

Biologie und Lebensraum von *Erymnochelys madagascariensis* (GRANDIDIER, 1867) und Vergleich mit den anderen Wasserschildkröten Madagaskars

GERALD KUCHLING

Mit 7 Abbildungen

Abstract

A population of *Erymnochelys madagascariensis* (Podocneminae) was studied at Lake Marofilao which forms part of the Betsiboka River system in lowland western Madagascar. *E. madagascariensis* is a very aquatic turtle; most specimens were caught with seine nets in the open water. The species is omnivorous, with reed shoots and snails forming the major part of its diet. October/November is the main nesting season, but egg laying may be extended over longer periods.

Field data on the sympatric Pelomedusinae *Pelusios castanoides*, *Pelusios subniger*, and *Pelomedusa subrufa* show them to be much more amphibious, obviously occupying different water bodies or at least niches. No indication for direct competition with *Erymnochelys* could be found. On the basis of these observations it is concluded, contrary to other opinions, that *Erymnochelys* is not out-competed and threatened by the recently expanding Pelomedusinae, and that the demise of the Podocneminae in continental Africa may have been caused by competing Trionychidae (which never reached Madagascar).

Key words: Testudines: Pelomedusidae: *Erymnochelys madagascariensis*; *Pelusios*; *Pelomedusa*; ecology; reproduction; food composition; habitat; competition; survival.

Einleitung

Die madagassische Schienenschildkröte *Erymnochelys madagascariensis* ist die einzige rezente Vertreterin der Unterfamilie Podocneminae in der alten Welt, einer Gruppe der Familie Pelomedusidae (Pleurodira) mit zwei Gattungen (*Podocnemis*, *Peltocephalus*) und sieben Arten im tropischen Südamerika. Lange wurde die madagassische Schienenschildkröte in die Gattung *Podocnemis* eingegliedert (vgl. WERMUTH & MERTENS 1961, 1977). Serologische (FRAIR et al. 1978), chromosomale (RHODIN et al. 1978, BULL & LEGLER 1980) und anatomische Eigenheiten (TRONC & VUILLEMIN 1973) rechtfertigen für dieses Taxon die monotypische Gattung *Erymnochelys*, aber untermauern doch seine Zugehörigkeit zur Unterfamilie Podocneminae.

Schienenschildkröten (Podocneminae) sind stammesgeschichtlich die ältesten lebenden Schildkröten; die Gattung *Podocnemis* ist aus der Kreidezeit bekannt.

Fossile Schienenschildkröten wurden in Europa, Afrika, Südasien, Nord- und Südamerika gefunden (WILLIAMS 1954). Wahrscheinlich wurden sie auf den meisten Kontinenten von den Halsbergerschildkröten (Cryptodira) verdrängt. Da im tropischen Afrika außer Weichschildkröten (Trionychidae) keine im Wasser lebenden Cryptodira verbreitet sind (mit Ausnahme eines rezenten Vordringens von *Mauremys leprosa* nach Westafrika) wurde angenommen, daß modernere Vertreter der pleurodiren Unterfamilie Pelomedusinae für das Aussterben der urtümlicheren Podocneminae im kontinentalen Afrika verantwortlich sind (PRITCHARD 1979). Speziell die Vertreter der Gattung *Pelusios*, die seit dem Miozän bekannt ist, sind durch ein Gelenk im Plastron fähig, Kopf und Vordergliedmaßen wirksamer zu schützen als andere pleurodire Schildkröten. Das läßt sie biologisch erfolgreicher erscheinen. Da sowohl *Pelusios*- als auch *Pelomedusa*-Arten Madagaskar geologisch gesehen erst vor kurzem besiedelt haben (BLANC 1972), wird von einigen Autoren die Theorie vertreten, daß der Verdrängungsprozeß der Podocneminae durch den direkten Wettbewerb mit den moderneren Pelomedusinae in Madagaskar noch im Gang ist und letztlich zum Aussterben von *Erymnochelys* führen wird (PRITCHARD 1979, IUCN 1982).

Das IUCN Red Data Book klassifiziert den Status von *Erymnochelys madagascariensis* als „indeterminate“, das heißt, es ist nicht bekannt, welche der Kategorien „rare, vulnerable“ oder „endangered“ zutrifft (IUCN 1982, 1988). Meine Untersuchungen in Madagaskar zwischen 1984 und 1991 lassen „vulnerable“ als zutreffend erscheinen (KUCHLING 1988, KUCHLING & MITTERMEIER 1992). Zur Biologie von *E. madagascariensis* sind nur spärliche anekdotische Daten greifbar (DECARY 1950, TRONC & VUILLEMIN 1973) und ein vorläufiger Zwischenbericht meiner Feldarbeiten von 1984 und 1985 (KUCHLING & MITTERMEIER 1987). Bis heute wurde die Verdrängungstheorie von *Erymnochelys* nicht durch einen Vergleich der Biologie aller madagassischen Wasserschildkröten überprüft, obwohl sie für den Artenschutz von Bedeutung ist.

Im folgenden werden die ökologischen und allgemein biologischen Ergebnisse meiner Feldstudien über *Erymnochelys madagascariensis* und meine Beobachtungen an *Pelusios* und *Pelomedusa* in Madagaskar dargestellt und die Theorie einer Zurückdrängung der Schienenschildkröte durch andere Arten diskutiert. Die *Erymnochelys*-Population im See Marofilao, auf deren Untersuchung diese Arbeit hauptsächlich basiert, ist tragischerweise in der Zwischenzeit durch Übernutzung ausgerottet worden (KUCHLING & MITTERMEIER 1992).

Material und Methodik

Während Feldarbeiten in verschiedenen Gebieten Madagaskars von Oktober 1984 bis Januar 1985, Oktober 1985 bis April 1986, Oktober/November 1986 und Mai/Juni 1991 wurden alle greifbaren Informationen und Daten über Wasserschildkröten gesammelt. Lebende Tiere wurden vermessen, gewogen und teilweise fotografiert. Speziell auf *Erymnochelys* konzentrierte Studien führte ich vom 29. November bis zum 5. Dezember 1984, vom 7. bis zum 21. November 1985, vom 30. Oktober bis zum 13. November 1986 und vom 8. bis zum 12. Mai

1991 am See Marofilao durch, einem Überschwemmungssee des Kamoro, der ein Nebenfluß des Betsiboka ist (Abb. 1). Die meisten untersuchten Tiere hatten einheimische Fischer mit Netzen gefangen (Abb. 1 B, C), Jungtiere fing ich auch mit der Hand beim Waten im seichten Wasser. Die geringe Sichtweite im rötlich-ockerfarbenen Wasser und die Häufigkeit von Nilkrokodilen ließen Tauchen nach Schildkröten im See Marofilao nicht aussichtsreich erscheinen. Doch im Mai 1991 fing ich sieben junge *Erymnochelys* mit der Hand beim Tauchen mit Maske und Schnorchel in klareren Wasserbecken eines Nebenbaches des Tsiribihina-Flusses. Einige von Fischern gefangene *Erymnochelys* untersuchte ich auch am See Andranomena im Tsiribihina-Tiefland.

