

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 378	32 S.	Stuttgart, 30. 9. 1985
----------------------------	--------	---------	-------	------------------------

Brutbiologie und Ökologie von *Crocodylus porosus* und *Crocodylus n. novaeguineae* am mittleren Sepik (Papua Neuguinea)

Breeding Biology and Ecology of *Crocodylus porosus* and *Crocodylus n. novaeguineae* on the Middle Sepik (Papua New Guinea)

Von Dietrich Jelden, Vaihingen/Enz

Mit 12 Abbildungen und 14 Tabellen

Summary

The studies on the breeding biology and ecology of *Crocodylus porosus* and *Crocodylus novaeguineae novaeguineae* were carried out during the years 1979–1981 on the middle Sepik between May-River and Karawari-River.

Based on 43 nesting sites knowledge was gained about selection of nesting sites, construction and size of nests. Moreover both crocodile species confirmed the trend to construct their nests highwater independent on floating vegetation mats. Furtheron, a positive significant correlation was found between nest and clutch size of the New Guinea crocodile.

Average clutch size of *C. novaeguineae* was 35.1 eggs ($n=18$; extremes: 21–48) and of *C. porosus* 71.3 eggs ($n=6$; 63–78). Though the eggs of the saltwater crocodile are slightly bigger, the egg size is not a suitable criterion to determine the species of an unidentified nest because in both species the eggs in one clutch can vary to a considerable degree individually, on the other hand there is a strong overlap in the extreme sizes of the eggs.

Internal nest temperatures showed little variation ($\bar{x} = 32.2^{\circ}\text{C}$), but were not independent from outside values.

Based on various data concerning the nesting period, both crocodile species are ecologically isolated from each other. *C. novaeguineae* lays its eggs during the dry season. Two months later, that is the beginning of the rainy season, the saltwater crocodile starts nesting.

Females of both species guard their nests but challenging people does rarely occur. Close to hatching the female opens the nest and probably helps the young to crack the egg shell.

Only few ecological data were collected. Nevertheless some hints at food, function of stomach stones as well as egg predators could be found.

Parasites and diseases are common among both species. *Paratrichosoma crocodilus* (Nematoda) was found more than four times so often in the belly skin of wild *C. novaeguineae* as in the more resistant saltwater crocodile.

These results allow conclusions on the problem of coexistence and competition between the two crocodile species. The coexistence of both species, as it occurs in the Sepik and some of its major tributaries, is made possible in the main by a partial shifting into different ecological niches, common enemies and intraspecific competition.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen zur Brutbiologie und Lebensweise von *Crocodylus porosus* und *Crocodylus novaeguineae novaeguineae* wurden in den Jahren 1979–1981 im Gebiet des mittleren Sepik zwischen May-River und Karawari-River durchgeführt.

Anhand von 43 Brutsätten ließen sich Erkenntnisse über Nistplatzwahl, Bau und Größe der Nester gewinnen. Dabei bestätigte sich bei beiden Krokodilarten erneut der Trend zum hochwasserunabhängigen Bau auf schwimmenden Vegetationsmatten. Weiterhin ergab sich beim Neuguinea-Krokodil eine signifikant positive Korrelation zwischen Nest- und Gelegegröße.

Das Gelege bestand bei *C. novaeguineae* aus durchschnittlich 35.1 Eiern ($n=18$; Extreme: 21–48), bei *C. porosus* aus 71.3 Eiern ($n=6$; 63–78). Zwar sind die Eier des Leistenkrokodils etwas größer, da aber bei beiden Arten ihre Größe individuell zu sehr variiert und auch die Extremwerte sich stark überschneiden, dürfte dieses Kriterium für eine Artbestimmung der Nester wohl kaum eine Rolle spielen.

Die Temperaturen im Nestinneren ($\bar{x} = 32.2^{\circ}\text{C}$) waren relativ konstant, allerdings von den Außenwerten nicht ganz unabhängig.

Auf Grund ermittelter Daten sind beide Krokodilarten in der Zeit ihrer Eiablage und des Schlüpfens der Jungen ökologisch voneinander isoliert. *C. novaeguineae* legt seine Eier noch während der Trockenzeit. Etwa 2 Monate später, nämlich zu Beginn der Regenzeit, beginnen die Leistenkrokodile (*C. porosus*) ihre Eier abzulegen.

Weibchen beider Arten bewachen zwar ihr Nest, verteidigen es aber dem Menschen gegenüber meist nicht. Kurz vor dem Schlüpfen legt das Weibchen die Eier im Nest frei und wahrscheinlich hilft es auch seinen Jungen beim Durchbrechen der Eischale.

Im Rahmen der ökologischen Untersuchungen konnten nur wenige Beobachtungen gemacht werden. Dennoch ergaben sich einige Hinweise, die Rückschlüsse auf Ernährung, Aufgabe der Gastrolithen (Magensteine) sowie Feinde der Eier zuließen.

Bei beiden Arten sind Parasiten und Krankheiten eine gängige Erscheinung. *Paratrichosoma crocodilus* (Nematoda) trat in der Bauchhaut von *C. novaeguineae* mehr als viermal so häufig auf wie beim resistenteren Leistenkrokodil.

Die Ergebnisse lassen Rückschlüsse auf Probleme bezüglich Koexistenz und Konkurrenz zwischen beiden Krokodilarten zu. Eine Koexistenz, wie sie im Sepik und einiger seiner Nebenflüsse auftritt, wird wohl im wesentlichen durch eine partielle Präferenzverschiebung in verschiedenen ökologischen Nischen, gemeinsame Feinde und innerartliche Wettbewerbsphänomene ermöglicht.

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Allgemeines	3
2.1. Untersuchungsgebiet	3
2.2. Untersuchungsmethoden	6
2.3. Danksagung	7
3. Brutbiologie	7
3.1. Nistplatz	7
3.2. Nestbau	10
3.3. Größe der Nester	12
3.4. Das Gelege	13
3.5. Nesttemperatur	15
3.6. Brutperiode	17
3.7. Verhalten der weiblichen Bruttiere am Nistplatz	19
3.8. Größe der Bruttiere	21
4. Ökologische Untersuchungen	22
4.1. Ernährung	22
4.2. Feinde	25
4.3. Parasiten und Krankheiten	26
4.4. Koexistenz und Konkurrenz	28
4.4.1. Raumnische	29
4.4.2. Nahrungsnische	30
4.4.3. Zeitnische	30
5. Literatur	31

1. Einleitung

Über die Brutbiologie und Ökologie von *C. novaeguineae* (Abb. 1) und *C. porosus* (Abb. 2) auf der Insel Neuguinea liegen bisher nur wenige Veröffentlichungen vor (GRAHAM 1981, JELDEN 1981, NEILL 1946, 1971; WHITAKER 1980). Die bisher ausführlichste Zusammenstellung von Daten anhand 152 untersuchter Nistplätze wurde von GRAHAM (1981) erarbeitet. Sie ist das vorläufige Ergebnis eines „Monitoring-Programms“ der Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).

Die vorliegende Arbeit möchte dazu beitragen, neue Erkenntnisse zur Biologie der beiden Krokodilarten Neuguineas zu liefern. Weiterhin sollen die Ergebnisse weitere theoretische Grundlagen schaffen, die für Maßnahmen der Arterhaltung, Nachzucht sowie Vergrößerung der Populationen eine wesentliche Voraussetzung sein können.

2. Allgemeines

2.1. Untersuchungsgebiet (Abb. 3, 4)

Mit einem Einzugsgebiet von 78 000 km² und einer Länge von etwa 1 100 km ist der Sepik das größte Flußsystem von Papua Neuguinea. 21 300 km² der alluvialen Tiefebene, in der der Fluß selbst fließt, sind Sümpfe. Die Sepikebene beherbergt somit eines der größten und zusammenhängenden tropischen Feuchtgebiete der Erde.

Nach der Typologie tropischer Flüsse gehört der Sepik zu den sogenannten Weißwasserflüssen. Trotz des hohen Gehaltes an anorganischen Nährstoffen und seiner relativ hohen Wassertemperatur hat der lehmig trübe Fluß, wegen seiner geringen Transparenz, nur eine geringe Primärproduktionsrate. Einen Teil seiner Biomasse bezieht der Fluß aus den seeförmigen, durch Flußverlagerungen entstandenen Altarmen oder Schwarzwasserflüssen, deren höhere Primärproduktion auf die bessere Sedimentierung und der damit verbundenen erhöhten Transparenz zurückzuführen ist (FITTKAU 1973).



Abb. 1. Adultes Weibchen des Neuguinea-Krokodils (*C. novaeguineae*).



Abb. 2. Adultes Weibchen des Leistenkrokodils (*C. porosus*).

Das Sepiktiefeland hat ein tropisches Regenwaldklima mit Monsuneinfluß. Im wesentlichen wird das Wetter von der Lage des Äquatorialtiefs bestimmt, das sich zwischen dem 10.–15. nördlichen Breitengrad im Juli und dem 5.–10. südlichen Breitengrad im Januar ausdehnt. Somit kommt das Untersuchungsgebiet wechselweise in den Einflußbereich von Südost- oder Nordwestströmungen. Die Südostströmungen dauern von April bis Oktober. In dieser Periode liegen die trockensten Monate. Erst im Dezember kommen die Nordwestströmungen voll zur Geltung und dauern bis Ende März an. Während dieser viermonatigen Regenzeit fallen etwa 40% der Jahresniederschlagsmenge.

Nach einer sehr allgemeinen Einteilung lassen sich im Sepiktiefeland drei verschiedene Vegetationstypen nach ihrer Physiognomie unterscheiden: Der Tieflandregenwald, das Grasland und die Sümpfe. Das eigentliche Krokodilhabitat stellen die Sümpfe dar, wobei den verschiedenen Sumpftypen brutbiologisch eine unterschiedliche Bedeutung zukommt. Deshalb soll hier kurz auf die vegetationsgeographische Gliederung dieses Lebensraumes eingegangen werden, die sich im wesentlichen auf PAIJMANS Arbeit (1976) stützt. In Abhängigkeit von Wassertiefe, Wasserqualität und Überflutungsgrad läßt sich bei der Sumpfvegetation am Sepik eine kontinuierliche Folge von der offenen Wasserfläche bis hin zum dichten Sumpfwald feststellen.

In relativ tiefen Gewässern (zum Beispiel Seen, Altarmen) setzt die Besiedlung mit freischwimmenden Wasserpflanzen ein, wie beispielsweise *Pistia stratiotes* oder *Utricularia* spp.. *Salvinia molesta*, ein nach Neuguinea eingeschleppter südamerikanischer Wasserfarn, hat sich

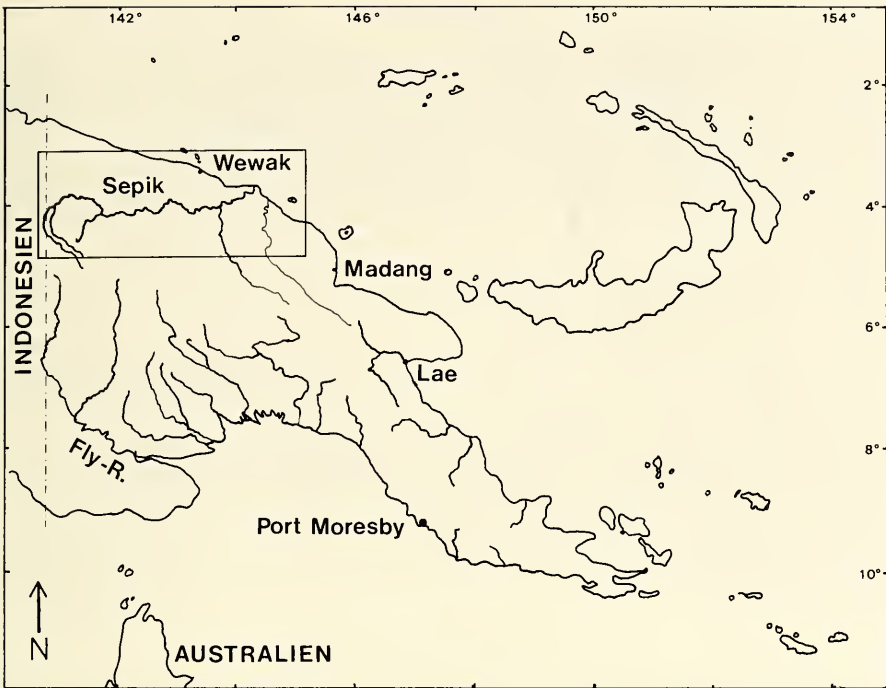


Abb. 3. Lage des Sepik in Papua Neuguinea.

in den letzten Jahren sehr stark ausgebreitet und bedeckt heute fast vollständig viele Altarme und Seen am Unter- und Mittellauf des Sepik.

Ab einer Wassertiefe von 3 m und weniger siedeln sich wurzelnde Wasserpflanzen an (beispielsweise *Nelumbo nucifera* und andere Seerosenarten). Bei stehendem Wasser wird die nächste Besiedlungsstufe von Seggengesellschaften gebildet, die mit Farnen und höheren Pflanzen durchsetzt sind, während in Sümpfen mit fließendem Wasser Süßgräser vorherrschen.

Sümpfe mit noch niedrigerem Wasserstand werden rasch von Sträuchern und Bäumen besiedelt. Die letzte Stufe dieser Pflanzensukzession ist schließlich der Sumpfwald (PAIJMANS 1976).



Abb. 4. Der Sepik und seine Hauptnebenflüsse.

Sümpfe sind heute die eigentlichen Lebensräume von *C. porosus* und *C. novaeguineae* und sollen daher näher charakterisiert werden.

