

***Phrynobatrachus francisci* im Comoé-Nationalpark, Elfenbeinküste: Lebensräume, Aktivität und Nahrung in der ausgehenden Trockenzeit**

MARK-OLIVER RÖDEL

Mit 5 Abbildungen und 3 Tabellen

Abstract

Habitat, activity, and food of Phrynobatrachus francisci in Comoé National Park, Ivory Coast, at the end of the dry season

In Comoé National Park the savanna inhabiting frog *Phrynobatrachus francisci* (BOULENGER, 1912) changes its habitats during the dry season. While living at ponds in the wet season, it can be traced only at the border of the river in the dry season. There it is only active during nighttime and within a few centimeters from open water. Habitat selection and activity time seem to be results of higher humidity. Analysis of excrements and dissected frogs as well as selected food choice experiments indicate that *P. francisci* is an opportunistic feeder. Although females have fully developed eggs, at the end of the dry season, reproduction did not occur in the remaining water bodies of river Comoé.

Key words: Anura: Ranidae: Petropedetinae: *Phrynobatrachus francisci*; Ivory Coast; dry season; habitat selection; activity; food.

Zusammenfassung

Phrynobatrachus francisci (BOULENGER, 1912) weicht im Comoé-Park in der Trockenzeit von der Savanne an die Ufer der noch wasserführenden Flüsse aus. Während er in der Regenzeit vornehmlich tagaktiv zu sein scheint, sind in der Trockenzeit ausschließlich nachtaktive Tiere zu beobachten. Tags verstecken sie sich unter Steinen, Holzstücken oder in Felsspalten. Nachts halten sie sich zum überwiegenden Teil in der unmittelbaren Uferzone auf. Lediglich gegen Morgen sind bei steigender Luftfeuchtigkeit auch in etwas uferferneren Arealen vereinzelt Frösche zu finden. Die Verstecke am Ufer werden nach Regenfällen verlassen, bei länger andauernden Trockenperioden jedoch erneut besiedelt. Die Wahl des Lebensraumes und der Aktivitätszeit scheint somit in erster Linie feuchtigkeitsabhängig zu sein. Das Nahrungsspektrum deckt sich mit den im Lebensraum vorhandenen und von der Größe zu bewältigenden Beutetieren. Obwohl die Gonaden zu Ende der Regenzeit zumindest teilweise ausgereift sind, wird in den still stehenden Flußabschnitten nicht abgelaicht.

Schlagworte: Anura: Ranidae: Petropedetinae: *Phrynobatrachus francisci*; Elfenbeinküste; Trockenzeit; Wahl des Lebensraums; Aktivität; Nahrung.

1 Einleitung

Der Wechsel zwischen Trocken- und Regenzeiten stellt an Anuren aus ariden oder semiariden Habitaten besondere Anforderungen (BENTLEY 1966,

LAMOTTE 1983, DUELLMAN & TRUEB 1986, McCLANAHAN et al. 1994). Während in der Regenzeit Wasser in ausreichender Menge vorhanden ist, müssen Frösche oft komplexe Strategien entwickeln, um die Trockenzeit zu überleben (LOVERIDGE 1976, LAMOTTE 1983). Viele Arten verbringen sie in selbst angelegten oder bereits bestehenden unterirdischen Verstecken (CHANNING 1976, TYLER 1989). Häufig sind sie dabei noch von einem gegen Austrocknung schützenden Kokon umgeben (LOVERIDGE & GRAYÉ 1979). Andere sind durch Änderungen ihrer Physiologie und Hautmorphologie in der Lage, die Trockenzeit exponiert an Vegetation sitzend zu überleben (DREWES et al. 1977, KOBELT & LINSENMAIR 1986, 1992, GEISE & LINSENMAIR 1986, 1988, SCHMUCK & LINSENMAIR 1988, SCHMUCK et al. 1988). Wieder andere ändern ihre Aktivitätszeiten zur Nacht hin oder wechseln den Lebensraum (LAMOTTE 1983, AMIET 1989). Charakteristisch für die Artenzusammensetzung in Trockengebieten sind, wegen des günstigeren Verhältnisses von Volumen zu Oberfläche (TYLER 1989), große Frösche sowie Arten mit Grabeinrichtungen (DUELLMAN & TRUEB 1986). Über auffallende Konvergenzen zwischen afrikanischen und südamerikanischen Savannenfröschen berichten LAMOTTE & SOLANO (1989). Im folgenden wird untersucht, wie *Phrynobatrachus francisci* (BOULENGER, 1912) (Abb. 1), einer der häufigsten Frösche des Comoé-Parks, in der ausgehenden Trockenzeit lebt. Diese Art verfügt wie alle ihre Verwandten über keinerlei Einrichtungen zum Graben und ist der kleinste bislang aus der westafrikanischen Savanne bekannte Frosch.

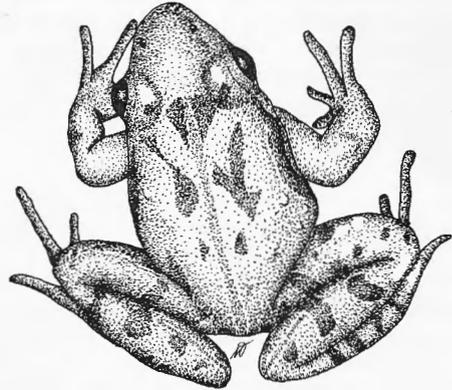


Abb. 1. Weiblicher *Phrynobatrachus francisci* aus dem Comoé-Park. Die schwarze Dorsalzeichnung ist nur bei wenigen Tieren vorhanden.

Female *Phrynobatrachus francisci* from Comoé-Park. The black dorsal pattern occurs only in few specimens.