Erymnochelys mit einer Carapaxlänge über 18–20 cm wurden häufig von den Fischern geschlachtet und verzehrt. Ich untersuchte den Zustand der Gonaden und den Magen- und Darminhalt aller geschlachteten Tiere. Bei Männchen registrierte ich Größe und Farbe von Hoden und Nebenhoden und das Vorhandensein von Spermia in den Vasa deferentia; bei Weibchen die Zahl und Größe sich entwickelnder Follikel in den Ovarien; das Vorhandensein und die Zahl von Corpora lutea und den Zustand der Eileiter. Fischer am See Marofilao fixierten für mich in Formalin die Gonaden und Mägen und/oder Enddärme einiger *Erymnochelys*, die sie im November 1986 und im Mai und Juni 1987 fingen und schlachteten. Diese Organe untersuchte ich im Mai 1991.

Magenspülungen nach der Methode von LEGLER (1977) versuchte ich bei Tieren verschiedener Größe. Die Resultate waren jedoch generell unbefriedigend, da nur ein Bruchteil der Pflanzenbestandteile (speziell der Schilftriebe) mit dem Spülwasser zum Vorschein kam (wie ich an später geschlachteten Tieren feststellen konnte). Daher hielt ich jüngere Tiere für mehrere Tage in Plastikwannen mit Wasser und fütterte sie mit reifen Mangos, die sie problemlos fraßen. Das führte zur schnellen Ausscheidung des Darminhaltes, den ich für jedes Tier sammelte und untersuchte. Danach ließ ich die Tiere frei. Nur für die Jungtiere, die ich am Tsiribihina fing, analysierte ich die Ergebnisse der Magenspülungen, da aus Zeitmangel die andere Methode nicht durchführbar war.

Die differenzierbaren Bestandteile des Magen-Darminhaltes geschlachteter Tiere und der Ausscheidungen lebender Tiere wurden makroskopisch analysiert und ihr prozentueller Anteil des Gesamtvolumens geschätzt. Durch die unterschiedliche Verdaubarkeit diverser Nahrungsbestandteile sind Verzerrungen der tatsächlichen Relationen möglich, da Schilfstücke, Samenhülsen, Schnecken-schalen und harte Insektenreste in jedem Verdauungsgrad klar erkennbar waren, während von Fisch und anderen Wirbeltieren meist nur Schuppen, Gräten und Knochenreste zu finden waren. Die Nahrungsanalyse für *Erymnochelys* ist daher primär qualitativ, die quantitative Auswertung der Hauptbestandteile unterliegt den oben genannten Einschränkungen.

73 *Erymnochelys madagascariensis*, 14 *Pelomedusa subrufa*, 6 *Pelusios castanoides* und 2 *Pelusios subniger* wurden als lebende Tiere untersucht. Weiter wurden freilebende Tiere aller Arten beobachtet, aber nicht gefangen. Da alle Wasserschildkröten für Madagassen begehrte Leckerbissen sind, konnte ich oft in Dörfern leere Panzer untersuchen, besonders von *Erymnochelys* und von *Pelusios castanoides*.

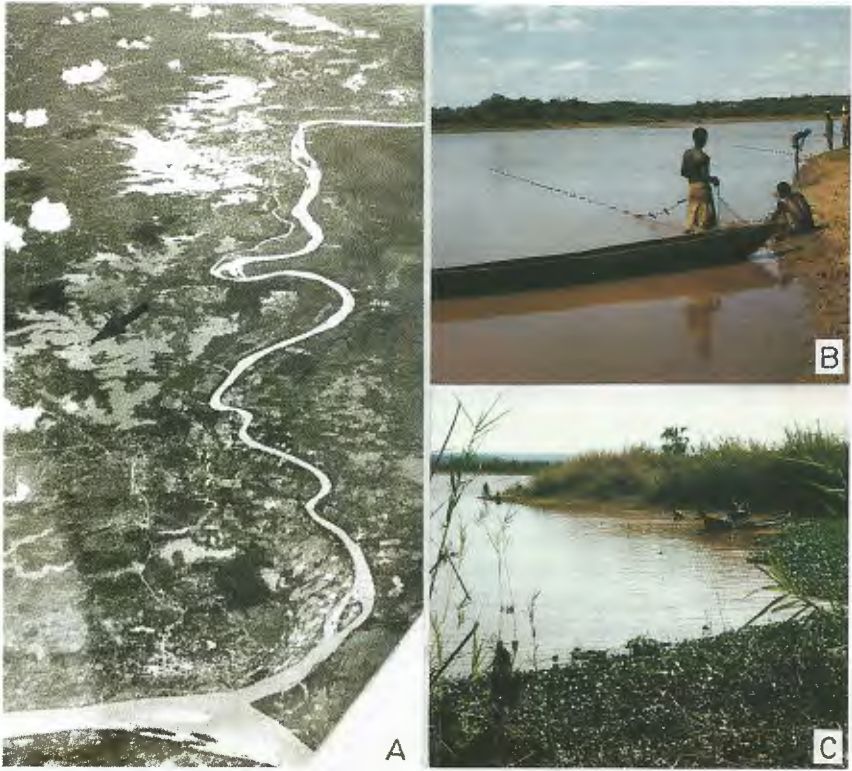


Abb. 1. Untersuchungsgebiet von *Erymnochelys madagascariensis*. A: Luftaufnahme der Überschwemmungsseen des Kamoro während der Regenzeit, Januar 1985. Pfeil: Arbeitsgebiet (Marofilao). Am unteren Bildrand die Einmündung des Kamoro in den Betsiboka. B: Netzfischen. Das Netz wird von einer Piroge aus in einem Halbkreis ausgelegt und von beiden Enden aus ans Ufer gezogen, das am Ende der Trockenzeit keinen nennenswerten Pflanzenbewuchs hat. November 1986 C: Wasserhyazinthen (*Eichhornia crassipes*) in einer Bucht. An solchen Stellen wurden Jungtiere von *Erymnochelys* gefangen. Die Schilfgebiete im Hintergrund stehen während der Regenzeit unter Wasser. November 1985.

