

Linzer biol. Beitr.	34/2	1267-1284	20.12.2002
---------------------	------	-----------	------------

## **Biodiversität und Zoogeographie der Amphibien Fauna von Caparo, Venezuela.**

H.-P. REINTHALER & M. ILJA FISTAR

**Abstract:** The present study focuses on the diversity and biogeography of amphibian communities in the forest reserve of Caparo, Venezuela. 26 species of amphibians totalling 749 specimens were registered in the study area. A detailed analysis of the regional and local amphibian diversity and biogeography is presented. The study also emphasizes the dynamic of anuran diversity along a successional gradient in selected plots.

**Resumen:** El estudio presente enfoca la diversidad y biogeografía de comunidades de anfibios en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela. 26 especies de anfibios con un total de 749 Individuos fueron registrados en el área de estudio. Un análisis detallado de la diversidad y biogeografía local como regional de la fauna de anfibios es presentado. Adicional se hace un hincapié en la dinámica de la diversidad de anuros a largo de un gradiente sucesional en parcelas seleccionadas.

**Key words:** Amphibian communities, diversity, biogeography, forest reserve of Caparo, Venezuela.

**Palabras claves:** Comunidades de anfibios, diversidad, biogeografía, Reserva Forestal de Caparo, Venezuela.

### **Einleitung**

Obwohl die Amphibiengemeinschaften des tropischen Regenwaldes zu den artenreichsten der Erde zählen, ist sehr wenig über ihre Struktur und Dynamik bekannt. Die meisten Studien haben sich auf ein sehr eingegrenztes Gebiet in den Tropen konzentriert, und lassen sich meist in zwei Gruppen einteilen, jene, die nur wenige Arten einer Gemeinschaft umfassen, und die meist auch experimentelle Studien sind (z.B. HAIRSTONE 1981, MORIN 1983, WILBUR 1987, WILBUR & FAUTH 1990), und jene, die ganze Amphibiengemeinschaften einer Region untersuchen, wobei es sich in der Mehrzahl um Beobachtungsstudien handelt (z.B. CRUMP 1971, DUELLMAN 1978).

Die Mehrzahl der Untersuchungen in der Neotropis konzentrieren sich in der Amazonasregion und deren angrenzenden Gebieten. Bei diesen Untersuchungen wurde entweder auf verschiedene ökologische Aspekte von Amphibiengemeinschaften oder auf die Amphibienfauna bestimmter Gebiete und deren Biologie eingegangen (z.B. CRUMP 1971, HEYER & BELLIN 1973, DUELLMAN 1978, 1995, TOFT & DUELLMAN 1979, WEYGOLDT 1986, LESCURE & GASC 1986, AICHINGER 1987, CARDOSO et al. 1989, HÖDL

1990, ALLMON 1991, RODRIGUEZ 1992). In Mittelamerika sind besonders die Studien über bodenbewohnende Anurengemeinschaften (LIEBERMAN 1986), Hylidengemeinschaften (DONNELLY & GUYER 1994) und über Nahrungsanalysen und "foraging mode" von Amphibien zu erwähnen (TOFT 1981).

Untersuchungen in Venezuela beinhalten im Allgemeinen ökologische Verbreitungsanalysen, sogenannte "Checklists". Drei dieser Untersuchungen sind auf Savannengebiete in den Estados Bolívar und Apure (STATON & DIXON 1977, HOOGMOED & GORZULA 1979, LAMOTTE & SOLANO 1989), und eine auf die Andenregion (PIÑERO & DURANT 1993) beschränkt. Insbesondere sei darauf hingewiesen, daß die Studie von LAMOTTE & SOLANO (1989) auch Vergleiche zwischen den Savannenökosystemen von Calabozo (Venezuela) und Westafrika und deren Anurenarten unternimmt.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Waldreserve von Caparo in den westlichen Llanos von Venezuela, welche durch einen halbimmergrünen Regenwald mit einer viermonatigen Trockenzeit gekennzeichnet ist, durchgeführt. Dieses Gebiet ist nicht nur biogeographisch von Interesse (RIVERO-BLANCO & DIXON 1979, PRANCE 1982, CEBALLOS 1995), sondern auch aus der Sicht des Naturschutzes von höchster Priorität, zählen doch die tropischen Trockenwälder (dazu gehören auch die eben erwähnten halbimmergrünen Regenwälder) nicht nur in Venezuela (VEILLON 1976), sondern in den gesamten Tropen zu den am meisten gefährdeten Ökosystem (JANZEN 1988).

### Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der "Unidad I" der Waldreserve von Caparo, Venezuela. Diese Waldreserve befindet sich im Südwesten des Bundesstaates Barinas ( $7^{\circ}26' - 7^{\circ}40'$  nördlicher Breite und  $70^{\circ}45' - 71^{\circ}02'$  westlicher Länge) und gehört geographisch zu den westlichen Llanos Venezuelas, die einen Teil der Großlandschaft der "Llanos de Orinoco" (Kolumbien und Venezuela ca. 400.000 km<sup>2</sup>) bilden (Abb. 1). Die westlichen Llanos waren ursprünglich mit Wald bedeckt und erstrecken sich in einem 100-150 km breiten Saum entlang des Fußes der Andenkordillere. Weiter nach Osten hin gehen sie in die waldfreien Savannen-Llanos über, die sich noch 400 km bis zum Orinoko ausdehnen.

Die Waldreserve von Caparo liegt in einer alluvialen Ebene, die vom Rio Caparo und Rio Uribante durchquert wird. Es handelt sich um ein pleistozän-holozänes Aufschüttungsgebiet von Andenmaterial. Das Relief ist im Allgemeinen fast eben mit einer durchschnittlichen Meereshöhe von 140m. Es besteht eine leichte Neigung des Geländes in Richtung Südwest von weniger als 1%, dies stellt auch gleichzeitig die Entwässerungsrichtung dar. Die Höhenunterschiede zwischen den höheren Geländeformen (diques, bancos) und den niederen Geländeeinheiten (cubetas, bajíos) sind vom geringem Ausmaß (weniger als 2m, auf relativ langen Abschnitten). Trotz der geringen Differenz haben diese Geländeunebenheiten einen großen Einfluß auf die Wasserverteilung und in Folge auf die Vegetation und ökologischen Bedingungen des Gebietes (VINCENT 1970, TORRES 1975, FRANCO 1979, 1982).