2 Das Untersuchungsgebiet

Der Comoé-Nationalpark liegt im Nordosten der Elfenbeinküste zwischen $3^{\circ}01' - 4^{\circ}04'$ und $8^{\circ}05' - 9^{\circ}06'$ N (FGU-KRONBERG 1979, MÜHLENBERG & STEINHAEUER 1981). Das eigentliche Untersuchungsgebiet liegt im Süden des Parks. Landschaftsprägend ist hier eine lockere Busch-Baumsavanne mit mosaikartig eingestreuten Inselwäldern. Entlang der Flüsse erstrecken sich unterschiedlich breite Galeriewälder (POREMSKI 1991). Von April bis Oktober fallen zwischen 1100 und 1700 mm Niederschlag, wobei das Maximum im August/

September liegt und der Juli der trockenste Monat der Regenzeit ist. In der Trockenzeit von November bis März liegt die Gesamtniederschlagsmenge durchschnittlich unter 50 mm; die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 25 - 28°C (FGU-KRONBERG 1979). In der Regenzeit entstehen in der Savanne eine große Zahl meist flacher Gewässer, in der Trockenzeit enthalten lediglich die Flußläufe Wasser.

3 Material und Methoden

Nach der Arbeit von DE WITTE (1917) erschien keine neuere Gesamtbearbeitung der Gattung, so daß die Bestimmung von Fröschen dieser Gruppe immer mit Unsicherheiten behaftet ist. So hält PERRET (1966) *P. francisci* nur für Jungtiere von *P. natalensis*. Ich ordnete die untersuchten Tiere zu *P. francisci* nach den bei LAMOTTE & XAVIER (1966) genannten Merkmalen. Nach insgesamt neun Monaten Freilandarbeit mit diesen Fröschen schließe ich aus, daß es sich dabei um mehrere Arten handeln könnte. Neben *P. francisci* leben im Comoé-Park außerdem *P. natalensis*, *P. cf. guttuosus*, *P. calcaratus* sowie eventuell eine fünfte, bisher allerdings erst in einem Exemplar erbeutete *Phrynobatrachus*-Art. Alle Arten lassen sich, zumindest als adulte Tiere, sowohl nach morphologischen als auch nach akustischen Merkmalen klar auseinanderhalten.

Vom 22.3.-21.4.1992 wurden sowohl die Ufer des Comoé und eines seiner Nebenflüsse, des Kongo, als auch zu dieser Zeit ausgetrocknete Tümpel in der Savanne auf das Vorkommen von *P. francisci* kontrolliert. Vor diesem Zeitpunkt hatte es 1992 im Park nur wenige Millimeter geregnet. In der gesamten Beobachtungszeit bestand der Comoé nur aus stehenden Wasseransammlungen. Gesucht wurde tags und nachts, sowohl nach aktiven als auch nach versteckten Tieren. Um eventuell in Spalten der ausgetrockneten Tümpel sitzende Frösche herauszulocken, wurden diese Spalten überflutet.

Ab dem 28.3.92 wurden für detailliertere Untersuchungen zwei unterschiedlich strukturierte Flächen am Comoé-Ufer ausgewählt. Fläche A (Abb. 2) maß 4,8 × 2,2 m. Sie bestand im wesentlichen aus offen liegendem Fels mit wenigen Spalten. Eine kleine Kiesfläche erstreckte sich von K 4-7 bis M 1-7. Fläche B (Abb. 3) maß 4,2 × 1,8 m. Die Fläche bestand zum größten Teil aus Steinen auf Kiesboden und bot deshalb viele Versteckmöglichkeiten. Zur Kontrolle wurde über beide Flächen ein Koordinatennetz gelegt. In Fläche A hatten die 312 Quadranten eine Grundfläche von je 343 cm². Die 180 Quadranten in B maßen je 384 cm². Beide Flächen wurden sowohl tags als auch nachts kontrolliert. Mit einsetzender Dämmerung (ca. 18 Uhr Ortszeit) wurden beide Flächen in etwa halbstündigen Intervallen bis ca. 22 Uhr Ortszeit vollständig nach Fröschen abgesucht und die Quadranten notiert, in denen sie sich aufhielten. Die Frösche ließen sich dabei weder vom Licht der Taschenlampe noch von mir stören und behielten Sitzwarten und Verhalten unverändert bei. Ich nehme an, daß ich dabei immer alle offen sitzenden Tiere erfassen konnte. Ob bestimmte Bereiche bevorzugt wurden, prüfte ich mit dem χ^2 -Test ($\alpha < 0,01$). Als Nullhypothese nahm ich Gleichverteilung an.

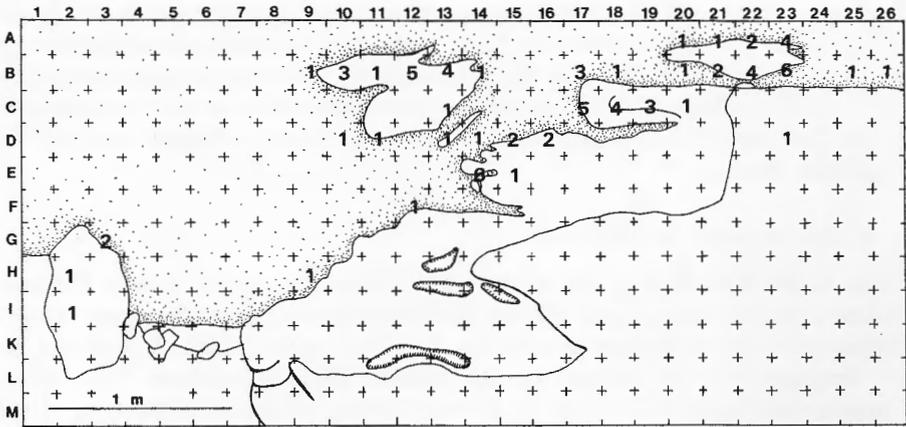


Abb. 2. Untersuchungsfläche A am Comoé-Ufer. Diese Fläche besteht fast ausschließlich aus einer großen Felsplatte mit wenigen Lücken und Spalten. Eingetragen sind die Sitzwarten von *P. francisci* vom 28.3.-16.4.1992. Siehe Text für weitere Erklärungen.