Study area of *Erymnochelys madagascariensis*. A: Aerial photograph of the floodplain of the Kamoro during the wet season, January 1985. Arrow: study lake (Marofilao). The lower part of the photo shows the confluence of the Kamoro with the Betsiboka. B: Purse sein netting. The net is put in the water in a half circle from a prioge and then pulled on shore which is denuded of vegetation at the end of the dry season. November 1986. C: Bay with *Eichhornia crassipes*. Juvenils of *Erymnochelys* were caught at such places. The reed fields in the background are inundated during the wet season. November 1985.

Verbreitung

Die dokumentierte Verbreitung aller madagassischen Wasserschildkröten wurde kürzlich von BOUR (1985) detailliert dargestellt und diskutiert. Daher beschränke ich mich hier auf eine kurze generelle Übersicht und die Angabe eigener Fundorte.

Erymnobelys madagascariensis kommt in Flußsystemen und Seen Westmadagaskars vor, die in den Kanal von Mozambique entwässern. Die Schienenschildkröte ist von der Bai von Ampasindava (Sambirano) im Norden bis zur Bai von St. Augustin (Onilahy) im Süden verbreitet und bewohnt in erster Linie das heiße, westliche Tiefland (VAILANT & GRANDIDIER 1910, TRONC & VUILLEMIN 1973). BOUR (1985) gibt auch zwei alte Fundorte auf dem Zentralplateau an, im Oberlauf von Flußsystemen des Westens, und hält das Vorkommen von *E. madagascariensis* südlich des Flusses Mangoky und nördlich von Majunga für fraglich. Ich untersuchte und/oder beobachtete *E. madagascariensis* im Betsiboka-Tiefland bei Ambato Boeni (Marofilao, Abb. 1) und bei Maevatanana, im Kinkony See, in Seen südlich von Miandrivazo, im Fluß Tsiribihina und seinen Überschwemmungsseen und in Beroboka, etwa 60 km nördlich von Morondava.

Pelomedusa subrufa ist an der Süd- und Westküste Madagaskars verbreitet, zwischen Fort Dauphin und Majunga. Mit einer Ausnahme liegen alle von BOUR (1985) angegebenen Fundorte im Küstenflachland. Die madagassischen Tiere werden jetzt wie jene in Ostafrika zur Nominatform *P. s. subrufa* (LACÉPÈDE, 1788) gerechnet (BOUR 1985). Ich beobachtete und fing *P. subrufa* bei Andranofasika am nördlichen Verbreitungsrand, bei Amboloandro am Tsiribihina, nördlich von Morondava im Bachlauf des Kirindy und bei Beroboka, und im Süden Madagaskars bei Antanimora, zwischen Beloha und Ampanihy und zwischen Ampanihy und Ejeda.

Die Gattung *Pelusios* ist in Madagaskar mit zwei Taxa vertreten: *Pelusios c. castanoides* HEWITT, 1931 und *Pelusios s. subniger* (LACÉPÈDE, 1788). Ein einzelner Nachweis der in Westafrika verbreiteten Art *Pelusios castaneus* (SCHWEIGER, 1812) liegt für Majunga vor, doch ist ein tatsächliches Vorkommen dieser Art in Madagaskar unwahrscheinlich (BOUR 1985).

P. castanoides scheint praktisch in ganz Madagaskar verbreitet zu sein, nur vom nördlichen Teil der Ostküste sind keine Fundorte bekannt. Diese Art kommt auch auf dem kühleren Zentralplateau vor (BOUR 1985). Ich fand *P. castanoides* bei Andranofasika, Ambato Boeni, Maevatanana, Soalala und Miandrivazo.

Für *P. subniger* liegen nur Fundorte entlang der zentralen Ostküste Madagaskars vor, alle direkt im schmalen Küstenstreifen zwischen Maroantsetra im Norden und Nosy Varika im Süden (BOUR 1985). BOUR vermutet, daß diese Art entweder erst in jüngster Zeit in Madagaskar eingeschleppt wurde und ihre Ausbreitung im Gange ist, oder aber im Gegenteil, daß sie von *P. castanoides* zurückgedrängt wird und daß die heutige Verbreitung ein Relikt vorkommen darstellt. Ich konnte an der Ostküste nicht nach Schildkröten suchen, doch fand ich ein Jungtier von *P. subniger* in Perinet (Anosibe), am östlichen Abhang des Zentral-

plateaus, etwa 900 m NN. Das Vorkommen dieser Art im Küstenstreifen dieses Gebietes ist gut dokumentiert (BOUR 1985), doch scheint das der erste Nachweis von *P. subniger* im Oberlauf eines Flusses der Ostküste zu sein.

Morphologie

Generelle Beschreibungen und diagnostische Merkmale der hier besprochenen Arten kann man in den Übersichtsarbeiten von PRITCHARD (1979) und ERNST & BARBOUR (1989) finden. Abbildung 2 zeigt *Erymnochelys madagascariensis* verschiedener Größenklassen. Jungtiere haben einen leicht dachförmigen Panzer mit einem Mittelkiel (Abb. 2 E, F). Ein bisher nicht beschriebenes Merkmal der Jungtiere der Population in Marofilao ist je ein Tuberkel an den äußeren Rändern der Pectoralia (Abb. 2 G, H), der mit dem Wachstum langsam verschwindet. Jungtiere, die ich am Tsiribihina fing, hatten diese Tuberkel etwas schwächer ausgebildet. Das erinnert an *Podocnemis sextuberculata*, einer Art, bei der Jungtiere insgesamt drei Paare von Tuberkeln an den Außenrändern der Pectoralia, Abdominalia und Femoralia haben. Auch bei dieser Art verschwinden die Tuberkel während des Wachstums, wobei jene an den Pectoralschildern am längsten vorhanden bleiben (ERNST & BARBOUR 1989). Obwohl die Tuberkel bei *Erymnochelys* schwächer ausgebildet sind als bei *Podocnemis sextuberculata*, ist das Auftreten dieses Merkmales bei zwei doch unterschiedlichen Taxa auffällig. Das könnte ein Hinweis auf eine funktionelle Bedeutung dieser Struktur sein, über die bis jetzt nichts bekannt ist.