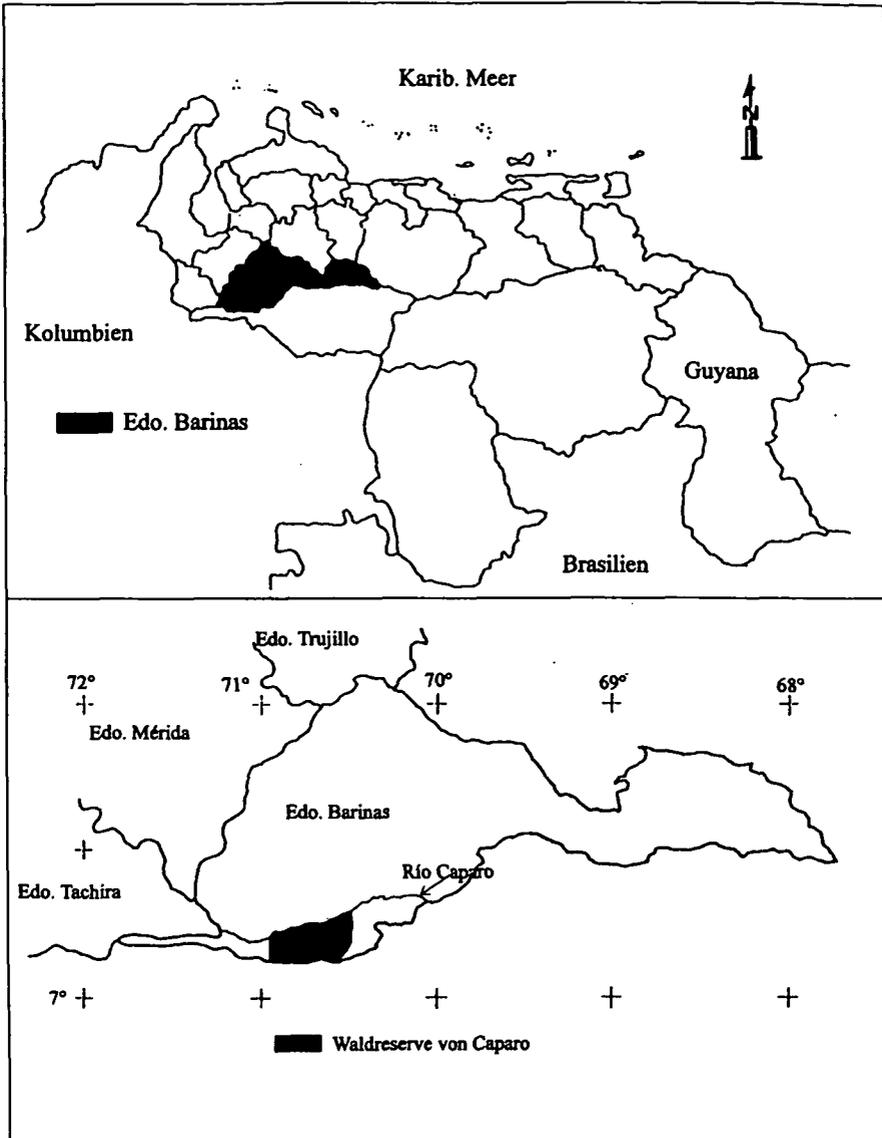


Abb. 1: Geographische Lage der Waldreserve von Caparo in Venezuela und im Bundesstaat (Edo.) Barinas (beide Abbildungen nicht maßstabsgetreu).

### Klima

Das Klima der Region ist durch eine ausgeprägte Trockenzeit von vier Monaten gekennzeichnet. Der durchschnittliche Jahresgesamtniederschlag im Untersuchungsgebietes beträgt 1781,0mm. Die Niederschläge weisen, wie bereits oben erwähnt, eine ausge-

prägte jahreszeitliche Verteilung auf, mit einer Trockenzeit von Dezember bis März und einer Regenzeit von April/Mai bis November. Die trockensten Monate sind Jänner und Februar, wo praktisch kein Regen fällt. Der regenreichste Monat, ist der Juli mit durchschnittlich 256,0mm Niederschlag. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 24,6 °C mit einer Amplitude zwischen dem kältesten Monat (Juli) und dem wärmsten Monat (März) von 2,5 °C. Die täglichen Temperaturschwankungen sind in der Trockenzeit (11,6 °C) stärker als in der Regenzeit (6,0 °C). Die täglichen Tiefstwerte traten zwischen 4 und 6 Uhr am Morgen auf, während die Höchstwerte zwischen 14 und 16 Uhr registriert wurden.

### **Vegetation**

Die Vegetation des Gebietes ist bis jetzt sehr eingehend studiert worden (VINCENT 1970, FINOL 1972, TORRES 1975, PULIDO 1978, SOBREVILA 1982, GIMMARRESI 1989, UZCATEGUI 1989, HERNANDEZ 1992), wobei alle diese Arbeiten auf eine große Mannigfaltigkeit dieser hinweisen. Auf engstem Raum sind hier hohe und niedrige, palmenreiche und palmenarme, sowie alle Übergänge von saisonalen oder halbimmergrünen zu fast immergrünen Waldbeständen anzutreffen, einschließlich baumfreie Überflutungssavannen. Die Vegetationsklassifikation der Region variiert stark, und reicht von "trockenen tropischen Wald" ("dry tropical forest") bis "wechselgrüne, mesophytisch, tropische und subtropische Wälder Kolumbiens und Venezuelas (Alisio - Wälder) abhängig von dem jeweiligen Autoren (EWEL & MADRIZ 1968, HUECK & SEIBERT 1972, VARESCHI 1980, HUBER & ALARCÓN 1988). Floristisch gesehen muß die Waldreserve als außerordentlich divers betrachtet werden. HERNANDEZ & GUEVARA (1994) registrierten in ihrer Artenliste 439 Pflanzenarten für die "Unidad I". Nicht eingeschlossen in dieser Liste ist die Mehrzahl der epiphytischen und kryptogamen Arten.

### **Methodik**

Für den Zweck dieser Studie wurden fünf Parzellen unterschiedlicher Größe, Hydrologie und Vegetation ausgewählt. Jede Parzelle wurde in 10×10m Quadranten unterteilt, wobei jeder Quadrant wiederum in vier Subquadranten von 5×5m Ausmaß aufgeteilt wurde. Die Größe der Parzellen wurde aufgrund der Ausdehnung des Wasserkörpers bei maximalem Wasserstand im Jahr vor der Studie, plus einem Vegetationssaum um diesen Wasserkörper festgelegt.

Drei von den Parzellen, "Pozo Los Litros (PLL)", "Pica 8 Auxilar (P8X)" und "Rodal 12 (R12)" stellen eine Sukzessionsserie dar, wobei PLL ein "ungestörter" Primärwald ist, P8X vor ca. 5-6 Jahren und R12 ein Jahr vor Beginn der Studie ein Holzlagerplatz waren und Sukzessionsstadien sind. Die Parzelle "Pica 8 (P8)", welche neben dem Camellon Central (zentraler Fahrweg) liegt, wird jährlich durch die sogenannte "Säuberung" dieses Weges, gestört. Die Parzelle "Savanne (SAV)" liegt im nördlichen Bereich des Studiengebietes. Sie wird als Referenzparzelle angesehen, um festzustellen, welche Amphibienarten fähig sind, die Parzellen der verschiedenen Sukzessionsstadien im Wald zu besiedeln.

Zur Untersuchung der Amphibienfauna wurde die Methode "visual encounter survey

(VES)" (HEYER et al. 1994) angewendet. Der "VES" ist geeignet, um die Artendiversität, Zusammensetzung der Artengemeinschaft und die relative Abundanz der Arten in der Gemeinschaft festzustellen, ist aber nicht geeignet, um Populationsdichten zu bestimmen. Als Basis für den "visual encounter survey" wurden die vorhandenen Quadranten benutzt, die in systematischen parallelen Linien nach Individuen abgesucht wurden (HEYER et al. 1994. Fig. 9B, S.87).

Für die Berechnung der Diversität wurden die Nummern von Hill (HILL 1973) und nicht die sonst sehr häufig gebrauchten Indizes von z.B. Shannon  $H'$ , Simpson oder  $\alpha$ -Diversität verwendet. Der Vorteil von dem Modell von Hill liegt in seiner Einfachheit und Interpretierbarkeit. Zusätzlich verbindet er die häufigsten Diversitätsindizes wie Artenreichtum, Shannon  $H'$  und Simpson, wie er auch die Einheiten, in welchen die oben genannten Indizes gemessen werden, vereinheitlicht (SEGNINI 1995). Weiters wurde keine Signifikanz-Probe der Diversitätsdaten durchgeführt, aufgrund der Probleme, die diese Analysen mit sich bringen (MAGURRAN 1988).

## Ergebnisse

### Diversität der Amphibienfauna

Insgesamt wurden 26 Amphibienarten registriert. Von diesen 26 Arten wurden *Pipa pipa* und *Leptodactylus* sp. (welcher in die *mystaceus*-Gruppe einzureihen ist; R. HEYER pers. Mitt.) nicht in den Studienparzellen gefunden (*P. pipa* nur im "Pozo Los Curitos" und *L. sp.* auf der Pica 8). Ebenfalls wurde *Leptodactylus macrosternum* nur außerhalb der Studienparzellen gefunden. Weiters wurde die Blindwühle *Siphonops annulatus*, nur ein einziges Mal in der Parzelle R12 beobachtet.

Für die Diversitätsanalyse in den Studienparzellen wurden nur jene Arten (22 Arten) herangezogen die auch dort gefunden wurden. Ausnahme stellt die Blindwühle dar, die als Zufallsfund betrachtet werden muss.