Study area A at the border of river Comoé. The surface consists almost completely of a rocky plate with few holes and cracks. The resting areas of *P. francisci* from 28.3.-16.4.1992 are marked. See text for further explanations.

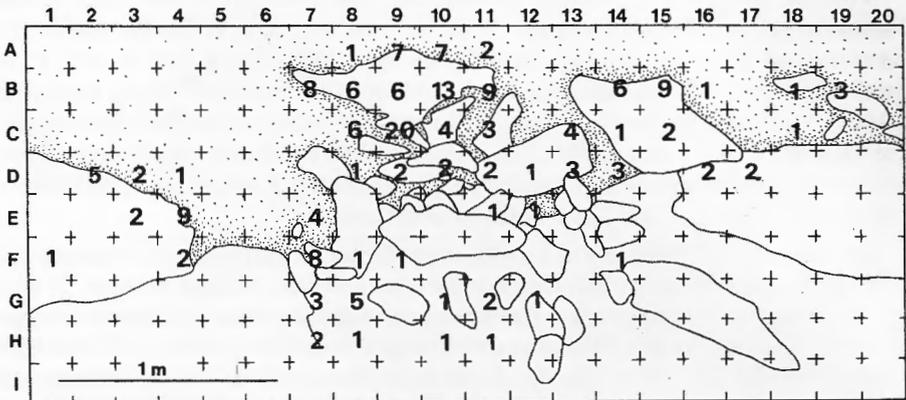


Abb. 3. Untersuchungsfläche B am Comoé-Ufer. Diese kiesige Fläche ist durch eine große Zahl von Steinen reich strukturiert. Siehe Text für weitere Erklärungen.

Study area B at the border of river Comoé. The gravel area is structured by a great number of stones. See text for further explanations.

Einmal (4.4.) kontrollierte ich zusätzlich zwischen 24 und 2 Uhr, zweimal (31.3., 1.4.) wurden die Flächen von 5.50 Uhr bis nach Sonnenaufgang abgesehen. Ein Tier beobachtete ich 1 h lang durchgehend und protokollierte alle Orts- und Verhaltensänderungen; weitere Tiere wurden zum Vergleich 15-30 min beobachtet. Auf eine individuelle Markierung wurde verzichtet. Durch

ein breites Spektrum an Zeichnungsvarianten (vgl. MILSTEAD et al. 1974, STEWART 1974) war ein Wiedererkennen von Individuen aber wahrscheinlich.

Zur Erfassung möglicher Beutetiere notierte ich die nachts in den Flächen aktiven Arthropoden. Zusätzlich fing ich einmal tagsüber mit Hilfe eines Exhaustors in Fläche B die von der Größe als Beutetiere in Frage kommenden Arthropoden. Eine quantitative Erfassung war hierbei nicht möglich. Die prozentuale Häufigkeit der gefangenen Tiergruppen dürfte jedoch mit der tatsächlichen Häufigkeit weitgehend übereinstimmen. Für Kotanalysen setzte ich gefangene Frösche in kleine Plastikaquarien auf weiße, leicht feuchte Gaze. Hier verblieben die Tiere zwei Tage ohne Fütterung. Zum Test länger auf der Gaze belassene Tiere koteten nicht mehr (vgl. INGER & MARX 1961, LESCURE 1971). Kot war auf dem weißen Stoff gut zu sehen (n=29). Die Beutereste in den Exkrementen wurden soweit wie möglich bestimmt. Fünf Tiere wurden zur Kontrolle nach dem Fang sofort in Chlorbutoldampf getötet, seziiert und nach der Sektion in 70 %igem Alkohol konserviert. Sie werden als Belege im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart hinterlegt. Zwischen dem 1.4. und 8.4. nahm ich zum Vergleich von 12 im Galeriewald und in der Savanne gefangenen *P. francisci* ebenfalls Kotproben.

Zur Bestimmung der Anzahl gefressener Insekten zählte ich bei seziierten Tieren nur die Köpfe. Bei den Kotproben gingen je zwei Elytren (Coleopteren), zwei (Dipteren) bzw. vier (Isopteren) Flügel als je ein Tier in die Auswertung ein. Köpfe oder andere Körperteile wurden hier nur berücksichtigt, wenn sie die Zahl der durch Flügelreste bereits nachgewiesenen Beutetiere überstiegen.

Für Futterwahlversuche wurden je zwei verschiedene Käferarten in gleicher Anzahl mit stets wechselnden *P. francisci* in ein Plastikaquarium gesetzt. Nach 3 h zählte ich die noch lebenden Coleopteren. Ob eine Art bevorzugt wurde, oder alle Futtertiere gleich gern erbeutet wurden, testete ich mit der Vierfelder-methode ($\alpha < 0,05$). Alle angebotenen Arten waren etwa gleich groß und kamen im Aktivitätsbereich der Frösche vor.

Körperlängen maß ich mit einer elektronischen Schieblehre auf 0,1 mm Genauigkeit. Massen bestimmte ich mit einer Laborwaage (Ohaus CT 10, $\pm 0,002$ g). Temperaturen wurden mit einem einfachen Quecksilberthermometer einige Zentimeter über dem Boden auf ein $\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ genau gemessen. Die Luftfeuchtigkeit wurde mit einem Haarhygrometer auf 1 % bestimmt.

4 Ergebnisse

4.1 Aufenthaltsorte

Vor dem 1.4. konnte ich *P. francisci* nur am Flußufer nachweisen. Beim Überfluten von Bodenspalten in ausgetrockneten Tümpeln kamen nur *P. natalensis* zum Vorschein. Am 1.4. fielen 7 mm Niederschlag. Danach fand ich nachts vereinzelte *P. francisci* im Galeriewald und am Rand immer noch trocken liegender Tümpel. Am Flußufer hielten sich Individuen tagsüber unter Steinen und Wurzeln auf feuchtem Kies und Sandboden auf. Die Atmosphäre in den Verstecken war feuchtigkeitsgesättigt.