Adulte Männchen (Abb. 2 C) haben längere und an der Basis dickere Schwänze als Weibchen (Abb. 2 D). In Panzerform, Färbung und Größe unterscheiden sich die Geschlechter praktisch nicht. Auf Grund des Abstandes der Kloakenöffnung vom Hinterrand des Plastrons (bei nach hinten gestrecktem Schwanz zur Plastronmittellinie gemessen) lassen sich die Geschlechter ab einer Panzerlänge von 18–20 cm unterscheiden (Abb. 3). Durchschnittlich beträgt die Distanz der Kloakenöffnung zum Plastronhinterrand bei Männchen 20% der Plastronlänge, bei Weibchen 14,5%. Diese Maße wurden an lebenden Tieren ermittelt.

Die beiden Arten der Gattung *Pelusios* in Madagaskar sind im Feld nicht immer leicht zu unterscheiden. Abbildung 4 zeigt die Panzerfärbung und Form von *P. castanoides* verschiedener Größe von Ambato Boeny. Das vierte Vertebraleschild hat bei allen Tieren, die ich zu sehen bekam, einen (oft nur schwachen) Mittelkiel, doch können auch weitere Vertebraleschilder leicht gekielt sein. Anscheinend besteht bei dieser Art keine Tendenz, die Kiele mit dem Wachstum zurückzubilden. Oft sind größere Exemplare stärker gekielt als kleinere. Bei adulten Tieren sind die Vertebraleschilder drei und vier länger als breit, bei jüngeren Tieren etwa genauso lang wie breit (Abb. 4).

Von *Pelusios subniger* konnte ich nur zwei Exemplare untersuchen, eines mit einem verletzten Rückenpanzer im Tsimbazaza Zoo in Antananarivo und ein Jungtier in Perinet. Im Gegensatz zu *Pelusios castanoides* sind bei dieser Art die Vertebraleschilder drei und vier deutlich breiter als lang und alle Vertebraleschilder ungekielt.

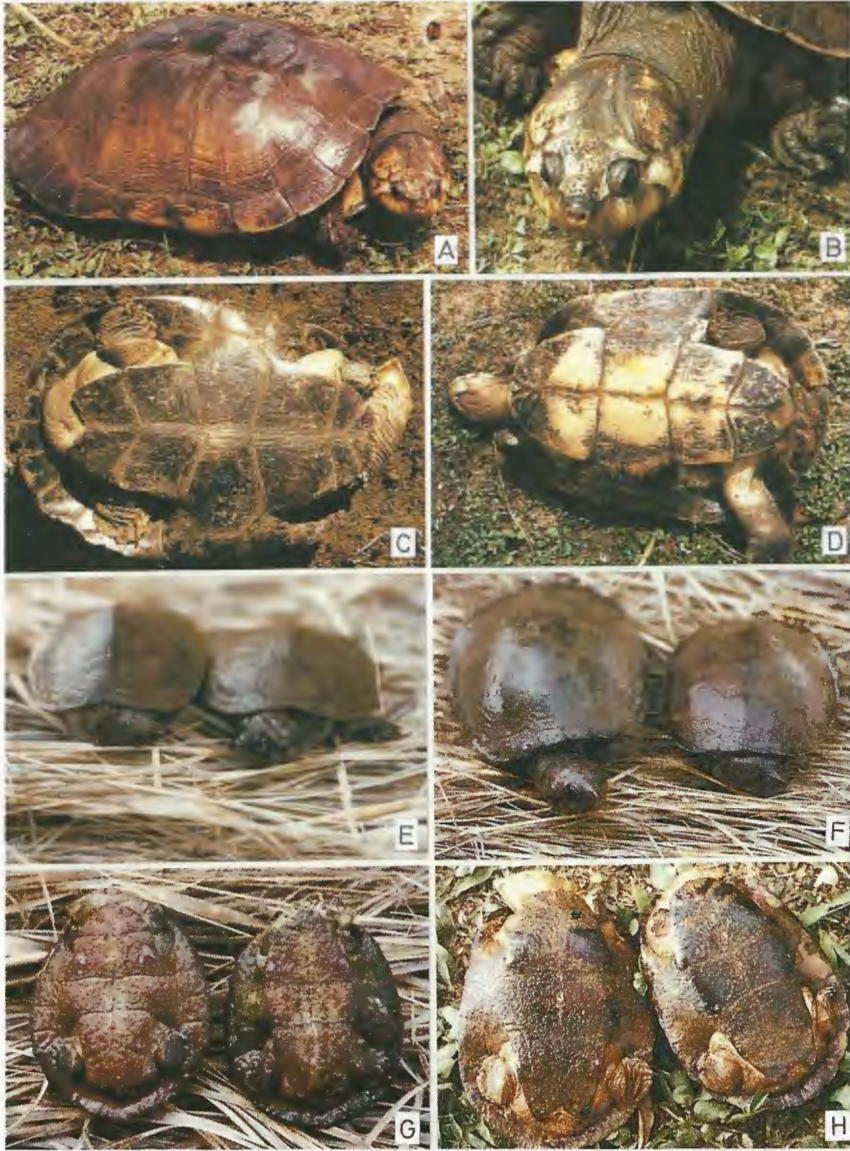


Abb. 2. *Erymnochelys madagascariensis* verschiedener Größe von Marofilao. A, B, D: Weibchen mit 39,5 cm Panzerlänge, November 1986. C: Männchen mit 38,7 cm Panzerlänge, November 1986. E, G: Jungtiere mit 5,8 cm Panzerlänge, November 1985. F: Jungtiere mit 11,4 und 13,2 cm Panzerlänge, November 1985. H: Jungtiere mit 11,5 und 12,0 cm Panzerlänge, November 1986.

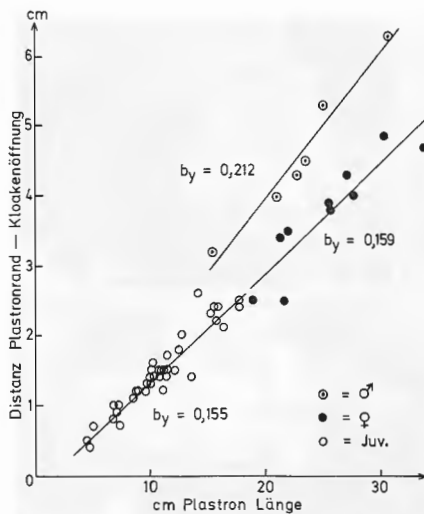


Abb. 3. Geschlechtsdimorphismus von *Erymnochelys* verschiedener Größe. Sexual dimorphism of *Erymnochelys madagascariensis* of different sizes. Ordinate: distance between margin of plastron and cloaca; abscissa: plastron length.



