

Anpassungen ausgewählter Froschlurche an Trockenstreß und Räuberdruck in einer westafrikanischen Savanne*

MARKO SPIELER

Abstract

Adaptation of anurans to the dry conditions and high predation risk in a West African savannah.

Adaptations of frogs to high temperature and unpredictable precipitation were investigated over more than five years in the savannah of the Comoé National Park, Ivory Coast (West Africa). So far, we found 35 anuran species in our research area. The following review article will present different strategies of minimization of stress under extreme climatic conditions in three frog species. Couples of *Hemissus marmoratus* dig into the ground near ponds. There they build a subterranean cave in which they lay their eggs. For a certain time period (from several days up to a few weeks), the female stays in the cave together with her tadpoles to provide the larvae with sufficient moisture. Thus the larvae can survive long periods of drought in between the unpredictable rainfalls. Then, after new precipitation, they reach the pond. Their shorter stay outside the pond reduces the risk of being killed by aquatic predators. *Hoplobatrachus occipitalis* use little rock pools on the river bank of the Comoé as spawning sites at the very beginning of the rainy season. The frogs judge the quality of the pools according to biotic (low risk of predation) and abiotic (low risk of desiccation) criteria and choose the most suitable for spawning. Thus, the frogs optimise the starting conditions for the survival of their tadpoles. *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* is sitting exposed to the sun on grassblades throughout the dry season (lasting up to four months). During this time, the frogs have to deal with high solar radiation load, evaporative water loss, and small energy reserves. Therefore, the frogs have developed extraordinary efficient ways to cope with the mentioned problems. The morphology of the skin during the rainy season, differs from that in the dry season. At the end of the rainy season, the number of iridophores increases and the guanin-pigments align in thin layers parallel to the surface of the skin. The effect of this is a total reflection of the radiated energy input. Only at the critical thermal maximum of over 43 °C, frogs use gland secretions of the skin for evaporative cooling.

Key words: Anura: *Hoplobatrachus occipitalis*, *Hemissus marmoratus*, *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus*; spawning site selection; aestivation; parental care; West Africa.

Zusammenfassung

Die saisonalen Savannen Westafrikas stellen wegen hoher Temperaturen und geringer sowie schlecht vorhersehbarer Wasserverfügbarkeit an Amphibien besondere Anforderungen. Seit mehr als fünf Jahren werden in der Savanne des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste; West Afrika) Anpassungen von Froschlurchen an die zeitlich begrenzte Wasserverfügbarkeit und den hohen Räuberdruck untersucht. Bisher wurden im Untersuchungsgebiet 35 Anurenarten nachgewiesen. Am Beispiel von drei dieser Arten werden in dem vorliegenden Übersichtsartikel verschiedene Strategien zur Streßminimierung unter extremen klimatischen Bedingungen vorgestellt: *Hemissus marmoratus* gräbt sich in Gewässernähe im Amplexus in den Boden ein. Das Paar legt dort ein Nest an, in das die Eier abgelegt werden und in dem die Jungen schlüpfen. Die Weibchen bleiben für einige Tage bis

* Beitrag aus der DGHT-AG Anuren

Wochen bei den Kaulquappen im Nest und versorgen sie in dieser Zeit mit Feuchtigkeit, bis sie nach einem erneuten Regen in den Tümpel entlassen werden. Auf diese Weise können die Kaulquappen längere Trockenphasen an Land überstehen und entgehen in dieser Zeit dem hohen Räuberdruck im Tümpel. *Hoplobatrachus occipitalis* nutzt zu Beginn der Regenzeit ephemere Kleingewässer an felsigen Uferabschnitten des Comoé zur Reproduktion. Die Frösche wählen nach biotischen (Räuberdruck) und abiotischen (Wasserhaltefähigkeit) Parametern von den Kleingewässern die für die Jungenaufzucht besonders geeigneten aus und verteilen dementsprechend ihre Eier. Damit optimieren sie die Ausgangsbedingungen für die Entwicklung ihres Nachwuchses. *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* überdauert die bis zu vier Monate lange regenlose Kerntrockenzeit sonnenexponiert, meist an trockenen Grashalmen sitzend. In dieser Zeit müssen die Frösche mit hoher Sonneneinstrahlung, hohem Wasserverlust durch Verdunstung und geringen Energiereserven zurechtkommen. Als eine Anpassung an Trockenstreß verändert sich die Haut ästivierender Frösche: Guaninhaltige Pigmentzellen (Iridophoren) vermehren sich am Ende der Regenzeit und werden in dünnen Schichten parallel zur Hautoberfläche ausgerichtet, was zu einer Totalreflektion des einfallenden Sonnenlichtes führt und die Überhitzungsgefahr verringert. Erst über einer kritischen Temperatur von $> 43^{\circ}\text{C}$ müssen die Frösche geringe Mengen Wasser zur Verdunstungskühlung abgeben.

Schlagwörter: Anura: *Hoplobatrachus occipitalis*, *Hemisis marmoratus*, *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus*; Laichplatzwahl; Trockenruhe; Brutpflege; West Afrika.

1 Einleitung

Amphibien in saisonalen tropischen Lebensräumen sind langen Trockenphasen, hohen Temperaturen, kaum vorhersehbaren, kleinräumigen Niederschlägen und zeitweise sehr geringen Luftfeuchten ausgesetzt. Sie zeigen entsprechende Anpassungen an diese in verschiedenen Abschnitten ihres Lebenszyklusses auftretenden Streßsituationen (STEARNS 1977, PFENNIG 1990, 1992, ROFF 1992).

Die hier vorgestellten Untersuchungen zu Lebenslaufstrategien ausgewählter Anuren wurden im Forschungscamp der Universität Würzburg im Comoé-Nationalpark (Elfenbeinküste) durchgeführt. Bisher konnten wir hier 35 Anurenarten nachweisen (RÖDEL 1996). Unsere Arbeitsgruppe hat sich in den letzten Jahren vor allem mit folgenden Anpassungen befaßt: Anpassungsstrategien zur Konkurrenzverminderung innerhalb artenreicher Kaulquappengemeinschaften in ephemeren Gewässern, Anpassungen von Anuren an das hohe Austrocknungsrisiko und den hohen Räuberdruck in den Laichgewässern und Anpassungen zur Überdauerung der mehrmonatigen Trockenzeit. In dem folgenden Übersichtsartikel sollen exemplarisch an drei Arten, *Hemisis marmoratus* (PETERS, 1854), *Hoplobatrachus occipitalis** (GÜNTHER, 1858) und *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* (LAURENT, 1951) sowohl die „Probleme“, denen Frösche in tropisch, saisonalen Lebensräumen ausgesetzt sind, als auch die unterschiedlichen Lösungsstrategien verdeutlicht werden, die bei verschiedenen Arten evolutiv entstanden sind. Bei der vorliegenden Darstellung beziehe ich auch fremde Untersuchungen aus unserer Arbeitsgruppe sowie Gemeinschaftsprojekte ein, die entsprechend gekennzeichnet sind. Bisher unveröffentlichte Ergebnisse werden detaillierter ausgeführt.

* Ich halte mich bei der systematischen Zuordnung dieser Art zu der Gattung *Hoplobatrachus* an die Nomenklatur von DUELLMAN (1993), ohne damit die Entscheidung einer näheren Verwandtschaft zu *Hoplobatrachus* gegenüber *Dicroglossus* von DUBOIS (1992) zu befürworten.

2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Comoé-Nationalpark (11.500 km²) im Norden der Elfenbeinküste (8°5'-9°6' geographischer Länge und 3°1'-4°4' geographischer Breite). Der Norden des Parkes reicht bis in die Subsudansavanne. Die Hauptfläche gehört zur mesophilen Guineasavanne, in der auch das Untersuchungsgebiet liegt. Dieser Savantentyp ist vegetationskundlich eine Busch-Baumsavanne mit ausgeprägter Regen- und Trockenzeit (POREMBSKI 1991). Die Jahresdurchschnittstemperatur betrug zwischen 1977-1987 25-28 °C (POILECOT 1991). In der Regenzeit von April bis Oktober fielen von 1977-1987 durchschnittlich 1000 mm Niederschlag (Jahresdurchschnitt: 1100 mm) (POILECOT 1991). Die Kerntrockenzeit dauert von Dezember bis Februar. In dieser Zeit fällt oft kein Niederschlag. Das Einsetzen der ersten Regenfälle, die Stärke und die Verteilung der Niederschläge im Jahresverlauf sind äußerst variabel und kaum vorhersehbar (POILECOT 1991). Die Regenfälle sind oftmals lokal begrenzt, wodurch sich kleinräumig, mosaikartig unterschiedliche Sukzessionsstadien in der Vegetationsstruktur bilden. Während in manchen Gewässern bereits Schwimmblattgesellschaften die Wasseroberfläche überwachsen, treiben in nur wenige Kilometer entfernten Gewässern die ersten Gräser an der Uferzone aus. Die meisten Gewässer in dieser Region sind ephemere Tümpel, die in der Trockenzeit vollständig austrocknen. Nur im Flußtal des Comoé existieren in dieser Zeit noch größere, stehende Wasseransammlungen.