Um zu testen, ob die Frösche innerhalb der Untersuchungsflächen bestimmte Bereiche bevorzugt besiedelten, verglich ich in den Abbildungen 2 und 3 besetzte und unbesetzte Quadranten miteinander. In den beiden Abbildungen sind die Individuenzahlen über den gesamten Untersuchungszeitraum kumu-

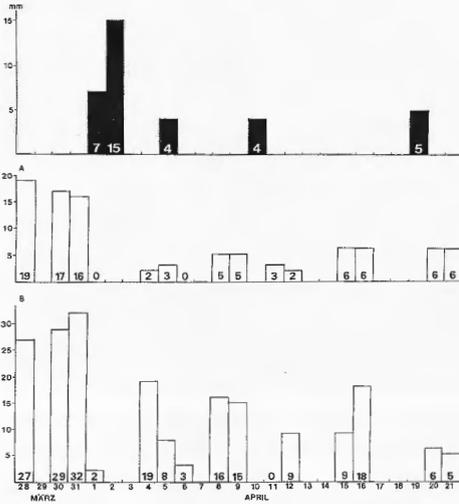


Abb. 4. Zusammenhang zwischen der Häufigkeit von *P. francisci* in den Flächen A und B und dem Einsetzen von Regenfällen. Daten aus 15 Nächten vom 28.3.-21.4.1992. Die x-Achse gibt das Datum an. Schwarze Balken: Regenfälle; weiße Balken: die maximal pro Nacht und Untersuchungsfläche beobachtete Zahl an Fröschen; 0: keine Frösche beobachtet; keine Angabe: nicht kontrollierte Nächte.

Correlation between abundance of *P. francisci* in area A and B and rainfall. Data cover 15 nights between 28.3.-21.4.1992. Date on x-axis. Black histograms: rainfall (mm); white histograms: number of frogs in area A and B; 0: nights with no frogs registered; no sign: nights without control.

liert aufgetragen. Von jeder Nacht nahm ich dabei die Maximalzahl der beobachteten Tiere. In A (Abb. 2) fand ich von 233 theoretisch nutzbaren, das heißt nicht nur Wasserflächen umschließenden „Arealen“, nur 37 besetzt (11,9 %). Von diesen hatten 30 (81,1 %) Kontakt zur Uferlinie. Von 78 Fröschen saßen 64 (82,1 %) auf Quadranten mit Kontakt zum Wasser. Insgesamt haben in A 59 Quadranten Kontakt zum Wasser (25 %). Damit waren hier 50,8 % der am Ufer liegenden Quadranten genutzt, während landeinwärts liegende nur zu 4 % von Fröschen aufgesucht wurden. In Fläche B (Abb. 3) waren 54 von 147 nutzbaren Quadranten besetzt (36,7 %). An Wasser grenzten 34 dieser Flächen (63 %). Von 194 beobachteten Fröschen saßen 157 (81 %) am Wasser. Insgesamt haben in B 48 Quadranten Kontakt zum Wasser (32,7%). Damit waren hier 70,8% der am Ufer liegenden Quadranten genutzt, während landeinwärts liegende nur zu 20,2% von Fröschen aufgesucht wurden. Damit wurden die Uferbereiche in beiden Flächen von *P. francisci* signifikant bevorzugt (χ^2 , $\alpha < 0,01$).

Da die Frösche nicht markiert wurden, kann eine Ortstreue nicht eindeutig belegt werden. Häufig beobachtete ich jedoch, daß Individuen mit besonderen Zeichnungsvarianten immer wieder an gleicher Stelle saßen.

Im Laufe des Untersuchungszeitraumes nahm die Anzahl der in den Flächen lebenden Frösche ab (Abb. 4). Deutlich war zu erkennen, daß in der reicher strukturierten Fläche B durchgehend mehr Frösche zu finden waren, obwohl diese Fläche kleiner als A ist. Aus der Abbildung ist außerdem zu entnehmen,

daß die Dichte nach Regenfällen drastisch sank. Zu diesen Zeitpunkten konnten erstmalig *P. francisci* im Galeriewald und in der Savanne beobachtet werden. Folgte auf die Niederschläge eine mehrtägige regenfreie Periode, nahm die Zahl der Frösche in den Untersuchungsgebieten wieder zu.

Abbildung 5 zeigt den Wechsel der Sitzwarten im Verlauf der Nacht. Während um 21.50 Ortszeit nur 27,6 % der Frösche (N=29) in Quadranten saßen, die nicht unmittelbar an Wasser grenzten, und fünf dieser Tiere noch auf einer Insel zu finden waren, beobachtete ich um 6.25 Uhr 87,5 % der Frösche (N=8) in landeinwärts liegenden Quadranten.

4.2 Aktivität

Tagsüber hielten sich die Frösche ausnahmslos in ihren Verstecken unter Steinen oder in Felsspalten auf. Ab und zu hörte ich kurze Knarrlaute, vermutlich Abwehrrufe der Männchen. Seltener waren sogar Paarungsrufe zu vernehmen.

Die ersten Tiere beobachtete ich zwischen 18.10 und 18.30 Uhr (Temperaturen: 30,6 - 34,0°C, Luftfeuchtigkeit: 58 - 76 %). In die Fläche A wanderten die Frösche dabei aus weiter landeinwärts liegenden Bereichen über stets gleiche Wege ein. In Fläche B lagen die Tagesverstecke der Frösche, bis auf wenige Tiere, die Randbereiche besiedelten, bereits in der Untersuchungsfläche. Bis 22 Uhr (Temperaturen: 28,0 - 30,3°C, Luftfeuchtigkeit: 64 - 87 %) war die maximale Dichte erreicht. Bei einer Kontrolle zwischen 24 und 2 Uhr