Abb. 4. Zwei Rückenpanzer von *Pelusios castanoides*. Ambato Boeni, Dezember 1984.

Two carapaces of *Pelusios castanoides*. Ambato Boeni, December 1984.

Abbildung 5 zeigt *Pelomedusa subrufa* aus dem Kirindy-Gebiet nördlich von Morondava. Tiere aus dem Bachlauf im Waldgebiet (ein laubabwerfender Trockenwald) scheinen eine hellere Panzerfarbe zu haben als Tiere im offenen Grasland. Schon SIEBENROCK (1903) weist auf die große Variabilität der Farbabstufungen (lichtoliv bis dunkelbraun) von *Pelomedusa* aus der Gegend von Majunga hin und betont, daß diese Abstufungen nicht durch Altersdifferenzen bedingt sind, sondern von ganz individueller Natur zu sein scheinen.

Fig. 2. *Erymnochelys madagascariensis* of different sizes from Marofilao. A, B, D: Female of 39.5 cm carapace length, November 1986. C: Male of 38.7 cm carapace length, November 1986. E, G: Juveniles of 5.8 cm carapace length, November 1985. F: Juveniles of 11.4 and 13.2 cm carapace length, November 1985. H: Juveniles of 11.4 and 12.0 cm carapace length, November 1986.

Fortpflanzung

Einige Daten zur Fortpflanzung von *Erymnochelys* wurden schon in einer früheren Publikation behandelt (KUCHLING 1988): Männchen werden mit einer Panzerlänge zwischen 23,2 und 28,1 cm geschlechtsreif, Weibchen mit einer Panzerlänge über 26,1 cm. Oktober/November war die Haupt-Eiablagezeit in einem Untersuchungsgebiet, Eiablagen einzelner Weibchen können sich bis Januar hinziehen. Abbildung 6 A zeigt Details von Ovar und Eileiter eines adulten Weibchens von 39,5 cm Panzerlänge; Abbildung 6 B zeigt die Ovarien und Eileiter eines subadulten Weibchens. Am reifen Eierstock kann man Ovulationsnarben und Follikel unterschiedlicher Größe erkennen, wobei über 3 mm große Follikel in Gruppen von jeweils mehr oder weniger gleichem Durchmesser auftreten. Diese Gruppen repräsentieren potentielle zukünftige Gelege (vgl. MOLL 1979). Große Weibchen sind daher in der Lage, bis zu drei Gelege pro Fortpflanzungssaison zu produzieren.

Eine Expedition der Universität Oxford (Juli bis September 1988) zur Erforschung von *Erymnochelys* im Kinkony See hat drei Exemplare zu Gesicht bekommen, die den Expeditionsteilnehmern von Fischern gebracht wurden. Zwei dieser Tiere waren Weibchen und wurden geschlachtet. Eines mit 27,2 cm Panzerlänge hatte 22 weichschalige Eier in den Ovidukten, das andere mit 36,2 cm Panzerlänge 29 hartschalige Eier. Leider geht aus dem Ergebnisbericht dieser Forschungsgruppe weder das Datum der Fänge oder der Schlachtungen noch der Zustand der Ovarien der Weibchen hervor (JENKINS et al. 1990). Doch konnte diese Studie zeigen, daß auch ein Weibchen unter 30 cm Panzerlänge durchaus ein Gelege mit einer beachtlichen Eizahl liefern kann — entgegen meiner Meinung von 1988, daß Weibchen unter 30 cm Panzerlänge kaum nennenswert zur Fortpflanzung einer Population beitragen dürften.

Die neueren Daten von Ovarien, die ich 1991 untersuchte, zeigen, daß nicht alle Weibchen in jeder Fortpflanzungssaison Eier legen (KUCHLING, in Vorb.). Auf Grund der geringen Anzahl untersuchter Tiere vor 1991 hat das zu meiner Fehlinterpretation geführt, daß kleinere Weibchen nur geringe Eizahlen produzieren.

Größenangaben der Eier von *Erymnochelys* schwanken zwischen etwa 40 x 30 mm (TRONC & VUILLEMIN 1973) und 40 x 20 mm (JENKINS et al. 1990). VOELTZKOW (1901) gibt 3,4–4 cm Länge und 2,2–2,5 cm Breite an. Ich selbst konnte nur ein Ei vermessen, das 38 x 24 mm maß und 10,2 g wog (ein Weibchen von 30,6 cm Panzerlänge legte am 25. 11. 1985 zwei Eier in einem Leinenbeutel ab und zerdrückte eines).

Die für *Erymnochelys* bekannten Eiablagezeiten Juli (TRONC & VUILLEMIN 1973), September/Oktober (JENKINS et al. 1990), Oktober/November (KUCHLING 1988), und Januar (TRONC & VUILLEMIN 1973) können unterschiedlich interpretiert werden: 1) *Erymnochelys* kann generell eine sehr ausgedehnte Fortpflanzungszeit haben. 2) Weibchen einer Population müssen nicht alle zur gleichen Zeit Eier legen, einige können früher, andere später legen. 3) *Erymnochelys* ist in Westmadagaskar weit verbreitet; Eiablagezeiten geographisch entfernter