3 Material und Methoden

Bestimmung klimatischer Faktoren: Die Niederschlagsmenge wurde mit Regemessern (Prof. HELLMANN) an den verschiedenen Untersuchungsflächen lokal erfaßt. Die Lufttemperatur im Schatten wurde einen Meter über dem Boden mit einem Min.-Max.-Quecksilberthermometer täglich aufgezeichnet.

Biometrische Daten: Die Körperlänge der Frösche wurde mit einer Schublehre ermittelt. Die Masse von Individuen über 10 g wurde mit einer 100 g Pesola-Federwaage (± 1 g) gemessen, bei leichteren Tieren wurde die Freiland-Präzisionswaage CT-10 von Ohaus ($\pm 0,2$ g) verwendet. Zur Untersuchung des Mageninhaltes und des Parasitierungsgrades wurden zu Beginn der Regenzeit 4-6 Weibchen der drei hier vorgestellten Arten seziert. Außerdem wurden die Eier in beiden Gonaden gezählt und mit einem Meßokular am Stereomikroskop vermessen.

Telemetrie: *Hoplobatrachus occipitalis* wurde zu Beginn der Regenzeit (März - Mai) über drei Jahre (1993-1995) radiotelemetrisch untersucht, um kleinräumige Ortswechsel und großräumige Migrationen zu erfassen. Hierzu wurden den narkotisierten Fröschen Sender in die Bauchhöhle implantiert (SINSCH 1991), die mit individuenspezifischer Frequenz arbeiteten. Auf diese Weise ließ sich jederzeit der Aufenthaltsort eines Frosches bestimmen. Die verwendeten Sender hatten je nach Bautyp eine Lebensdauer von drei Wochen bis vier Monaten und eine Reichweite von 50-1500 m. Der Standort der telemetrierten Frösche wurde täglich mindestens einmal tagsüber und einmal während der Nacht bestimmt. Zur detaillierten Beschreibung der Methode siehe SPIELER (im Druck).

Individuelle Markierung: Alle gefangenen *Hoplobatrachus occipitalis* wurden mit Transpondern versehen. Transponder sind in Glas eingegossene, stäbchenförmige (11x2 mm; 0,06 g) passive Sender. Ein Transponder-Lesegerät (Trovan LID 500) sendet elektromagnetische Wellen aus, deren Energie vom Transponder aufgenommen wird und dazu dient, einen individuellen Buchstaben- und Num-

mern-Code auszusenden, der von dem Lesegerät empfangen und angezeigt wird (SINSCH 1992b). Bei *Hemius marmoratus* wurde zur individuellen Markierung „toe-clipping“ angewendet (GEORGE 1940, MÜHLENBERG 1989). Um eine mögliche Beeinträchtigung der Grabfähigkeit der Frösche durch unseren Eingriff gering zu halten, amputierten wir nur Zehen der Hinterfüße und kürzten diese nur um die äußersten beiden Phalangenglieder. Damit standen uns pro Geschlecht 35 individuell unterscheidbare Markierungsmöglichkeiten zur Verfügung. Nach BLAB (1986) sollen Zehenglieder nach abgeschlossener Metamorphose kaum noch nachwachsen. KUHN (1994) fand bei kleinen Erdkrötenmännchen (*Bufo bufo*) eine gute Regenerationsfähigkeit der Zehen, die eine Identifikation der Markierung nach einem Jahre erschwerte. Ähnliches konnten wir bei *Hemius marmoratus* feststellen. Bei dieser Art beeinträchtigte eine sehr schnelle Regeneration der letzten beiden Phalangenglieder bereits nach 1-2 Monaten eine sichere Identifikation.

Standardisierte Kescherfänge: Ein Handkescher (Maschenweite: 1 mm) wurde in verschiedener Wassertiefe am Rand und in der Mitte eines Tümpels viermal gleichmäßig durch das Wasser gezogen. Die gefangenen Kaulquappen wurden auf Art- oder zumindest Gattungsniveau bestimmt und gezählt (SCHLÜPMANN et al. 1996).

Fangzaun: Zur Registrierung des Wanderverhaltens verschiedener Anuren wurde an einem ca. 200 m² großen ephemeren Savannentümpel von 1993-1995 jeweils zu Beginn der Regenzeit eine stationäre Fangeinrichtung installiert (Abb. 1). In 1-5 m Abstand zum Gewässer wurde ein 70 m langer und 50 cm hoher Zaun aufgestellt. Damit schloß die Fangeinrichtung ca. 50% des Gewässers ein. In den



Abb. 1. „Krötenfangzaun“ an einem ephemeren Savannengewässer.

Drift fence bordering an ephemeral breeding pond in the savannah.

ersten Jahren bestand der Zaun aus schwarzer Plastikfolie, im letzten Jahr aus einem feinmaschigen Kunststoffgewebe der Grube KG Hützel (Wanderzaun Kröten-schutz). Aufgrund der Wasserdurchlässigkeit und der hohen Reißfestigkeit des Gewebes erwies sich diese Form der Fangeinrichtung als besonders geeignet. Dieser Fangzaun hatte sich bereits bei einer Untersuchung in Osnabrück bewährt (WOLF 1994). Fangeimer wurden beidseitig des Zaunes in 8 m Abstand zueinander so eingegraben, daß ihr oberer Rand 5 cm über dem Boden lag. Mit einem Wall aus Lehm wurde diese Höhendifferenz dem Bodenniveau angeglichen. So konnte verhindert werden, daß oberirdisch ablaufendes Wasser bei einem starken Regen die Eimer flutete. Es erwies sich als nicht sinnvoll, den Boden der Eimer mit Drainageöffnungen zu versehen, wie dies bei HEYER et al. (1994) vorgeschlagen wird. Das an der Oberfläche des harten Lateritbodens abfließende Wasser sammelte sich in dem aufgelockerten Boden um die Eimer und wurde durch die Drainageöffnungen von unten hinein gedrückt. Der Zaun wurden mindestens einmal am frühen Morgen und nach Einbruch der Dunkelheit kontrolliert. Gefangene Tiere wurden vermessen, einige davon markiert und auf der dem Fangort gegenüberliegenden Seite freigelassen, entweder im Gewässer oder in der Savanne ca. 50 m vom Tümpel entfernt. Bei weiblichen *Hemissus marmoratus* konnte aufgrund der dünnen, unpigmentierten Bauchhaut protokolliert werden, ob eine oder beide Gonaden Eier enthielten. Die Fangdaten der Nacht und die am nächsten Morgen wurden als Tagesfangwert aufsummiert und auf den vergangenen Kalendertag datiert. Mittelwerte sind mit entsprechender Standardabweichung angegeben.

4 Ergebnisse

In der aquatischen Lebensphase von Anuren, die tropische Savannen bewohnen, sind es vor allem der hohe Räuberdruck sowie das hohe Austrocknungsrisiko der ephemeren Laichgewässer, die als „Streßfaktoren“ eine erfolgreiche Entwicklung bis zur Metamorphose verhindern können. Nach der Metamorphose der Anuren stellt die mehrmonatige Trockenzeit eine besonders kritische Phase im Lebenslauf dar. Um unter solchen Bedingungen überleben zu können, sind spezielle Anpassungen notwendig (DUELLMAN & TRUEB 1986). Es werden im folgenden zu den verschiedenen im Lebenslauf der Froschlurche dominierenden „Streßfaktoren“ unterschiedliche Anpassungen stichwortartig vorgestellt, die wir bei Anuren des Comoé-Nationalparks nachweisen konnten. Jeweils eine der Anpassungsstrategien wird dabei detaillierter dargestellt.