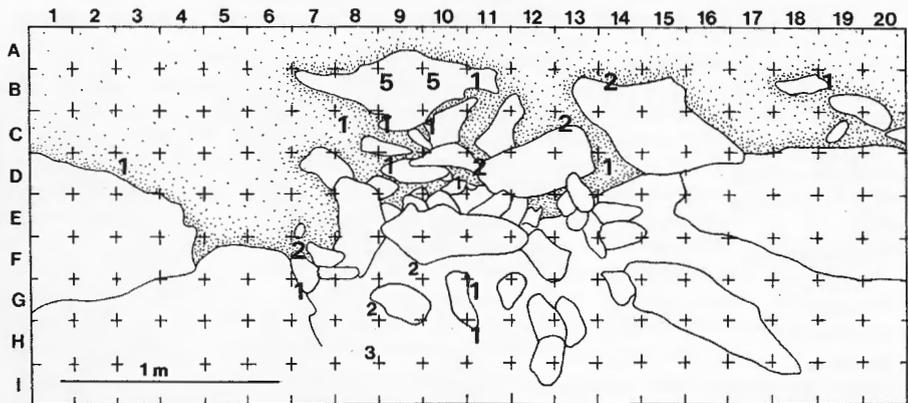


Abb. 5. Wechsel der bevorzugten Aufenthaltsorte von *P. francisci* im Laufe der Nacht in Fläche B. Die großen Zahlen links oben in Quadranten geben die Anzahl der Frösche am 30.3. um 21.50 Uhr wieder (N=29). Die kleinen Zahlen rechts unten in Quadranten geben die Anzahl der Frösche am 31.3. um 6.25 Uhr an (N=8).

Change of resting areas of *P. francisci* within a night (area B). Big numbers in left corners: number of frogs (N=29) at 9.50 p.m. (30.3.92). Small numbers in right corners: number of frogs (N=8) at 6.25 a.m. (31.3.92).

fand ich keine (A) oder nur ein Tier (B) in den Untersuchungsflächen. In den frühen Morgenstunden zwischen 6 und 7 Uhr (Temperaturen: 27,1 - 28,9°C, Luftfeuchtigkeit: 90 - 96 %) waren wieder Tiere aktiv, allerdings nur 41 % der Frösche aus der vorangegangenen Nacht. Bei Sonnenaufgang verschwanden sämtliche Individuen in ihren Tagesverstecken.

Nachdem die Frösche in die Uferzone eingewandert waren, verharrten sie dort überwiegend bewegungslos. Das 1 h lang beobachtete Tier fraß in dieser Zeit sieben Mal, wobei es seinen Platz dreimal kurzfristig verließ, um Strecken von 15 - 20 cm zurückzulegen. In den frühen Morgenstunden beobachtete Tiere erschienen agiler. Sie verfolgten Beutetiere aktiv und sprangen sie an, während die Frösche nachts meist darauf warteten, daß sich die Beute in ihren unmittelbaren Bereich bewegte.

4.3 Nahrung

Mit 81 (Kotproben) beziehungsweise 91 % (Sektionen) dominierten Käfer in der Nahrung von *P. francisci*. Lediglich 4 von 149 Käfern gehörten dabei nicht zur Familie Carabidae. Zwei davon waren Hydrophiliden, die beiden anderen konnten nicht weiter bestimmt werden. Von 30 näher bestimmbareren Carabiden gehörten 29 zu einer kleinen, ca. 2 mm langen *Bembidion*-ähnlichen Art. Ich beobachtete, daß *P. francisci* nachts häufig nach diesen Käfern schnappte. Bei den am Comoé-Ufer gefangenen Arthropoden war ebenfalls eine Dominanz

	Kot (Comoé)	sezirt (Comoé)	Arthropoden (Comoé-Ufer)	Kot (Savanne/Wald)
Coleoptera ges.	117(81)	32(91)	79(99)	6(16)
Col. Carabidae	117(81)	28(80)	56(71)	—
Col.	—	—	13(16)	—
Staphylinidae				
Col. Dytiscidae	—	—	1(1)	—
Col. Haliplidae	—	—	1(1)	—
Col.	—	2(6)	8(10)	—
Hydrophilidae				
Formicoidea	4(3)	—	—	6(16)
Diptera	12(8)	2(6)	—	9(21)
Lepidoptera	—	—	—	1(2)
Isoptera	—	—	1(1)	17(42)
Annelida	—	1(3)	—	—
undeterminiert	12(8)	—	—	2(3)
Beutetiere gesamt	145(100)	35(100)	80(100)	41(100)

Tab. 1. Beutespektrum und Nahrungsverfügbarkeit von *P. francisci* in der ausgehenden Trockenzeit. In Klammer sind die Prozentzahlen angegeben.

Prey of *P. francisci* at the end of the dry season. Numbers in brackets: percentage of all prey animals in one columnne.

Versuch	Käferfamilie	angeboten	gefressen	überlebt	a
1	Carabidae	67	39	28	n.s.
1	Staphylinidae	67	30	37	n.s.
2	Carabidae	20	2	18	n.s.
2	Hydrophilidae	20	6	14	n.s.

Tab. 2. Futterwahlversuche mit *P. francisci*. Jeder Versuch wurde zweimal mit je zwei neuen Fröschen wiederholt.

Prey selection experiment with *P. francisci*. Both experiments were repeated twice with two untested frogs.

von Käfern festzustellen (Tab. 1), wiederum waren Carabiden die häufigsten. Die oben erwähnte Form stellte 71,5 % aller gefangenen Laufkäfer. Diese Käfer bewegten sich nachts nur in einem ca. 2 cm breiten, algenbewachsenen Uferstreifen. Tagsüber waren sie in bis zu 2 m Entfernung vom Ufer unter Steinen zu finden. Nach Regenfällen waren die Laufkäfer, wie die Frösche, nur noch vereinzelt im Uferbereich zu beobachten. Nach einigen regenfreien Tagen nahm ihre Zahl hier wieder zu. Hydrophiliden bewegten sich nachts im feuchten Kies. Staphyliniden waren sowohl im Kies als auch auf den Felsen aktiv. Neben den Carabiden versuchten die Frösche auch Ameisen, Dipteren und Spinnen zu erbeuten. Letztere waren jedoch vergleichsweise selten in den Versuchsflächen und fast immer zu schnell für die Frösche. Die in den Morgenstunden in B in großer Zahl vorhandenen Bienen wurden nicht beachtet.