Insgesamt wurden 749 (739 in den Parzellen) Individuen von 26 (22 in den Parzellen) Arten. Tab. 2 zeigt die Individuenanzahl für jede Anurenart. Die häufigste Art ist *Hyla minuscula* mit 106 registrierten Individuen, gefolgt von *Physalaemus pustulosus* mit 85 Individuen, *Scinax rostrata* mit 77 Individuen und *Leptodactylus pallidirostris* mit 70 Individuen. Die Arten mit der niedrigsten Individuenzahl sind *Elachistocleis ovalis*, *Leptodactylus bolivianus* und *Pipa pipa* (drei Individuen), *Bufo marinus* (zwei Individuen) und *Leptodactylus* sp. und *Siphonops annulatus* (einem Individuum).

**Tabelle 1:** Liste der Amphibienarten aus dem Untersuchungsgebiet. Die Nomenklatur richtet sich nach FROST (1985) und DUELLMAN (1993).

FAMILIE	ART
Bufonidae	<i>Bufo granulatus</i> SPIX 1824
	<i>Bufo marinus</i> (LINNAEUS 1758)
	<i>Bufo typhonius</i> (LINNAEUS 1758)
Hylidae	<i>Hyla crepitans</i> WIED-NEUWIED 1824
	<i>Hyla lanciformis</i> (COPE 1870)
	<i>Hyla microcephala</i> COPE 1886
	<i>Hyla minuscula</i> RIVERO 1971
	<i>Hyla punctata</i> (SCHNEIDER 1799)
	<i>Hyla vigilans</i> SOLANO 1971
	<i>Phrynohyas venulosa</i> (LAURENTI 1768)
	<i>Phyllomedusa hypocondriasis</i> (DAUDIN 1802)
	<i>Phyllomedusa tarsius</i> (COPE 1868)
	<i>Scinax rostrata</i> (PETERS 1863)
	<i>Scinax rubra</i> (LAURENTI 1768)
Ichthyophiidae	<i>Siphonops annulatus</i> (MIKAN 1820)
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus bolivianus</i> BOULENGER 1898
	<i>Leptodactylus fuscus</i> (SCHNEIDER 1799)
	<i>Leptodactylus labialis</i> (COPE 1864)
	<i>Leptodactylus macrosternum</i> MIRANDA-RIBEIRO 1926
	<i>Leptodactylus pallidirostris</i> LUTZ 1930
	<i>Leptodactylus</i> sp.
	<i>Physalaemus enesefae</i> HEATWOLE, SOLANO & HEATWOLE 1965
	<i>Physalaemus pustulosus</i> (COPE 1864)
Microhylidae	<i>Elachistocleis ovalis</i> (SCHNEIDER 1799)
Pipidae	<i>Pipa pipa</i> (LINNAEUS 1758)
Pseudidae	<i>Pseudis paradoxa</i> (LINNAEUS 1758)

Die meisten Amphibienarten wurden in der Parzelle P8 registriert (19 Arten), nur die drei Bufoniden-Arten wurden nicht in dieser Parzelle beobachtet. 15 Arten wurden in der Parzelle P8X, 13 Arten in der Parzelle PLL, 12 Arten in der Parzelle R12 und 11 Arten in der Parzelle SAV gefunden. Ebenfalls wurden die meisten Individuen in der Parzelle P8 registriert (208 Individuen), weiters wurden 180 Individuen in der Parzelle PLL, 131 in der Parzelle R12, 117 Individuen in der Parzelle SAV und 103 Individuen in der Parzelle P8X beobachtet. Die Abundanzverteilung ist in den Parzellen PLL und R12 durch die hohe Individuenzahl der Arten *S. rostrata* (66 Individuen in PLL) und *P. pustulosus* (59 Individuen in R12) gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu weisen die Parzellen P8 und P8X eine ausgeglichene Artenabundanz auf. Die Parzelle SAV ist intermediär zwischen diesen beiden Gruppen, mit einer leichten Dominanz von *L. pallidirostris* (26 Ind.) und *H. minuscula* (25 Ind.).

**Tabelle 2:** Gesamtindividuenzahl und Individuen/Stunde der 22 Anurenarten in den fünf Studienparzellen. (Ind. = Individuen)

	PLL	P8X	R12	P8	SAV	Rest	Total
	Ind.	Ind.	Ind.	Ind.	Ind.	Ind.	Ind
<i>B. granulosis</i>	0	3	1	0	1	0	5
<i>B. marinus</i>	0	2	0	0	0	0	2
<i>B. typhonius</i>	12	0	0	0	0	0	12
<i>H. crepitans</i>	1	10	2	9	4	0	26
<i>H. lanciformis</i>	8	11	3	25	2	0	49
<i>H. microcephala</i>	5	9	2	15	0	0	31
<i>H. minuscula</i>	26	9	14	32	25	0	106
<i>H. punctata</i>	1	5	0	5	3	0	14
<i>H. vigilans</i>	0	9	1	27	5	0	42
<i>S. rostrata</i>	66	0	0	11	0	0	77
<i>S. rubra</i>	1	1	0	9	2	0	13
<i>P. venulosa</i>	0	0	0	8	0	0	8
<i>P. hypocondrialis</i>	0	4	8	11	0	0	23
<i>P. tarsius</i>	20	0	0	13	0	0	33
<i>S. annulatus</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>L. bolivianus</i>	0	0	0	1	0	2	3
<i>L. fuscus</i>	0	6	22	1	17	0	46
<i>L. labialis</i>	1	17	9	1	19	0	47
<i>L. macrosternum</i>	0	0	0	0	0	4	4
<i>L. pallidirostris</i>	31	5	4	4	26	0	70
<i>L. sp.</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>P. enesefae</i>	0	2	5	5	0	0	12
<i>P. pustulosus</i>	7	10	59	9	0	0	85
<i>E. ovalis</i>	0	0	0	3	0	0	3
<i>P. pipa</i>	0	0	0	0	0	3	3
<i>P. paradoxa</i>	1	0	0	19	13	0	33
<b>Total (Individuen)</b>	180	103	131	208	117	10	749
<b>Artenanzahl</b>	13	15	12	19	11		26

Diese Resultate reflektieren sich auch in den Diversitätswerten der einzelnen Parzellen. Die Parzelle mit dem höchsten Wert (Nummern von Hill) ist P8, gefolgt von von P8X, die Parzellen mit den niedrigsten Werten sind PLL und R12. Die Parzelle SAV nimmt eine intermediäre Stellung ein. Für den Evenness-Index zeigt die Parzelle P8X den höchsten Wert und ist somit die ausgeglichene Parzelle in ihrer Artenzusammensetzung und deren Abundanz. Die weitere Reihenfolge ist P8, SAV, PLL und R12, welches wiederum die schon beobachteten Resultate aus den Arten- und Individuenzahlen bestätigt (Tab. 3).

**Tabelle 3:** Anuren-Diversitätswerte ( $N^\circ$  von Hill  $N_1$ ) und Evenness-Werte (E) in den fünf Studienparzellen (PLL - SAV). $N_{-\infty}$  bis  $N_{+\infty}$  = Nummern von Hill

E = Evenness-Index nach Shannon

	PLL	P8X	R12	P8	SAV
$N_{-\infty}$	185,3	125,0	142,8	200,0	125,0
$N_0$	13	15	12	19	11
$N_1$	6,62	12,43	5,81	13,87	7,42
$N_2$	4,76	11,11	3,85	11,77	6,67
$N_{+\infty}$	2,72	5,88	2,22	6,67	4,54
E	0,74	0,93	0,71	0,89	0,83

Bei der Analyse der Similarität zeigt die Parzelle PLL die niedrigsten Werte mit den Parzellen R12 und P8X. Die höchsten Werte der Similarität weist die Parzelle P8X mit Parzelle P8 und SAV auf. Analysiert man die Arten, welche die Parzellen gemeinsam aufweisen, so zeigt die Parzelle P8X und P8 mit 13 Arten den höchsten Wert, vor den Parzellen P8 und PLL sowie P8X und R12, die je 12 Arten gemeinsam besitzen. Während die Parzellen P8X und SAV den höchsten Similaritätswert zeigen, sind nur 10 gemeinsame Arten beobachtet worden (Tab. 4).