4.1 HOHER RÄUBERDRUCK IN EPHEMEREN SAVANNENGEWÄSSERN

Die ephemeren Gewässer in der Savanne werden von den meisten Anurenarten des Comoé-Nationalparks als Laichplatz genutzt; auch eine große Anzahl carnivoror Insekten und deren Larven besiedeln diese Tümpel. Als Anpassung an die vielen Nahrungskonkurrenten und die große Anzahl räuberischer Vertebraten und Invertebraten wurden von uns folgende Strategien bei den Anuren nachgewiesen:

- Schwarmbildung der Kaulquappen als Feindvermeidungsstrategie. Dieses Verhalten fanden wir bei *Phrynomantis microps* (RÖDEL, unveröffentl. Diplomarbeit) sowie *Bufo maculatus* und *Bufo regularis* (SPIELER 1996).
- Teile der Larvalentwicklung werden außerhalb des Gewässers durchlaufen. Diese Strategie fanden wir bei der im folgenden dargestellten Art *Hemissus marmoratus* (Anura: Hemisotidae).

	Weibchen (n = 13)	Männchen (n = 13)
KL (mm)	39 ± 2	27 ± 2
Masse (g)	8,4 ± 1,9	2,8 ± 0,9
Maximale Masse (g)	12,0	3,5
Minimale Masse (g)	5,9	1,3
Anzahl Eier	202 ± 70 (n = 4)	
Ø Eier (mm)	2,4 ± 0,2 (n = 10)	

Tab. 1. Körperlänge (KL) und Masse adulter Tiere sowie Anzahl und Größe ablagereifer Eier zu Beginn der Regenzeit bei *Hemismus marmoratus*.

Snout-vent length (KL), mass of adult frogs, and number and size of mature eggs in *Hemismus marmoratus* at the beginning of the rainy season.

4.1.1 Lebenszyklus und Brutpflege

Hemismus marmoratus wanderte meist unmittelbar nach Regenfällen zu den Laichgewässern. Die Tiere verpaarten sich dort (Abb. 2) und gruben sich an geeigneter Stelle 5-30 cm tief in den Boden ein, um dort eine Höhle (Ø ca. 5 cm) anzulegen. Beobachtungen im Terrarium deuteten darauf hin, daß die Frösche, um die Höhle zu vergrößern und zu stabilisieren, die umgebende Erde komprimieren, indem sie ihre Lungen maximal füllen und sich „aufblasen“. Weibchen legten ihre Eier in einem Ballen von ca. 200 Eiern ab (Tab. 1), der von einer pergamentartigen Hülle aus eingetrockneter Eigallerte umgeben war.

Wie bereits von LAMBIRIS (1989) und WAGER (1929, 1952, 1986) beschrieben, fanden auch wir regelmäßig in den Nestern nur Weibchen zusammen mit Eiern oder Kaulquappen (Abb. 3). Demnach scheinen die Männchen unmittelbar nach der Besamung der Eier das Nest zu verlassen. Nach ungefähr einer Woche schlüpften die Kaulquappen. Die länglich geformten Kaulquappen bewegten sich schlängelnd in einer schaumigen Flüssigkeit unter und neben dem Muttertier (Abb. 4). Die Aufenthaltsdauer der Weibchen im Nest bei den Kaulquappen schwankte zwischen 3-66 Tagen (RÖDEL et al. 1995). Vermutlich besteht die Hauptaufgabe des Weibchens in dieser Zeit darin, die Quappen während der zum Teil lang anhaltenden Trockenphasen zwischen den Regenfällen mit der von Hautsekreten abgegebenen Flüssigkeit feucht zu halten. Zusätzlich scheint das Hautsekret des Weibchens bakterizid und fungizid zu wirken. Versuche, bei denen die Weibchen im Nest gegen feuchte Schaumstoffattrappen ausgetauscht wurden, ergaben einen deutlich höheren Anteil verpilzter Eier als bei Nestern, bei denen die Weibchen im Nest belassen worden waren (RÖDEL et al. 1995). Das mehrfach beobachtete Verhalten der Weibchen, sich bei Störung „aufzublasen“ und die von uns aufgegrabene Öffnung zum Nest mit der stark verknöcherten Kopfkapsel zu verschließen, deuten wir als Verteidigungsverhalten gegenüber Ei- und Kaulquappenräubern. Um zu prüfen, ob eine Ernährung der Quappen durch Hautsekrete des Muttertieres stattfindet, wurden im Abstand von fünf Tagen Kaulquappen aus dem Nest entnommen, vermessen und in kleinen Aquarien gehalten. Bereits unmittelbar nach dem Schlupf waren die dem Nest entnommenen Kaulquappen überlebensfähig und nahmen schneller an Gewicht zu als ihre im Nest verbliebenen Geschwister, die im Stadium 27 nach GOSNER (1960) in ihrer Entwicklung stagnierten (RÖDEL et al. 1995). Um die Quappen nach einem stärkeren Regenfall ins freie Gewässer zu entlassen, scheinen mehrere Möglichkeiten genutzt werden zu können:



Abb. 2. Pärchen von *Hemisus marmoratus* im Amplexus kurz vor dem Eingraben in den Boden.

Pair of *Hemisus marmoratus* ready to burrow.

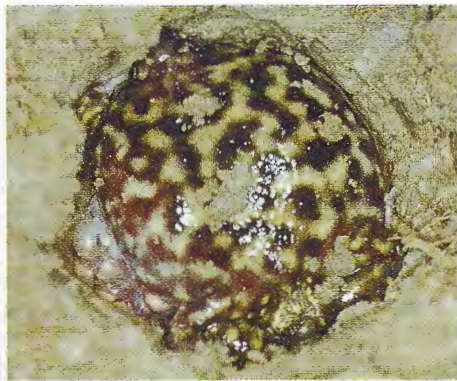


Abb. 3. Weibchen von *Hemisus marmoratus* in der selbstgegrabenen Erdhöhle. Seitlich sind die bereits weit entwickelten Eier zu erkennen.

Female of *Hemisus marmoratus* in the self-dug cave. Alongside the female, eggs of late developmental stages are recognizable.



Abb. 4. Dasselbe Tier wie in Abbildung 3 eine Woche später. Die Kaulquappen sind geschlüpft und bewegen sich in einer schaumigen Flüssigkeit unter und neben dem Weibchen.

The same female as shown in Figure 3 one week later. The hatched tadpoles, move in a foamy liquid underneath and alongside the female.

- a) Tunnelbau vom Nest ins Gewässer bei Tümpeln, die eine Abbruchkante aufweisen und die ein Eingraben in unmittelbarer Nähe zum Wasser erlauben (WAGER 1986);
- b) Bau einer Rinne an der Bodenoberfläche vom Nest zum Gewässer. Diese Variante scheint bei Tümpeln verwirklicht zu werden, deren Ufer flach ausläuft (RÖDEL et al. 1995). Ähnliches ist auch bei *Leptodactylus ocellatus* bekannt (CEI 1980);
- c) Transport der Kaulquappen auf dem Rücken des Weibchens ins Gewässer (RÖDEL et al. 1995). Hinweise für ein derartiges, bisher noch nicht direkt beobachtetes Verhalten ergaben sich unter anderem durch die Funde von *H. marmoratus*-Kaulquappen nach starken Regenfällen in einigen erhöht stehenden Eimern des Fangzaunes.

4.1.2 Migration

Die Anzahl der zu Beginn der Regenzeit gefangenen Tiere war mit 25 im Jahr 1993, 159 im Jahr 1994 und 305 im Jahr 1995 wesentlich höher, als wir durch regelmäßige Kartierungen und Aufnahmen der Rufaktivität am Gewässer angenommen hatten. Der scheinbare Anstieg der Populationsgrößen ist vermutlich auf eine stetige Verbesserung der Fangmethodik zurückzuführen. Wir fanden eine ähnliche Zunahme gefangener Tiere auch bei den meisten anderen untersuchten Anurenarten.