1. Die Sümpfe der Seggenegesellschaften: Seggen der Gattung *Scleria* und *Thoracostachyum* sowie Farne (*Gleichenia* und *Blechnum*) sind die charakteristischen Florenelemente dieser Sümpfe. Die Pflanzen wurzeln in teilweise schwimmenden Matten, die aus mit Wasser durchtränktem Torf und anderem organischen Material bestehen.
2. Die *Leersia*-Grassümpfe: In Anpassung an das fließende Wasser besteht die Vegetation hauptsächlich aus breitblättrigen, saftigen Gräsern (*Leersia*, *Echinochloa*, *Isachne*, *Panicum*, *Hymenachne*) mit langen, auf der Wasseroberfläche treibenden Halmen, zwischen denen höhere Pflanzen wie *Ipomoea aquatica* und *Polygonum* verankert sind.
3. Die *Saccharum-Phragmites*-Sümpfe: In den Monaten April–Oktober trocknen diese Sümpfe mit ihren fast reinen, über 4 m hohen *Saccharum-Phragmites*-Beständen meist aus.
4. Die Sagopalmen-Sümpfe: Sagopalmen (*Metroxylon sagu*) gedeihen am besten in flachen Sümpfen mit ständigem Frischwasserzufluß. Je nach Höhe des Wasserspiegels findet man verschiedene Übergangsstadien dieses Sumpftypus mit mehr oder weniger starkem Unterwuchs (Farne, Seggen, *Pandanus*).
5. Die *Pandanus*-Sümpfe: Sumpfpandanusarten haben an ihren Lebensraum ähnliche Ansprüche wie Sagopalmen. In häufig überfluteten Gebieten können großflächige, fast reine und bis 8 m hohe *Pandanus*-bestände auftreten.
6. Die Sümpfwälder: Bestandbildend sind in der Regel dünnstämmige niedere Baumarten. Je nach Lichtverhältnissen und Dauer der Überflutungen findet man einen mehr oder weniger starken Unterwuchs.

2.2. Untersuchungsmethoden

Um überhaupt Nistplätze beider Krokodilarten auffinden und untersuchen zu können, war ich auf die Hilfe der einheimischen Bevölkerung angewiesen. Die Eingeborenen, insbesondere aber die Krokodiljäger wissen über die Lebensweise ihrer Krokodile sehr genau Bescheid und beantworteten darauf bezogene Fragen stets bereitwillig. Da ich aber alle 43 untersuchten Nistplätze nur mit Hilfe der eingeborenen Bevölkerung finden konnte, sei hier bemerkt, daß den nachfolgenden Ergebnissen möglicherweise keine repräsentative Bedeutung zukommt, da die Lage der untersuchten Nistplätze vielleicht nicht der tatsächlichen Verteilung der Nester auf die verschiedenen Habitattypen entspricht.

Nestmessungen wurden mittels eines Metallmaßbandes, die Eiermessungen mit einer 150 mm Schublehre (1/20 mm Genauigkeit) vorgenommen. Schwierigkeiten ergaben sich bei der Frage, welche der beiden Krokodilarten ein gefundenes Nest gebaut hatte. Bei mehr als 50 Eiern ließ sich das Gelege mit gewissem Wahrscheinlichkeitsgrad *C. porosus* zuordnen (GRAHAM 1981, WHITAKER 1980). Eine eindeutige Artzuordnung der Nester ergab sich, wenn man das Muttertier am Nistplatz oder frischgeschlüpfte Krokodile in Nestnähe zu Gesicht bekam; aber auch wenn Eier aufgebrochen und anhand der Embryonen eine Artbestimmung vorgenommen wurde. Mit Hilfe zuletzt genannter Methode ließ sich auch etwa der Zeitpunkt der Eiablage und des voraussichtlichen Schlüpfens bestimmen (BOLTON 1981, DERANIYAGALA 1936).

Erfahrene Krokodiljäger konnten anhand der Schale und Form der Eier, ohne den Nistplatz zu kennen, die Art bestimmen. Nach den Bestimmungskriterien befragt, gab die Mehrheit an, daß die Eischale von *C. porosus* deutlich größporiger sei, was auch eine vorläufige und von WHITAKER durchgeführte Untersuchung der äußeren Eischale beider Arten bestätigte (GRAHAM 1981). GRAHAM gibt weiter an, daß im Gegensatz zu *C. porosus* die Eier des Neuguineakrokodils eine höhere Dichte an Schalenporen aufweisen. In 4 Fällen (3 *C. n.* und 1 *C. p.*) ließ sich die von Jägern angegebene Artzugehörigkeit vom Untersucher durch das Aufbrechen von Eiern oder durch den Fang von Jungtieren in Nestnähe bestätigen.

Um Aussagen über die Funktionsweise der Laubnester beider Arten machen zu können, wurde die Temperatur ($\pm 0.2^\circ\text{C}$ Genauigkeit) im Nest (Eikammeroberfläche) sowie zu Vergleichszwecken die der Luft gemessen.

2.3. Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. H. WERMUTH (Ludwigsburg) für seine Anregung und die großzügige Unterstützung zu vorliegender Arbeit. Bei der Bestimmung des Pflanzenmaterials und der Durchsicht des vegetationsgeographischen Teils half mir Herr Dr. O. SEBALD (Stuttgart), schwierige Fotoarbeiten führte Herr H.-E. HAEHL (Stuttgart) durch, wofür ich hier meinen Dank ausspreche. Weiterhin sei an dieser Stelle Herrn G. HESSENTHALER (Vaihingen/E.) gedankt, ohne dessen finanzielle Unterstützung die Verfassung des Manuskriptes nicht möglich gewesen wäre.

3. Brutbiologie

Über die Artzugehörigkeit und den Status der 43 hier zu besprechenden Nistplätze gibt Tab. 1 Auskunft.

Tab. 1. Neststatus und Artzugehörigkeit der untersuchten Nistplätze. – *) Eier von Eingeborenen gesammelt, unfruchtbar oder durch Überflutung zerstört. Nest wurde zerstört (Feuer, natürliche Feinde etc.) oder vom Weibchen aufgegeben. – **) Junge waren schon geschlüpft oder Nest stammte aus vorhergegangener Brutperiode.

Neststatus	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	Unbekannt	Summe
Mit Gelege	10	1	–	11
Im Bau	9	–	1	10
Fehlgeschlagene Brut*)	10	3	3	16
Inaktiv**)	5	–	1	6
Summe	34	4	5	43

3.1. Nistplatz (Abb. 5)

Die Lage der Nistplätze ist in Tab. 2 entsprechend den verschiedenen Sumpftypen aufgeschlüsselt, die für die Überschwemmungsebene des Sepik charakteristisch sind.

Tab. 2. Verteilung der Nistplätze auf die verschiedenen Biotope.

Sümpfe der Seggengesellschaften	<i>Leersia</i> -Sümpfe	<i>Saccharum-Phragmites</i> -Sümpfe	Sagopalmen-Sümpfe	<i>Pandanus</i> -Sümpfe	Sumpfwald
17	6	1	13	6	–
39.5%	14.0%	2.3%	30.2%	14.0%	–
(2 <i>C.p.</i>)	(2 <i>C.p.</i>)				

Von den 43 untersuchten Nistplätzen waren 8 (18.6%) nicht auf einem schwimmenden Vegetationsgrund, sondern auf festem Boden errichtet und somit der möglichen Gefahr einer Zerstörung durch Hochwasser ausgesetzt. Bei sämtlichen untersuchten Nestern hatten die Tiere entweder direkten Zugang zum Gewässer (Nester auf schwimmenden Vegetationsmatten) oder doch einen in ihrer näheren Umgebung, dessen Wasserstand auch während anhaltender Trockenperioden hinreichend hoch war. Die durchschnittliche Nähe zum Wasser oder nächsten Wasserloch betrug 2.7 (Extreme: 0.5–7.0) m (*C.n.*: \bar{x} = 1.3 m; *C.p.*: \bar{x} = 3.4 m) ohne Berücksichtigung eines Nestes, das etwa 10 m entfernt von einem nicht mit Vegetation bedeckten Altarm des Sepik und auf festem Untergrund errichtet worden war.



Abb. 5. Auf schwimmendem Untergrund errichtetes Nest von *C. novaeguineae* am Rand eines Pandanus-Sumpfes.

Diese Werte zeigen, daß die Wahl eines Nistplatzes bei beiden Arten von der unmittelbaren Wassernähe abhängig zu sein scheint; ein Umstand, der auch die geringe Anzahl von Nestern in *Saccharum-Phragmites*-Sümpfen sowie keinerlei Nestfunde in Sumpfwäldern erklären dürfte. Beide Habitats trocken häufig in den Monaten April-Oktober aus.

Eine ganz besondere Bedeutung für die Wahl eines Nistplatzes scheint den isolierten Sagopalmen-Sümpfen zuzukommen, insbesondere aber den Habitats, die zu den Tiefwassersümpfen der Seggenesellschaften überleiten. Mit 39.5 % haben die Sümpfe der Seggenesellschaften den höchsten Anteil an Nestern aufzuweisen. Eine günstige Voraussetzung für den Nestbau in diesem Lebensraum scheint im Vergleich zu den *Leersia*-Sümpfen, die dichtere und höhere Vegetation zu sein, die den brütenden Weibchen gute Deckungsmöglichkeiten bietet. Weiterhin ermöglicht die dichte Pflanzenschicht eine arten- und individuenreiche herbivore Invertebratenfauna, die den Jungen in den ersten Lebensmonaten hauptsächlich als Nahrung dient.

Nach GRAHAM (1981) betrug der auf schwimmenden Matten errichtete Nestanteil 83.0 %, ein Wert, der mit dem hier errechneten (81.4 %) annähernd identisch ist. Die Krokodile haben sich somit am Sepik den Bedingungen ihrer Umwelt, insbesondere den starken Wasserspiegelschwankungen mit häufigen Überschwemmungen sehr gut angepaßt.

In Australien hatten brutbiologische Untersuchungen bei *C. porosus* ergeben, daß von 30 aktiven Nestern 80 % durch Hochwasser zerstört wurden (WEBB et alii 1977). Weder von *C. niloticus* noch von *Alligator mississippiensis*, bei denen Überflutungen ebenfalls die Nester zu bedrohen pflegen, liegen solch hohe Werte vor (CHABRECK 1973, POOLEY 1969).

Tab. 3. Verteilung der Nistplätze in Bezug zur Lichtexposition.

	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	Unbekannt	Summe
Ohne Schatten	2	2	1	5 (11.6 %)
Halbschatten	13	2	4	19 (44.2 %)
Vollschatten	19	—	—	19 (44.2 %)
Summe	34	4	5	43

Wie aus Tab. 3 hervorgeht, ist die Mehrzahl aller Nester (88.4 %) teilweise oder vollständig beschattet, was auch GRAHAM'S Ergebnisse bestätigen, der 1981 einen Wert von 77.6% angibt. Beim Neuguinea-Krokodil allein liegt der Anteil noch höher (94.1%). Diese Art scheint somit ihre Nester nur selten ganz der Sonne auszusetzen, um möglicherweise einer Zerstörung des Geleges durch Überhitzung entgegenzuwirken. Weiterhin dürfte eine schattige Lage des Nistplatzes auch für die weiblichen Bruttiere dieser Art von Vorteil sein, die ja während der Inkubationszeit der Eier ihr Nest bewachen.

Folgt man den Aussagen der Eingeborenen, die einige der Nistplätze seit langer Zeit kennen, dann befinden sich die Nester jedes Jahr am selben Ort. Dies würde sich auch mit denen von POOLEY (1969) am Nilkrokodil gemachten Beobachtungen decken. Ob aber auch jedes Jahr dasselbe Weibchen am gleichen Ort sein Nest errichtet, ist zwar wahrscheinlich, muß aber nicht zwangsläufig auf die Krokodile Neuguineas zutreffen. Schließlich wäre durchaus denkbar, daß verschiedene Weibchen den gleichen Nistplatz abwechseln in verschiedenen Jahren benutzen oder aber innerartliche Revierkämpfe darüber entscheiden, welches Tier den Nistplatz belegt. Beobachtungen, die dies beweisen könnten, wurden bisher nicht gemacht.

Im Verlauf zweier aufeinanderfolgender Brutperioden (1979 und 1980) konnte ich zwei Nistplätze von *C. novaeguineae* untersuchen. Beide waren jeweils am selben Ort und auf dem Nistmaterial des vorhergegangenen Jahres errichtet (Tab. 4).

Tab. 4. Maße zweier Nester von *C. novaeguineae* in den Brutperioden 1979 und 1980. — *H.* = Höhe, *B.* = Breite.

	Untersuchungsdatum	Basisdurchmesser und <i>H.</i> [cm]	<i>H.</i> / <i>B.</i> d. Eikammer [cm]	Zahl d. Eier
Nest 1 (79)	7.10.79	128/65	—	—
Nest 1 (80)	4.11.80	110/55	28/14	32
Nest 2 (79)	9.10.79	140/55	—	48
Nest 2 (80)	21.9.80	128/61	—	37

Auch *C. porosus* scheint jedes Jahr den gleichen Nistplatz aufzusuchen. Ein Nest, das ich im Januar 1980 untersucht hatte (JELDEN 1981) und welches 75 Eier enthielt, muß das Weibchen im Februar 1981 wieder aufgesucht haben, wie mir der Besitzer des Landes glaubhaft versicherte: Erneut enthielt das Nest ein Gelege, das von ihm vollständig für den Verzehr gesammelt worden war.

Aktive Krokodilnester findet man somit jedes Jahr an derselben Stelle oder aber in unmittelbarer Nähe von den Nistplätzen des Vorjahres. Dieser Umstand ist auch der einheimischen Bevölkerung seit jeher bekannt. Immerhin konnte ich bei 7 Nestern im Abstand von durchschnittlich 6 m (Extreme: 2–10 m) alte Nester entdecken, doch blieb auch hier unklar, ob diese von einem oder mehreren Bruttieren stammten.

Daß Nester in den Sumpfbereichen des Sepiktieflandes gelegentlich in Gruppen anzutreffen sind, konnte GRAHAM (1981) zeigen. Seinen Angaben zufolge liegen 50% al-

ler Nester solitär und 33% in Zweiergruppen. Mehr als 5 Nester fanden sich aber nie an einer Stelle.

Tab. 5. Nestgruppierung am Untersuchungsort.

		Anzahl der Nester				
		1	2	3	4	5
Häufigkeit der Gruppierung	<i>C.n.</i>	17 (39.5%)	5 (23.3%)	1 (7.0%)	1 (9.3%)	–
	<i>C.p.</i>	4 (9.3%)	–	–	–	–
	Unbekannt	5 (11.6%)	–	–	–	–

Wie aus Tab. 5 zu ersehen ist, handelt es sich bei den hier vorgenommenen Untersuchungen ebenfalls zum überwiegenden Teil um solitäre Nester (60.4%), doch fanden sich bei immerhin 39.6% der Nistplätze mindestens ein zweites Nest in nächster Nähe. Dabei stellt sich die Frage – falls zwei Nester in nächster Nähe zu finden sind – ob beide von nur einem Tier stammen, was auch durchaus plausibel zu sein scheint, wenn nur eines davon ein Gelege enthält. Wäre dem so, dann könnte eines der Nester entweder aus der vorherigen Brutperiode stammen oder aber ein Nistplatz sein, den das Weibchen aus unbekanntem Gründen aufgegeben hat. Diese Überlegungen würden aber nur auf einen Teil der Nester zutreffen, denn immerhin konnte ich in kleinen isolierten Sago- und Pandanus-Sümpfen zwei sowie drei aktive Nester des Neuguinea-Krokodils mit Gelegen in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander finden, die mit Sicherheit von verschiedenen Weibchen stammten.