Das Beutespektrum von zwölf während der Untersuchungszeit im Galeriewald und in der Savanne gefangenen *P. francisci* ist ebenfalls in Tabelle 1 dargestellt. Während hier Termiten fast die Hälfte der Beutetiere ausmachten, lag der Anteil der Coleopteren bei 16 %. Einen quantitativen Vergleich mit der Abundanz dieser Gruppen im Biotop konnte ich nicht vornehmen.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse von zwei Futterwahlversuchen dargestellt. Eine signifikante Bevorzugung einer bestimmten Beutetierart konnte nicht festgestellt werden.

Nr.	Geschlecht	KL (mm)	Masse (g)	Eier	Ovarienmasse (g)
1	♀	22,0	1,01	500	0,07
2	♀	20,6	1,10	700	0,08
3	♀	16,6	0,64	—	—
4	♂	18,4	0,56		
5	♂	15,3	0,62		

Tab. 3. Größe, Masse und Reproduktionszustand von *P. francisci* in der ausgehenden Trockenzeit; KL: Körperlänge, Eier: ablagereife Eier.

Snout-vent length (KL), mass, and reproductive status (Eier: fertile eggs) in *P. francisci* at the end of the dry season.

4.4 Reproduktion

Im Untersuchungszeitraum konnte ich nie Laich von *P. francisci* finden. Von drei seziierten Weibchen wiesen zwei ablagereife Eier auf (Tab. 3). In Terrarien verbrachte Tiere riefen regelmäßig und waren teilweise über einen Tag lang im Amplexus zu beobachten, legten aber nie Eier.

5 Diskussion

5.1 Aufenthaltsorte und Aktivität

JÖGER (1981) hat die Art in der Trockenzeit am Rande von Wasserläufen in der Guinea- und Sudansavanne gefunden. Nach BARBAULT (1972) soll *P. francisci* die Trockenzeit unterirdisch verbringen. Gleichzeitig soll er in der Savanne aber auch an Flußarmen zu finden sein, die noch Wasser führen. Da BARBAULT (1972) in seinen Angaben häufig nicht zwischen den einzelnen *Phrynobatrachus*-Arten differenziert, sind seine Angaben leider kaum verwertbar. Die Mehrzahl seiner Angaben scheinen sich jedoch auf *P. accraensis*, *P. calcaratus* und *P. guttuosus* zu beziehen. Diese verbringen die Trockenzeit häufig an perennierenden Gewässern und besiedeln die Savanne erst wieder nach erneutem Regen. Nach LAMOTTE (1967) ist *P. francisci* in allen westafrikanischen Savannen weit verbreitet.

Wie die oben geschilderten Ergebnisse zeigen, bevorzugt *P. francisci* in der ausgehenden Trockenzeit im Comoé-Park flußnahe Habitate. In der Savanne habe ich Frösche dieser Art erst finden können, nachdem Regen eingesetzt hatte. Während sich die Tiere tagsüber in feuchten Verstecken auch einige Meter vom Ufer entfernt aufhielten, bevorzugten sie nachts signifikant den unmittelbaren Uferbereich. Lediglich gegen Morgen beobachtete ich vermehrt Tiere auch in etwas weiter vom Wasser entfernt liegenden Flächen. Tagsüber waren in der Trockenzeit nie aktive Frösche außerhalb ihrer Verstecke zu beobachten. Die Art ist in der Regenzeit durchaus auch tags aktiv (unpubl. Daten). Diese Beobachtung deckt sich mit den Angaben von LAMOTTE & XAVIER (1966), die *P. francisci* ebenfalls als tagaktiv bezeichnen. Nach LAMOTTE (1967) ist die Art sogar „presque héliophile“, hält sich aber dabei oft im Wasser auf (LAMOTTE 1983). Die auf die Nachtstunden eingeschränkte Aktivitätsperiode könnte mit den in der Trockenzeit höheren Tagestemperaturen und der damit einhergehenden geringeren Luftfeuchtigkeit begründet werden. Im unmittelbaren Uferbereich ist die Luftfeuchte sicher auch höher als in etwas entfernteren Arealen. In den Morgenstunden steigt sie generell stark an und liegt dann zwischen 90 und 100 %. Dies erlaubt den Fröschen vermutlich auch zu diesem Zeitpunkt, ihren Aufenthaltsbereich etwas auszudehnen. Eine Abhängigkeit des Jagdgebietes von der Feuchtigkeit beschreibt auch JAEGER (1978, 1980ab) an einem bodenbewohnenden Waldsalamander. Da morgens nur noch relativ wenige Frösche zu beobachten waren, diese aber aktiver zu sein schienen als in den frühen Abendstunden, könnte dies ein Hinweis darauf sein, daß gegen Morgen nur noch Exemplare zu beobachten waren, die in der vergangenen Nacht wenig oder keine Beute machten.

Nach Niederschlägen nimmt die Zahl der sich am Ufer aufhaltenden Frösche stark ab. Für diese Beobachtung kommen drei Erklärungsmöglichkeiten in Betracht. Erstens steigt mit einem Regen überall die Feuchtigkeit des Bodens, so daß eine Einschränkung des Areals aus Feuchtigkeitsgründen weniger zwingend wird. Zweitens ist die Gefahr für unmittelbar im Uferbereich lebende Tiere, nach einem Regen vom rasch steigenden Fluß weggespült zu werden, groß, und drittens kann ein Regen für die Frösche ein Signal sein, ihre Trockenzeithabitate zu verlassen, um in den sich füllenden Savannengewässern abzulaichen. Die Beobachtung, daß nach einigen regenfreien Tagen die Zahl der Frösche am Ufer wieder steigt, ist mit allen drei Erklärungsmöglichkeiten in Einklang zu bringen. Im ersten Fall trocknet der Boden wieder aus, im zweiten sinkt das Risiko eines schnell steigenden Flusses und im dritten Fall ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Savannengewässer wieder austrocknen, ebenfalls groß.