Die ersten Individuen wanderten bereits während des ersten kleinen Regenfalles am Ende der Trockenzeit zu der Stelle, an der sich Wochen später nach kräftigen Niederschlägen das Gewässer bildete. Einen Tag nachdem sich diese Senke mit Wasser gefüllt hatte, fanden wir die ersten Kaulquappen von *H. marmoratus* im Tümpel. Damit waren sie im Wachstumswettlauf sowohl gegenüber Kaulquappen anderer Froscharten als auch gegenüber den meisten potentiellen aquatischen Räubern im Vorteil. Die Verlagerung eines Teils der Larvalentwicklung in terrestrische Habitate wird allgemein als Anpassung an hohen Räuber- und Konkurrenzdruck im Gewässer gedeutet (LAMOTTE & LESCURE 1977, DUELLMAN & TRUEB 1986, HÖDL 1989). Noch sechs Monate nachdem wir die ersten Kaulquappen nachgewiesen hatten, fanden wir in einigen Tümpeln nach kräftigen Niederschlägen junge Kaulquappen von *H. marmoratus* (RÖDEL et al. 1995). Für die ersten Niederschläge zu Beginn der Regenzeit konnten wir zeigen, daß nach jedem Regen von > 5 mm erneut Tiere zum Gewässer wanderten (Abb. 5). Jeweils in der Nacht, in der es regnete, konnte eine verstärkte Einwanderung zum Gewässer registriert werden (Abb. 5 oben), während sich die Abwanderung der Frösche über zwei Nächte verteilte (Abb. 5 unten). Die abwandernden Tiere bestanden, wie Individualmarkierungen zeigten, sowohl aus solchen, die wenige Stunden zuvor auf der Einwanderungsseite markiert und ins Gewässer gesetzt worden waren, als auch aus solchen, die Wochen zuvor markiert oder unmarkiert waren. Die meisten Frösche wanderten einzeln zum Gewässer und verpaarten sich anscheinend dort, um anschließend eine geeignete Stelle zum Nestbau aufzusuchen, wie die vielen „abwandernden“ Amplexuspaare am Fangzaun andeuteten. Bei 68 (93%) der 73 anwandernden Weibchen 1995 waren beide Gonaden mit Eiern gefüllt. Die restlichen Weibchen wiesen nur ein gefülltes Ovar (7%) oder zwei entleerte Ovarien (1%) auf. Auf der Abwanderungsseite wiesen von den 87 gefangenen Weibchen 61 (70%) zwei gefüllte Ovarien, 7% ein gefülltes Ovar und 23% zwei entleerte Gonaden auf. Die durchschnittliche Masse der Weibchen bei der Einwanderung

derung betrug $10,2 \pm 1,9$ g und bei der Abwanderung $9,4 \pm 1,9$ g. Das Geschlechterverhältnis aller am Fangzaun erfaßten 489 *H. marmoratus* betrug 1 : 1,3 (Männchen zu Weibchen).

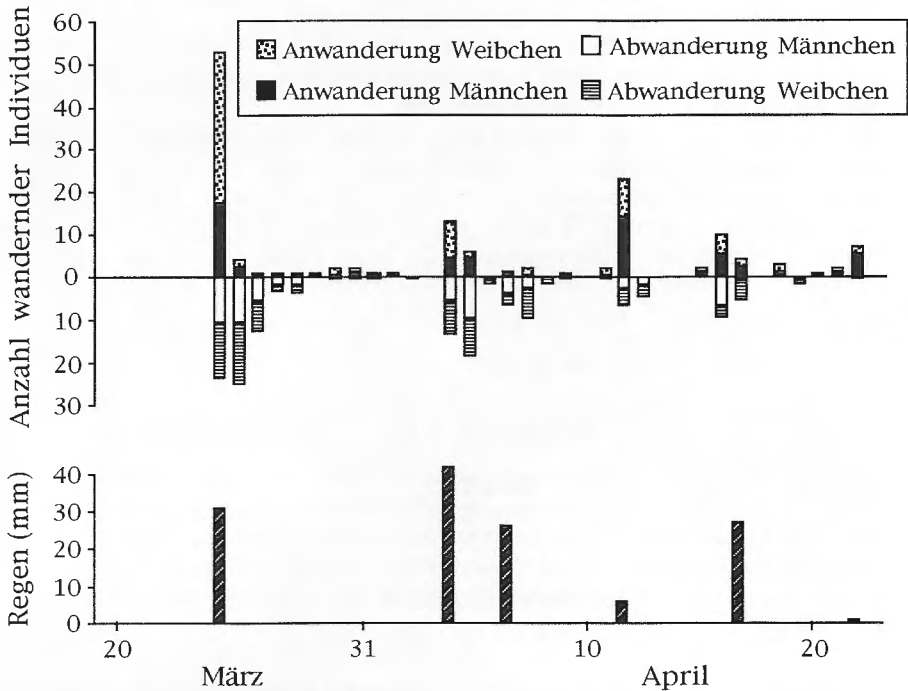


Abb. 5. Abhängigkeit der Wanderaktivität geschlechtsreifer *Hemisus marmoratus* von der Niederschlagsverteilung im Jahr 1995. Die Anzahl gefangener Individuen ist getrennt nach Geschlechtern sowie der Anwanderung (obere Hälfte) und Abwanderung (untere Hälfte) täglich für den Zeitraum vom 19.3.-23.4. aufgetragen. Der Tümpel war bis zum ersten hier dargestellten Regen ausgetrocknet.

Migration of adult *Hemisus marmoratus* and the relationship to precipitation in 1995. The number of individuals caught is shown daily from 19.3.-23.4. and seperated by sex and direction of migration (above: migration to the pond; below: emigration from the pond). The pond was dry before the first shown rainfall.

4.2 HOHES AUSTROCKNUNGSRISIKO BEI EPHEMEREN TÜMPELN

Als Anpassungen an das hohe Risiko, daß ephemere Laichgewässer austrocknen bevor die Larven ihre Metamorphose beendet haben, wurden bei Anuren des Comoé-Nationalparks folgende Strategien nachgewiesen:

- Ausweichen in permanente Gewässer (Comoé), die jedoch aufgrund räuberischer Fische einen sehr hohen Prädationsdruck aufweisen. Diese Strategie wurde bei *Bufo maculatus* gefunden. Als Anpassung an den hohen Räuberdruck

bilden die Larven dieser Art Aggregationen in flachen Uferbereichen des Flusses, zu denen die Fische nicht vordringen können (SPIELER 1996).

- Abbläichen großer Eier verbunden mit einer schnellen Entwicklung der Kaulquappen. Diese Strategie wurde unter anderem bei *Ptychadena cf. trinodis* gefunden. Diese Art legt große Eier ab (100-600 Eier/Gelege; Eidurchmesser: 4,0 mm), bei extrem kurzer Entwicklungszeit (Minimum: 12 Tage) und geringer Metamorphosemasse der Jungfrösche (0,27-0,28 g). Zu Beginn der Regenzeit laichte diese Froschart nur in größeren Savannengewässern (> 50 m²) ab, bei denen das Risiko eines vollständigen Verlustes des Nachwuchses durch das Austrocknen der Tümpel geringer war.
- Risikostreuung durch die Nutzung einer Vielzahl unterschiedlich großer ephemerer Gewässer (0,2-500 m²). Diese Strategie wurde bei der im folgenden dargestellten Art *Hoplobatrachus occipitalis* (GÜNTHER, 1858) (Anura: Ranidae) nachgewiesen, wobei die Frösche unterschiedlich viele Eier (1-1500 Eier/Tümpel/Individuum; Eidurchmesser: 2,0 mm) (Tab. 2) auf die einzelnen Gewässer verteilten. Bei hoher Metamorphosemasse (0,8-1,4 g) war die Larvaldauer (Minimum: 25 Tage) länger als bei *Ptychadena cf. trinodis*.

	Weibchen (n = 13)	Männchen (n = 13)
KL (mm)	82 ± 12	77 ± 8
Masse (g)	53 ± 24	43 ± 14
Maximale Masse (g)	132	84
Minimale Masse (g)	25	24
Anzahl Eier	1590 ± 310 (n = 5)	
Ø Eier (mm)	1,9 ± 0,1 (n = 20)	

Tab. 2. Körperlänge (KL) und Masse adulter Tiere sowie Anzahl und Größe ablagereifer Eier zu Beginn der Regenzeit bei *Hoplobatrachus occipitalis*.

Snout-vent length (KL), mass of adult frogs, and number and size of mature eggs in *Hoplobatrachus occipitalis* at the beginning of the rainy season.

4.2.1 Laichplatzwahl

Die ersten Regenfälle am Ende der Trockenzeit versickern noch vollständig im Boden der ausgetrockneten Savannensenken. An diesen Stellen bilden sich erst bei fortschreitender Regenzeit Gewässer. Die ersten Niederschläge reichen jedoch aus, Kleingewässer auf felsigen Flußuferabschnitten mit Wasser zu füllen (Abb. 6). Diese Tümpel werden im Untersuchungsgebiet nur von *Hoplobatrachus occipitalis* (Abb. 7) regelmäßig als Laichhabitat genutzt. An diesem Gewässertyp wurden auch die Untersuchungen zur Laichplatzwahl von *H. occipitalis* durchgeführt (SPIELER & LINSENMAIR 1997).