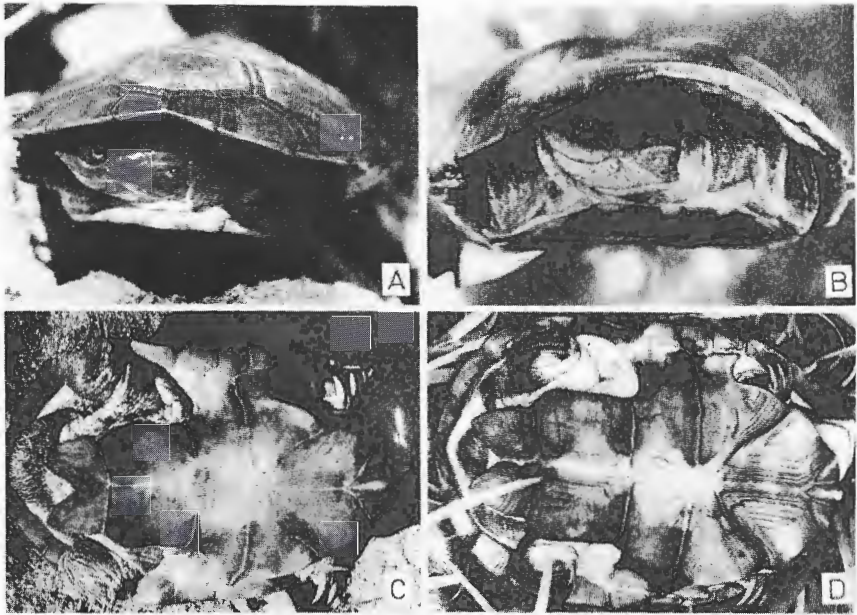


Abb. 5. *Pelomedusa subrufa*, Kirindy Gebiet nördlich von Morondava. A: Jungtier, 7,2 cm Panzerlänge. B, D: Weibchen, 15,4 cm Panzerlänge. C: Männchen, 19,5 cm Panzerlänge. Januar 1985.

Pelomedusa subrufa, Kirindy area north of Morondava. A: Juvenile, 7.2 cm carapace length. B, D: Female, 15.4 cm carapace length. C: Male, 19.5 cm carapace length. January 1985.

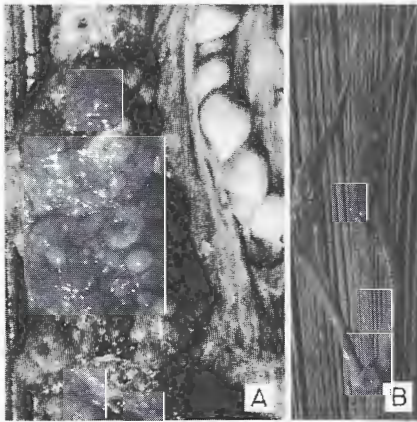


Abb. 6. *Erymnochelys madagascariensis*. A: Teilansicht von Ovar und Ovidukt eines Tieres mit 39,5 cm Panzerlänge. 7. 11. 1986. Erklärung siehe Text. B: Ovarien und Ovidukte eines subadulten Weibchens mit 25,1 cm Panzerlänge. 12. 11. 1986.

Erymnochelys madagascariensis. A: Close up of ovary and oviduct of an animal of 39.5 cm carapace length. 7. 11. 1986. See text for explanation. B: Ovaries and oviducts of a subadult female of 25. 1 cm carapace length. 12. 11. 1986.

Populationen können differieren. Die Dauer der Regenzeit schwankt im Verbreitungsgebiet zwischen vier Monaten am Südrand und acht bis neun Monaten am Nordrand; ihr Beginn verschiebt sich ebenfalls (vgl. die Klimadaten von Westmadagaskar in KUCHLING 1989). 4) Angaben über Eiablagezeiten können auf Fehlinterpretationen beruhen; zum Beispiel könnte das Auffinden großer, präovulatorischer Follikel in Ovarien fälschlich als Hinweis für eine unmittelbar bevorstehende Eiablage genommen werden. Ich nehme an, daß die Angabe von Juli als Eiablagezeit auf diesem Irrtum beruht.

Leider haben frühere Forscher, die *Erymnochelys* wesentlich häufiger getroffen haben als es heute möglich ist, einige aufschlußreiche Daten nicht mitgeteilt. VOELTZKOW (1901) beschreibt ausführlich die Keimblattbildung von *Erymnochelys* und berichtet: „Da der erste Teil der Entwicklung im Eileiter durchlaufen wird und auch das Auffinden frisch abgelegter Eier mit Schwierigkeiten verknüpft ist, so mußten die Tiere in größerer Anzahl zur Zeit der Eiablage gefangen und dann in Gefangenschaft gehalten werden“. Leider gibt VOELTZKOW keinen Hinweis, in welcher Jahreszeit diese Zeit der Eiablage ist.

Zur Fortpflanzung der anderen Wasserschildkröten Madagaskars liegen nur spärliche Informationen vor. KAUDERN (1922) beobachtete die Eiablage einer *Pelusios castanoides* bei Ste. Marie de Marovoay (im Betsiboka Tiefland). Das Tier legte in einer Stunde zwölf Eier ab, „etwas kleiner als die Eier der Taube“. KAUDERN gibt als Zeit für diese Beobachtung leider nur das Jahr 1906 und kein Datum an.

Am 16. November 1985 fand ich auf der Straße bei Andranofasika ein überfahrenes *Pelomedusa-subbrufa*-Weibchen, das Eier in den Ovidukten hatte. Der schlechte Erhaltungszustand erlaubte keine genaueren Aussagen. Wie im übrigen Verbreitungsgebiet in Afrika (ERNST & BARBOUR 1989) dürfte diese Art daher auch in Madagaskar Eier im späten Frühling oder frühen Sommer legen (zu Beginn der Regenzeit).

Nahrungsspektrum

Laut Literatur ist *Erymnochelys madagascariensis* carnivor. Als Nahrung werden Mollusken, Arthropoden, Fische und Amphibien angegeben (DECARY 1950, IUCN 1982, SIEBENROCK 1903, TRONC & VUILLEMIN 1973, VAILLANT & GRANDIDIER 1910). Vorläufige Ergebnisse dieser Studie zeigten bereits einen beträchtlichen Anteil von Pflanzenmaterial in der Nahrung (KUCHLING & MITTERMEIER 1987); die madagassische Schienenschildkröte ist also omnivor. Im folgenden werden die gesamten Daten der Nahrungsanalysen dargestellt.

Die Hauptnahrungsbestandteile sind die kleine konische Schnecke *Melanoides tuberculata* (Schalenlänge 4–15 mm), Schößlinge und Wurzeltriebe des Schilfes *Phragmites mauritianus* und Fisch. Die prozentuelle Häufigkeit dieser Bestandteile ist, für die Tiere von Marofilao, in Tabelle 1 zusammengefaßt. Bei einzelnen Tieren und in geringen Mengen wurden auch Reste von Insekten (Käferelytren, Heuschreckenreste), von Crustaceen (Garnelenscheren), kleine Samenkörner, Fruchtkerne, Holzkohlestückchen und einmal ein Teil eines Mäuseunterkiefers gefunden.

Datum	<i>Phragmites mauritianus</i>	<i>Melanoides tuberculata</i>	Fisch
♂♂ > 20 cm CL:			
4. Nov.	—	99%	1%
5. Nov.	—	90%	5%
12. Nov.	—	10%*	10%
18. Nov.	—	99%	—
♀♀ > 20 cm CL:			
4. Nov.	—	99%	—
10. Nov.	—	95%	4%
10. Nov.	—	90%	10%
12. Nov.	—	99%	—
12. Nov.	70%	30%	—
20. Nov.	90%	—	10%
15–20 cm CL:			
5. Nov.	—	90%	5%
5. Nov.	10%	85%	—
7. Nov.	40%	50%	1%
1. Dez.**	95%	2%	2%
10–15 cm CL:			
4. Nov.**	80%	19%	1%
7. Nov.**	95%	1%	1%
12. Nov.**	98%	—	—
1. Dez.**	98%	—	1%
<10 cm CL:			
4. Nov.**	98%	—	1%
7. Nov.**	98%	—	1%
13. Nov.**	98%	—	—

*: Ein Großteil des Magen-Darminhaltes konnte nicht bestimmt werden und bestand möglicherweise aus Schlamm, doch es wurden keine Pflanzenreste gefunden. **: Kotanalysen von Tieren, die für vier Tage in Plastikwannen gehalten wurden.

Tab. 1. Hauptbestandteile der Nahrung von *Erymnochelys madagascariensis* in Marofilao, 1984–1986. Wenn die Summe pro Tier nicht 100% ergibt, waren zusätzlich andere und oft undefinierbare Bestandteile vorhanden. Siehe Text.

Main components of the diet of *Erymnochelys madagascariensis* at Marofilao, 1984–1986. When percentages per animal do not add up to 100%, other, often unrecognizable components were present; see text for details.

Melanoides tuberculata ist sowohl am schlammigen Seeboden als auch auf untergetauchten Pflanzenteilen in den Seen Westmadagaskars ausgesprochen häufig. Bei fast allen gefressenen Schnecken ist die vorderste Schalenwindung zerbrochen, im Magen-Darminhalt finden sich sowohl kleine Schalenbruchstücke als auch die nur vorne angebissenen Schneckenschalen. Jungtiere von *Erymnochelys* fressen diese Schnecke kaum, zumindest nicht im Untersuchungszeitraum (Tab. 1). Möglicherweise fällt es kleinen Tieren schwer, die relativ festen Schalen dieser Schnecke zu zerbeißen. Da die Schneckenhausöffnung mit einem Deckel verschließbar ist, ist das Zerbeißen der Schale für die Verdauung notwendig.

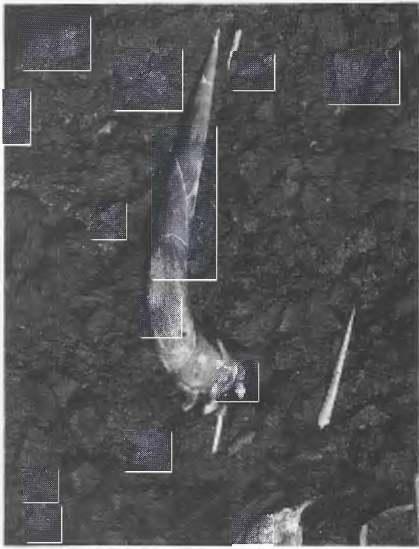


Abb. 7. Frischer Trieb von *Phragmites mauritianus*, eine wichtige Nahrung von *Erymnochelys madagascariensis*.

New shoot of *Phragmites mauritianus*, an important food of *Erymnochelys madagascariensis*.

Phragmites mauritianus bildet an den Seen Westmadagaskars dichte Bestände und macht den Großteil der Ufervegetation aus (Abb. 1 C). Zu Beginn der Regenzeit teibt dieses Schilf von den Rhizomen oder von Internodien des Rohres junge Triebe, die an der Basis frische, unverzweigte Wurzeltriebe haben (Abb. 7). Die Schildkröten beißen sowohl Stücke aus den Schilftrieben heraus als auch von den Wurzeltrieben ab.

Die eingeschleppte Wasserhyazinthe *Eichhornia crassipes* bildet schwimmende Teppiche, in denen speziell jüngere *Erymnochelys* oft zu finden sind. Obwohl die Schildkröten in Fütterungsversuchen *Eichhornia* fressen (praktisch alle frischen Pflanzenteile), konnte ich bei den untersuchten Wildfängen keine Wasserhyazinthenreste nachweisen, zumindest keine Blattstücke. Frisch ausgetriebene Wurzelspitzen von *Eichhornia* könnten allerdings mit *Phragmites*-Wurzeln verwechselt worden sein.

Fisch wird von *Erymnochelys* aller Größenklassen gefressen (Tab. 1, 2). Meistens waren nur Schuppen oder Gräten zu finden, das Fleisch wird schnell verdaut und ist dann nicht mehr zu erkennen. Die Reste stammten oft von relativ großen Fischen; wahrscheinlich werden vor allem tote Fische und Fischreste gefressen.

Mehrere Tage in Plastikwannen gehaltene Tiere fraßen praktisch jedes Futter, das angeboten wurde: Fisch, diverses Fleisch, Insekten, Garnelen, Regenwürmer, Mangos, Jack-Früchte, Äpfel, Bananen, Reis, Weizen, verschiedene Nüsse und Samen sowie verschiedene Grünpflanzen einschließlich Wasserhyazinthen.

Ein überraschendes Ergebnis der Nahrungsanalysen von Marofilao war, daß Tiere unter 15 cm Panzerlänge im November weitgehend herbivor waren; größere Tiere waren omnivor (Tab. 1). Daß das kein generelles Phänomen ist, zeigen

Nahrung/CL (mm)	50,6	51,0	54,4	90,8	99,4	126	135
Ephemeroptera-Larven	>40	>30	>50	—	—	—	—
Odonata-Larven	—	—	—	—	1	—	—
Coleoptera (Elytren)	—	—	4	—	—	—	—
Crustacea (Garnelen)	—	—	1	1	—	—	—
Fischreste (Schuppen)	—	—	—	>10	>10	>10	>10
div. Nüsse und Samen	—	—	—	—	—	8	>10
Pflanzen (Blattreste)	—	—	—	—	—	—	3

Tab. 2. Häufigkeit der Nahrungsbestandteile (durch Magenspülungen ermittelt) von jungen *Erymnochelys*, die bei einer Bachmündung in den Tsiribihina mit der Hand gefangen wurden.