5.2 Nahrung

Generell gelten Anuren als opportunistische Räuber (LAMOTTE 1983, DUELLMAN & TRUEB 1986), deren Beutespektrum lediglich durch ihre Größe beziehungsweise Mundbreite und das Habitat bestimmt wird. Spezialisten sind die Ausnahme (BARBAULT 1974a). Nach TOFT (1980a) kann ein Spezialist saisonal zum Generalisten werden. TYLER (1989) betrachtet dagegen einen Frosch auch dann als Opportunisten, wenn er zwar zu einer bestimmten Zeit ein oder mehrere Beutetiere bevorzugt frißt, dieses Verhältnis sich aber zu anderen Zeiten ändert. Kotanalysen und Befunde von seziierten Tieren zeigen *P. francisci* als opportunistischen Fresser. Den weitaus größten Teil seiner Beute machten zwar Laufkäfer aus, doch dominierten diese auch in seinen Aktivitätsbereichen. Vergleichende Nahrungsanalysen von Fröschen aus der Savanne und dem Galeriewald lieferten eine weitere Bestätigung für opportunistisches Freßverhalten. Dort dominierten andere Tiere in den Kotproben. Das Beutespektrum dürfte demnach vom Aufenthaltsort der Frösche bestimmt werden. Ähnliches berichten auch ELLIOTT & KARUNAKARAN (1974) für *Rana cancrivora* aus Frisch- und Brackwasserhabitaten und TOFT (1980b) für die Anuren aus zwei unterschiedlich feuchten Standorten in Panama. In Lamto hat BARBAULT (1974ab) verschiedene Beute in den Mägen von drei anderen *Phrynobatrachus*-Arten gefunden, die im Wald beziehungsweise in der Savanne gefangen worden waren. Das Beutespektrum wurde hier ebenfalls nur von der Häufigkeit und der Größe der Beutetiere bestimmt. Saisonale Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung beobachteten INGER & MARX (1961). Für fünf der sechs von ihnen untersuchten *Phrynobatrachus*-Arten waren Ameisen die wichtigste Beute, gefolgt von Käfern, Wanzen und Fliegen. Lediglich der aquatile *P. perpalmaris* ernährte sich vornehmlich von Coleopteren. Für alle Arten beobachteten sie, daß in der Trockenzeit der Anteil erbeuteter Käfer zunahm. Teilweise bestand ein Zusammenhang zwischen der Größe der Beutetiere und der des Räubers. LESCURE (1971) registrierte beim aquatilen *Dicroglossus occipitalis* ebenfalls vermehrt Käfer im Beutespektrum. Die terrestrische *Bufo regularis* fraß dagegen haupt-

sächlich Ameisen. Beide Arten wählten aus dem potentiellen Nahrungsangebot nach der Größe und der Beweglichkeit der Beute aus.

5.3 Reproduktion

Das Vorhandensein reifer Eier zeigt, daß *P. francisci* am Ende der Trockenzeit bereits ablaichen könnte. Dies scheint aber nur in den Savannengewässern stattzufinden. Ob die Art, wie von BARBAULT (1967, 1983, 1987), BARBAULT & TREFAUT RODRIGUEZ (1979) und BARBAULT & PILORGE (1980, s.a. JOGER 1982) für verschiedene Angehörige dieser Gattung beobachtet, nur eine kurze Lebensspanne von drei bis fünf Monaten hat und deshalb im Jahr sogar zwei aufeinanderfolgende Generationen hervorbringt (LAMOTTE 1983), muß noch untersucht werden. Durch die im Comoé-Park länger dauernde Trockenzeit müssen die Frösche allerdings bereits zwei bis drei Monate älter werden als in Lamto, um sich überhaupt fortpflanzen zu können. Von mir adult gefangene *P. calcaratus* leben bereits seit zwei Jahren in Gefangenschaft.

6 Dank

Ich danke Herrn Prof. Dr. K. E. LINSENMAYER (Würzburg), der mir den Aufenthalt an der Elfenbeinküste ermöglichte, mich mit wichtigen Informationen versorgte und nützliche Anregungen zum Manuskript machte. Diese Arbeit wurde mit Mitteln der Volkswagen Stiftung (Az I/64 102) und dem SFB 251 der DFG unterstützt.

Schriften

- AMIET, J.-L. (1989): Quelques aspects de la biologie des amphibiens anoures du Cameroun. – Ann. Biol., København, **28**: 6-136.
- BARBAULT, R. (1967): Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Le cycle annuel de la biomasse des amphibiens et des lézards. – Terre Vie, Paris, **3**: 297-318.
- (1972): Les peuplements d'amphibiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). – Ann. Univ. Abidjan, sér. E, **5**: 59-142.
- (1974a): Le régime alimentaire des amphibiens de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). – Bull. I.F.A.N., Dakar, **36**: 952-972.
- (1974b): Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): structure de l'herpétocénose. – Bull. Ecol., Paris, **5**: 7-25.
- (1983): Stratégies de reproduction et démographie de quelques amphibiens anoures tropicaux. – Oikos, København, **43**: 77-87.
- (1987): Pression de prédation et évolution des stratégies démographiques en zone tropicale: le cas des lézards et des amphibiens. – Revue Zool. afr., Wavre, **101**: 301-327.
- BARBAULT, R. & T. PILORGE (1980): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux. V. *Phrynobatrachus calcaratus*. – Acta Oecologica, Oecol. Gener., Montrouge, **1**: 373-382.
- BARBAULT, R. & M. TREFAUT RODRIGUEZ (1979): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux. IV. *Phrynobatrachus accraensis*. – Bull. I.F.A.N., Dakar, sér. A, **41**: 417-428.
- BENTLEY, P.J. (1966): Adaptations of amphibia to arid environments. – Science, Washington, **152**: 619-623.
- CHANNING, A. (1976): Life histories of frogs in the Namib Desert. – Zool. Afr., Cape Town, **11**: 299-312.