Hoplobatrachus occipitalis legt seine Eier einzeln ab und befestigt sie am Bodengrund in Flachwasserbereichen. In den untersuchten Kleingewässern (0,2-27 m²) (Abb. 6) wurden entweder keine oder zwischen 1-6000 Eier gezählt. Die Laichverteilung auf die verschiedenen Tümpel resultiert aus einer individuellen und graduell abgestuften Wahl von *H. occipitalis*, bei der diejenigen Gewässer



Abb. 6. Ephemere Gewässer auf felsigen Flußuferabschnitten des Comoé. Diese kleinen Tümpel dienen *Hoplobatrachus occipitalis* als erste Laichgewässer.

The first ephemeral ponds that formed after rain were little pools on the rocky area of the Comoé River. These pools are the first spawning sites of *Hoplobatrachus occipitalis*.

bevorzugt belichtet werden, die für die Larvenaufzucht günstigere Bedingungen aufweisen. Dabei sucht im Regelfall ein Paar im Amplexus mehrere Gewässer in einer Nacht auf und verteilt unterschiedlich viele Eier auf mehrere Tümpel. Wahlversuche zeigten, daß die Frösche folgende Faktoren zur Auswahl geeigneter Laichgewässer berücksichtigen:

- 1) Die Kaulquappen von *H. occipitalis* sind äußerst effektive Räuber (Abb. 8). Die Überlebenswahrscheinlichkeit von frischgeschlüpften Quappen war, wie Aquarien- und Freilandversuche zeigten, in Gewässern mit älteren arteigenen Quap-



Abb. 7. Männchen von *Hoplobatrachus occipitalis*.

Male *Hoplobatrachus occipitalis*.

pen sehr gering. Die ablaichenden Frösche waren in der Lage, die Dichte und Körpergröße arteigener Kaulquappen im jeweiligen Gewässer zu bestimmen und diejenigen Tümpel nicht mit Eiern zu belegen, die eine kritische Larvendichte überschritten [10 Quappen/100 l; Körperlänge > 8 mm; Entwicklungsstadium > 30 nach GOSNER (1960)]. Bei gleicher Dichte unterhalb dieses Schwellenwertes wurden Tümpel mit größeren Quappen gemieden oder mit weniger Eiern belegt als Vergleichsgewässer, die kleinere Kaulquappen enthielten.

- 2) Als zweiten wichtigen Faktor für die Auswahl von Laichgewässern nutzten die Frösche Informationen über das Austrocknungsrisiko der Tümpel. Gewässer, die durch ihre Größe und einer guten Abdichtung zum Untergrund lange das Wasser halten konnten, wurden bevorzugt und mit einer größeren Anzahl Eier belegt als solche, die wegen ihrer geringen Größe oder wegen Rissen im Bodengestein schneller ihr Wasser verloren. Dabei scheinen die Frösche zur Beurteilung des Austrocknungsrisikos nicht primär die Gewässergröße zu nutzen, sondern die Wasserverlustrate/Zeit bzw. den Zeitraum von der Wasserfüllung bis zum vollständigen Austrocknen (SPIELER & LINSENMAIR 1997).

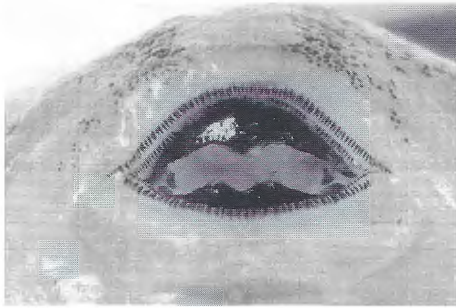


Abb. 8. Mundfeld der carnivoren Kaulquappe von *Hoplobatrachus occipitalis*. Die kleinen Labialzähnen an Ober- und Unterlippe tragen Wiederhaken zum Festhalten der Beute. Der kräftige Hornkiefer weist eine charakteristische zahnartige Einkerbung auf.

Mouthpart of the carnivorous tadpole of *Hoplobatrachus occipitalis*. The labial teeth of the upper and lower lips show hooks that facilitate detainment of prey. The robust horny beaks have a characteristic spine.

4.2.2 Migration

Am Ende der Trockenzeit fanden wir *H. occipitalis* ausschließlich in der Nähe von permanenten Gewässern im Flußbett des Comoé. Vermutlich überdauern die Frösche dort die ganze Trockenzeit. Mit Einsetzen des ersten Regens begann ein Teil der Tiere in den Kleingewässern auf den Felsenplateaus (Abb. 6) mit der Eiablage. Nach den ersten kräftigeren Regenfällen, bei denen auch die Senken in der Savanne ausreichend mit Wasser gefüllt wurden, wanderte ein Großteil der telemetrierten Frösche vom Flußufer zu den Savannengewässern, um dort abzulaichen. Unter den abwandernden Tieren befanden sich solche, die bereits in den Felsenbecken einen Teil ihrer Eier abgelegt hatten, und solche, die zuvor noch nicht abgelaicht hatten. Ein Teil der Tiere blieb bei dem zuerst besuchten Gewässer in der Savanne, andere suchten mehrere Tümpel auf, wobei eines der besenderten Tiere in zwei Monaten eine Luftlinienentfernung von 6 km zurücklegte (SPIELER & LINSENMAIR im Druck). Die Frösche, die im Flußbett zurückgeblieben waren, nutzten zum Teil auch weiterhin die Kleingewässer im Flußbett als Laichhabitat, bis diese vom ansteigenden Fluß überschwemmt wurden.

4.2.3 Mortalität

Die Mortalität durch Räuber ist bei Anuren allgemein schwer zu quantifizieren. Die Methode der Telemetry ermöglicht allerdings eine Abschätzung des Räuberdruckes. In drei Fällen konnten die Räuber mit den Sendern, die zusammen mit dem Frosch verschluckt worden waren, eindeutig identifiziert bzw. gefangen und solange in einem Gehege gehalten werden, bis sie den Sender wieder ausschieden. Bei den Froschräubern handelte es sich zweimal um Nilwarane (*Varanus niloticus*) und einmal um eine Klappenweichschildkröte (*Cyclanorbis senegalensis*). In acht weiteren Fällen wurden die Sender von unbekannten Räubern verschluckt und wieder ausgeschieden. Zwölf Frösche überlebten den Untersuchungszeitraum von durchschnittlich 47 ± 21 Tagen, bis sie wiedergefangen, vermessen, „entsendert“ und wieder freigelassen wurden. Berücksichtigt man nur diese 23 besenderten Tiere, deren „Schicksal“ bekannt ist, betrug die räuberbedingte Mortalität zu Beginn der Regenzeit 48%. Unklar ist die Ursache für das Verschwinden der restlichen 23 besenderten Frösche, deren Signal von einem Tag auf den anderen verstummte. Hier könnten defekte Sender, extrem weite Wanderungsentfernungen oder hochmobile Räuber (z.B. Vögel) die Ursache gewesen sein.

4.3 ÜBERDAUERUNG DER MEHRMONATIGEN TROCKENZEIT

Folgende Strategien wurden bei Anuren des Comoé-Nationalparks nachgewiesen, um die mehrmonatige regenlose Trockenzeit zu überdauern:

- Überdauerung im Boden. Diese Strategie fanden wir bei *Hemismus marmoratus*, die die Trockenzeit in selbstgegrabenen Höhlen in bis zu einem Meter Tiefe im feinsandigen Boden verbringen. Es können aber auch, wie zum Beispiel von *Phrynomantis microps*, bereits bestehende Gangsysteme von Kleinsäufern sowie ausgestorbene Termitenhügel als Überdauerungsverstecke genutzt werden.
- Rückzug an permanente Gewässer, in deren Nähe die ganze Zeit über ausreichend Feuchtigkeit vorhanden ist. Diese Strategie fanden wir bei *Hoplobatrachus occipitalis*.
- Ästivation in der „prallen Sonne“. Diese Strategie wurde bei *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* nachgewiesen und soll im folgenden dargestellt werden.

	Weibchen (n = 12)	Männchen (n = 6)
KL (mm)	$25 \pm 1,7$	$24 \pm 2,0$
Masse (g)	$1,4 \pm 0,3$	$1,4 \pm 0,2$
Maximale Masse (g)	28	27
Minimale Masse (g)	22	21
Anzahl Eier	438 ± 97 (n = 6)	
Ø Eier (mm)	$1,16 \pm 0,01$ (n = 20)	

Tab. 3. Körperlänge (KL) und Masse adulter Tiere sowie Anzahl und Größe ablagereifer Eier zu Beginn der Regenzeit bei *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus*.

Snout-vent length (KL), mass of adult frogs, and number and size of mature eggs in *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* at the beginning of the rainy season.

4.3.1 Ästivation

Der Kreideriedfrosch *Hyperolius nitidulus* wurde von (SCHJØETZ 1971) zum Artenkomplex der Superspezies *H. viridiflavus* gestellt. Die Frösche überdauern die Trockenzeit exponiert an vertrockneten Grashalmen sitzend in ca. ein Meter Höhe (Abb. 9, 10). Sie sind in dieser Zeit voll aktiv und jederzeit „sprungbereit“, es handelt sich also nicht um einen „Trockenschlaf“, bei dem der Stoffwechsel stark reduziert ist. Ein entscheidender Vorteil dieser Überdauerungsform ist die Möglichkeit, bei den häufig auftretenden Savannenbränden schnell in Inselwälder oder Termitenbauten flüchten zu können. In der 3-4 Monate langen Kerntrockenzeit fällt in manchen Jahren kein Niederschlag, die relative Luftfeuchte sinkt auf 5-40% und die Temperaturen steigen auf über 40 °C. Die Hauptprobleme für den Frosch sind dabei: a) Überhitzung, b) hoher Wasserverlust durch Transpiration über die Haut und c) Anreicherung von Stickstoff enthaltenden Stoffwechselendprodukten.

Detaillierte Untersuchungen zur Ästivation von *H. [viridiflavus] nitidulus* wurden von (GEISE & LINSENMAIR 1986, 1988, SCHMUCK & LINSENMAIR 1988, SCHMUCK 1989, KOBELT & LINSENMAIR 1986, 1992, 1995, LINSENMAIR im Druck) durchgeführt. Ein kurzer Überblick über die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeiten soll zum Verständnis der Probleme eines Frosches in der Trockenzeit und möglicher Lösungen beitragen.

4.3.2 Hautmorphologie und Sitzposition

Hyperolius [viridiflavus] nitidulus kann bis zu 50% seiner Körpermasse an Wasser speichern. Mit diesem Vorrat müssen die Frösche bis zu 100 Tage in der Trockenzeit überdauern. Grundsätzlich kann Wasserverlust durch Exkretion oder durch Verdunstung über die Haut erfolgen. *H. [viridiflavus] nitidulus* minimiert beide Verluste.



Abb. 9. *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* in typischer Sitzposition auf einem Grashalm. Der Frosch ist in der Mittagshitze weiß gefärbt.

Hyperolius [viridiflavus] nitidulus sitting in typical position on a dry grass blade is coloured white in the heat of midday.



Abb. 10. *Hyperolius [viridiflavus] nitidulus* in brauner Färbung bei Temperaturen unter 40 °C.

Hyperolius [viridiflavus] nitidulus is coloured brownish at temperatures below 40 °C.

Kleine Hautflächen an Oberschenkeln und Oberarmen dieser Frösche sind stark durchblutet und dienen zur schnellen Wasseraufnahme (z.B. bei kurzzeitiger Taubildung). Diese für Verdunstungsverluste besonders anfälligen Hautpartien werden in der sonnenexponierten typischen Körperstellung vollständig von anderen, geringer durchbluteten und morphologisch anders aufgebauten Hautpartien verdeckt (Abb. 9, 10). Eine von Hautdrüsen abgegebene und an der Sonne trocknende Schleimschicht „versiegelt“ diese Übergänge und bildet einen dünnen Film auf der sonnenexponierten Epidermis. Neben dieser verdunstungshemmenden Schleimschicht weisen die exponierten Hautbereiche eine deutlich erhöhte Guaninkonzentration in den Iridophoren (Pigmentzellen) auf. Die Guaninplättchen sind in Form mehrerer dünner Schichten angeordnet, die eine Totalreflektion des einfallenden Sonnenlichtes bewirken. Als Folge erscheinen die Tiere „kreibeweiß“ (Kreideriedfrosch) (Abb. 9). Damit bietet die Haut einen zuverlässigen Verdunstungsschutz und verhindert eine strahlungsbedingte Aufheizung des Körpers. Erst bei Temperaturen von über 43 °C geben die Frösche geringe Wassermengen über die Haut zur Verdunstungskühlung ab. Trotz ihrer für uns auffälligen weißen Farbe scheint sich nach unseren Beobachtungen kein optisch jagender Räuber auf das „absammeln der weißen Frösche“ in der Trockenzeit spezialisiert zu haben. Am Ende der Trockenzeit färben sich die Frösche, sobald die Mittagshitze vorüber ist, oder wenn man sie direkt stört, braun-grau und passen sich so farblich ihrem Untergrund an (Abb. 10). Dieser in Sekunden stattfindende Farbwechsel wird durch den Bau der Melanophoren (Pigmentzellen) ermöglicht, die Zellausläufer sowohl über als auch unter der weißen Iridophorenschicht besitzen. Das dunkle Pigment Melanin kann somit schnell in die oberen Zellausläufer transportiert werden und die weißen Iridophoren überlagern oder diese freigeben, wenn die Pigmente in die unteren Zellausläufer verlagert werden.

4.3.3 Stoffwechsel

Beim Abbau von stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukten fallen toxische Verbindungen an (z.B. NH_3). Diese müssen in nicht-toxische Formen überführt und ausgeschieden oder als osmotisch unwirksame Verbindungen im Körper gelagert werden. Bei der Ausscheidung muß zusammen mit den in Frage kommenden Endprodukten Ammoniumionen (NH_4^+), Harnstoff oder Harnsäure unterschiedlich viel Wasser abgegeben werden (bei NH_4^+ am meisten, bei Harnsäure am wenigsten) (FEDER & BURGGREN 1992). Riedfrösche geben während der Trockenzeit keine Exkretstoffe ab. Die Frösche fressen während dieser Phase nicht, sondern leben von den zu Ende der Regenzeit aufgebauten Fettreserven. Damit fällt nur eine geringe Menge Exkretstickstoff an, die zum Aufbau des osmotisch unwirksamen Guanins verwendet wird. So dient das Pigment Guanin als „Sonnenschutzmittel“ und „Abfallspeicher für Stickstoff“. Zu Beginn der Regenzeit beginnen die Frösche dann mit der Nahrungsaufnahme und geben als Exkretionsprodukt Harnstoff ab.

5 Diskussion

5.1 ANPASSUNGSSTRATEGIEN IM LEBENSZYKLUS

Am Beispiel der drei untersuchten Anurenarten wurden Anpassungen der in verschiedenen Phasen des Lebenszyklusses auftretenden Streßsituationen dargestellt. *Hemisis marmoratus* betreibt bei unvorhersehbarer Wasserverfügbarkeit und hohem Räuberdruck in den Laichgewässern Brutpflege in terrestrischen

Nestern. Die Weibchen bringen durch das Betreuen der Eier und Kaulquappen zusätzliche Energie-Investitionen für die Reproduktion auf. Die Energiemenge jedoch, die ein Weibchen in Nachkommen investieren kann, ist begrenzt, kann aber unterschiedlich aufgeteilt werden. Einerseits können sehr viele kleine, dotterarme Eier produziert werden, oder ein Weibchen investiert mehr Energie in jeden einzelnen Nachkommen. Dies kann durch Vergrößern des Dottervorrates oder/und durch Brutpflege erreicht werden. Das Erhöhen der Investitionen in einzelne Nachkommen geht aber auf Kosten der Gelegegröße. So fanden wir bei *H. marmoratus* Gelege mit lediglich ca. 200 Eiern. Die Reduktion der Nachkommenzahl bei zunehmender Intensität der Brutpflege ist bei Anuren weit verbreitet (DUELLMAN & TRUEB 1986, CLUTTON-BROCK 1991).

Hoplobatrachus occipitalis verfolgt eine Strategie der Risikostreuung, indem die Frösche ihre Eier auf viele verschiedene Tümpel verteilen. Teilweise legt ein Weibchen dabei nur ein Ei in einen Tümpel. Um diese Strategie zu optimieren, werden die Eier nicht wahllos auf die Tümpel verteilt, sondern die Laichgewässer werden anhand bestimmter biotischer und abiotischer Parameter ausgewählt, um die Ausgangsbedingungen für die Ontogenese des Nachwuchses zu verbessern. Ähnliches wurde auch bei anderen Amphibienarten beschrieben (RESETARITS & WILBUR 1989, KUTKA & BACHMANN 1990, FIGIEL & SEMLITSCH 1995).

Hyperolius [viridiflavus] nitidulus überdauert als einzige Froschart im Untersuchungsgebiet die Trockenzeit sonnenexponiert. Um die verschiedenen „Probleme“ zu lösen, die mit einer solchen Ästivation verbunden sind, wurden unterschiedliche Anpassungen der Morphologie, Physiologie und des Verhaltens „entwickelt“. „Sitzen in der Sonne“ ist damit eine erfolgreiche Alternative zum „Vergraben im Boden“ oder dem „Verstecken in Höhlen“. Die beiden letztgenannten Strategien werden vermutlich von der überwiegenden Anzahl der Anuren saisonaler Lebensräume realisiert (DUELLMAN & TRUEB 1986).

5.2 MIGRATIONS-DYNAMIK BEI *HEMISUS MARMORATUS*

Die standardisierte Erfassung von Amphibien mit einem Fangzaun wurde in den Tropen bisher nur selten eingesetzt (HEYER et al. 1994), da viele Anurenarten in diesen Regionen durch ihre gute Sprung- und Kletterfähigkeit mit dieser Methode nicht zu erfassen sind (DODD 1991). Im Comoé-Nationalpark ließen sich 16 (46%) der 35 im Park nachgewiesenen Arten aus folgenden Gattungen quantitativ erfassen: *Bufo*, *Hemisus*, *Hildebrandtia*, *Kassina*, *Phrynobatrachus*, *Phrynomantis* und *Xenopus*.

Die Anwanderungen und Eiablagen einzelner Individuen von *H. marmoratus* nach den ersten Niederschlägen zu Beginn der Regenzeit an Stellen, wo erst später größere Gewässer entstehen, sprechen für eine ausgeprägte „Brutgewässertreue“ dieser Art. Bei der Brutgewässertreue kehren die Frösche zur Eiablage in ihre Geburtsgewässer zurück, um in diese bewährten Tümpel abzulaichen (HEUSSER & OTT 1968, PINSTON & GUYETANT 1987, SINSCH 1992a). Für Kaulquappen, die als erste in ein frisch vom Regen gefülltes Gewässer gelangen, besteht aufgrund des geringen Räuberdruckes die Aussicht, daß ein hoher Prozentsatz von ihnen die Metamorphose erreicht. Demgegenüber steht ein zu dieser Zeit besonders hohes Risiko, daß der Tümpel zwischen zwei Regenfällen austrocknet, wodurch die gesamten Reproduktions-Investitionen der „Früh-Laicher“ verloren wären. Bei fortschreitender Regenzeit nimmt die Niederschlagshäufigkeit zu, und das Risiko,

daß die Laichgewässer austrocknen, sinkt. Es erreichen aber aufgrund des steigenden Räuberdruckes auch weniger Kaulquappen die Metamorphose (LINSENMAIR im Druck). Nicht alle Individuen von *H. marmoratus* scheinen die ersten Ablaichmöglichkeiten zu Beginn der Regenzeit und damit den Wachstumsvorsprung gegenüber anderen Kaulquappen und Räubern zu nutzen. Auch mehrere Monate später fanden sich noch frischgeschlüpfte Kaulquappen nach Regenfällen in den Tümpeln. Neben den „Früh- und Spät-Laichern“ in der Population scheinen auch einzelne Individuen ihre Eier auf verschiedene Laichtermine zu verteilen. Von Markierungsexperimenten wissen wir, daß ein Teil der Weibchen wiederholt zum Gewässer wanderte und bei einem Laichtermin nur die Eier eines Eileiters ablegte.

Abundanzabschätzungen durch Zählungen von Tieren nach Regenfällen am Gewässer, an dem später der Fangzaun installiert wurde, sowie durch Rufkartierungen und indirekt über standardisierte Kescherfänge der Kaulquappen ergaben für *H. marmoratus* sehr geringe Populationsdichten (< 30 adulte Tiere). Mit Verbesserung der Fanganlage konnten wir 1995 in vier Wochen 144 adulte *H. marmoratus* auf der Anwanderungsseite fangen. Da die Fanganlage nur ca. 50% des Gewässers abspernte, dürfte die Anzahl anwandernder Tiere für den gesamten Tümpel noch deutlich höher liegen. Mit diesen Werten allein würde die Populationsgröße jedoch überschätzt werden, da individuelle Markierungen 1995 zeigten, daß Tiere beider Geschlechter bis zu viermal nach verschiedenen Regen ans Gewässer anwanderten. Die Anzahl von Wiederfängen individuell markierter Tiere war bisher zu gering, um mit der Jolly-Seber-Methode (Fang-Wiederfang) zu verlässlichen Abundanzabschätzungen zu kommen (KREBS 1989, MÜHLENBERG 1989, WENZEL et al. 1995).

5.3 LAICHPLATZWahl BEI *HOPLOBATRACHUS OCCIPITALIS*

Noch bevor sich die ersten Savannengewässer zu Beginn der Regenzeit mit Wasser gefüllt haben, nutzt *H. occipitalis* die Möglichkeit in den bereits früher im Jahr entstehenden ephemeren Kleingewässern am Flußufer des Comoé abzulaichen. Damit haben die kannibalistischen Nachkommen, die zu einem solch frühen Termin abgelegt werden, einen deutlichen Wachstumsvorsprung gegenüber artgleichen Larven, die aus Eiern schlüpfen, die erst später in den Savannengewässern abgelegt werden. Als Anpassung an die schnell wechselnden und unvorhersehbaren Bedingungen in den Felsentümpeln betreibt *H. occipitalis* individuelle Risikostreuung, um Fehlinvestitionen bei der Reproduktion gering zu halten. Die Verteilung der Eier auf verschiedene Tümpel erfolgt nicht zufällig, sondern ist das Ergebnis einer Auswahl derjenigen Gewässer, die für die Ontogenese der Nachkommen besonders günstige Voraussetzungen aufweisen. Die Strategie der individuellen Laichgewässerwahl und der Verteilung der Eier auf verschiedene Gewässer unterscheidet sich von der Strategie der „Brutgewässertreue“. Diese kann sich nur in einem Lebensraum ausbilden, bei dem zumindest zeitweise eine sichere und vorhersehbare Wasserverfügbarkeit in den Laichgewässern gewährleistet ist, die einer größeren Anzahl von Individuen das Erreichen der Metamorphose ermöglicht. Solche Bedingungen sind sowohl in permanenten Gewässern (Comoé) als auch den großen Savanntümpeln gegeben. Bei den sehr kleinen, ephemeren Laichgewässern am Flußufer des Comoé, die von lokalen und unvorhersehbaren Regenfällen gefüllt werden und nur kurzzeitig als Laichhabitate zur Verfügung stehen, bis sie vom ansteigenden Fluß überflutet werden, wäre strenge Brutgewässertreue nicht adaptiv.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. K.E. LINSENMAIR (Würzburg) für die Möglichkeit in der Elfenbeinküste arbeiten zu dürfen, für die vielen konstruktiven Anregungen zu meinen Untersuchungen und für die „ansteckende“ Begeisterung, die er im Freiland vermittelte. Bei dem Ministre des Eaux et Forests und dem Ministre de la Recherche Scientifique, Republique de Côte d'Ivoire möchte ich mich für die Forschungsgenehmigung bedanken. Herrn Dr. D. MAHSBERG (Würzburg) und Frau F. SKIBA (Köln) danke ich für die Durchsicht des Manuskriptes. Frau Prof. Dr. B. KÖNIG (Würzburg) sowie Herrn Dr. U. GRAFE (Würzburg) und Herrn M.O. RÖDEL (Tübingen) für die vielen fruchtbaren Diskussionen zu meiner Arbeit. Bei allen Studenten, die mir im Rahmen unseres Tropenökologischen-Großpraktikums bei den praktischen Durchführungen einiger Untersuchungen halfen, möchte ich mich ebenfalls bedanken. Besonderer Dank gilt hierbei den „Krötenzaun Betreuern“ S. KAMINSKI, K. MODY und R. NASS. Die Arbeit wurde aus Mitteln des SFB 251 B3 der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Volkswagen-Stiftung (AZ I/64 102) finanziert.

Schriften

- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. Dritte erweiterte und neubearbeitete Auflage. – Greven (Kilda), 150 S.
- CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. – *Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr.*, Firenze, **2**: 1-609.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1991): The Evolution of Parental Care. – New Jersey (Princeton University Press), 352 S.
- DODD, C.K. (1991): Drift fence-associated sampling bias of amphibians at a Florida sandhills temporary pond. – *J. Herpetol.*, London, **25**: 296-301.
- DUBOIS, A. (1992): Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). – *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **61**: 305-352.
- DUELLMAN, W.E. (1993): Amphibian species of the world: additions and corrections. – Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Special Publications **21**, 372 S.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York (Mc Graw Hill Publ. Comp), 670 S.
- FEDER, M.E. & W.W. BURGGREN (1992): Environmental Physiology of the Amphibians. – Chicago & London (University of Chicago Press), 646 S.
- FIGIEL, C.R. & R.D. SEMLITSCH (1995): Experimental determination of oviposition site selection in the marbled salamander, *Ambystoma opacum*. – *J. Herpetol.*, London, **29**: 452-454.
- GEISE, W. & K.E. LINSENMAIR (1986): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment: II. Some aspects of the 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.
- GEORGE, I.D. (1940): Marking of frogs for future reference in natural history studies. – *Copeia*, New York, **1940**: 134.
- GOSNER, K.L. (1960): A simple table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – *Herpetologica*, Lawrence, **16**: 183-190.
- HEUSSER, H. & J. OTT (1968): Wandertrieb und populationspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.). – *Rev. Suisse Zool.*, Genève, **75**: 1005-1022.

- HEYER, W.R., M.A. DONNELLY, R.W. MCDIARMID, L.A. HAYEK & M.S. FOSTER (1994): Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. – Washington & London (Smithsonian Institution Press), 364 S.
- HÖDL, W. (1989) Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. – S. 18-27 in W.H. HANKE (Ed.): Biology and Physiology of Amphibians, Vol. 38. – Stuttgart (Fischer).
- KOBELT, F. & K.E. LINSENMAIR (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 of *Hyperolius viridiflavus taeniatus* as radiation reflectors. – J. Comp. Physiol., Berlin, Heidelberg, **162**: 314-326.
- (1995): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. VII. The heat budget of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* and the evolution of an optimized body shape. – J. Com. Physiol., Berlin, Heidelberg, **165**: 110-124.
- KREBS, C.J. (1989): Ecological Methodology. – New York (Harper & Row), 654 S.
- KUHN, J. (1994): Methoden der Anuren-Markierung für Freilandstudien. – Z. Feldherpetol., Hohenwarsleben, **1**: 177-192.
- KUTKA, F.J. & M.D. BACHMANN (1990): Acid sensitivity and water chemistry correlates of amphibian breeding ponds in northern Wisconsin, USA. – Hydrobiologia, Belgium, **208**: 153-160.
- LAMBIRIS, A.J.L. (1989): The Frogs of Zimbabwe. – Torino (Museo Regionale di Science Naturali Torino), 247 S.
- LAMOTTE, M. & J. LESCURE (1977): Tendances adaptives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. – Terre et Vie, Paris, **31**: 225-311.
- LINSENMAIR, K.E. (im Druck): Risk spreading and risk reducing tactics of West African anurans in an unpredictable and stressful environment. In: D.M. NEWBERY (ed.), Population and Community Dynamics in the Tropics. – Annual Symposia of the Brit. Ecol. Soc. 1996.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. – Heidelberg (Quelle & Meyer), 430 S.
- PFENNIG, D.W. (1990): The adaptive significance of an environmentally cued developmental switch in an anuran tadpole. – Oecologia, Berlin, **85**: 101-107.
- (1992): Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionarily stable strategy. – Evolution, Los Angeles, **46**: 1408-1420.
- PINSTON, H. & R. GUYETANT (1987): Home fidelity in the common toad *Bufo bufo* L., Amphibia, Anura. – S. 317-320 in J.J. v. GELDER, H. STRIBOSCH & P.J.M. BERGERS (Ed.): Proc. 4th Ord. Gen. Meet. SEH Nijmegen, 1987.
- POILECOT, P. (1991): Un écosystème de savane soudanienne: Le Parc National de la Comoé (Côte d'Ivoire). – Paris (Organisation des Nations Unies, pour l'éducation, la science et la culture), 346 S.
- POREMSKI, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). – Natur und Museum, Frankfurt a.M., **121**: 61-83.
- RESETARITS, W.J. & H.M. WILBUR (1989): Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis*: Role of predators and competitors. – Ecology, Washington, **70**: 220-228.
- RÖDEL, M.O., M. SPIELER, K. GRABOW & C. BÖCKHELER (1995): *Hemius marmoratus* (PETERS, 1854) (Anura: Hemisotidae), Fortpflanzungsstrategien eines Savannenfrosches. – Bonn. zool. Beitr., **45**: 191-207.

- RÖDEL, M.O. (1996): Amphibien der westafrikanischen Savanne. – Frankfurt (Chimaira), 300 S.
- ROFF, D.A. (1992): The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis. – New York (Chapman & Hall), 535 S.
- SCHIØETZ, A. (1971): The superspecies *Hyperolius viridiflavus* (Anura). – Vidensk. Meddr. Dansk. Naturh. Foren., Kopenhagen, **134**: 21-76.
- SCHLÜPMANN, M., M. HENF & A. GEIGER (1996): Kescher für den Amphibienfang. – Z. Feldherpetol., Hohenwarsleben, **2**: 327-329.
- SCHMUCK, R. (1989): Ökophysiologie afrikanischer Riedfrösche: Besiedlung extremer Lebensräume. – Weikersheim (Magraf), 208 S.
- SCHMUCK, R. & K.E. LINSSENMAIR (1988): Adaptation 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.
- SINSCH, U. (1991): Analisis radio-telemetrico de la regulation termica del sapo andino, *Bufo spinulosus*. – Boletín de Lima, **73**: 65-73.
- (1992a): Sex-biased site fidelity and orientation behaviour in reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*). – Ethol. Ecol. & Evol., Firenze, **4**: 15-32.
- (1992b): Zwei neue Markierungsmethoden zur individuellen Identifikation von Amphibien in langfristigen Freilanduntersuchungen: Erste Erfahrungen bei Kreuzkröten. – Salamandra, Frankfurt/M. **28**: 116-128.
- SPIELER, M. (im Druck): Radio-telemetrische Untersuchungen zur Laichplatzwahl eines westafrikanischen Raniden. – Mertensiella, Bonn, **7**.
- (1996): Strategien der Streßvermeidung bei westafrikanischen Anuren. – Verh. Dtsch. Zool. Ges., Stuttgart, **89**: 260.
- SPIELER, M. & K.E. LINSSENMAIR (1997): Choice of optimal oviposition site by *Hoplobatrachus occipitalis* (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. – Oecologia; Berlin, **109**: 184-199.
- SPIELER, M. & K.E. LINSSENMAIR (im Druck): Migration and diurnal shelter in a ranid frog from a West African Savannah: A telemetric study. – Amphibia-Reptilia, Leiden.
- STEARNS, S.C. (1977): The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. – Ann. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, **8**: 145-171.
- WAGER, V.A. (1929): The breeding habits and life-histories of some of the Transvaal amphibia II. – Trans. R. Soc. S. Afr., Johannesburg, **17**: 125-135.
- (1952): The burrowing frog (*Hemissus marmoratus*). – Afr. Wildlife, Johannesburg, **6**: 349-354.
- (1986): Frogs of South Africa, their Fascinating Life Stories. – Craighall (Delta), 183 S.
- WENZEL, S., W. JAGLA & K. HENLE (1995): Abundanzdynamik und Laichplatztreue von *Triturus cristatus* und *Triturus vulgaris* in zwei Kleingewässern einer Auskiesung bei St. Augustin (Nordrhein-Westfalen). – Salamandra, Bonn, **31**: 209-230.
- WOLF, K.R. (1994): Untersuchungen zur Biologie der Erdkröte *Bufo bufo* L. unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses von Migrationshindernissen auf das Wanderverhalten und die Entwicklung von vier Erdkrötenpopulationen im Stadtgebiet von Osnabrück. – Hemmor (Melle University Press), 421 S.

Eingangsdatum: 11. September 1995

Verfasser: MARKO SPIELER, Theodor-Boveri-Institut für Biowissenschaften der Universität, Tierökologie und Tropenbiologie, Am Hubland, D-97074 Würzburg.