**Tabelle 4:** Similaritätswerte (untere Hälfte der Tabelle) nach Sørensen und Anzahl der gemeinsamen Arten (obere Hälfte der Tabelle) in den fünf Studienparzellen.

	PLL	P8X	R12	P8	SAV
PLL	/	9	7	12	8
P8X	0,26	/	12	13	10
R12	0,22	0,44	/	11	8
P8	0,40	0,48	0,31	/	10
SAV	0,38	0,49	0,41	0,36	/

### Zoogeographie

Für die regionale zoogeographische Analyse wurden 24 Anurenarten (ausgenommen sind *Leptodactylus* sp. und *Siphonops annulata*) herangezogen, um dann für die lokale Analyse nur jene Arten zu betrachten, die in den fünf Studienparzellen registriert wurden. Die Verbreitungsareale und -daten für die einzelnen Arten wurden aus LAMARCA (1992, 1997) und DUELLMAN (1999) übernommen. Danach zeigen acht Arten (*H. microcephala*, *H. minuscula*, *S. rostrata*, *L. labialis*, *L. marcosternum*, *P. enesefae*, *P. pustulosus* und *P. paradoxa*) eine typische "Los Llanos-Verbreitung", jene geographische Region, wo auch das Studiengebiet liegt. Vier Anurenarten (*L. bolivianus*, *L. fuscus*, *S. rubra* und *P. hypocondrialis*) weisen sowohl eine Verbreitung in den Los Llanos als auch im amazonischen Tiefland auf. Weitere drei Arten (*B. typhonius*, *H. punctata* und *P. pipa*) sind amazonischen Ursprungs und neu für das Studiengebiet, wobei zu erwähnen ist, daß PEFAUR & DIAZ DE PASCUAL (1987) *P. pipa* für das westliche Barinas und *B. typhonius* für die südlichen Andenabhänge registrierten. Sechs weitere Anurenarten (*B. granulatus*, *B. marinus*, *H. crepitans*, *P. venulosa*, *L.*

*pallidirostris* und *E. ovalis* ) weisen eine kommune Verbreitung in ganz oder fast ganz (hier meist südlich der Anden) Venezuela auf. Die drei restlichen Arten sind ebenfalls neu für das Studiengebiet, wobei *H. vigilans* sein ursprüngliches Verbreitungsgebiet in der Zone "Sur del Lago", nördlich der Andengebirgskette besitzt. Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet von *H. lanciformis* liegt im zentralen Teil Venezuelas und zwar südlich der Cordillera de la Costa, jedoch wurde diese Art schon von PEFAUR & DIAZ DE PASCUAL (1987) für den südlichen Andenabhang erwähnt, und *P. tarsius* stellte zum Zeitpunkt der Studie überhaupt einen Neufund für Venezuela dar.

Insgesamt kann die Anurenfauna von Caparo als "Los Llanos-Fauna" (30% der Arten sind Llanos-Elemente) mit einem nicht unerheblichen amazonischen Einfluß bezeichnet werden. Trotz der Nähe der Andenkordillere konnten keine typischen andinischen Faunenelemente registriert werden. Der Nachweis *B. typhonius* und *H. lanciformis* an den südlichen Abhängen erfolgte in einer Höhe von 1.200m s. m. und daher können diese beiden Arten nicht als wirkliche andinische Elemente bezeichnet werden. Des weiteren zeigen diese beiden Arten eine zusätzliche amazonische (*B. typhonius*) und zentralvenezolanische (*H. lanciformis*) Verbreitung. Interessant ist die Tatsache, daß keine der so typischen andinischen Gattungen wie z.B. *Colostethus*, *Eleutherodactylus* und die Gruppe der Centrolenidae, welche auch Arten im amazonischen Bereich aufweisen, einen Vertreter in der biogeographischen Region "Los Llanos" zeigen.

Bei der Analyse zur lokalen Verbreitung, d. h. im Studiengebiet, der Anurenarten können sogenannte Ubiquisten, jene Arten, die in allen Habitaten zu finden sind (*L. pallidirostris*, *P. pustulosus*, *H. minuscula*, *H. lanciformis*, *H. crepitans* und *H. microcephala*), von jene Arten, die nur offene Habitats (*B. marinus*, *B. granulatus*, *L. fuscus*, *L. labialis*, *L. macrosternum*, *P. enesefae*, *H. punctata*, *H. vigilans*, *P. hypocondrialis*, *S. rubra* und *P. paradoxa*), sowie von jenen Arten, die fortgeschrittene Sukzessionsstadien einschließlich der Primärvegetation besiedeln (*S. rostrata* und *P. tarsius*), unterschieden werden. Die einzige Art, die nur Waldhabitate bevorzugt, war *B. typhonius*. Im Falle von *P. venulosa*, beschränkt sich sein Vorkommen während der Fortpflanzungsperiode auf Sukzessionsstadien, außerhalb der Reproduktionszeit war diese Art im Primärwald zu finden.

Eine Sonderfall stellt *P. pipa* dar, welche bis jetzt nur im "Pozo Los Curitos", einem permanenten Wasserkörper mit Casidal-Vegetation in seiner Umgebung, nachgewiesen werden konnte. Gründe für die sehr eingeschränkte Verbreitung dieser Art sind unbekannt.

Die Vorkommen von *L. bolivianus* und *E. ovalis* können prinzipiell offenen Habitats zugeordnet werden, jedoch wurden auch Individuen in Waldhabitat (*L. bolivianus* bei "Pozo Los Totumos", *E. ovalis* entlang der "Pica 8") gefunden.

Ein tiergeographischer Aspekt, welcher für die Sukzession der Anurengemeinschaften von Bedeutung ist, bezieht sich auf die Besiedlungsdynamik von Flächen, wo durch Waldnutzung eine sekundäre Sukzessionsabfolge gestartet wird. Aufgrund zusätzlich gesammelter Daten außerhalb der Studienparzellen konnte beobachtet werden, daß Anurenarten der frühen Sukzession, aber auch der fortgeschrittenen Sukzession (wie z.B. *P. hypocondrialis*, *P. pustulosus*, *P. enesefae*, *L. labialis*, *L. fuscus*) die Picas oder Waldwege (im Allgemeinen lineare Störungen in der geschlossenen Waldfläche) als Verbreitungsstrassen benutzen. Auf diese Weise konnten Individuen der erwähnten Arten Frühsukzessions-Inseln im Primärwald erreichen. Zum Anderen muß aber auch

angenommen werden, obwohl nicht durch Funddaten belegt, daß Arten, die prinzipiell im Waldökosystem vorkommen (*P. tarsius* und *S. rostrata*), diese Picas nutzen, um zu fortgeschrittenen Sukzessionshabitaten (z.B. Parzelle P8) zu gelangen. Es scheint, daß diese Picas, obwohl keine Studien über den Einfluß von Breite und Frequenz der Störungen auf deren Funktionalität gemacht wurden, als wichtige Besiedelungs- und Verbreitungsstrassen im Waldökosystem für die Anurenarten dienen.

Wie einleitend erwähnt wurde die Parzelle SAV als Referenzparzelle herangezogen. Aus Analyse der vorliegenden Daten können die Arten *L. labialis*, *L. fuscus* und *P. paradoxa* als lokale Savannenelemente bezeichnet werden, obwohl keine dieser drei Arten eine signifikative Präferenz in der Ökoprofilanalyse für diese Parzelle zeigt. *L. labialis* weist die höchste Abundanz in der Parzelle P8X, *L. fuscus* in der Parzelle R12 und *P. paradoxa* in der Parzelle P8 auf. Alle drei Parzellen zeigen aufgrund ihres Sukzessionsstadiums ähnliche Habitatcharakteristika wie die Parzelle SAV als natürliche Savanne. Dieses lokale Verbreitungsmuster, welches jene drei Arten zeigen, könnte ebenfalls als Hinweis auf die Rolle der Waldwege, als Wanderwege innerhalb des Waldökosystems, gedeutet werden.