- DREWES, R.C., S.S. HILLMAN, R.W. PUTNAM & O.M. SOKOL (1977): Water, nitrogen, and ion balance in the African treefrog *Chiromantis petersi* Boulenger (Anura: Rhacophoridae), with comments on the structure of the integument. – J. comp. Physiol. B, Berlin, **116**: 257-267.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York u.a. (Mc Graw Hill Publ. Comp.), 670 S.
- ELLIOTT, A. & C. KORUNAKARAN (1974): Diet of *Rana cancrivora* in fresh and brackish water environments. – J. Zool., London, **174**: 203-215.
- FGU-KRONBERG (1979): Gegenwärtiger Status der Comoé- und Tai-Nationalparks sowie des Azagny-Reservats und Vorschläge zu deren Erhaltung und Entwicklung zur Förderung des Tourismus. – GTZ PN: 73.2085.6, Band II: Comoé-Nationalpark, Teil 1: Bestandsaufnahme der ökologischen und biologischen Verhältnisse, 236 S.
- GEISE, W. & K.E. LINSENMAYER (1986): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment II. Some aspects of water economy of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* under wet and dry season conditions. – Oecologia, Berlin, **68**: 542-548.
- (1988): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment IV: Ecological significance of water economy with comments on thermoregulation and energy allocation. – Oecologia, Berlin, **77**: 327-338.
- INGER, R.F. & H. MARX (1961): The food of amphibians. – Explor. Parc nation. Upemba, Miss. G.F. de Witte, Bruxelles, **64**: 1-86.
- JAEGER, R.G. (1978): Plant climbing by salamanders: periodic availability of plant-dwelling prey. – Copeia, New York, **1978**: 686-691.
- (1980a): Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. – Oecologia, Berlin, **44**: 335-341.
- (1980b): Microhabitats of a terrestrial forest salamander. – Copeia, New York, **1980**: 265-268.
- JÖGER, U. (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. – Bonn. zool. Beitr., **32**: 297-340.
- KOBELT, F. & K.E. LINSENMAYER (1986): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment I. The skin of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* in wet and dry season conditions. – Oecologia, Berlin, **68**: 533-541.
- (1992): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment VI. The iridophores in the skin as radiation reflectors. – J. comp. Physiol. B, Berlin, **162**: 314-326.
- LAMOTTE, M. (1967): Les Batraciens de la région de Gpakobo. – Bull. I.F.A.N., Dakar, sér. A, **29**: 218-294.
- (1983): Amphibians in savanna ecosystems. – S. 313-323 in: BOURLIERE, F.: Ecosystems of the World 13, Tropical Savannas. – Amsterdam u.a. (Elsevier Sci. Publ. Comp.).
- 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, Paris, **114**: 27-46.
- LAMOTTE, M. & F. XAVIER (1966): *Phrynobatrachus natalensis* (SMITH) et *Phrynobatrachus francisci* (BOULENGER): deux espèces de l'Ouest africain difficiles à distinguer. – Bull. I.F.A.N., Dakar, sér. A, **28**: 343-361.
- LESCURE, J. (1971): L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* REUSS et de la grenouille *Dicroglossus occipitalis* (GÜNTHER) au Sénégal. – Bull. I.F.A.N., Dakar, sér. A, **33**: 446-466.
- LOVERIDGE, J.P. (1976): Strategies of water conservation in Southern African frogs. – Zool. Afr., Cape Town, **11**: 319-333.

- LOVERIDGE, J.P. & G. GRAYÉ (1979): Coccon formation in two species of southern African frogs. – S. Afr. J. Sci., Pretoria, **75**: 18-20.
- MCCLANAHAN, L.L., R. RUIBAL & H. SHOEMAKER (1994): Frösche und Kröten in der Wüste. – Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg, 1994(5): 72-79.
- MILSTEAD, W.M., A.S. RAND & M.M. STEWART (1974): Polymorphism in cricket frogs: an hypothesis. – Evolution, Lancaster, **28**: 489-491.
- MÜHLENBERG, M & B. STEINHÄUER (1981): Parc National de la Comoé, Guide touristique. – Heidelberg (Colordruck), 45 S.
- PERRET, J.-L. (1966): Les amphibiens du Cameroun. – Zool. Jb. Syst., Jena, **93**: 289-464.
- POREMBSKI, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). – Natur Museum, Frankfurt a.M., **121**: 61- 83.
- SCHMUCK, R. & K.E. LINSENMAYR (1988): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment III. Aspects of nitrogen metabolism and osmoregulation in the reed frog, *Hyperolius viridiflavus taeniatus*, with special reference to the role of iridophores. – Oecologia, Berlin, **75**: 354-361.
- SCHMUCK, R., KOBELT, F. & K.E. LINSENMAIR (1988): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment V. Iridophores and nitrogen metabolism. – J. comp. Physiol. B, Berlin, **158**: 537-546.
- STEWART, M.M. (1974): Parallel pattern polymorphism in the genus *Phrynobatrachus* (Amphibia: Ranidae). – Copeia, New York, **1974**: 823-832.
- TOFT, C.A. (1980a): Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. – Oecologia, Berlin, **45**: 131-141.
- (1980b): Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey comparison of wetter and drier sites. – Oecologia, Berlin, **47**: 34-38.
- TYLER, M.J. (1989): Australian Frogs. – Victoria u. a. (Viking O'Neil), 220 S.
- WITTE de, G.-F. (1917): Révision de genre *Phrynobatrachus* GÜNTH. et description d'une espèce nouvelle. – Revue Zool. afr., Wavre, **6**: 220-228.

Eingangsdatum: 7. April 1994

Verfasser: MARK-OLIVER RÖDEL, Universität Würzburg, Lehrstuhl Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg.