beispiel VAN WIJNGAARDEN & BOLAÑOS 1992, BRUST 1993), wurden wasserakkumulierende Blattachsen, Nußschalen und andere mögliche „Kleinstwasseransammlungen“ als potentielle Larvenablageplätze betrachtet. In den Fällen, in denen Pflanzen als Ablageplätze benutzt werden konnten, wurde die Zahl aller Wasseransammlungen einer Pflanze geschätzt, indem wir von mindestens fünf Pflanzen die Blattachsen zählten und davon den Mittelwert errechneten.

### 3 Ergebnisse

Die untersuchten Quadranten wurden in degradierte und nicht-degradierte Biotope eingeteilt. Verglichen mit anderen Biotopen waren die Wälder relativ homogen. Der Bodenbewuchs war offen und hauptsächlich mit Laub und Ästen bedeckt. Der Waldboden war größtenteils schattig (Beschattungsgrad 80-100 %). Potentielle Larvenablageplätze waren vor allem wasserakkumulierende Blattachsen der epiphytischen Vegetation (insbesondere Bromelien) und Bodenvegetation (*Dieffenbachia* und *Heliconia*).

Kakaoplantagen waren den Waldbiotopen am ähnlichsten. Es gab wenig Unterholz und einen relativ hohen Beschattungsgrad (60-100 %). Als Ablageplätze dienten hier vermutlich in erster Linie Epiphyten.

Bananenplantagen bestanden aus separat stehenden Gruppen von Bananenstauden. Am Fuß der Pflanzengruppen befand sich meist ein Laubhaufen. Der Beschattungsgrad der Quadranten in diesen Biotopen war niedrig (0-60 %). Der größte Teil der Frösche war allerdings in den Laubhaufen zu finden, die im Schatten der Bananenpflanzen lagen. *D. pumilio* wurde nie in der vollen Sonne vorgefunden. Die Blattachsen der Bananenstauden waren in diesem Bereich die wichtigsten Larvenablageplätze.

Auf Weiden fanden wir die Frösche immer auf alleinstehenden, schattenspendenden Bäumen oder in deren unmittelbarer Nähe. Potentielle Larvenablageplätze waren hier in erster Linie wasserakkumulierende Blattachsen der epiphytischen Vegetation. Insgesamt haben wir vier Aufzeichnungen um solitäre Bäume im Grasland erstellt. In dreien wurde die systematische Durchsuchung der Quadranten dadurch schwerwiegend behindert, daß sich die Populationen vor allem in den mit Epiphyten bewachsenen Bäumen befanden. Aus diesem Grund mußten wir die Ergebnisse aus diesem Biotoptyp verwerfen.

In der Kategorie „Sonstiges“ sind verschiedene, stark degradierte Biotope zusammengefaßt: eine *Heliconia*-Flur und ein Quadrant mit einer Vegetation schnell wachsender Kräuter. Potentielle Ablageplätze waren hier *Heliconia*-Pflanzen. Obwohl die Quadranten durch das Fehlen größerer Bäume nur gering beschattet waren, wurden an geschützten Stellen Tiere vorgefunden.

Wir fanden bis zu 30 Individuen in den 100 m<sup>2</sup>-Quadranten. In einem Quadranten eines Sekundärbewuchses, der so dicht bewachsen war, daß es äußerst schwierig war, ihn systematisch zu durchsuchen, und den wir deshalb auf 5 × 5 m (25 m<sup>2</sup>) begrenzen mußten, fanden wir 14 Tiere. Das entspricht 56 Tieren auf 100 m<sup>2</sup>.

Die Anzahl der Tiere pro Habitattyp variierte stark. Gemittelte Abundanzen konnten in nichtnatürlichen Biotopen höher liegen als in Waldbiotopen (Tab. 1).

|                     | $\bar{x}$ | SD   | <i>n</i> | Bereich |
|---------------------|-----------|------|----------|---------|
| Wälder              | 8,5       | 7,7  | 8        | 1 - 27  |
| Plantagen (Bananen) | 15        | 12,2 | 4        | 1 - 30  |
| Sekundärbewuchs     | 19,3      | 32   | 3        | 1 - 56  |

Tabelle 1. Mittelwerte ( $\bar{x}$ ) der Zahlen gefundener *Dendrobates pumilio*-Individuen pro 100 m<sup>2</sup> in verschiedenen Biotopen. SD: Standardabweichung, *n* = Zahl der untersuchten Quadranten. Mean numbers ( $\bar{x}$ ) of *Dendrobates pumilio* in plots of 100 m<sup>2</sup> in different habitat types (Wälder: forests; Plantagen: plantations; Sekundärbewuchs: fast growing pioneer vegetation). SD: standard deviation, *n*: number of plots, Bereich: range

Da keine Zunahme der Anzahl *D. pumilio* mit einer Zunahme der Anzahl Bäume im Biotoptyp Primärwald festgestellt wurde, scheint kein Zusammenhang zwischen diesen beiden Faktoren vorzuliegen (Abb. 1a). Dieser Zusammenhang scheint auch nicht vorzuliegen, nachdem die Tiere nach Geschlecht eingeteilt wurden (Abb. 1b & c). Wenn die Zahl der Tiere mit der Zahl Phytotelmata verglichen wird, zeichnet sich eine Tendenz einer zunehmenden Zahl von Tieren bei einer zunehmenden Zahl Phytotelmata ab (Abb. 1d). Diese Relation ergibt sich insbesondere durch die steigende Zahl von Weibchen (Abb. 1f).

Abundanz des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates pumilio* in verschiedenen Biotopen

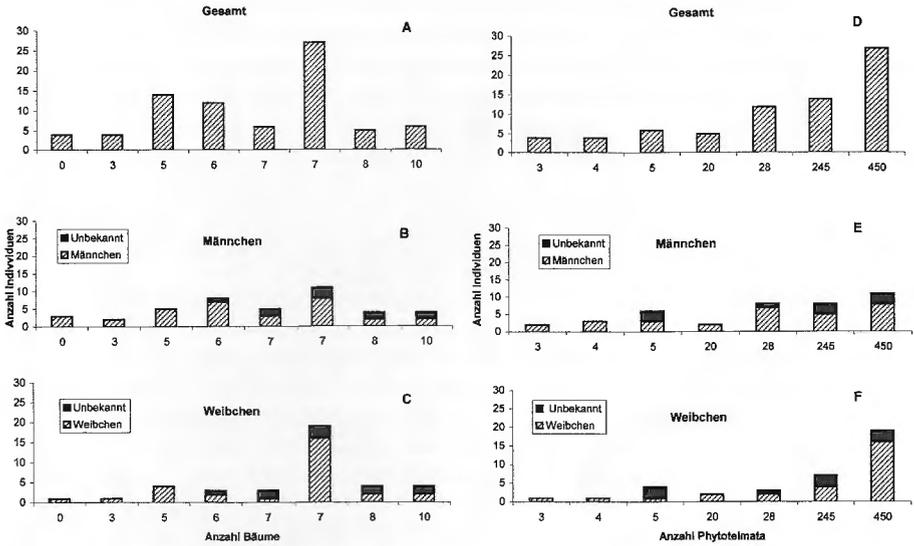


Abb. 1. Anzahl *Dendrobates pumilio* pro 100 m<sup>2</sup> und Zahl der Bäume (A-C) und Phytotelmata (D-F) in acht untersuchten Quadranten im Waldbiotop. Bei den Aufzeichnungen der Quadranten konnte nicht immer das Geschlecht der Tiere bestimmt werden („Unbekannt“). In den Abbildungen werden sie entweder ausschließlich als männliche Tiere (B, E) oder ausschließlich als weibliche Tiere dargestellt (C, F).

Number of *Dendrobates pumilio* per 100 m<sup>2</sup> in relation to the number of trees (A-C) and phytotelmata (D-F) as measured in 8 forest plots. The sex of adult specimens counted could not always be determined („Unbekannt“), and in the graphs, these specimens are given as being all males (B, E) or all females (C, F).

Wenn alle Quadranten in degradierten Biotopen gemeinsam betrachtet werden, scheint eine positive Relation zwischen dem zahlenmäßigen Vorkommen von *D. pumilio* und Bäumen vorzuliegen (Abb. 2a). Eine Abweichung dieses Musters wird verursacht, wenn der Quadrant mit Sekundärbewuchs, in dem sich keine Bäume befanden, hinzugezählt wird. Feldnotizen belegten, daß auch in der unmittelbaren Umgebung des Quadranten keine Bäume zu finden waren. Unsere Wahrnehmungen weisen zudem auf einen Zusammenhang zwischen dem zahlenmäßigen Vorkommen von *D. pumilio* und Phytotelmata hin (Abb. 2d). Eine Aufteilung nach Geschlecht zeigt, daß die Zahl der Männchen relativ konstant ist und somit nicht oder nur geringfügig mit der Zahl der Bäume (Abb. 2b) oder Phytotelmata (Abb. 2e) zusammenhängt. Die Relation zwischen Zahl der gefundenen Tiere und beiden Biotopeigenschaften wird vor allem durch die Weibchen verursacht (Abb. 2c & f).

Ein logischer nächster Schritt wäre es, mit Hilfe einer Regressionsanalyse mögliche Korrelationen zwischen der Zahl von *D. pumilio* und den Biotopkennzeichen zu quantifizieren und statistisch zu analysieren. Lediglich die Daten aus dem Biotoptyp „Primärwald“ eigneten sich für eine derartige Analyse, weil hier außer den Umgebungsvariablen „Bäume“ und „Phytotelmata“ andere Umgebungsfaktoren rela-

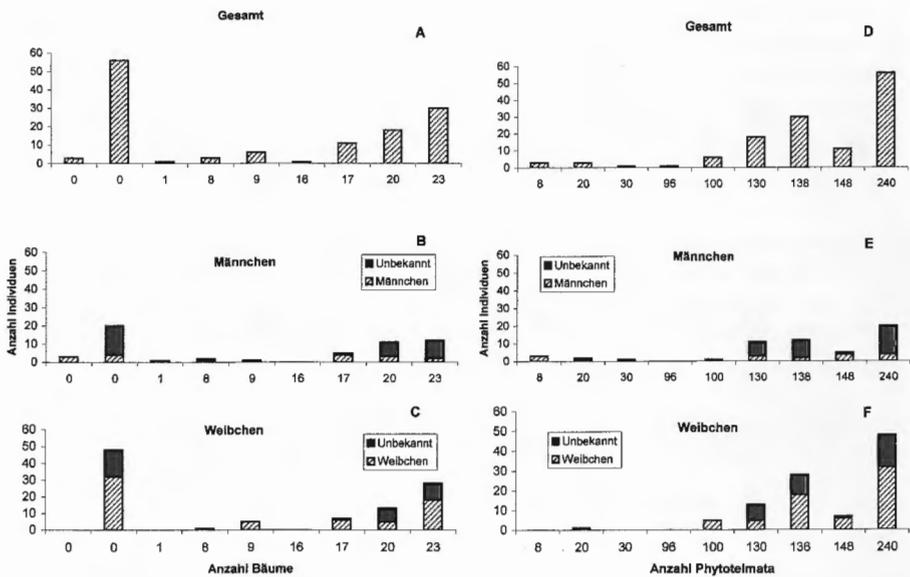


Abb. 2. Anzahl *Dendrobates pumilio* pro 100 m<sup>2</sup> und Zahl der Bäume (A-C) und Phytotelmata (D-F) in neun untersuchten Quadranten im degradierten Biotop. Bei den Aufzeichnungen der Quadranten konnte nicht immer das Geschlecht der Tiere bestimmt werden („Unbekannt“). In den Abbildungen werden sie entweder ausschließlich als männliche Tiere (B, E) oder ausschließlich als weibliche Tiere dargestellt (C, F).

Figure 2. The number of *Dendrobates pumilio* per 100 m<sup>2</sup> in relation to the number of trees (A-C) and phytotelmata (D-F) as measured in 9 plots in disturbed habitats. The sex of adult specimens counted could not always be determined („Unbekannt“) and in the graphs, they are given as being all males (B, E) or all females (C, F).

tiv homogen waren und nur für diesen Biotoptyp genügend Aufzeichnungen vorlagen. Vor der Anwendung der Regressionsanalyse wurde die Froschanzahl ln-transformiert, um eine Normalverteilung und eine konstante Varianz voraussetzen zu können. Wir verwendeten eine logistische Regression (OUDE VOSHAAR 1994), die mit dem GENSTAT-Computerprogramm durchgeführt wurde (PANE & LANE 1993).

Innerhalb des Biotoptyps „Primärwald“ ist die Korrelation zwischen der Zahl der *D. pumilio* und der Bäume sehr gering ( $r^2 < 30\%$ ) und somit nicht signifikant (Tab. 2). Die Relation zwischen Abundanz von *D. pumilio* und Phytotelmata wird, außer bei den Männchen, besser erklärt ( $r^2$  ca. 68%) und ist signifikant (Tab. 2). Die Relation zwischen Weibchen und Phytotelmata ist am ausgeprägtesten ( $r^2$  ca. 66-76%) (Tab. 2).

#### 4 Diskussion

*Dendrobates pumilio* scheint einer der häufigsten und verbreitetsten Frösche der atlantischen Seite von Costa Rica zu sein (MUDDÉ ET AL. 1996). Dies gilt auch für das

|               | Bäume | Phytotelmata |
|---------------|-------|--------------|
| Gesamt        | 10,3  | 67,6*        |
| ♂             | —     | 9,2          |
| ♂ + Unbekannt | 11,2  | 46,8*        |
| ♀             | 20,9  | 66,1*        |
| ♀ + Unbekannt | 29,1  | 75,9*        |

Tabelle 2. Erklärte Varianzen ( $r^2$ ) in Prozent bei logistischer Regressionsanalyse des Zusammenhanges zwischen der Anzahl von Bäumen bzw. Phytotelmata und der Anzahl *Dendrobates pumilio* für die Meßdaten aus Waldbiotopen. \*: signifikant ( $\alpha < 0,05$ , F-Test). Die Analysen beziehen sich auf die Gesamtzahl von Tieren und auf die nach Geschlecht unterschiedene Anzahl. Auch die Möglichkeit, daß es sich bei den Tieren unbekanntes Geschlechts ausschließlich um Männchen (♂ + Unbekannt) handelte, wurde in Betracht gezogen. Gleiches gilt für die Weibchen (♀ + Unbekannt). —: Kein Zusammenhang feststellbar

Explained variance ( $r^2$ , in %) by logistic regression analysis on the numbers of trees (Bäume) respectively phytotelmata (Phytotelmata) and numbers of *Dendrobates pumilio* (Gesamt) in forest plots. Analyses were also done separately for males and females. "♂ + Unbekannt" and "♀ + Unbekannt" relate to the assumption that all individuals of unknown sex were all of the same sex. —: no explained variance could be calculated.

anschließende westliche Gebiet von Panama. Außergewöhnliche Abundanzen dieser Art sind auf einigen der Inseln des Bocas del Toro-Archipel zu finden. Auf der Isla Bastimentos, wo wir die größten Abundanzen fanden, dominierte der Ruf des *pumilio*-Männchens das Hintergrundgeräusch.

Innerhalb des Verbreitungsgebietes sind diese Frösche sicher nicht an den primären Wald gebunden. In einem einzigen Quadranten mit Sekundärbewuchs fanden wir sogar 56 Tiere auf 100 m<sup>2</sup>.

Da wir *D. pumilio* regelmäßig in Weidegebieten vorfanden, wollten wir auch diesen Biotoyp in unseren Analysen einbeziehen. Der arboreale Charakter der hier gefundenen Vorkommen verhinderte jedoch eine gute Inventarisierung der Quadranten. Auch DALY & MYERS (1967) stellten diese Tendenz eines arborealen Bestehens von (Teil-) Populationen des *D. pumilio* fest. Abgesehen von dieser Populationen ist *D. pumilio* als Bodenbewohner zu bezeichnen. Die Tiere wurden nämlich zumeist auf dem Boden oder in geringer Höhe vorgefunden, wie etwa an den Füßen von Bäumen, auf umgefallenen Baumstämmen und im Gestrüpp.

Die Fähigkeit dieser Art, außerhalb des ursprünglichen Habitats zu überleben, hat sie wahrscheinlich ihrer Reproduktionsbiologie zu verdanken. Die in degradierten Biotopen angetroffenen Tiere bilden vermutlich die Restpopulationen, die nach der Vernichtung ihres ursprünglichen Lebensraumes überleben konnten, weil die Grundbedingungen für Reproduktion in Form von ausreichend Schatten und Phytotelmata noch vorhanden waren. Letztere sind durch epiphytische Bromeliaceen, die häufig auf Bäumen der atlantischen Seite von Mittelamerika zu finden sind, ausreichend vorhanden.

Minimale Habitat- und Reproduktionsbedingungen sind wahrscheinlich Schatten, Schutzmöglichkeiten und kleine Wasseransammlungen. Epiphytische Bromelien werden oft als Larvenablageplatz benutzt (STARRETT 1960, SAVAGE 1968, DONNELLY 1989). Aber auch andere Phytotelmata werden für die Reproduktion genutzt (z.B.

Bambus und Blattachseln von *Dieffenbachia*) (eigene Beobachtung, MUDDE et al. 1996). Hieraus kann geschlossen werden, daß *D. pumilio* seinen Larvenablageplatz nicht nach Vegetationstyp, sondern nach dem Vorhandensein kleiner Wasseransammlungen selektiert.

Zweimal wurden in den Nicht-Wald-Quadranten Larven gefunden. Beide Male handelte es sich um eine Bananenplantage. Die Larven waren in verschiedenen Entwicklungsstadien. Einmal fanden wir ein Larven tragendes Weibchen. Diese Beobachtungen zeigen, daß *D. pumilio* sich außerhalb seines ursprünglichen Biotops fortpflanzen kann und die Populationen auf diese Weise überleben können.

Die Populationsdichten waren außerhalb des Waldes oft größer als in diesem ursprünglichen Biototyp. HEINEN (1992) fand ähnliches heraus. In jungen Kakao-plantagen fand er pro 100 m<sup>2</sup> 21 Individuen, in alten Kakaoplantagen elf und in primärem Wald gemittelt drei. Die gemittelte Abundanz, die wir in Waldbiotopen zählten, lag bei 8,5 Tieren. Dieser Mittelwert stimmt mit den Beobachtungen von MUDDE et al. (1996) überein, die für primäre Wälder in Costa Rica einen Mittelwert von 8,25 Tieren pro 100 m<sup>2</sup> angeben.

Während der Beobachtungen entstand der Eindruck, daß die Abundanzen der Männchen wenig variierten. Die Regressionsanalyse der Waldquadranten unterstützen diesen Eindruck, da der Zusammenhang ( $r^2$ ) mit den gemessenen Variablen (Bäume und Phytotelmata) sehr gering oder gar nicht vorhanden war (Tab. 2).

Möglicherweise sind bei Weibchen andere Kriterien für ein gutes (Reproduktions-)Biotop ausschlaggebend als bei Männchen. Unsere Wahrnehmungen belegen dabei, daß bei Weibchen die Abhängigkeit von den Phytotelmata-Vorkommen größer ist als das Vorhandensein von Bäumen (Abb. 1 & 2, Tab. 2). Dies legt die Vermutung nahe, daß das Phytotelmata-Angebot für Weibchen eine größere Rolle spielt als die Anwesenheit von Bäumen. Insbesondere der Quadrant mit der größten *D. pumilio*-Dichte untermauert die Vermutung, weil dort zwar keine Bäume, aber eine Vielzahl möglicher Larvenablageplätze in Form wassergefüllter Blattachseln der *Heliconia* gefunden wurden.

Obwohl die Relation zwischen Weibchen und Zahl der Phytotelmata signifikant ist, war die erklärte Varianz von 66-67 % nicht besonders hoch (Tab. 2). Andere als die gemessenen Faktoren spielten bei der Bestimmung der weiblichen Populationsdichte im Quadranten vermutlich ebenfalls eine Rolle. Einer dieser Faktoren ist möglicherweise die Qualität der Phytotelmata als Ablagestelle. Wir fanden zum Beispiel oft hohe Anzahlen Phytotelmata (ca. 250 - >500) in *Dieffenbachia*-Fluren. Diese Vegetation war durch Pflanzen mit relativ kleinen Blattachseln [Volumina von ca. 2-4 ml (VAN WIJNGAARDEN & BOLAÑOS 1992)] gekennzeichnet, die oftmals ausgetrocknet waren. In Bananenplantagen wurden hingegen wesentlich weniger Phytotelmata gefunden (ca. 100 - 150). Die Wasseransammlungen in den Blattachseln der Bananenpflanzen waren allerdings deutlich größer (geschätzte Volumina um einen Faktor von 10-100 größer) und enthielten im allgemeinen selbst in der Trockenzeit noch Wasser. Es ist leicht vorstellbar, daß die Überlebenschancen der Larven in dieser Art Phytotelmata größer sind als in kleineren Blattachseln und möglicherweise von den Weibchen bevorzugt werden.

Ein weiterer Faktor, der vielleicht den Zusammenhang zwischen der Zahl der weiblichen Tiere und den Phytotelmata nicht optimal zum Ausdruck bringen ließ war die Tatsache, daß wir die Zahl potentieller Larvenablageplätze durch Schätzungen zu ermitteln versucht haben. Damit ist das Risiko verbunden, daß wir Larvenablageplätze übersehen oder nicht als solche erkannt haben. Unsere Beobachtungen sowie

die darauf beruhende Regressionsanalyse sind daher als Hypothesenaufbau zu bewerten. Einen Hypothesentest, in dem unter experimentellen Bedingungen Umweltvariable eingeführt werden, könnte erst belegen, ob die von uns wahrgenommenen Relationen zwischen Anzahl *D. pumilio* und bestimmten Umweltvariablen tatsächlich bestehen.

### Danksagung

Wir danken der Stiftung zur Förderung der Herpetologie (SBH, Niederlande) für die finanzielle Unterstützung der Feldarbeit; THOMAS NIERMEIER für die Übersetzung des niederländischen Originaltexts früherer Versionen. BERNHARD MAYER, KLAUS HENLE und einem anonymen Revisor danken wir für ihre kritische Durchsicht und Korrektur des gesamten Manuskripts.

### Schriften

- BRUN-BLANQUET, J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf Floristischer Grundlage. – Jahrb. St. Gallener Naturwiss. Ges. **57**: 305-351.
- BRUST, D.G. (1993): Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: A frog that feeds its young. – J. Herpetol. **27**: 96-98.
- DONNELLY, M.A. (1989): Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pumilio*. – Ecol. Monogr. **59**: 207-221.
- DALY, J.W. & C.W. MYERS (1967). Toxicity of Panamanian poison frogs (*Dendrobates*): Some biological and chemical aspects. – Science, **156**: 970-973.
- DUCELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York (McGraw-Hill Book Company), pp. 670 S.
- HEINEN, J.T. (1992): Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. – Biotropica, **24**: 431-439.
- KAISER, H., L.A. COLOMA & H.M. GRAY (1994): A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from Martinique, French Antilles. – Herpetologica **50**: 23-32.
- MYERS, C.W., J.W. DALY & B. MALKIN (1978): A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá indians of Western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **161**: 309-365.
- MUDE, P., M. VAN DIJK & R. VAN WIJNGAARDEN (1996): Onderzoek naar biotoopvoorkeuren van de Aardbeikikker (*Dendrobates pumilio*) in Costa Rica. – Lacerta, **2**: 58-64.
- OUDE VOSHAAR, J. (1994): Statistiek voor onderzoekers. – Wageningen (Wageningen Pers), pp. 253 S.
- PANE, R.W. & P.W. LANE (1993): Genstat 5, Reference Manual. – Oxford (Clarendon Press), 749 S.
- SAVAGE, J.M. (1968): The dendrobatid frogs of Central America. – Copeia, **1968**: 745-776.
- SILVERSTONE, P.A. (1975): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* WAGLER. – Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist., **21**: 1-55.
- SILVERSTONE, P. A. (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* BIBRON in SAGRA (family Dendrobatidae). – Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist., **27**: 1-53.
- STARRETT, P. (1960): Descriptions of tadpoles of Middle American frogs. – Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, **10**: 1-37.
- TOSI, J.A. (1969): Mapa ecológico, República de Costa Rica: Según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.H. Holdridge. – San José (Centro Científico Tropical).

- VAN WIJNGAARDEN, R. & F. BOLAÑOS (1992): Parental care in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae), with a description of the tadpole. – J. Herpetol., **26**: 102-105.
- WEYGOLDT, P. (1987): Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., **25**: 51-67.
- ZIMMERMANN, H. & E. ZIMMERMANN (1988): Ethotaxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). – Salamandra, **24**: 125-160.

Eingangsdatum: 21. August 2000

Verfasser: RENÉ VAN WIJNGAARDEN, Alterra Green World Research, Postbus 47, NL – 6700 AA Wageningen, Niederlande. E-Mail: r.p.a.vanwijngaarden@alterra.wag-ur.nl; PAUL VAN DEN BRINK, Alterra Green World Research, Postbus 47, NL - 6700 AA Wageningen, Niederlande. E-Mail: p.j.vandenbrink@alterra.wag-ur.nl