Im Gegensatz dazu nutzen die Individuen von *L. pallidirostris* während ihrer schon erwähnten lokalen Migrationen zwischen den besiedelten Habitaten der Trockenzeit und Regenzeit nicht jene Picas. *L. pallidirostris* findet sich in der Trockenzeit mit hoher Abundanz in der Nähe von permanenten Wasserkörpern (Poza Los Litros und Poza Los Totumos), während in der Regenzeit sich die Art über das gesamte Studiengebiet "ausbreitet".

## Diskussion

Im Allgemeinen gilt die neotropische Region als eine der artenreichsten biogeographischen Einheiten auf unserem Planeten (WILSON 1988, MCNEELY et al. 1990, FRANCE 1994). Gleichmaßen verhält es sich mit der Artendiversität der Amphibien, in dieser Gruppe finden sich 1742 Arten oder ca. 44% aller Anurenarten in der neotropischen Region (DUELLMAN 1999). Venezuela sind rund 250 Amphibienarten bekannt (LAMARCA 1997). Nur Brasilien, Kolumbien, Ekuador und Peru weisen eine höhere Artenzahl innerhalb Südamerikas auf (LAMARCA 1995, DUELLMAN 1999).

Die Verteilung der Anurendiversität innerhalb Südamerikas zeigt eine positive Korrelation mit der Niederschlagsmenge und eine negative mit der Dauer der Trockenperiode (HEATWHOLE 1982, DUELLMAN 1988, CEBALLOS 1995). In diesem Zusammenhang weisen innerhalb des tropischen Tieflandes Südamerikas die Region um Santa Cecilia (Ekuador) mit 84 Arten (DUELLMAN 1978) und das Gebiet um Cocha Cashu (Peru) mit 81 Arten (RODRIGUEZ 1992) die größten Artenzahldiversitäten auf. Bei beiden Regionen handelt es sich um Studiengebiete am östlichen Andenabhang im oberen Amazonasbecken. Richtung Osten hin nimmt die Artenzahl ab und beträgt in Belem an der Amazonasmündung (Brasilien) nur noch 38 Anurenarten (CRUMP 1971). Diese obenerwähnte Korrelation (Artendiversität und Dauer der Trockenperiode) wird auch in den venezolanischen Llanos und im Chaco-Scrubforest in Paraguay deutlich. In drei untersuchten Gebieten in Paraguay, welche ein ähnliches Vegetationsmosaik und Niederschlagsmuster wie die Llanos in Venezuela aufweisen, wurden Artenzahlen zwischen 22 und 29

Anurenarten gefunden. Im Vergleich dazu weisen die beiden untersuchten Gebiete in Venezuela 26 bzw. 16 Anurenarten auf (DUELLMAN 1988). Überhaupt zeigt die biogeographische Region der "Los Llanos" eine verarmte Amphibienfauna, welche aus nur 31 Arten (30 Anuren, 1 Caeciliden) besteht (DUELLMAN 1999). Von den sieben endemischen Arten findet sich nur *Ph. enesefae* im Untersuchungsgebiet, alle anderen Arten sind auf das westliche Llanos-Gebiet von Kolumbien beschränkt.

Innerhalb Venezuelas zeigt sich bei der Gegenüberstellung von Gebieten mit ähnlichen Niederschlagsmustern, daß im vorliegenden Untersuchungsgebiet gleich viele Anurenarten vorkommen wie in der Region um El Manteco (Edo. Bolívar), welche eine typische Savannenvegetation mit Galeriewäldern aufweist (HOOGMOED & GORZULA 1979). Die anderen drei Studiengebiete (alle im Edo. Guarico gelegen), ebenfalls mit Savannenvegetation, zeigen eine geringere Artenzahl, mit jeweils 12, 15 bzw. 16 Arten (STATON & DIXON 1977, LAMOTTE & SOLANO 1989).

Analysiert man die taxonomische Komposition der Llanos Fauna, so konnten keine Arten der Gattungen *Eleutherodactylus* und der Dendrobatiden-Familie im Untersuchungsgebiet festgestellt werden. Diese Beobachtung steht im Einklang mit den Ergebnissen aus der Studie über die Anurendiversität der Neotropis von DUELLMAN (1988, 1999). Das Fehlen der beiden Gruppen ist auf die speziellen Fortpflanzungsmodi dieser zurückzuführen. *Eleutherodactylus* zeigt eine direkte Entwicklung und braucht daher ständig hohe Luftfeuchtigkeit in seinem Ökotope. Grund dafür, daß Vertreter dieser Gattung in Südamerika auf Gebiete mit ausgiebigen Niederschlägen beschränkt sind (z.B. westliches Amazonasbecken, östliche und westliche Andenabhänge). Zum Anderen zeigt die Mehrzahl der Dendrobatiden-Arten eine vom fließenden Wasser abhängige Fortpflanzung oder sehr spezialisierte Reproduktionsmodi (z.B. Eiablage in wassergefüllten Bromelientrichter) und die Gruppe ist daher in ihrer Verbreitung auf jene Gebiete mit genügend Niederschlag und fließenden Gewässern beschränkt. Die Gruppen der Centrolenidae und Hemiphractinae fehlen aufgrund ihrer Fortpflanzungsstrategie (beide zeigen ebenfalls Fließgewässer Abhängigkeit) fast komplett in den Tiefländern Südamerikas und zeigen einer rein andinische Verbreitung.

In der vorliegenden Untersuchung stellte die Gruppe der Hylinae (*Hyla*, *Scinax* und *Phrynohyas*) die meisten Arten (neun Arten oder 36%). Die nächstfolgende Gruppe sind die Leptodactylidae mit acht Arten (32%). Zusammen stellen diese beiden Gruppen fast 70% aller registrierten Anurenarten im Untersuchungsgebiet. Vergleichbare Studiengebiete, wie z.B. El Manteco, weisen eine sehr ähnliche taxonomische Komposition auf (35% Hylinae und 38 % Leptodactylidae), während im Gebiet der Grassavannen-Llanos der Anteil an Leptodactyliden deutlich zunimmt, wie z.B. in der "Hato Masagural" wo er 50% beträgt (STATON & DIXON 1977, HOOGMOED & GORZULA 1979, DUELLMAN 1988). Der Erfolg dieser beiden Gruppen in der Region um El Manteco und im Untersuchungsgebiet ist auf ihre Fortpflanzungsstrategien zurückzuführen. Während Hyliden stehende Wasserkörper für die Fortpflanzung bevorzugen, konstruieren die Leptodactyliden Schaumnester, worin sich die Larven entwickeln. Der Rückgang der Hylinae in der Grassavannen-Llanos ist wahrscheinlich auf die fehlende Busch- und Strauchvegetation, welche einige Arten als Ökotope bevorzugen, zurückzuführen. Vorallem finden sich in der Grassavannen-Llanos wieder jene Hyliden-Arten (*H. crepitans*, *H. microcephala*, *S. rubra*), die auch im Studiengebiet offenere Ökotope besiedeln. Im Gegensatz dazu besitzen hier die Leptodactyliden, aufgrund ihrer bodenbewohnenden Lebensweise und der

Schaumnestkonstruktion, Vorteile gegenüber der verlängerten Trockenzeit einerseits und der weniger diversen Vegetationsstruktur andererseits (HEYER 1969, HEYER & BELLIN 1973, DOWNIE 1984, DOBKIN u. GETTINGER 1985). Die unterschiedlichen Fortpflanzungsstrategien der beiden Gruppen spiegelt sich auch in ihrer Verbreitungsökologie wieder. Zeigen die Hyliinae eine gleich starke Artenabundanz im gesamten amazonischen Tiefland und in der Choco-Region Kolumbiens, so weisen die Leptodactyliden eindeutig eine Bevorzugung der Gebiete mit ausgeprägter Trockenzeit südlich und nördlich des amazonischen Tieflandes auf.

Im Zusammenhang mit der taxonomischen Komposition und Biogeographie sei noch auf fünf Arten mit besonderem Verbreitungsmuster eingegangen. *Rana palmipes* (Ranidae) wurde im Untersuchungsgebiet nicht registriert, zeigt jedoch ein Verbreitungsmuster eines typischen Llanos-Elementes (LAMARCA 1992). So wurde *R. palmipes* in verschiedenen Lokalitäten in Barinas und in der El Manteco Region beobachtet (HOOGMOED & GORZULA 1979, PEFAUR & DIAZ DE PASCUAL 1987).

*Dendrobates leucomelas* (Dendrobatidae) wurde im Gebiet von El Manteco, wie schon erwähnt eine Region mit ähnlichem Klima und Vegetation, registriert, nicht jedoch im Studiengebiet und in keinem anderen Untersuchungsgebiet nördlich des Rio Orinoco. Es scheint, daß aufgrund historisch-biogeographischer Gegebenheiten die Verbreitung der Gattungen *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Minyobates* und *Phobobates* in Venezuela auf die Gebiete südlich des Orinokos beschränkt bleibt.

*H. vigilans* wurde zum ersten Mal im Zuge dieser Studie in den Llanos nachgewiesen. Sein ursprüngliches Verbreitungsgebiet liegt nördlich der venezolanischen Anden in der sogenannten "Sur del Lago" Region (SOLANO 1971, LAMARCA 1992). Da *H. vigilans*, aufgrund ähnlicher klimatischer Verhältnisse in seinem ursprünglichen Verbreitungsareal, schon eine Adaptation an ein Klima mit Trockenzeit zeigt, kann eine Verbreitungsarealerweiterung oder vielleicht auch ein ursprüngliches Verbreitungsareal nördlich und südlich der Anden angenommen werden. Eine Ausdehnung seiner Verbreitung wäre über die Niederung von Tachira im westlichen Teil der venezolanischen Anden durchaus denkbar.

Ganz im Gegensatz dazu zeigt *P. tarsi* eine rein amazonische Verbreitung (DUELLMAN 1974) und wurde zum ersten Mal im Zuge dieser Studie in Venezuela nachgewiesen. Unlängst veröffentlichte Daten von LAMARCA (1996) beziehen sich auf die selbe Lokalität. Zwischen diesen beiden Verbreitungszentren liegen bis jetzt keine weiteren Nachweise von *P. tarsi* vor, obwohl angenommen werden muß, daß diese Anurenart auch im "Zwischengebiet" in den geeigneten Ökotopten vorkommt.

Ebenfalls eine amazonische Verbreitung zeigt *Pipa pipa* und es scheint auch hier ein Erstmachweis für die Gebiete der westlichen Llanos vorzuliegen, da weitere Fundmeldungen aus diesem Gebiet in der Literatur nicht zu finden sind. Ineressant ist auch die Verbreitung dieser Art innerhalb des Studiengebietes, wo *P. pipa* bis jetzt nur im sogenannten "Pozo Los Curitos" nachgewiesen werden konnte.

Der Endemismus der Anurenfauna im Besonderen, sowie der Herpetofauna im Gesamten in der Llanos Region muß als niedrig betrachtet werden (RIVERO-BLANCO & DIXON 1979). Von den 31 Arten sind nur sieben endemisch und nur *Ph. enesefae* findet sich im Untersuchungsgebiet, alle anderen Arten sind auf das westliche Llanos-Gebiet von Kolumbien beschränkt. Weiters können *H. minuscula* und *H. vigilans* in ihrer Verbrei-

tung auf die trockenen und halbtrockenen Zonen des nördlichen Südamerikas beschränkte Arten angesehen werden. Diese Armut an herpetologischem Endemismus in Trockenwäldern kann auch in anderen südamerikanischen Regionen (wie z.B. Chaco in Paraguay und Caatinga in Brasilien) beobachtet werden (CEBALLOS 1995). Obwohl der Endemismus in den Trockenwäldern des westlichen Mexikos (hier im speziellen die Reptiliengruppe) als außerordentlich hoch bezeichnet werden muß. Dort sind 43% der Herpetofauna auf diese Trockenwälder beschränkt (CEBALLOS 1995). Ähnliche Muster zeigen die Gruppen der Vögel und Säugetiere, wo ebenfalls niedrige Endemismen in Trockenwäldern die Regel sind, mit der Ausnahme von denen des westlichen Mexikos und des Chacos. Im nördlichen Kolumbien und Venezuela wurden nur drei endemische Säugetierarten registriert (EISENBERG 1989).

Betrachtet man die Diversität in den einzelnen Studienparzellen so kann folgende Sequenz beobachtet werden: Höchste Diversität in der Parzelle P8 und P8X, gefolgt von PLL, SAV sowie R12. Die Tatsache, daß sich die höchsten Diversitätswerte in den Übergangsstadien der Sukzession und nicht im Primärwald (Parzelle PLL) zu finden sind, wurde auch schon in verschiedenen anderen Studien von Vegetations Sukzession festgestellt (WHITTAKER & WOODWELL 1969, WHITTAKER 1975, SOUTHWOOD et al. 1979, BROWN & SOUTHWOOD 1987).

Die wenigen Daten, die in der Literatur vorliegen und einen Vergleich mit der faunistischen Diversität und jener der Vegetation analysieren, beziehen sich auf die Gruppe der phytophagen Insekten (SOUTHWOOD et al. 1979, BROWN u. SOUTHWOOD 1987) Vögel (BROWN & SOUTHWOOD 1987, BROSSET 1990, HELLE & MÖNKKÖNEN 1990) und auf Säugetiere (BROWN & SOUTHWOOD 1987, OCHOA et al. 1988). Hierbei zeigen die phytophagen Insekten ein ähnliches Muster wie die taxonomische Diversität, d. h. Anstieg der Diversität von frühen Sukzessionsstadien bis zum Übergang frühemittleren Sukzessionsstadien und dann Abnahme in späteren Stadien. Im Gegensatz dazu weisen Vögel und Kleinsäugetiere einen stetigen Anstieg während der gesamten Sukzessionsabfolge auf.

In der Herpetologie konzentriert sich die vorhandene Information meist auf die unterschiedliche Nutzung von Ökosystemen oder auf die Rekolonisationsabfolge (BENNETT et al. 1979, LIEBERMAN 1986, TWIGG & FOX 1991, BROWN & NELSON 1993), wobei in diesen Untersuchungen nicht immer deutlich eine Zu- oder Abnahme der Biodiversität in den verschiedenen Ökosystemen aus den Daten zu erkennen ist.

In diesem Zusammenhang weist CONNELL (1978) daraufhin, daß tropischen Korallenriffe und Regenwälder regelmäßige Störungen brauchen um ihre hohe Diversität zu halten, wobei diese Störungen nicht in zu kurzen oder zu langen Abständen hintereinander folgen sollten, d. h. einen intermediären Zyklus aufweisen. Connell nannte seine Hypothese die "intermediate disturbance hypothesis" (CONNELL 1978: 1303). In Bezug auf das Studiengebiet wäre es die Parzelle P8 wo sich dieser Störungszyklus am positivsten auf die Anrediversität, nicht jedoch auf die Pflanzendiversität, auswirkt. Die Tatsache, daß in dieser Studie nicht das Primärstadium die höchste Anrediversität aufweist, könnte neben der oben erwähnten "intermediate disturbance hypothesis", auch noch auf der Annahme beruhen, daß diese Übergangsstadien sowohl Elemente aus früheren Sukzessionsstadien als auch Elemente aus späteren Sukzessionsstadien enthalten (RICKLEFS 1990). Die rasche Zunahme der Diversität in den ersten Stadien, im Falle der vorliegenden Studie  $R12 > P8X > P8$ , kann assoziiert werden mit der Pflanzenarten-Diversitätszunahme eine Beziehung die auch schon MURDOCH et al.

(1972) bei Insekten feststellten. In den fortgeschrittenen Sukzessionsstadien beginnt dann die Vegetationsstruktur und -architektur einen immer größeren Einfluß auf die Anurenartenzusammensetzung und damit auch auf die Diversität zu gewinnen. Dabei werden Vegetationsstrukturelemente von frühen Sukzessionsstadien eliminiert und es kommt zu einer leichten Abnahme der Diversität. In der Beziehung der Parzellen P8 und P8X (ähnlich weit fortgeschrittene Sukzessionsstadien, aber höhere Diversität in der Parzelle P8), weist die Parzelle P8 den Vorteil eines weniger fluktuierenden Wasserkörpers auf und dadurch bedingt bessere Reproduktionsmöglichkeiten für Amphibien.

Die allgemeine Annahme, daß Diversität mit fortschreitender Sukzession zunimmt (MARGALEF 1968, ODUM 1969) konnte in Zusammenhang mit der Amphibienfauna in dieser Studie nicht bestätigt werden.

### Danksagung

Unser spezieller Dank gilt unseren Kollegen und Freunden Prof. Alejandro Guevara und Francisco Goyo für Ihre unermüdliche Mitarbeit im Feld, den Prof. Clemente Hernandez, Henry Rodriguez, Jose Guevara, die uns beim Bestimmen des Herbarmaterials behilflich waren, Ing. For. Juan Lopez, der uns die Satellitenaufnahmen von der Waldreserve zur Verfügung stellte, Prof. Arlene Suarez, Mario Fariñas und Amelia Pascual de Diaz für Ihre Unterstützung bei der statistischen Auswertung der Daten, sowie der Belegschaft des Campamento Cachicamo, die durch ihre ständige bereitwillige und menschliche Unterstützung einen großen Beitrag zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen. Schließlich möchte wir noch unseren Dank der Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Comodato ULA-MARNR, dem Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), sowie allen Freunden und Kollegen, die uns während der Durchführung der Arbeit in jeglicher Weise Unterstützung boten, aussprechen.

### Zusammenfassung

Die vorliegende Studie untersucht die Zoogeographie und Diversität von Anurengemeinschaften eines halbhimmergrünen Regenwaldes in der Waldreserve von Caparo. Diese Waldreserve befindet sich im Südwesten des Bundesstaates Barinas ( $7^{\circ}26'-7^{\circ}40'$  nördlicher Breite und  $70^{\circ}45'-71^{\circ}02'$  westlicher Länge) und gehört geographisch zu den westlichen Llanos Venezuelas, die einen Teil der Großlandschaft der "Llanos de Orinoco" (Kolumbien und Venezuela ca.  $400.000\text{km}^2$ ) bilden. Insgesamt wurden 26 Amphibienarten mit 749 Individuen im gesamten Studiengebiet registriert. 22 Arten mit 739 Individuen wurden in den fünf ausgewählten Studienparzellen gefunden. Es wird sowohl eine regionale als auch eine lokale Diversität und zoogeographische Analyse durchgeführt. Schwerpunkt wird auch auf die Sukzessionsabfolge in den ausgewählten Parzellen und ihre Diversitätsdynamik gelegt.

### Literatur

- AICHINGER M. (1987): Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. — *Oecologia* 71: 583-592.
- ALLMON W.D. (1991): A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. — *J. Trop. Ecol.* 7: 503-522.

- BENNETT S.H., GIBBSON J.W. & J. GLANVILLE (1979): Terrestrial activity, abundance and diversity of amphibians in differently managed forest types. — *Amer. Midland Nat.* **103**: 412-416.
- BROSSET A. (1990): A long term study of the rain forest birds in M'Passa (Gabon). — In: KEAST A. (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands: 259-274.
- BROWN G.W. & J.L. NELSON (1993): Influence of successional stage of *Eucalyptus regnans* (mountain ash) on habitat use by reptiles in the Central Highlands, Victoria. — *Aust. J. Ecol.* **18**: 405-417.
- BROWN V.K. & T.R.E. SOUTHWOOD (1987): Secondary succession: patterns and strategies. — In: GRAY A.J., CRAWLEY M.J. & P.J. EDWARDS (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, London: 315-337.
- CARDOSO A.J., ANDRADE G.V. & C.F.B. HADDAD (1989): Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. — *Rev. Brasil. Biol.* **49**: 241-249.
- CEBALLOS G. (1995): Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forest. — In: BULLOCK S.H., MOONEY H.A. & E. MEDINA (eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge: 195-220.
- CONNELL J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. — *Science* **199**: 1302-1310.
- CRUMP M.L. (1971): Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. — *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* **3**: 1-62.
- DOBKIN D.S. & R.D. GETTINGER (1985): Thermal aspects of anuran foam nests. — *J. Herpetol.* **19**: 271-275.
- DONNELLY M.A. & C. GUYER (1994): Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. — *Oecologia* **98**: 291-302.
- DOWNIE J.R. (1984): How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam and why? — *Copeia* **1984**: 778-780.
- DUELLMAN W.E. (1974): Taxonomic notes on *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) from the upper Amazon Basin. — *Herpetologica* **30**: 105-112.
- DUELLMAN, W.E. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — *Misc. Publ. Mus. Nat. Univ. Kansas* **65**: 1-352.
- DUELLMAN W.E. (1988): Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American Tropics. — *Ann. Miss. Bot. Gard.* **75**: 79-104.
- DUELLMAN W.E. (1993): Amphibian species of the world: Additions and corrections. — Univ. Kansas, Lawrence, Kansas, U.S.A.
- DUELLMAN W.E. (1995): Temporal fluctuations in abundance of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. *J. Herp.* **29**: 13-21.
- DUELLMAN W.E. (1999): Distribution patterns of amphibians in South America. — In: DUELLMAN W.E. (ed.), *Patterns of distribution of amphibians. A global perspective*. The John Hopkins. Univ. Press., Baltimore; London: 255-305.
- EISENBERG J.F. (1989): *Mammals of the Neotropics*. Vol. 1. The northern Neotropics. — University of Chicago Press, Chicago.
- EWEL J.J. & A. MADRIZ (1968): Zonas de vida de Venezuela. — Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas.
- FINOL H. (1972): Estudio fitosociológico de las Unidades II y III de la Reserva Forestal de Caparo. Estado Barinas. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida.
- FRANCO W. (1979): Die Wasserdynamik einiger Waldstandorte der West-Llanos Venezuelas und ihre Beziehung zur Saisonalität des Laubfalles. — *Diss. Universität Göttingen*: 201 + 4 Anhänge.

- FRANCO W. (1982): Estudio y levantamiento de sitios confines de manejo forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, Edo. Barinas. — Universidad de Los Andes, Facultad Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida.
- FROST D.R. (ed.) (1985): Amphibian species of the world. — Allen Press Inc. & Association of Systematic Collections, Lawrence, Kansas, U.S.A.
- GIMMARRESI A.M. (1989): Aplicación de un sistema de clasificación de formas de vida en el área de estudios ecológicos y de reserva biológica de Comodato ULA-MARNR de la Reserva Forestal de Caparo, Edo. Barinas. — Universidad de Los Andes, Facultad Ciencias Forestales, Escuela de Ingeniería, Mérida.
- HAIRSTONE N.G. (1981): An experimental test of a guild: salamander competition. — *Ecology* **62**: 65-72.
- HEATWOLE H. (1982): A review of structuring in herpetofaunal assemblages. — In: SCOTT N. Jr. (ed.), *Herpetological Communities*. U.S. Dept. of Interior, Fish & Wildlife Service, Wildlife Research Report 13, Washington, D.C.: 1-19.
- HELLE P. & M. MÖNKKÖNEN (1990): Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. — In: KEAST, A. (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands: 299-318.
- HERNANDEZ C. (1992): Incidencia de lianas en parcelas con diferentes límites diamétricos de explotación en un sector de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Centro de los Estudios Forestales de Postgrado, Mérida.
- HERNANDEZ C. & J.R. GUEVARA (1994): Especies vegetales de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. — *Cuaderno Comodato ULA-MARNR* **23**: 1-69.
- HEYER W.R. (1969): The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). — *Evolution* **23**: 421-428.
- HEYER W.R. & M.S. BELLIN (1973): Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. — *Herpetologica* **29**: 66-72.
- HEYER W.R., DONNELLY M.A., McDIARMID R.W., HAYEK L.-A.C. & M. FOSTER. (eds.) (1994): *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. — Smithsonian Institution Press, Washington D.C., London.
- HILL M.O. (1973): Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. — *Ecology* **54**: 427-432.
- HÖDL W. (1990): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: HANKE W. (ed.), *Biology and physiology of amphibians*. — *Fortschr. Zool.* **38**: 41-60.
- HOOGMOED M.S. & S.J. GORZULA (1979): Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). — *Zool. Meded.* **54**: 183-216.
- HUBER O. & C. ALARCON (1988): Mapa de vegetación de Venezuela. 1 : 2.000.000. — Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables und The Nature Conservancy, Caracas.
- HUECK K. & P. SEIBERT (1972): *Vegetationskarte von Südamerika*. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- JANZEN D.H. (1988): Tropical dry forests: the most endangered mayor tropical ecosystem. — In: WILSON, E.O. & F.M. PETER (eds.), *Biodiversity*. National Academic Press, Washington D.C.: 130-137.
- LAMARCA E. (1992): Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. — *Cuadernos Geográficos* **9**: 1-197.
- LAMARCA E. (1995): Crisis de biodiversidad en anfibios de Venezuela: Estudio de casos. — In: ALONSO M.E. (ed.), *La biodiversidad neotropical y la amenaza de las extinciones*. Cuadernos de Química Ecológica N° 4: 47-70.

- LAMARCA E. (1996): *Phyllomedusa tarsius* (rana lemur). — *Herp. Review* 27: 149.
- LAMARCA E. (1997): Lista actualizada de los anfibios de Venezuela. — In: LAMARCA E. (ed.), *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Catálogo zoológico de Venezuela. Vol. 1, Mérida, Venezuela: 103-120.
- LAMOTTE M. & H. SOLANO (1989): Amphibiens anoures de la savane de Calabozo (Venezuela) et des savanes de l'ouest africain: convergences et différences. — *Bull. Soc. Zool. France* 114: 27-46.
- LESCURE J. & J.P. GASC (1986): Partage de l'espace forestier par les amphibiens et les reptiles en amazonie du nord-ouest. — *Caldasia* 15: 707-723.
- LIEBERMAN S.S. (1986): Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. — *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 15: 1-72.
- MAGURRAN A.E. (1988): *Ecological diversity and its measurement*. — Croom Helm. London, Sydney.
- MARGALEF R. (1968): *Perspective in ecological theory*. — Univ. Chicago Press, Chicago.
- MCNEELY J.A., MILLER K.R., REID W.V., MITTERMEIER R.A. & T.B. WERNER (1990): *Conserving the World's biological diversity*. — IUCN, Gland, Schweiz.
- MORIN P.J. (1983): Competitive and predatory interactions in natural and experimental populations of *Notopthalmus viridescens dorsalis* and *Ambystoma tigrinum*. — *Copeia* 1984: 628-639.
- MURDOCH W.W., EVANS F.C. & C.H. PETERSON (1972): Diversity and pattern in plants and insects. — *Ecology* 53: 819-828.
- OCHOA J., SANCHEZ J., BEVILACQUA M. & R. RIVERO (1988): Inventario de los mamíferos de la Reserva Forestal de Ticoporo y la Serranía de los Pijiguaos, Venezuela. — *Acta Cient. Venez.* 39: 269-280.
- ODUM E.P. (1969): The strategy of ecosystem development. — *Science* 164: 262-270.
- PEFAUR J.E. & A. DIAZ DE PASCUAL (1987): Distribución ecológica y variación temporal de los anfibios del estado Barinas, Venezuela. — *Rev. Ecol. Latinoam.* 1: 9-19.
- PIÑERO B.J. & P. DURANT (1993): Dieta y hábitat de una comunidad de anuros de selva nublada en los Andes Merideños. — *Ecotropicos* 6: 1-9.
- PRANCE G.T. (ed.) (1982): *Biological diversification in the Neotropics*. — Columbia University Press, New York.
- PRANCE G.T. (1994): Comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. — *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 345: 89-99.
- PULIDO H. (1978): Uso de las técnicas de fotointerpretación en el análisis de la vegetación de la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, con el objeto de determinar un método indirecto de tipificación del bosque con fines de manejo forestal. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Fotogrametría, Mérida.
- RICKLEFS R.E. (1990): *Ecology*. — 3<sup>rd</sup>. Ed. W.H. Freeman & Co., New York.
- RIVERO-BLANCO C. & J.R. DIXON (1979): Origin and distribution of the herpetofauna of the dry lowland regions of northern South America. — In: DUELLMAN W.E. (ed.), *The South American herpetofauna: It's origin, evolution and dispersal*. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Monograph* N° 7: 281-298.
- RODRIGUEZ L.O. (1992): Structure et organisation du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie péruvienne. — *Rev. Écol. (Terre Vie)* 47: 151-197.
- SEGNINI S. (1995): Medición de la diversidad de especies. — In: ALONSO M.E. (ed.), *La biodiversidad neotropical y la amenaza de las extinciones*. *Cuadernos de Química Ecológica* N° 4: 95-118.
- SOBREVILA P. (1982): Consideración del sotobosque en la metodología de tipificación en la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas. — Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Caracas.

- SOLANO H. (1971): Una nueva especie del genero *Hyla* (Amphibia: Anura) de Venezuela. — *Acta biol. Venez.* 7: 211-218.
- SOUTHWOOD T.R.E., BROWN V.K. & P.M. READER (1979): The relationships of plant and insect diversities in succession. — *Bio. J. Linnean Soc.* 12: 327-348.
- STATON M.A. & J.R. DIXON (1977): The herpetofauna of the Central Llanos of Venezuela: Noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. — *J. Herpetol.* 11: 17-24.
- TOFT C.A. (1981): Feeding ecology of Panamian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. — *J. Herpetol.* 15: 130-144.
- TOFT C.A. & W.E. DUELLMAN (1979): Anurans of the lower Rio Llullapichis, Amazonian Peru: A preliminary analysis of community structure. — *Herpetologia* 35: 71-77.
- TORRES A. (1975): Ensayos de especies latifoliadas en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas, Venezuela. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Centro de Estudios Forestales de Postgrado, Mérida.
- TWIGG L.E. & B.J. FOX (1991): Recolonization of regenerating open forest by terrestrial lizards following sand mining. — *Aust. J. Ecol.* 16: 137-148.
- UZCATEGUI A. (1989): Estudio florístico de la Reserva Biológica "Juan Bolaños" en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo. Estado Barinas, Venezuela. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Escuela de Ingeniería Forestal, Mérida.
- VARESCHI V. (1980): Vegetationsökologie der Tropen. — Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- VEILLON J.-P. (1976): Las deforestaciones en Los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1950 a 1975. — In: HAMILTON L.S. (ed.), Conservación de los bosques húmedos de Venezuela. Sierra Club und Consejo de Bienestar Rural, Caracas: 97-110.
- VINCENT L. (1970): Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. — Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Centro de Estudios Forestales de Postgrado, Mérida.
- WEYGOLDT P. (1986): Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Fröschen an einem neotropischen Bergbach. — *Zool. Jb. Syst.* 113: 429-454.
- WILBUR H.M. (1987): Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. — *Ecology* 68: 1437-1452.
- WILBUR H.M. & J.E. FAUTH (1990): Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. — *Am. Nat.* 135: 176-204.
- WILSON E.O. (1988): The current state of biological diversity. — In: WILSON E.O. & F.M. PETER (eds.), Biodiversity. National Academic Press, Washington, D.C.
- WHITTAKER R.H. (1975): Communities and ecosystems. — 2<sup>nd</sup> Ed. MacMillan, New York.
- WHITTAKER R.H. & G.M. WOODWELL (1969): Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. — *J. Ecol.* 57: 155-174.

Anschrift der Verfasser: Dr. Hans-Peter REINTHALER  
Harruckerstraße 25,  
A-4040 Linz, Austria.

Prof. Miguel ILJA FISTAR  
Universidad de los Andes  
Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales  
Chorros de Milla, 5101 Mérida, Venezuela

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [0034\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Reinthaler Hans-Peter, Ilija Fistar Miguel

Artikel/Article: [Biodiversität und Zoogeographie der Amphibien Fauna von Caparo, Venezuela 1267-1284](#)