Von *C. porosus* liegen Berichte aus Australien vor, daß sich in der Nähe von Nestern mit Eiern auch noch weitere ohne Gelege befanden (WEBB et alii 1977). Die Autoren versuchten dies damit zu erklären, daß diese Nester entweder von noch nicht geschlechtsreifen Tieren stammten (sogenannte Testnester) oder von den Weibchen aus unbekanntem Gründen aufgegeben wurden.

Nach OGDEN (1978) baut *C. acutus* ein sogenanntes Primärnest sowie ein (oder mehrere) Sekundärnest(er). Nur die Primärnester enthalten in der Brutzeit über mehrere Jahre hinweg Eier, während Sekundärnester, die im Umkreis von bis zu 35 Metern um das Primärnest liegen können, nur gelegentlich ein Gelege erhalten. Beide Nesttypen sind häufig durch vom Bruttier geschaffene Pfade miteinander verbunden. Weibchen können ein Sekundärnest nach einigen Jahren in ein Primärnest umwandeln.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Krokodile Neuguineas sich ähnlich verhalten, doch stehen bisher dies bestätigende Untersuchungen noch aus.

3.2. Nestbau

Nur von 4 Nestern liegen Beobachtungen vor, die Rückschlüsse auf Art und Weise des Nestbaus zulassen. Der Bau dieser Nester war erst wenige Tage vor ihrer Untersuchung erfolgt, und wie eindeutige Kratz- und Beißspuren zeigten, hatte das Weibchen das benötigte Pflanzenmaterial aus einer Entfernung von durchschnittlich 5 Metern um das Nest abgebissen und zusammengescharrt. Wahrscheinlich wurde dann ebenfalls mit Hilfe des Schwanzes und Kopfes das Material zusammengeschoben: Gefangenschaftsbeobachtungen an *C. novaeguineae* beim Nestbau auf einer staatlichen Krokodilfarm (Pagwi) ließen auf dies Verhalten schließen.

Eine Verfestigung und Zusammenpackung des aufgehäuften Pflanzenhügels bewerkstelligten die Tiere wahrscheinlich dadurch, indem sie mehrmals über die An-



Abb. 6. Nest von *C. novaeguineae* in einem Sagopalmen-Sumpf mit deutlich sichtbarer V-förmigen Kerbe.

häufung von Gräsern, Blättern und Mulm krochen, wie sich bei den untersuchten Nestern aus einer V-förmigen Kerbe an der Hügelspitze schließen ließ, die vom Schwanz herrühren mußte (Abb. 6).

Die Wahrscheinlichkeit, daß die Nistplatzwahl von einer bestimmten Pflanzenart oder Pflanzengesellschaft abhängig sein soll, wie die Untersuchung der Nistgewohnheiten von *C. porosus* in Australien ergeben hatte (WEBB et alii 1977), dürfte für das mittlere Sepikgebiet nicht zutreffen. Je nach Anzahl der vorherrschenden Pflanzenart pro Nest, trug ich diese getrennt in Tab. 6 ein und ermittelte ihre prozentuale Häufigkeit in Bezug zur Gesamtzahl der 43 Nistplätze.

Tab. 6. Die in 43 Nestern als vorherrschend ermittelten oder häufig vertretenen Pflanzenarten.

Pflanzen	Anzahl der Nester	%
Sagopalmenblätter (<i>Metroxylon</i>)	13	30.2
Pandanusblätter (<i>Pandanus</i>)	12	27.9
Rattanblätter (<i>Calamus</i>)	2	4.7
Baumblätter (versch. Arten)	3	7.0
Farne (<i>Blechnum</i> , <i>Gleichenia</i>)	8	18.6
<i>Phragmites</i>	20	46.5
<i>Saccharum</i>	3	7.0
<i>Scleria</i>	7	16.3
<i>Thoracostachyum</i>	7	16.3
andere unbest. Seggen (Cyperaceae)	15	34.9
<i>Leersia</i> und andere aquat. Gramineen	5	11.6

In Tab. 6 fällt vor allem der hohe Anteil an Seggen (34.9%), *Phragmites* (46.5%), Sagopalmen- (30.2%) und Pandanusblättern (27.9%) auf. Auch GRAHAM (1981) konnte einen hohen Anteil an Sagopalmenblättern am Nistmaterial feststellen, jedoch waren *Phragmites*-Arten bei ihm nur mit 9.2% vertreten.

Allgemein läßt sich festhalten, daß die Vegetation der schwimmenden Matten am häufigsten beim Nestbau Verwendung fand und sich in den Nestern immer nur solche Pflanzen nachweisen ließen, die auch in nächster Umgebung vorkamen. Ein Neuguinea-Krokodil wird also sein Nest in einem kleinen, isolierten Sagopalmen-Sumpf – selbst wenn an seinem Rand eine für das Tier relativ leicht erreichbare Mattenvegetation vorhanden sein sollte – vor allem mit den Blättern der Sagopalme errichten.

Hinweise darauf, daß bestimmte Pflanzenarten selektiv zum Nestbau verwendet wurden, konnte ich nicht finden. Auch daß *C. novaeguineae* die Eikammer mit weicherem und trockenerem Pflanzenmaterial auskleidet, wie dies NEILL (1971) beschreibt, ließ sich von keinem der untersuchten Nester dieser Art bestätigen.

3.3. Größe der Nester

Tab. 7 gibt die Maße der untersuchten Nester sowie ihre Gelegegröße wieder. Von den 43 untersuchten Nestern hatte ich nur bei 32 eine Vermessung vorgenommen, da 11 entweder zu alt (1 Jahr und mehr) oder aber zerstört waren.

Die Durchschnittsmaße aller Nester des Neuguinea-Krokodils, deren Gelegegröße sich ermitteln ließ ($n = 18$), betrug: Höhe 54.5 cm (Extreme: 45–63 cm) und Basisbreite 135.8 cm (108–170). Nester des Leistenkrokodils waren durchschnittlich größer: Höhe: 51.5 cm (31–63) und Basisbreite 174.0 (155–192).

Tab. 7. Nest- und Gelegegröße bei *C. novaeguineae* und *C. porosus*. – B. = Breite, H. = Höhe. – *) Mittelwert zwischen größter und kleinster Basisbreite.

Spezies	Nest Nr.	Datum d. Untersuchung	Basisb.*/H. [cm]		Anzahl d. Eier	Temperatur °C	
			Basisb. [cm]	H. [cm]		Luft	Nest
<i>C. n.</i>	1	7. 10. 79	133/44	28/22	–	–	–
	2	7. 10. 79	128/65	–	–	–	–
	3	9. 10. 79	150/60	–	38	–	–
	4	9. 10. 79	150/62	–	45	–	–
	5	9. 10. 79	125/55	–	27	28.5	30.5
	6	8. 11. 79	160/57	31/25	34	31.0	34.0
	7	25. 11. 79	160/55	25/22	36	–	–
	8	9. 10. 79	140/55	–	48	–	–
	9	19. 8. 80	147/52	–	–	–	–
	10	4. 11. 80	110/55	28/14	32	32.0	33.0
	11	21. 9. 80	128/61	–	37	29.0	33.0
	12	24. 9. 80	150/51	–	–	–	–
	13	4. 11. 80	149/49	–	21	29.0	32.0
	14	24. 10. 80	170/52	24/22	30	31.0	31.0
	15	24. 10. 80	125/45	–	32	–	–
	16	7. 10. 80	112/52	–	–	–	–
	17	25. 8. 80	105/50	–	–	–	–
	18	25. 8. 80	188/74	–	–	–	–
	19	1. 10. 80	108/58	–	42	–	–
	20	1. 10. 80	120/51	28/18	33	32.0	33.0
	21	27. 11. 80	110/53	–	21	–	–
	22	24. 10. 80	149/54	–	44	29.0	31.0
	23	24. 10. 80	120/45	–	25	–	–

Spezies	Nest Nr.	Datum d. Untersuchung	Basisb.*/H. [cm]	H./B. Eikammer [cm]	Anzahl d. Eier	Temperatur °C Luft	Nest
	24	13. 11. 80	128/52	—	45	—	—
	25	27. 11. 80	142/63	—	42	27.0	32.0
<i>C. p.</i>	26	30. 1. 80	192/63	30/28	75	29.0	31.0
	27	29. 4. 80	155/31	24/35	66	—	—
	28	1. 5. 80	175/55	21/36	72	—	—
	29	1. 5. 80	174/57	30/24	74	—	—
<i>C. sp.</i>	30	13. 3. 80	130/30	—	—	—	—
	31	13. 3. 80	214/50	—	—	—	—
	32	12. 9. 79	120/46	25/20	—	—	—
<i>C. n.</i> (Farm)	33	29. 9. 80	145/52	—	38	—	—
<i>C. p.</i> (Farm)	34	4. 6. 79	110/25	—	32	—	—

Die Eikammer war bei *C. porosus* mit durchschnittlich 15.5 cm ($n = 4$; Extreme: 10–25 cm) Pflanzenmaterial bedeckt. Beim Neuguinea-Krokodil konnte ein höherer Durchschnittswert von 22.6 cm ($n = 7$; 15–32 cm) festgestellt werden.

Alle Nester waren kuppelförmig und an ihrer Basis annähernd rund. Zwischen Nestgröße und Gelegegröße ergab sich bei *C. novaeguineae* eine signifikant positive Korrelation (SPEARMAN-Test: $r_s = 0.4365$; $\alpha = 0.05$).

Nest Nr. 34 aus Tab. 7 hatte abnormale Maße und stammte von einem Farmtier. Diesem Weibchen stand kaum Pflanzenmaterial für den Nestbau zur Verfügung, worauf es seine Eier in ein gegrabenes Erdloch ablegte und sie anschließend mit einer dünnen Gras- und Lehmschicht abdeckte. Nach diesen und im Freiland gemachten Beobachtungen besteht bei beiden Arten eine Abhängigkeit zwischen der in unmittelbarer Umgebung verfügbaren Pflanzenmenge und der Nestgröße. Dies bestätigen auch die Beobachtungen von WHITAKER (1980) bei Farmtieren beider Arten.

Die Nester australischer Leistenkrokodile ($n = 27$; 174.7/157.2 cm an der Basis und 52.6 cm hoch) entsprechen etwa den hier ermittelten Werten (WEBB et alii 1977), obwohl bei nur 4 vermessenen Nestern einem solchen Vergleich keine große Bedeutung zukommen dürfte.

3.4. Das Gelege

Im Durchschnitt betrug die Gelegegröße bei *C. novaeguineae* 35.1 Eier ($n = 18$; Extreme: 21–48), womit sich GRAHAM'S Vermutung (1981) bestätigen läßt, daß nämlich Nester in Neuguinea, die mehr als 50 Eier enthalten, mit hoher Wahrscheinlichkeit dem Leisten-Krokodil zugeordnet werden können. Nach GRAHAM besteht ein Gelege des Neuguinea-Krokodils aus durchschnittlich 34.7 Eiern ($n = 34$; 17–49).

Für *C. porosus* konnte ich einen Durchschnittswert von 71.3 Eiern berechnen ($n = 6^1$; 63–78), ein Wert der beträchtlich über der von WEBB et alii (1977) ermittelten Zahl (50.3) liegt. Sicherlich sind Gelege mit mehr als 80 Eiern für *C. porosus* eine Ausnahme, und Angaben über Gelege mit 150 Eiern (GREER 1975) müssen ernsthaft in Zweifel gezogen werden.

¹⁾ Den 4 Gelegezahlen aus Tab. 7 wurden noch zwei vollständige Gelege hinzugezählt (63 und 78 Eier), die in einem Dorf (Mumeri) am Karawari-River zur künstlichen Bebrütung zwecks späterer Aufzucht der Jungen von der einheimischen Bevölkerung gesammelt worden waren.

Folgt man den Angaben WHITAKERS (1980), dann legen Farmtiere beider Arten durchschnittlich weniger Eier (*C. p.*: 44, *C. n.*: 26). Möglicherweise ist dies auf noch unbekannte und gefangenschaftsbedingte Ursachen zurückzuführen.

Nest Nr. 26 (Tab. 7) enthielt zwei verschiedene Eitypen, wobei sich die unteren Eier von den oberen insofern unterschieden, als diese eine harte Kalkschale mit einem für Krokodileier typischen weißen Band um ihre Querachse besaßen (Abb. 7). Die Schale der oben liegenden Eier war dagegen nur leicht verkalkt und hatte ein undeutliches Querband. Beide Eitypen waren fertil, nur war die Entwicklung der zuerst gelegten, weißen Eier weiter fortgeschritten, wie sich an der Größe der Embryonen unschwer feststellen ließ (JELDEN 1981).

Es ist nicht auszuschließen, daß die verschiedenen Eier von zwei Weibchen herührten und es sich hier um eine Doppelnutzung eines Nestes handelte. Auch von *C. acutus* und *C. niloticus* liegen Berichte vor, die auf eine Doppelnutzung eines Nestes hindeuten (MODHA 1967, OGDEN 1978, POOLEY 1969).

Die Größe der Eier von *C. novaeguineae* und *C. porosus* variiert stark (DERANIYAGA 1936, JELDEN 1981, WEBB et alii 1977, WHITAKER 1980). Im allgemeinen waren die untersuchten Eier beider Arten von elliptischer bis ovaler Form. Frisch gelegte Eier hatten um die Mitte ihrer Längsachse ein weißes Querband, das sich aber gegen Ende der Brutzeit nicht mehr nachweisen läßt, wie die Untersuchung von Nest Nr. 10 ergab, dessen Brut sich kurz vor dem Ausschlüpfen befand. Die Eischalen waren brüchig und von bräunlicher Farbe. Sehr wahrscheinlich war die Strukturveränderung der Schale unter anderem auf die zersetzende Wirkung bakterieller Mikroorganismen und Huminsäuren zurückzuführen, wie FERGUSON (1981) an Eiern des Mississippi-Alligators zeigen konnte.



Abb. 7. Die verschiedenen Eitypen von Nest Nr. 26 eines Leistenkrokodils.

Tab. 8. Eigröße von Farm- und Wildtieren des Leisten- und des Neuguinea-Krokodils. — *) Eimessungen stammen nur von einem Nest.

	Längsachse [mm] Mittelwert (Extreme)	Querachse [mm] Mittelwert (Extreme)	Anzahl der verm. Eier
<i>C. n.</i>	75 (63–85)	44 (36–49)	239
<i>C. p.</i> *)	81 (75–87)	53 (51–57)	45
<i>C. n.</i> *) Farm	72 (67–75)	44 (42–45)	12
<i>C. p.</i> *) Farm	76 (74–79)	46 (45–47)	12

Auch innerhalb eines Geleges konnten bei der Eigröße schon deutliche Unterschiede auftreten. Dagegen differierten die Gelege verschiedener Nester oft ganz erheblich. Nest Nr. 13 hatte zum Beispiel auffallend kleine Eier [$n = 21$; \bar{x} (Längsachse) 66 mm, \bar{x} (Querachse) 37 mm]. Wie aus Tab. 8 weiterhin hervorgeht, legt *C. porosus* im Durchschnitt etwas größere Eier als das Neuguinea-Krokodil, wie auch schon WHITAKER (1980) von Farmtieren beider Arten zeigen konnte.

Auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen dürfte wohl kaum damit zu rechnen sein, daß die Größe der Eier zur Artbestimmung von Krokodilnestern in Neuguinea herangezogen werden kann, denn dazu überschneiden sich die Extremwerte bei beiden Arten zu sehr. Weiterhin kann man festhalten, daß sich Farmer bei beiden Arten von denen aus dem Freiland in ihren Maßen nur unwesentlich unterscheiden.

3.5. Nesttemperatur

Temperaturmessungen in freier Wildbahn konnte ich nur an 10 aktiven Nestern (9 *C. n.* und 1 *C. p.*) vornehmen. Dabei wurden alle Messungen während der Morgenstunden durchgeführt, weshalb die vergleichsweise gemessenen Außentemperaturen relativ niedrig erscheinen (Tab. 7).

Beim Neuguinea-Krokodil betrug die durchschnittliche Nesttemperatur ($n = 9$) 32.2°C (Extreme: 30.5–34.0°C) und der Luft ($n = 9$) zum gleichen Zeitpunkt 29.8°C (27.0–32.0°C). Die nur an einem Nest von *C. porosus* ermittelten Temperaturwerte ergaben: Nest = 31.0°C, Luft = 29.0°C.

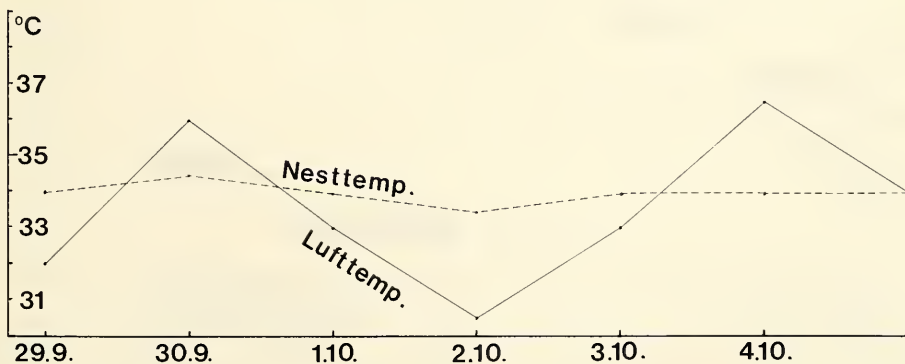


Abb. 8. Die an Nest Nr. 33 (von *C. novaeguinae*) an 7 aufeinanderfolgenden Tagen ermittelten Temperaturwerte.

An Nest Nr. 33 eines Farmtieres des Neuguinea-Krokodils nahm ich an 7 aufeinanderfolgenden Tagen jeweils zur selben Zeit (12 Uhr) beziehungsweise an einem Tag von 6.00–18.00 Uhr alle zwei Stunden Messungen der Nest- und Lufttemperatur vor (Abb. 8 und 9).

Bei Betrachtung der Abb. 9 ist deutlich zu erkennen, daß die Temperatur im Inneren des Nestes bedeutend langsamer anstieg als die Außentemperatur. Zwischen 12.00 und 16.00 Uhr hatte im Inneren die Temperatur ihren höchsten Wert erreicht und nur während dieser Zeit lagen die Außenwerte über denen der Eikammer. Ab 16.00 Uhr nahm die Außentemperatur rasch ab, während in der Eikammer nur ein leichter Temperaturabfall zu verzeichnen war. Nachts dürften in der Regel die Werte im Nestinneren ständig über denen der Luft liegen.

Der um 6.00 Uhr zwischen Nest- und Lufttemperatur ermittelte Unterschied von 7.5°C könnte ein Hinweis dafür sein, daß einerseits eine endogene Wärmeentwicklung für die Aufrechterhaltung einer gleichmäßigen Nesttemperatur verantwortlich ist. Andererseits besteht aber auch eine Abhängigkeit der Wärme im Nestinneren von den Außentemperaturen, wie sich ebenfalls aus Abb. 8 und 9 ersehen läßt. Die gleichen Beobachtungen konnte auch MAGNUSSON (1979a) an Nestern von *C. porosus* in Nordaustralien machen.

Aus beiden Abbildungen sowie aus den in freier Wildbahn gemessenen Werten geht weiterhin hervor, daß die Nester von *C. novaeguineae* thermoregulatorische Eigenschaften besitzen, insofern als diese in ihrem Inneren relativ konstante Temperaturen aufrechterhalten können und von Außenschwankungen nur geringfügig tangiert werden.

Zur Frage der Wärmeentwicklung in Krokodilnestern wurden bisher in der Literatur drei verschiedene Ursachen diskutiert:

1. Die Wärme resultiert aus den Zersetzungsprozessen des Nistmaterials (CHABRECK 1973, DERANIYAGALA 1936, JELDEN 1981, JOANEN 1969, McILHENNY 1935, WAITKUWAIT 1981, WEBB et alii 1977).

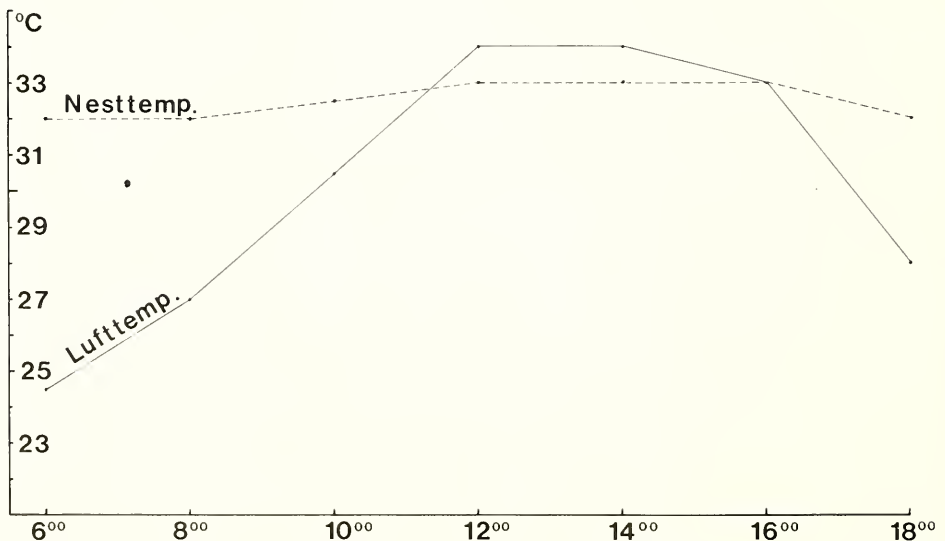


Abb. 9. Die an Nest Nr. 33 an einem Tag zwischen 6.00 und 18.00 Uhr ermittelten Temperaturwerte.

2. Beim Stoffwechselumsatz befruchteter Eier entsteht Wärme (MODHA 1967).

3. Durch Wärmeabsorption aus der Umgebung werden Krokodilnester aufgeheizt (MAGNUSSON 1979a, WAITKUWAIT 1981).

Während der Tageszeiten, in denen die Außentemperaturen höher als im Nestinneren sind, kommt den äußeren Pflanzenschichten der Laubnester mit Sicherheit eine isolierende Funktion zu, da sie eine Überhitzung des Geleges vermeiden (NEILL 1971). Tau sowie vom sumpfigen Untergrund aufgenommenes Wasser im Nest könnte durch seine Verdunstung eine Kühlung bewirken und somit Schwankungen der Innentemperaturen verhindern helfen. WEBB et alii (1977) vermuten, daß von außen über die Nestoberfläche aufgenommenes Wasser zu einer Abdichtung von im Nistmaterial vorhandenen Luftspalten führen kann und dadurch eine zu starke Wärmeabgabe verhindert.

Zusammenfassend möchte ich festhalten, daß die Temperaturentwicklung in Nestern des Neuguinea-Krokodils und sehr wahrscheinlich auch in Laubnestern anderer Crocodylia von verschiedenen Faktoren beeinflusst wird. Sie dürfte aber vor allem von Wärme entwickelnden Zersetzungsprozessen pflanzlichen Materials abhängig sein. Die Nesttemperatur wird in geringerem Maße von der Umgebungstemperatur und von der Exposition des Nestes bestimmt.

3.6. Brutperiode

Verschiedene Beobachtungen gaben Aufschluß über den Zeitpunkt der Eiablage und des Schlüpfens der Jungen beider Arten. Weiterhin ließ sich anhand der Embryonengröße in aufgebrochenen Eiern etwa das Alter des Geleges ermitteln (BOLTON 1981, MAGNUSSON & TAYLOR 1980). Auch der Verwachsungsgrad der Bauchnaht (Nabel) bei Jungtieren, die im Verlauf von Nachtzählungen gefangen worden waren, gab Auskunft über das ungefähre Alter dieser Tiere und somit den Zeitpunkt ihrer Geburt.

Man kann annehmen, daß Nestbau, Eiablage und Schlüpfen von Jahr zu Jahr, je nach klimatologischen und hydrologischen Verhältnissen gewissen Schwankungen unterliegen. Doch obwohl nur relativ wenige Daten zweier Brutperioden (1979/80 und 1980/81) vorliegen, bestätigt sich erneut, daß *C. porosus* und *C. novaeguineae* zu unterschiedlichen Zeiten brüten (GRAHAM 1981, JELDEN 1981).

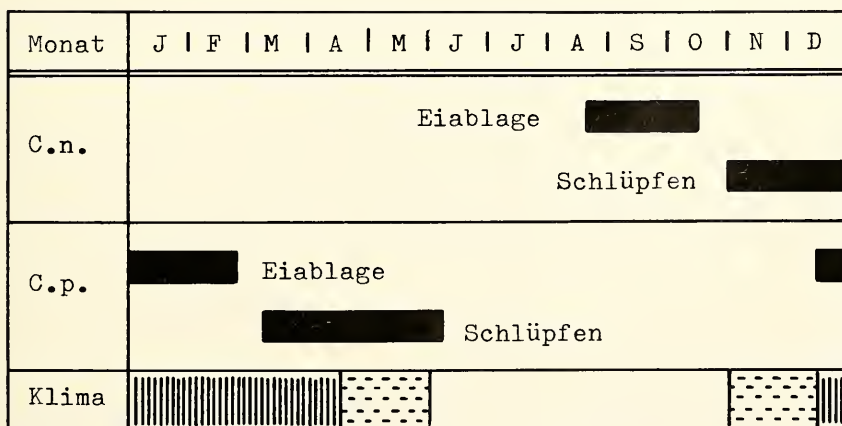


Abb. 10. Zeitpunkt der Eiablage und des Schlüpfens von *C. novaeguineae* und *C. porosus* in Abhängigkeit von Regen- und Trockenzeit. – Senkrechte Schraffur: Regenzeit; gestrichelter Bereich: Übergangszeit; unmarkierter Bereich: Trockenzeit.

Faßt man die gemachten Beobachtungen und Untersuchungen zusammen, so ergibt sich für *C. novaeguineae* folgendes Bild. Die Ablage der Eier erfolgt zwischen Mitte August und Mitte Oktober. Von Anfang November bis Ende Dezember schlüpfen die Jungen.

Das Leistenkrokodil legt seine Eier von Ende Dezember an bis in den Februar hinein. Die Jungen schlüpfen von März bis Juni (Abb. 10).

Die Regenzeit am Sepik beginnt im Dezember und kann bis in den April hinein andauern. Nestbau und Eiablage erfolgen beim Neuguinea-Krokodil somit noch während der Trockenzeit, und die Jungen schlüpfen, wenn der Wasserspiegel in den Flüssen und Sümpfen wieder ansteigt.

Tab. 9. Beobachtungen zum Zeitpunkt der Eiablage und des Schlüpfens von *C. novaeguineae* und *C. porosus*.

Ort	Spezies	Datum	Beobachtungen
Mumeri	<i>C. p.</i>	12. 6. 79	Aufzeichnungen eines einheimischen Lehrers: – 4. 4. 78 Fund eines aktiven Nests; – 21. 5. 78 Eier dieses Nests gesammelt; – 28. 6. 78 Junge begannen zu schlüpfen; – 1979 erneut Eier gesammelt, die im April schlüpften
Kapriman	<i>C. p.</i>	12. 6. 79	Während Nachtzählung 3 kleine <i>C. p.</i> gefangen. Geschätztes Alter: 2–3 Monate
Yambun	<i>C. n.</i>	11. 11. 79	Dorfgehege mit 9 jungen <i>C. n.</i> Geschätztes Alter: 3–5 Wochen
Aibom	<i>C. n.</i>	22. 11. 79	In Dorfgehege 5 <i>C. n.</i> vermessen. Vom Besitzer am Nest gefangen. 3 Wochen alt
Mumeri	<i>C. n.</i>	6. 1. 80	Frisch geschlüpfte Junge in Dorfgehege entdeckt, die aus künstlich bebrütetem Gelege stammten. Junge schlüpften vor Weihnachten
Yessan	<i>C. n.</i>	15. 1. 80	Dorfgehege mit 18 kleinen <i>C. n.</i> Geschätztes Alter: 3 Wochen
Mumeri	<i>C. p.</i>	14. 3. 80	Zwei Gelege des Leistenkrokodils von Dorfbewohnern zur Bebrütung gesammelt
Pagwi	<i>C. p.</i>	23. 4. 80	Auf Regierungsfarm 5 kleine <i>C. p.</i> gekauft. Geschätztes Alter: 4–6 Wochen
Oum	<i>C. p.</i>	29. 4. 80	Von Dorfbewohnern 66 Eier zum Verzehr gesammelt
Kupkain	<i>C. p.</i>	1. 5. 80	Von Dorfbewohnern 72 und 74 Eier zum Verzehr gesammelt.
Mumeri	<i>C. p.</i>	22. 5. 80	Aus Gelege vom 14. 3. 80 schlüpften am 23. 3. 80 beziehungsweise am 22. 5. 80 die ersten Jungen
Pagwi	<i>C. n.</i>	8. 9. 80	Farmtier mit Nest
Maiwi	<i>C. n.</i>	3. 11. 80	Am 19. 8. 80 untersuchtes, gelegeloses Nest jetzt mit 32 Eiern. Junge kurz vor dem Schlüpfen
Japandei	<i>C. n.</i>	27. 11. 80	Eier eines untersuchten Nests mit gut entwickelten Embryonen. Geschätztes Alter: 50 Tage

C. porosus baut seine Nester während der Monate mit den höchsten Niederschlägen, und die Jungen schlüpfen zu einer Zeit, in der die verschiedenen Gewässer noch immer Hochwasser führen.

Diese Ergebnisse unterscheiden sich klar von den Nistgewohnheiten der beiden Krokodilarten im Süden der Insel (Papua-region). Nach WHITAKER (1980) und NEILL (1971) legt *C. novaeguineae* dort seine Eier von November bis Januar und die Jungen schlüpfen im Februar und März. *C. porosus* legt seine Eier in der Papua-region etwa einen Monat früher ab als das Neuguinea-Krokodil. Doch ist auch hier für die beiden Arten charakteristisch, daß die Jungen dann schlüpfen, wenn der Wasserspiegel in den Gewässern hoch ist.

Ein Zusammenhang zwischen Brutperiode und Regenzeiten ließ sich auch bei anderen Krokodilpopulationen feststellen. *C. niloticus* legt seine Eier während der heißesten und trockensten Monate des Jahres, und die Jungen schlüpfen, sobald der Wasserspiegel wieder ansteigt (COTT 1961, MODHA 1967). Dasselbe trifft auch auf *C. porosus* in Ceylon zu (DERANIYAGALA 1936), während in Australien Nestbau und Eiablage mit der jährlichen Regenzeit zusammenfallen (WEBB et alii 1977) und somit den Verhältnissen in Papua Neuguinea entsprechen.

Isolierte Sagopalmen- und Pandanus-Sümpfe sind nach den hier vorliegenden Untersuchungen die bevorzugten Brutstätten des Neuguinea-Krokodils. Dies könnte seine Ursache darin haben, daß dieses Krokodil seine Eier während der Trockenzeit ablegt. Einerseits führen diese Sümpfe selbst während der trockensten Monate ständig ausreichend Wasser, andererseits spendet die dichte Vegetation dem nestbewachenden Weibchen während der heißesten Tageszeit Schatten.

Für die frisch geschlüpften Krokodile beider Arten schaffen die hohen Wasserständen und Überflutungen der Überschwemmungsebene des Sepik günstige Lebensbedingungen, denn dies eröffnet ihnen verstärkt Möglichkeiten, sich zu verstreuen sowie Verstecke und neue Jagdgründe zu erschließen. Mit der Regenzeit vermehren sich aber auch zahlreiche Amphibien und Insekten, womit den Jungen in den ersten Lebenswochen ein reiches Nahrungsangebot zur Verfügung steht.

3.7. Verhalten der weiblichen Bruttiere am Nistplatz

Vor allem in den letzten Jahren hat die Erforschung der Lebensweise der Krokodile weltweit viele neue Erkenntnisse gebracht. Allgemein läßt sich heute sagen, daß Krokodile Brutpflege treiben, und bei allen bisher näher untersuchten Arten die Weibchen während der Inkubationszeit ihre Nester bewachen (GREER 1970).

Auch *C. porosus* und *C. novaeguineae* bewachen während der Inkubationsperiode ihre Nester. An 23 (53.5%) Nistplätzen (17 *C. n.* und 4 *C. p.*) konnte ich 1–2 Suhlen vorfinden. Alle Suhlen enthielten zwar Wasser, waren aber nur flach, so daß ein nestbewachendes Weibchen darin nicht völlig untertauchen konnte, wie Untersuchungen der Nistplätze von *C. porosus* auf Ceylon und in Australien ergeben hatten (DERANIYAGALA 1937, Webb et alii 1977).

Ein echtes Verteidigungsverhalten am Nistplatz ließ sich nur bei Nest Nr. 26 eines Leistenkrokodils feststellen (JELDEN 1981). An einem anderen Nistplatz tauchte während der Untersuchung ein Leistenkrokodil (vermutlich das Weibchen) in der Nähe auf, verschwand aber sofort wieder unter der Wasseroberfläche. Eine ähnliche Beobachtung liegt auch von *C. porosus* in Nordaustralien vor (WEBB et alii 1977).

Nur an 3 Nistplätzen des Neuguinea-Krokodils waren die Weibchen anwesend, die aber bei Annäherung keinerlei aggressives Verhalten zeigten und sofort in ihrem Wasserloch verschwanden.

Die geringe Bereitschaft der Weibchen beider Krokodilarten ihre Nester zu verteidigen, ist sehr wahrscheinlich auf die ehemals starke Bejagung der Tiere sowie auf das regelmäßige Sammeln der Eier im Untersuchungsgebiet zurückzuführen. Diesen Umständen haben sich die Krokodile durch Fluchtverhalten angepaßt.

Daß die Krokodile Neuguineas überhaupt in der Lage sind, in freier Wildbahn aus Erfahrung heraus zu lernen, konnten BUSTARD (1968) und NEILL (1971) zeigen. NEILL berichtet vom Neuguinea-Krokodil, daß die Fluchtdistanz eines Weibchens bei Annäherung an sein Nest etwa 10 Meter betrug; auch zeigte das Tier dem Untersucher gegenüber keinerlei aggressives Verhalten. Nach mehreren Besuchen am Nistplatz war aber das Weibchen so argwöhnisch geworden, daß der Autor es kaum noch zu Gesicht bekam, ehe das Tier im Wasser verschwand. Wörtlich schreibt NEILL: „Wäre jemand einige Tage später, nachdem ich die Krokodile beobachtet hatte, meinen Spuren gefolgt, so hätte dieser wahrscheinlich geschlossen, daß die Nester dieser Art nicht bewacht werden.“

Farmbruttiere (Nest Nr. 33 und 34) beider Arten waren dagegen – wahrscheinlich auf Grund der relativen Gewöhnung an den Menschen – äußerst angriffslustig und bewachten ihre Nester fast ohne Unterbrechung. Nur selten suchten diese für kurze Zeit während der heißesten Tageszeiten das Wasser auf.

Bei zu starker Störung durch den Menschen können Krokodile unter Umständen ihren Nistplatz aufgeben (COTT 1968, WEBB et alii 1977). Ein fast vollendetes Nest von *C. novaeguineae* wurde nach Untersuchung des Nistplatzes, bei der mehrere Eingeborene mit anwesend waren, nicht fertig gebaut, wie ein erneuter Besuch 6 Wochen später zeigte (JELDEN 1981). An gleicher Stelle konnte ich aber in der darauffolgenden Brutsaison erneut ein Nest untersuchen (Tab. 4, Nest 1), das auch später ein Gelege enthielt.

Wie auf einer staatlichen Krokodilfarm (Moitaka) in Papua Neuguinea gemachte Beobachtungen ergeben hatten, öffnen Weibchen des Neuguinea-Krokodils am Ende der Brutperiode ihr Nest und transportieren Eier sowie Junge im Maul (WHITAKER 1980). Einige der im Freiland untersuchten Nester bestanden aus außerordentlich fest gepacktem Pflanzenmaterial; gelegentlich waren die Nester sogar noch von Pflanzen bewachsen, deren Wurzelwerk zu einer zusätzlichen Verfestigung geführt hatte. Ohne Hilfe des Muttertieres wäre es den Jungen kaum möglich zu schlüpfen und sich selbständig aus diesen Nestern zu befreien. An Nest Nr. 24 eines Neuguinea-Krokodils deuteten Fußspuren darauf hin, daß beim Schlüpfen der Jungen die Mutter anwesend und behilflich war. Das gleiche Nest gab auch Aufschluß über die Schlüpftrate eines Geleges und das Verhalten der Jungtiere im Freiland. Vom Nestrand 4.5 Meter entfernt befand sich ein Wasserloch mit einem Durchmesser von etwa 2 Metern. Das Weibchen hatte dort die schwimmende Mattenvegetation durchbrochen, um so den Nistplatz leicht zu erreichen sowie bei Gefahr im Wasser rasch untertauchen zu können. Von diesem Wasserloch führte eine deutlich Schleifspur zum Nest. Beim Nest lagen 3 (6.7%) halbgeschlüpfte, tote Junge sowie 5 (11.1%) intakte und wahrscheinlich unbefruchtet gebliebene Eier. 23 (51.1%) Junge konnten im Wasserloch gefangen werden, während sich über den Verbleib des restlichen Geleges (31.1%) keine Hinweise finden ließen. Die Jungen waren etwa 2–3 Wochen alt, wie sich aus dem Verwachsungsgrad des Nabels ersehen ließ.

Sicher wäre es den Jungen unmöglich gewesen die dichte, schwimmende Vegetationsdecke zu durchdringen, hätte nicht das Weibchen durch diese eine Öffnung geschaffen. Die Tatsache, daß ich 23 Tiere an diesem einen Wasserloch fangen konnte zeigt, daß die Jungen von *C. novaeguineae* nach dem Schlüpfen noch für einige Zeit in

einer Gruppe zusammenbleiben, ehe sie sich zerstreuen. Somit unterscheidet sich hinsichtlich dieses Verhaltens das Neuguinea-Krokodil nicht von *A. mississippiensis*, *C. niloticus*, *C. porosus* und *Caiman crocodilus* (MAGNUSSON 1979b, MCLHENNY 1935, MODHA 1967, POOLEY 1969, POOLEY & GANS 1976, STATON & DIXON 1977, WEBB & MESSEL 1978b).

3.8. Größe der Bruttiere

Wahrscheinlich besteht bei beiden Arten zwischen der Gesamtlänge und der Gelegegröße der Bruttiere eine positive Korrelation, wie auch COTT (1961) bei *C. niloticus* zeigen konnte. Jedenfalls lassen die vorläufigen Ergebnisse von GRAHAMS (1981) Untersuchungen bei *C. novaeguineae* und *C. porosus* diese Vermutung zu.

Tab. 10 gibt die Gesamtlänge und Gelegegröße von 3 Weibchen wieder, die ich auf einer Regierungsfarm (Pagwi) in Papua Neuguinea vermessen konnte.

Tab. 10. Gesamtlänge und Gelegegröße von Weibchen des Neuguinea- und des Leistenkrokodils. — *) Hinter dem Ansatz der Vorderextremitäten an der 3. Querreihe der Dorsalschilder von der 1. stark vergrößerten Flankenschuppe auf der einen Seite über die Bauchfläche hinweg, bis zur äußeren stark vergrößerten Flankenschuppe der anderen Seite gemessen. — **) Das Tier wurde am 4. 10. 1979 auf der Regierungsfarm in Pagwi für Eingeborene getötet und gehäutet (JELDEN 1981).

	Gesamtlänge [cm]	Körperumfang*) [cm]	Anzahl der Eier	Nest Nr.
<i>C. n.</i> Wild**)	177	34	30 (i. Uterus)	—
<i>C. n.</i> Farm	222	68	38	33
<i>C. p.</i> Farm	259	53	32	34

Nach NEILL (1971) hatten die meisten Weibchen, die er an ihrem Nistplatz antraf, eine von ihm geschätzte Länge von 5 Fuß (152 cm), während WHITAKER (1980) ein Weibchen (Farmtier) von *C. novaeguineae* mit 185 cm Gesamtlänge erwähnt, das 24 Eier gelegt hatte.

Leistenkrokodile beider Geschlechter sind bei Eintritt der Geschlechtsreife größer als *C. novaeguineae*. Ein weibliches Farmtier legte 30 Eier bei einer Gesamtlänge von 232 cm (GRAHAM 1981). Ein an seinem Nest erlegtes ceylonesisches Leistenkrokodil maß 241 cm und hatte 24 Eier gelegt (DERANIYAGALA 1937).

Den vorangegangenen Betrachtungen zufolge und nach den Angaben in der Literatur (GRAHAM 1981, NEILL 1971, WHITAKER 1980) dürfte somit ein Weibchen des Neuguinea-Krokodils in freier Wildbahn ab 180 cm Gesamtlänge, die es in etwa 8–10 Jahren erreichen kann, geschlechtsreif werden. Bei Weibchen von *C. porosus* tritt die Geschlechtsreife bei einer Länge von etwa 220 cm ein, die diese in 12–14 Jahren erreichen (WEBB 1978 zit. n. WHITAKER 1980).

Männchen von *C. novaeguineae* werden bei einer Länge von 2.4 m geschlechtsreif, während reproduktionsfähige Männchen von *C. porosus* wenigstens 3 m lang sind.

Die Höchstlänge, die beide Arten erreichen können, ist umstritten. Ein Weibchen des Neuguinea-Krokodils, das zu Brutzwecken für eine Regierungsfarm (Pagwi) Eingeborenen abgekauft worden war, maß 305 cm von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende (Rumpflänge 127.6 cm, Schwanzlänge 137.2 cm, Kopflänge 40.2 cm, Schnauzenlänge 27.8 cm, basale Schnauzenbreite 17.3 cm). Das bisher größte, authentisch vermessene Tier der gleichen Art war ein 335 cm langes Männchen aus der

Papua-region (MONTAGUE zit. n. WHITAKER 1980). Eine gegerbte und von FUCHS (Gerbereingenieur bei der Firma HÜCHST) vermessene Haut des Neuguinea-Krokodils war über 5 Meter lang, doch waren weder Herkunftsort noch Geschlecht dieses Tieres zu ermitteln (pers. Mitteilung). Heute dürften Exemplare dieser Größe, wenn überhaupt noch, nur äußerst selten zu finden sein.

Nach BOULENGER (1889) erreicht *C. porosus* eine Gesamtlänge von 10 m (33 Fuß), doch beruhen seine Angaben nicht auf einem von ihm selbst vermessenen Exemplar, sondern entstammten Berichten aus zweiter Hand. Das bisher größte und auch vollständig vermessene Leistenkrokodil, war ein in der Papua-region in einem Fischnetz ertrunkenes Männchen, dessen Schädel von der Schnauzenspitze bis zur kaudalen Randmitte der Kopfplatte 70.2 cm maß und eine Gesamtlänge von 620 cm hatte (MONTAGUE in WHITAKER 1980).

Zwar liegen Berichte eines 100 cm langen Schädels von *C. porosus* vor (WEBB & MESSEL 1978a), der sehr wahrscheinlich zu einem über 7 m langen Tier gehörte, doch dürfte es sich dabei um ein Ausnahmexemplar gehandelt haben. In der Regel dürfte das Leistenkrokodil nicht viel länger als 6 Meter lang werden (GREER 1974, SCHMIDT 1944).

Am Sepik selbst sind große Schädel des Leistenkrokodils nicht selten in Dörfern anzutreffen. Zwei Schädel, die von Ende 1979 getöteten Tieren stammten, und die ich im April 1980 vermessen konnte, waren 51.7 und 64.0 cm lang. Sie gehörten zu Tieren, die eine Gesamtlänge von 380 cm und 480 cm hatten, wenn man die Werte in die von GREER (1974) berechnete Gleichung der Regressionsgeraden einsetzte. Den Aussagen des Jägers zufolge gehörte der kleinere Schädel einem Weibchen, der größere zu einem Männchen.

4. Ökologische Untersuchungen

4.1. Ernährung

Über die Ernährung der beiden Krokodilarten in Neuguinea liegen bisher nur einige Angaben von NEILL (1946, 1971) und WHITAKER (1980) vor. NEILL fand in Mägen von Neuguinea-Krokodilen häufig Federn von Wasserhühnern und konnte beobachten, wie ein Krokodil dieser Art aus dem Wasser emporschnellte, um nach einer ‚Echse‘ zu schnappen, die an einem Schilfstengel saß.

WHITAKER fand in Mägen des Leistenkrokodils (180 und 145 cm Gesamtlänge) Reste von Krabben, Käfern, Ameisen, Nagetieren sowie Gastrolithen. Ein nahe Port Moresby getötetes Neuguinea-Krokodil hatte eine Wasserschlange (*Amphisma mairii*), eine Ralle und Heuschrecken gefressen. Auch in diesem Magen fanden sich Gastrolithen (40 Gramm) und einige Pflanzenreste.

Die Mägen australischer Leistenkrokodile enthielten Vögel, Schildkröten, kleine Krokodile, Schlangen und Wallabys (WORREL 1964 zit. n. JOHNSON 1973).

Leider konnte ich Beobachtungen, die Aufschluß über die Ernährung beider Krokodilarten hätten geben können nur selten registrieren. Die Gründe dafür lagen einerseits in der verborgenen Lebensweise der Tiere. Andererseits traten bei der Beschaffung von Mägen und ihren Inhalten erhebliche Transport- sowie Konservierungsschwierigkeiten auf.

Tab. 11. Mageninhalte von 4, am mittleren Sepik gefangener Wildkrokodile.

Spezies	Datum	Ort	Gesamtlänge	Mageninhalt
<i>C. p.</i>	16. 10. 79	Avatip	ca. 210 cm	4 <i>Tilapia mossambicus</i> (Gesamtgewicht 930 g), 125 g quarzitische Gastrolithen (max. Ø 3.8 cm). (Abb. 11)
<i>C. n.</i> ♀	7. 11. 79	Pagwi	ca. 195 cm	1 <i>Tachysurus</i> spec. (Maulbrüterwels), 1 Kopf von <i>Tachysurus</i> spec. Fischgewicht 325 g), 1 großer Wasserkäfer (Hydrophilidae), 120 g quarzitische Gastrolithen (max. Ø 3.1 cm)
<i>C. n.</i>	29. 11. 79	Japandei	47 cm	5 verschiedene Wasserkäferarten der Familien Dytiscidae und Hydrophilidae, Holzreste und andere pflanzlichen Teile, 1 Nematode, quarzitische Gastrolithen (max. Ø 1 mm)
<i>C. p.</i>	18. 12. 79	Yentchen	49 cm	1 Fliege (Brachycera), 2 Scarabaeidae (wahrscheinlich Melolonthinae), Holzreste, quarzitische Gastrolithen (max. Ø 1.5 mm)

Die in Tab. 11 aufgeführten Mageninhalte stammen von 2 Wildfängen, die während ihres Transportes für den Verkauf gestorben waren (kleinere Tiere), sowie von 2 Tieren, die Eingeborene in ihren Fischnetzen gefangen hatten (siehe auch Abb. 11).

Ein Männchen des Neuguinea-Krokodils (Gesamtlänge: 313 cm), das von Eingeborenen am Sepik lebend gefangen und an Überhitzung gestorben war, hatte einen Aal (*Anguilla bicolor pacifica*) im Schlund, wie sich bei der Untersuchung und Vermessung des Tieres ergab. Den Mageninhalt dieses Tieres konnte ich leider nicht untersuchen.

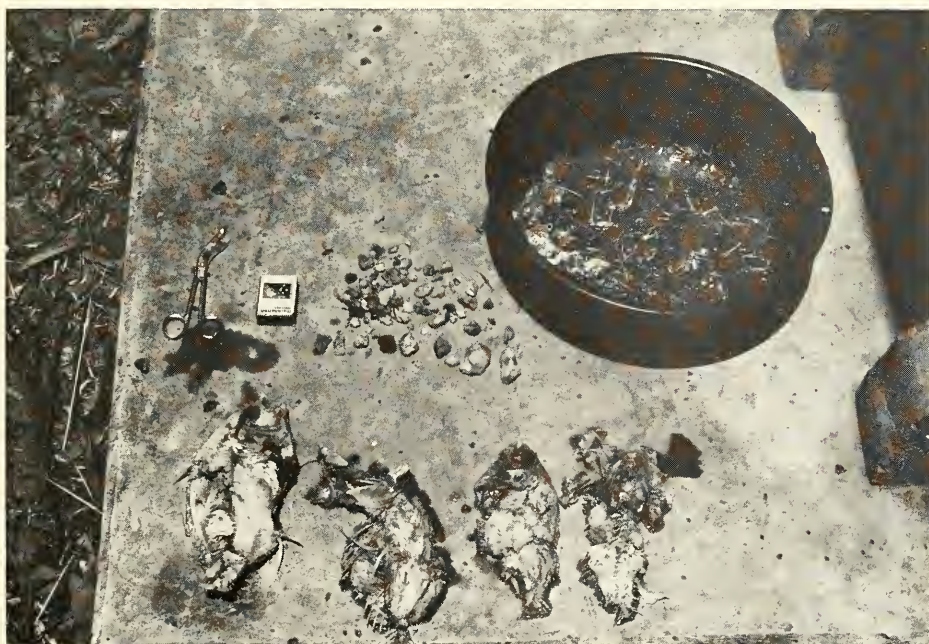


Abb. 11. Mageninhalt eines 210 cm langen Leistenkrokodils.

Von ernährungsbiologischem Interesse war auch ein Vorfall, der sich auf einer staatlichen Krokodilfarm (Pagwi) ereignete. Während der Fütterung wurde ein Milan (*Milvus migrans*), der sich im Flug ebenfalls über den ausgelegten Fisch hermachen wollte, mit einem blitzschnellen Seitenschlag des Maules an einem Flügel durch ein etwa 170 cm langes Leistenkrokodil gepackt und sofort ins Wasser geschleppt. Die einzigen Überreste, die ich wenige Tage später von diesem Greifvogel fand, waren einige auf dem Wasser treibende Federn.

Sofern sich auf Grund der wenigen Befunde überhaupt Schlüsse ziehen lassen, scheint die Nahrung beider Krokodilarten derjenigen anderer und besser untersuchter Krokodil-Arten ähnlich zu sein. Wegen der beträchtlichen Größenunterschiede im Verlauf ihrer Individualentwicklung wechseln Nahrungsgewohnheiten und Diät der Krokodile, wobei die Artzusammensetzung und Anzahl der gefressenen Beutetiere nicht allein von der Größe der Tiere abhängig ist, sondern auch vom lokal vorhandenen Nahrungsangebot (COTT 1961, GRAHAM & BEARD 1973, TAYLOR 1979).

Möglicherweise bestehen zwischen *C. novaeguineae* und *C. porosus* artspezifische Unterschiede in der Art und Weise des Beutefangs sowie der Artzusammensetzung gefressener Tiere. COTT (1961) konnte bei *C. niloticus* 4 verschiedene Angriffsvarianten auf Beutetiere beobachten. Demnach kann ein Angriff

- a) vom Land zum Wasser,
- b) vom Land in die Luft,
- c) an Land und
- d) unter Wasser erfolgen.

Anhand der wenigen Magenuntersuchungen, Beobachtungen und den Angaben in der Literatur trifft diese Klassifikation (*C. p.*: a, c, d; *C. n.*: b, d) nur zum Teil auf die beiden Krokodilarten Neuguineas zu.

Alle 4 untersuchten Mägen enthielten Gastrolithen. Da aber alle Krokodile in Sümpfen oder im Sepik selbst gefangen worden waren, wo Steine gar nicht oder nur selten zu finden sind (IRION pers. Mitteilung), mußten diese Tiere teilweise beträchtliche Strecken zurückgelegt haben um ihre Magensteine aufnehmen zu können. Dies würde aber voraussetzen, daß bei beiden Arten eine aktive Steinaufnahme stattfindet, wie dies auch von anderen Crocodylia beschrieben wurde (BRAZAITIS 1969, PEAKER 1969). Sehr wahrscheinlich trifft ein solches Verhalten auch auf die Krokodile in Neuguinea zu, denn mit zunehmender Körpergröße ließ sich auch eine relative Zunahme der Steingröße und des Gesamtgewichts der Gastrolithen feststellen. Adulte Nilkrokodile aus steinigen Lebensräumen hatten annähernd das gleiche Gastrolithengewicht im Magen wie Tiere aus steinfreien Sumpfgebieten, bei denen man statt Steinen auch Glas- und Keramikbruchstücke finden konnte (COTT 1961).

Über die Funktion der Gastrolithen gehen noch immer die Meinungen verschiedener Autoren auseinander (BRAZAITIS 1969, COTT 1961, GUGGISBERG 1972, NEILL 1971, OTTE 1978, PEAKER 1969). COTT hat sich bisher mit diesem Problem am ausführlichsten beschäftigt und diskutiert drei mögliche Aufgaben, die den Magensteinen zukommen könnten:

- a) Sie unterstützen die Verdauung, indem sie die Nahrung zerreiben;
- b) Als Füllmaterial helfen sie in Zeiten des Nahrungsmangels den Hunger zu unterdrücken;
- c) Ihnen kommt eine hydrostatische Funktion zu.

Nach COTT (1961) erfüllen bei *C. niloticus* die Steine nur eine hydrostatische Funktion. Einerseits helfen diese beim Tauchen den Auftrieb zu reduzieren. Andererseits dienen die Steine als Stabilisator des schwimmenden Tieres, indem sie eine Tieferverlagerung des Schwerpunktes bewirken.

An den Fischen, die die beiden größeren im Sepik gefangenen Krokodile gefressen hatten, ließ sich nun deutlich erkennen, daß die Steine auf der Haut der Beutetiere zahlreiche Druckstellen und Vertiefungen hinterlassen hatten, manche waren sogar in diese eingedrungen. Dadurch hatte die Körperoberfläche der Beutetiere eine Vergrößerung erfahren. Eine größere, den Magensäften ausgesetzte Angriffsfläche bewirkt allgemein aber eine raschere Verdauung, womit den Gastrolithen eben doch, aber möglicherweise nur eine geringe, digestive Hilfsfunktion zukäme.

4.2. Feinde

Die Bedrohung der Nistplätze kann biotischer und abiotischer Natur sein. Von den 43 untersuchten Nistplätzen war das Gelege eines Nestes (2.3 %) durch Überflutung zerstört worden, da es ebenso wie 7 weitere Nester, die auch durch Hochwasser gefährdet waren, nicht auf einer schwimmenden Vegetationsmatte errichtet war.

Während der Trockenzeit entfacht die einheimische Bevölkerung regelmäßig Buschfeuer. Vor allem für die Nester des Neuguinea-Krokodils stellen diese Feuer eine ernste Bedrohung dar, und 2 Nistplätze (4.7 %) waren tatsächlich den Flammen zum Opfer gefallen.

Die größte Gefahr für die Eier kommt am Sepik vom Menschen. Aus 11 Nestern (25.6 %) waren die Gelege zum Verzehr gesammelt worden, und 1 Nest hatte das Weibchen wegen vom Menschen verursachter Störung sogar aufgegeben.

Nur 2 Nester (4.7 %) waren wahrscheinlich von natürlichen Feinden, nämlich einem Papuaschwein und einem Waran (*Varanus spec.*) geplündert worden, wie sich aus Fußspuren am Nistplatz schließen ließ. Von den Waranen dürfte im Sepikgebiet vor allem *Varanus indicus* als Nesträuber in Frage kommen, denn diese Art ist in den Sumpfbereichen und entlang der Flüsse weitverbreitet und auch relativ häufig zu sehen. Da dieser Waran sich gleich gut im Wasser wie an Land fortbewegt, bedroht er sowohl Nester, die sich auf schwimmenden Matten befanden, wie auch jene, die auf festem Untergrund errichtet wurden.

In 29 Nestern (67.4 %) konnten Ameisen (Formicidae) angetroffen werden. Man kann aber davon ausgehen, daß diese für unbeschädigte Eier keine Gefahr darstellen. JOANEN (1969) fand in allen von ihm untersuchten Nestern des Mississippi-Alligators Ameisen und beobachtete, wie diese an Eiern mit gesprungener Schale fraßen. Ähnliche Ergebnisse hatten Nestuntersuchungen bei *C. niloticus*, *Caiman crocodilus* und *C. porosus* ergeben (POOLEY 1969, STATON & DIXON 1977, WEBB et alii 1977). STATON & DIXON vermuten, daß zwischen Ameisen und brütenden Kaimanen eine Art Symbiose besteht. Die Kaimane stellen mit ihrem Nisthügel den Ameisen einen Brutplatz, während diese eierschädigendes Pilzwachstum im Nest unterdrücken und aufgesprungene Eier, die durch ihren Geruch Feinde anziehen könnten, rasch verzehren.

Die in Tab. 12 aufgeführten potentiellen Nesträuber umfassen nur einige der möglichen Arten, die im Sepikgebiet vorkommen. Auf Grund ihrer Nahrungsgewohnheiten und relativen Häufigkeit, dürften aber diese die am ehesten in Frage kommenden Gelegeräuber sein.

Tab. 12. Liste einiger potentieller Nesträuber des Leisten- und des Neuguinea-Krokodils am mittleren Sepik.

– Warane (Varanidae):	<i>Varanus indicus</i> , <i>Varanus karlschmidti</i>
– Hunde (Canidae):	<i>Canis lupus familiaris ballstromi</i> (Neuguineahund)
– Schweine (Suidae):	<i>Sus scrofa</i> (Papuaschwein)
– Bandikuts (Peramelidae):	<i>Peroryctes</i> sp. (Neuguineanasenbeutler), <i>Perameles</i> sp. (Langnasenbeutler), <i>Echymipera</i> sp. (Stachelnasenbeutler)
– Beutelmarder (Dasyurinae):	<i>Myoictis melas</i> (Streifenbeutelmarter)
– Greifvögel (Accipitridae):	<i>Milvus migrans affinis</i> (Schwarzmilan)
– Reiher (Ardeidae):	<i>Nycticorax caledonicus</i> (Südseenachtreiher), <i>Casmerodius albus</i> (Silberreiher)
– Mensch	

Leider konnte ich keine Beobachtungen machen, die Hinweise auf Feinde der Jungen beider Krokodilarten hätten geben können, doch sind von anderen Crocodylia Jungtierfeinde bekannt, die ebenfalls auf Neuguinea vorkommen (*Casmerodius albus*, *Milvus migrans*) oder denen auf dieser Insel Arten entsprechen, die eine ähnliche ökologische Nische besetzen.

Da außer dem Neuguinea-Hund zu den Säugern zählende Großraubtiere auf der Insel nicht vorkommen, müssen die hauptsächlichen Feinde unter den Vögeln und Reptilien zu finden sein. Die Tab. 13 gibt einige potentielle Feinde wieder.

Tab. 13. Liste einiger potentieller Jungtierfeinde des Leisten- und des Neuguinea-Krokodils am mittleren Sepik.

– Reiher (Ardeidae):	Weißwangenreiher (<i>Ardea novaehollandiae</i>), Südseenachtreiher (<i>Nycticorax caledonicus</i>), Silberreiher (<i>Casmerodius albus</i>), Seidenreiher (<i>Egretta garzetta</i>)
– Greifvögel (Accipitridae):	Schwarzer Milan (<i>Milvus migrans affinis</i>), Rohrweiche (<i>Circus aeruginosus</i>)
– Riesenschlangen (Boidae):	Papuapython (<i>Liasis papuanus</i>)
– Warane (Varanidae):	Pazifikwaran (<i>Varanus indicus</i>), Schmidts Waran (<i>Varanus karlschmidti</i>)
– Krokodile (Crocodylidae):	Neuguineakrokodil (<i>C. novaeguinae</i>), Leistenkrokodil (<i>C. porosus</i>)
– Weichschildkröten (Trionychidae):	Riesenweichschildkröte (<i>Pelochelys bibroni</i>)

4.3. Parasiten und Krankheiten

Von im Freiland lebenden Krokodilen sind bisher nur relativ wenige Parasiten und Krankheiten beschrieben worden. Soweit bekannt, leiden aber die Tiere meistens unter einigen blutsaugenden Ektoparasiten (Tabaniden, Culiciden und Blutegeln), die teilweise Blutendoparasiten (zum Beispiel Haemogregarinen) übertragen können sowie endoparasitische Nematoden, Trematoden und Acanthocephalen (ASHFORD & MÜLLER 1978, BOLTON 1981, COTT 1961, GUGGISBERG 1972, GROSHAFT & BARÜS 1970, KHAN et alii 1980, OTTE 1978, POOLEY 1969, SPRENT 1977). Weitere häufig auftretende Erkrankungen sind Pilzbefall (zum Beispiel der Haut), bakterielle Infektionen und Algenbewuchs (BOLTON 1981, SRISOMBOON 1971).

Nach eigenen Beobachtungen konnte eine erhebliche Belästigung sich sonnender Farmtiere beider Arten durch Tabaniden der Art *Mesomyia demeijeri* festgestellt werden, die vor allem die Umgebung der Augen sowie die weichen Zwischenschuppen-

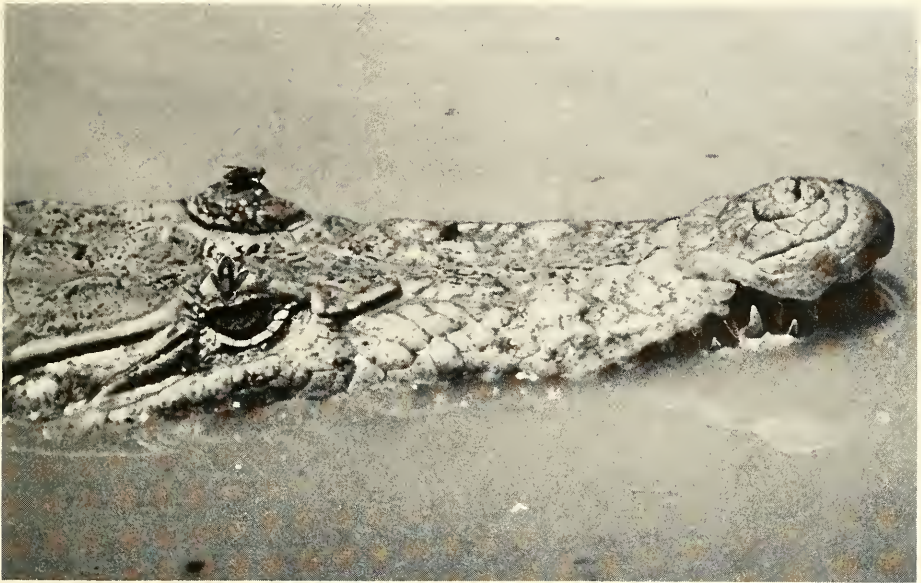


Abb. 12. *Mesomyia demeijeri* (Tabanidae) an den Augenlidern eines Neuguinea-Krokodils saugend.

häute der Körperflanken und Halsregion befielen (Abb. 12). Die Krokodile versuchten entweder die am Kopf saugenden Fliegen mit den vorderen Extremitäten abzustreifen oder sie durch Kopfschütteln zu vertreiben. Bei zu starker Belästigung zogen sich beide Arten ins Wasser zurück und tauchten unter. Auch Culiciden, darunter *Anopheles*, saugten an denselben Stellen, bevorzugten aber allgemein mehr die Kopfregion.

Vor allem bei frisch gefangenen Krokodilen konnte ich häufig Blutegel finden. Bevorzugt befallene Körperpartien waren die Innenseiten der Vorder- und Hinterextremitäten, vernarbte Hautstellen sowie Hautfalten zwischen den Unterkiefern.

Von *C. niloticus* und dem Mississippi-Alligator, bei dem ebenfalls Egelbefall häufig auftritt, sind 3 beziehungsweise 4 Arten dieser Ektoparasiten beschrieben (COTT 1961, SMITH et alii 1976). KHAN et alii (1980) konnten bei einer Egelart (*Placobdella multilineata*) nachweisen, daß diese den Blutparasiten *Haemogregarina crocodilorum* auf *A. mississippiensis* überträgt. Auch von anderen Crocodylia – nämlich *C. porosus*, *Gavialis gangeticus* und *Caiman latirostris* – wurden Haemogregarinen beschrieben, und man kann mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Krokodile Neuguineas ebenfalls von diesen Parasiten befallen sind (BOLTON 1981).

Endoparasitische Nematoden des Magen-Darmkanals und der Lungen sind bei Krokodilen weit verbreitet und ließen sich bei den meisten rezenten Arten nachweisen (SPRENT 1977). Von 14 Farmkrokodilen (7 *C. n.* und 7 *C. p.*) zwischen 30 und 70 cm Gesamtlänge, die ich auf Nematoden hin untersuchte, konnte ich bei 8 Tieren (4 *C. n.* und 4 *C. p.*) diese Parasiten finden, die SPRENTS (1977) Untersuchungen zufolge wahrscheinlich der Gattung *Dujardinascaris* angehörten. Der Autor konnte nämlich bei australischen Leistenkrokodilen sowie bei *C. novaeguineae* der Papuaeregion die Arten *Dujardinascaris mawsonae* und *D. taylorae* feststellen.

Ein weiterer parasitischer und bei beiden Arten vorkommender Nematode ist *Paratrichosoma crocodilus* (ASHFORD & MULLER 1978), der in der Epidermis der Bauchhaut

enggewundene Fraßgänge hinterläßt. Diesem Nematoden kommt in Papua-Neuguinea insofern eine wirtschaftliche Bedeutung zu, als die von diesem Parasiten befallenen Häute zu niedrigeren Preisen auf dem Inlandsmarkt gehandelt werden. Von 1109 untersuchten Wildfängen (392 *C. p.* und 717 *C. n.*) waren 19 Leistenkrokodile (4.8 %) und 148 Neuguinea-Krokodile (20.6 %) befallen. BOLTON (1981) konnte am Sepik von 191 Farmtieren des Neuguinea-Krokodils bei 58 % und von 81 *C. porosus* bei 12 % diesen Parasiten nachweisen. Daraus geht hervor, daß Leistenkrokodile weitaus weniger befallen werden als Neuguinea-Krokodile; andererseits treten diese Parasiten bei Farmtieren mehr als doppelt so häufig auf, was wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein dürfte, daß bei der Farmhaltung die Kontagiosität deutlich erhöht ist.

4.4. Koexistenz und Konkurrenz

Bis Mitte der sechziger Jahre wurden die Krokodile am Sepik und in anderen Teilen des Landes ohne Beschränkung sehr stark bejagt, und auch heute noch spielt der Fang von Wildkrokodilen sowie das Sammeln von Eiern im Leben der Eingeborenen eine bedeutsame Rolle. Dies bedeutet, daß die natürlichen Lebensräume in vielen Gebieten am Mittellauf des Sepik gestört sind. Aus diesem Grund bekommt man auch große Tiere in vom Menschen häufig frequentierten Gewässern recht selten zu Gesicht. Untersuchungen des Territorialverhaltens und der Konkurrenz zwischen beiden Arten lassen sich daher nur unter großen Schwierigkeiten vornehmen, da völlig ungestörte Habitate nur in sehr unzugänglichen und entlegenen Gebieten, wie zum Beispiel am Oberlauf des Sepik, noch häufig anzutreffen sind.

Beobachtungen über aktive Auseinandersetzungen, die auf ein direktes Konkurrenzverhalten hätten schließen lassen, konnten nur an Vertretern ein und derselben Art gemacht werden. Aggressive Begegnungen *zwischen* den beiden Arten dürften deswegen selten eintreten, weil bei Tieren, die verschiedene Nischen besetzen, das Meideverhalten eine wichtige Rolle spielen kann. Geht man davon aus, daß *C. novaeguineae* und *C. porosus* ökologisch differenzierte Arten sind, dann werden sie in der selben Region entweder verschiedene Standorte einnehmen oder bei gleichem Standort Konflikte durch Inanspruchnahme anderer Nischen (zum Beispiel unterschiedlicher Nahrungs- und Zeitnischen) vermeiden (SCHWERDTFEGER 1978). Denkbar wäre auch, daß sich *C. porosus* als der blitzschnelle Überraschungsjäger von schnell schwimmenden Fischarten (*Tilapia*) ernähren könnte, das Neuguinea-Krokodil dagegen von langsameren Fischen (Welsen, Aalen), womit beide Spezies verschiedene Futterquellen nutzen würden. Sollten aber beide Arten unterschiedliche Ressourcen nutzen, und ist ihre Umwelt reich mit den unterschiedlichsten Nischen versehen, dann ist eine Koexistenz beider Arten durchaus möglich. Hinzu kommt, daß gemeinsame Feinde (zum Beispiel der Mensch) oder intraspezifische Konflikte eine die zwischenartliche Koexistenz fördernde Wirkung haben könnten.

Im Sepik selbst und einigen seiner großen Nebenflüsse (May-River, Karawari-River) kommen *C. novaeguineae* und *C. porosus* sympatrisch nebeneinander vor, wie eigene Beobachtungen am Tage als auch Nachtfänge ergaben. Sowohl die nischenreiche tropische Umwelt des Sepiktieflandes, die gemeinsamen Feinde (vor allem der Mensch) als auch die innerartliche Konkurrenz, die sehr wahrscheinlich bis zum Kannibalismus geht, könnten diese Koexistenz recht gut erklären.

Auch wenn sich bei freilebenden Krokodilen keine zwischenartlichen aggressiven Auseinandersetzungen beobachten ließen, bedeutet dies nicht, daß Konkurrenz völ-

lig auszuschließen ist. Einige Gesichtspunkte, wie die biogeographische Verteilung sowie die morphologischen Unterschiede in Körper- und Kopfproportionen könnten potentielle Konkurrenzsituationen möglich erscheinen lassen (JELDEN 1984, MERTENS 1948, OTTE 1978, SCHWERDTFEGER 1978).

4.4.1. Raumnische

Die Besetzung verschiedener Lebensräume von beiden Krokodilarten könnte am Sepik vor allem auf hydrologische und physikalische Einflüsse wie Luft- und Wassertemperatur, Größe der Gewässer sowie das Angebot an Nistplätzen zurückzuführen sein.

Soweit sich anhand meiner Beobachtungen überhaupt eine Aussage machen läßt, bevorzugt *C. porosus* im Sepikiefland die ruhigen, stehenden und wärmeren Gewässer wie Seen, Altarme und Lagunen; während das Neuguinea-Krokodil auch in Sümpfen, engen Wasserläufen (Barats) sowie am Oberlauf des Sepik und seiner Nebenflüsse zu finden ist. Nachtfänge (Tab. 14) nährten die Vermutung, daß beide Arten in Lagunen und Altarmen sympatrisch vorkommen können; *C. porosus* wurde aber häufiger gefangen oder gesehen.

MEDEM (1971) konnte im Falle der Koexistenz von *Paleosuchus trigonatus* und *Paleosuchus palpebrosus* feststellen, daß eine Art immer häufiger vorkam als die andere, eine Tatsache, die durchaus auch auf das Leisten- und Neuguinea-Krokodil zuzutreffen scheint.

Tab. 14. Anzahl und Artzugehörigkeit der im Verlauf von Nachtfängen und Nachtzählungen identifizierten Krokodile.

Datum	Ort	Zeit	<i>C. p.</i>	<i>C. n.</i>	Nicht identifiziert
11. 6. 79	Kapriman (Lagune)	21.00–24.00	4	1	–
21. 6. 79	Yaumbak (Altarm)	21.00–23.30	13	2	6
6. 7. 79	Jessan (Barat)	20.30–22.00	–	2	–
3. 11. 79	Kupkain (Altarm)	20.00–22.30	8	1	–

Tiere, die ich nahe der indonesischen Grenze am Ufer entdecken konnte oder die Eingeborene dort in den Dörfern gefangen hatten, waren ausschließlich Neuguinea-Krokodile. Das Wasser des Sepik ist dort etwa 2–3°C kühler als am Mittellauf und die Fließgeschwindigkeit bedeutend höher. KARLSON (in WHITAKER 1980) konnte noch 600 Meter über dem Meeresspiegel das Neuguinea-Krokodil, nicht aber *C. porosus* finden.

In Anbetracht der unterschiedlichen Körpergröße beider Arten ist das Leistenkrokodil, auch wegen der größeren Aggressivität, sicherlich die sozial dominantere Art. Dies könnte in Gewässern, in denen beide Arten sympatrisch vorkommen zwischenartliche Konflikte vermeiden helfen, aber auch zu einer Verdrängung des Neuguinea-Krokodils aus seinen ursprünglichen Lebensräumen durch das in seinem Gebiet überlegene Leistenkrokodil führen. Andererseits wäre denkbar, daß *C. novaeguineae* als sozial unterlegene Art über eine größere ökologische Plastizität verfügt. In einer vom Menschen beeinflussten Umwelt, in der man beiden Arten insbesondere ihrer Häute

wegen planmäßig nachstellt, könnte dies unter Umständen dem Neuguinea-Krokodil bessere Überlebenschancen eröffnen (MEDEM 1971, OTTE 1978).

4.4.2. Nahrungsnische

Sympatrisch lebende Krokodilarten unterscheiden sich oft stark in Körpergröße und Körperproportionen. Dies kann eine unterschiedliche Ausnutzung der Futterquellen ermöglichen (NEILL 1971, OTTE 1978, WAITKUWAIT 1981).

Erwachsene Tiere des Leisten- und Neuguinea-Krokodils unterscheiden sich in ihrer Körpergröße etwa im Verhältnis 1:0.55 (WERMUTH & FUCHS 1978). Dieser Größenunterschied dürfte stark genug sein, um aus der daraus sich ergebenden sozialen Dominanz eine Koexistenz zu erlauben, wie sie im Sepik selbst besteht.

Variationsstatistische Untersuchungen hatten in der Ausbildung von Kopf- und Körperproportionen bei beiden Arten zum Teil deutliche Unterschiede ergeben (JELDEN 1984). Diese morphologischen Unterschiede betrachte ich als Hinweis auf eine verschiedene Ernährungsweise beider Arten und als Anpassung an unterschiedliche Lebensbedingungen. Eine schmalere Schnauze und ein kürzerer Schwanz bei *C. novaeguineae* dürften diesem Fischjäger in seiner reichgegliederten Umwelt (Sümpfe und Barats) sicher zum Vorteil gereichen. Der längere Schwanz und die kräftigere Schnauze des Leistenkrokodils erlauben *C. porosus* blitzschnelle Angriffe und den Fang wehrhafter Beutetiere.

Die Richtigkeit dieser Überlegungen vorausgesetzt, kommt man zu dem Schluß, daß zwischen beiden Arten wohl eine Trennung in der Nahrungsnische besteht. Ausführliche Magenuntersuchungen, insbesondere auch bei allopatrischen Populationen beider Arten könnten hier Aufschluß geben.

4.4.3. Zeitnische

Soweit die bisher besprochenen Ergebnisse sich deuten lassen, besteht zwischen *C. novaeguineae* und *C. porosus* auch eine Trennung in der Zeitnische. Die Untersuchungen zur Brutperiode lassen eindeutig die Tendenz erkennen, daß bei der Eiablage und somit auch der Paarungszeit – in der innerartliche Revierkämpfe durchaus wahrscheinlich sind – zwischen beiden Arten eine zeitliche Verschiebung besteht.

Ohne eine zeitliche Trennung in der Brutzeit könnte es aber bei sympatrischen Populationen zu ernsthaften interspezifischen Konflikten kommen, da das Paarungsverhalten der beiden Arten sich weitestgehend ähnelt und adulte Tiere – insbesondere die Männchen beider Arten – artunabhängig auf Rufe der Schlüpflinge aggressiv reagierten, wie LANG (1980) an Farmtieren feststellen konnte.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß hinsichtlich der zuvor besprochenen verschiedenen Nischen, zwischen beiden Arten partielle Präferenzverschiebungen zu bestehen scheinen. Auf Grund der zwischenartlichen sozialen Dominanz von *C. porosus*, gemeinsamer Feinde und einer reich gegliederten Umwelt ist eine Koexistenz von *C. novaeguineae* und *C. porosus* in gewisser Weise möglich. Da sich aber die verschiedenen Größen- und Altersklassen ökologisch, morphologisch und ethologisch unterscheiden, müßte die Konkurrenz-/Koexistenzsituation nach Klassen, möglicherweise auch nach dem Geschlecht, getrennt untersucht werden.

5. Literatur

- ASHFORD, R. W. & MULLER, R. (1978): *Paratrichosoma crocodilus* n. gen. n. sp. (Nematoda: Trichosomidae) from the skin of the New Guinea crocodile. — J. Helminth. **52**: 215–220; London.
- BOLTON, M. (1981): Crocodile husbandry in Papua New Guinea. — Wildlife Division, Dep. of Lands and Environment, Papua New Guinea. FAO/UNDP field document No. 4: 113 pp.; Port Moresby.
- BOULENGER, G. A. (1889): Catalogue of the chelonians, rhynchocephalians and crocodiles in the British Museum (Natural History). 311 pp.; London.
- BRAZAITIS, P. (1969): The determination of sex in living crocodilians. — Herpetologica **25** (1): 63–64; Chicago.
- BUSTARD, H. R. (1968): Rapid learning in wild crocodiles (*Crocodylus porosus*). — Herpetologica **24** (2): 173–175; Chicago.
- CHABRECK, R. H. (1973): Temperature variation in nests of the American alligator. — Herpetologica **29** (1): 48–51; Chicago.
- COTT, H. B. (1961): Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. — Trans. zool. Soc. Lond. **29**: 211–358; London.
- (1968): Nile crocodile faces extinction in Uganda. — Oryx **9**: 330–332; London.
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1936): Reproduction of the estuarine crocodile of Ceylon. — Ceylon J. Sci. **19**: 253–277; Colombo.
- (1937): The nest-guarding habits of the estuarine crocodile of Ceylon. — Ceylon J. Sci. **20**: 253–254; Colombo.
- FERGUSON, W. J. (1981): Extrinsic microbial degradation of the alligator eggshell. — Science **214**: 1135–1137; New York.
- FITTKAU, E. J. (1973): Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. — Amazoniana **4** (1): 103–133; Kiel.
- GRAHAM, A. (1981): Mapping the pattern of crocodile nesting activity in Papua New Guinea. — Wildlife Division, Dep. of Lands and Environment, Papua New Guinea. FAO/UNDP field document No. 4: 50 pp.; Port Moresby.
- GRAHAM, A. & BEARD, P. (1973): Eyelids of morning. 113 pp.; New York.
- GREER, A. E. (1970): Evolutionary and systematic significance of crocodilian nesting habits. — Nature **227**: 523–524; London.
- (1974): On the maximum total length of the saltwater crocodile (*C. porosus*). — J. Herpetol. **8** (4): 381–384; Cincinnati.
- (1975): Clutch size in crocodilians. — J. Herpetol. **9** (3): 319–322; Cincinnati.
- GROSCHAFT, J. & BARUŠ, V. (1970): Studies on the helminth fauna of crocodiles in Cuba. — Vešt. čsl. zool. Spol. **34**: 289–303; Prag.
- GUGGISBERG, C. A. W. (1972): Crocodiles. Their nature, history, folklore and conservation. 195 pp.; Harrisburg.
- JELDEN, D. C. (1981): Preliminary studies on the breeding biology of *Crocodylus porosus* and *Crocodylus n. novaeguineae* on the middle Sepik (Papua New Guinea). — Amphibia-Reptilia **1** (3/4): 353–358; Wiesbaden.
- (1984): Die Krokodile Neuguineas. Variationsstatistische Untersuchungen mit Beiträgen zur Brutbiologie und Ökologie von *Crocodylus porosus* und *Crocodylus n. novaeguineae*. — Diss. 237 pp.; Heidelberg.
- JOANEN, T. (1969): Nesting ecology of alligators in Louisiana. — Proc. a. Conf. SEast. Ass. Game Fish Comm. **23**: 141–151; White Sulphur Springs.
- JOHNSON, C. R. (1973): Behaviour of the Australian crocodiles, *Crocodylus johnstoni* and *Crocodylus porosus*. — J. Linn. Soc. **52** (4): 315–336; London.
- KHAN, R. A., FORRESTER, D. J., GOODWIN, T. M. ROSS, C. A. (1980): A haemogregarine from the American alligator (*Alligator mississippiensis*). — J. Parasit. **66** (2): 324–328; Lancaster.
- LANG, J. W. (1980): Reproductive behaviors of New Guinea and saltwater crocodiles. — Abstract of paper presented at SSAR symposium on reproductive biology and conservation of crocodiles, 7–9 August 1980, 1p.; Milwaukee.
- MAGNUSSON, W. E. (1979a): Maintenance of temperature of crocodile nests (Reptilia: Crocodylidae). — J. Herpetol. **13** (4): 439–443; Cincinnati.

- (1979b): Dispersal of hatchling crocodiles (*Crocodylus porosus*) (Reptilia: Crocodylidae). – J. Herpetol. 13 (3): 227–231; Cincinnati.
- MAGNUSSON, W. E. & TAYLOR, J. A. (1980): A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in aging eggs in the field. – Aust. Wildl. Res. 7: 479–485; Melbourne.
- McILHENNY, E. A. (1935): The alligators life history. 125 pp.; Boston.
- MEDEM, F. (1971): Biological isolation of sympatric species of South American Crocodylia. – IUCN Publications New Series. Supplementary Paper 32: 152–158; Morges.
- MERTENS, R. (1948): Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes. 144 pp.; Frankfurt/M.
- MODHA, M. W. (1967): The ecology of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus laurenti*) on Central Island, Lake Rudolf. – E. Afr. Wildlife J. 5: 74–95; Nairobi.
- NEILL, W. T. (1946): Notes on *Crocodylus novaeguineae*. – Copeia 1: 17–20; New York.
- (1971): The last of the ruling reptiles. 486 pp.; New York.
- OGDEN, J. C. (1978): Status and nesting biology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*) in Florida. – J. Herpetol. 12 (2): 183–196; Cincinnati.
- OTTE, K. C. (1978): Untersuchungen zur Biologie des Mohrenkaiman (*Melanosuchus niger*, Spix 1825) aus dem Nationalpark Manu (Peru). 311 pp.; München & Lima.
- PAIJMANS, K. (1976): New Guinean vegetation. 313 pp.; Canberra.
- PEAKER, M. (1969): Active acquisition of stomach stones in a specimen of *Alligator mississippiensis*, Daudin. – Br. J. Herpetol. 4 (4): 103–104; London.
- POOLEY, A. C. (1969): Preliminary studies on the breeding of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*, in Zululand. – Lammergeyer 10: 22–44; Pietermaritzburg.
- POOLEY, A. C. & GANS, C. (1976): The Nile crocodile. – Scient. Am. 234 (4): 114–124; New York.
- SCHMIDT, K. P. (1944): Crocodiles. – Fauna 6: 67–72; Philadelphia.
- SCHWERTDFEGER, F. (1978): Lehrbuch der Tierökologie. 384 pp.; Hamburg.
- SMITH, E. N., JOHNSON, C. R. & VOIGT, B. (1976): Leach infestation of the American alligator in Texas. – Copeia 4: 842; New York.
- SPRENT, J. F. A. (1977): Ascarid nematodes of amphibians and reptiles: *Dujardinascaris*. – J. Helminth. 51 (3): 251–285; London.
- SRISOMBOON, U. (1971): A note on some diseases of crocodiles in Thailand. – JUCN Publications New Series. Supplementary Paper 32: 102–103; Morges.
- STATON, M. A. & DIXON, J. R. (1977): Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan llanos. – US Dep. Int., Fish and Wildlife Service. Wildl. Res. Rep. 5: 1–21; Washington D. C.
- TAYLOR, J. A. (1979): The foods and feeding habits of subadult *Crocodylus porosus*, Schneider, in Northern Australia. – Aust. Wildl. Res. 6: 347–359; Melbourne.
- WAITKUWAIT, E. (1981): Untersuchungen zur Brutbiologie des Panzerkrokodils (*Crocodylus cataphractus*) im Tai-Nationalpark in der Republik Elfenbeinküste. – Diplomarb. 42 pp.; Heidelberg.
- WEBB, G. J. W., MESSEL, H., MAGNUSSON, W. (1977): The nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, Northern Australia. – Copeia 2: 238–249; New York.
- WEBB, G. J. W. & MESSEL, H. (1978a): Morphometric analysis of *Crocodylus porosus* from the north coast of Arnhem Land, Northern Australia. – Aust. J. Zool. 26: 1–27; Melbourne.
- (1978b): Movement and dispersal patterns of *Crocodylus porosus* in some rivers of Arnhem Land, Northern Australia. – Aust. Wildl. Res. 5: 263–283; Melbourne.
- WERMUTH, H. & FUCHS, K. H. (1978): Bestimmen von Krokodilen und ihrer Häute. – 100 pp.; Stuttgart.
- WHITAKER, R. (1980): The status and distribution of crocodiles in Papua New Guinea. – Wildlife Division, Dep. of Lands and Environment, Papua New Guinea. FAO/UNDP field document No. 1: 59 pp.; Port Moresby.

Anschrift des Verfassers:

Dr. DIETRICH JELDEN, Sonnenbergstr. 12, D-7143 Vaihingen/Enz.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [378_A](#)

Autor(en)/Author(s): Jelden Dietrich

Artikel/Article: [Brutbiologie und Ökologie von *Crocodylus porosus* und *Crocodylus n. novaeguineae* am mittleren Sepik \(Papua Neuguinea\) 1-32](#)