Frequency of dietary items (recovered by stomach flushing) of young *Erymnochelys* which were caught by hand at the mouth of a tributary creek of the Tsiribihina.

die Mageninhaltanalysen der Jungtiere, die ich an einer Bachmündung in den Tsiribihina fing (Tab. 2). Da diese Analysen auf Magenspülungen basieren, die bei *Erymnochelys* nicht sehr gut funktionieren (siehe unter Material und Methodik), sind die Ergebnisse nicht quantitativ aufzufassen, sondern qualitativ. Doch zeigen sie, daß diese Jungtiere sich carnivor bis omnivor ernährten.

Eine mögliche Erklärung für die Daten von Marofilao ist, daß es sich hier um ein kurzzeitiges, saisonales Phänomen handelt, das gerade zur Untersuchungszeit auftrat. In allen größeren Flüssen Westmadagaskars treten starke Hochwasser und hohe Wasserstände von Dezember bis April auf; dann fallen die Wasserstände und erreichen im Oktober ihr Minimum (ALDEGHERI 1972). Im November beginnt die heiße Regenzeit, es ist der Übergang von der Zeit niedriger zu der hoher Wasserstände. Der Wasserstand im Studiengebiet stieg mehr oder weniger kontinuierlich während aller Untersuchungsperioden zwischen 1984 und 1986.

Sicherlich ist das Nahrungsangebot von *Erymnochelys* bei niederem Wasserstand unterschiedlich von dem bei hohem Wasserstand: Die Wasserfläche der Seen in den Überschwemmungsgebieten der Flüsse schrumpfen in der Trockenzeit beträchtlich, und breite, vegetationslose Gürtel trockenen Laterit-Schlammes oder feinen Sandes bilden die Ufer. Auf Grund der geringen Lichtdurchlässigkeit des schlammigen Wassers gibt es praktisch keine submersen Wasserpflanzen. Selbst der Großteil der schwimmenden Wasserhyazinthen fällt beim Rückzug des Wassers trocken und vertrocknet. Pflanzen bieten sich daher zur Niederwasserzeit kaum als Nahrung an, wasserbewohnende Tiere hingegen sind im relativ kleinen Wasserkörper konzentriert.

Der Unterschied zwischen Nieder- und Hochwasserstand in Marofilao macht mehrere Meter aus (die Wasserführung des Betsiboka bei Hochwasser kann mehr als hundertmal größer sein als bei Niederwasser: ALDEGHERI 1972). Breite Schilfflächen stehen zwischen Dezember und April bis Mai unter Wasser; oft wird auch angrenzendes Buschland überschwemmt. Die Wassertiere können sich mit dem Wasser auf weite Flächen verteilen und finden ein verändertes Nahrungsangebot vor.

Wahrscheinlich stellt sich *Erymnochelys* bei steigendem Wasserstand von überwiegend carnivor auf omnivor oder überwiegend herbivor um. Diese Umstellung kann bei kleineren Schildkröten auf Grund unterschiedlicher Mikrohabitatwahl zeitlich früher auftreten als bei großen (Tab. 1). Jüngere *Erymnochelys* wurden eher im seichten Wasser in der Ufervegetation oder in ihrer Nähe gefangen, große Tiere dagegen im offenen, tieferen Wasser. Die großen Schildkröten suchen die Schilfgebiete wahrscheinlich erst bei höherer Überflutung auf.

Im Mai 1991 sammelte ich zusätzliche Daten über die Nahrung adulter *Erymnochelys*. Zwei in Formol aufbewahrte Mägen von adulten Weibchen, die am 16. Mai und 22. Juni 1987 in Marofilao gefangen wurden, enthielten ausschließlich Stücke von Schilfschößlingen und Wurzelspitzen. Der restliche Darmtrakt dieser Tiere stand nicht zur Verfügung. Ein subadultes Weibchen, das am 26. Mai 1991 im Andranomena See gefangen wurde, hatte ausschließlich Schilfstücke und -wurzelspitzen im Magen, doch 92% Schalen von *Melanoides tuberculata* im Enddarm sowie etwa 3% Fischschuppen und Gräten und nur 2% Schilfreste. Ein weiteres Weibchen vom 27. Mai 1991 hatte 100% Schnecken im Magen und 98% Schnecken im Darm, sowie einige Fischgräten. Ein subadultes Männchen vom 26. Mai 1991 aus dem Andranomena See hatte keinerlei Nahrungsreste im Magen-Darmtrakt. Zwei im August/September, zur Niederwasserzeit, im Kinkony See gefangene Weibchen hatten fast nur Schnecken und keine Pflanzenreste im Magen-Darmtrakt (JENKINS et al. 1990).

Zusammenfassend läßt sich daher sagen, daß sich *Erymnochelys*-Weibchen zur Niederwasserzeit carnivor ernähren und im November, bei steigendem Wasserstand, zunehmend herbivor werden; bei fallendem Wasserstand im Mai und Juni fressen Weibchen sowohl Schilf als auch Schnecken. Wahrscheinlich ernähren sich junge und subadulte Tiere ähnlich. Alle untersuchten Männchen dagegen hatten sich ausschließlich carnivor ernährt, doch liegen für Männchen wesentlich weniger Daten vor.

Über die Nahrung der anderen Wasserschildkröten Madagaskars sind nur sehr allgemeine Informationen greifbar. Generell gilt *Pelomedusa* als ausschließlich carnivor und *Pelusios* als weitgehend carnivor (PRITCHARD 1979, ERNST & BARBOUR 1989); die Nahrung madagassischer Populationen wurde nicht untersucht.

Lebensraum und saisonale Aktivitätsmuster

Erymnochelys madagascariensis lebt vor allem in Seen und Flüssen und wird zur ökologischen Gruppe der „aquatischen Schildkröten des freien Wassers (Flußschildkröten)“ gerechnet (OBST 1985). Madagassische Fischer am Kinkony See berichteten, daß *Erymnochelys* bevorzugt im westlichen Teil des Sees lebt, wo das Wasser klarer und nicht durch das von den Flüssen eingebrachte Sedimentmaterial rot gefärbt ist; angeblich wird die Schienenschildkröte in kleineren, dem Kinkony See benachbarten Seen nicht gefunden, wohl aber eine andere Schildkrötenart (JENKINS et al. 1990). VOELTZKOW (lt. SIEBENROCK 1903) berichtete, daß *Erymnochelys* „in Teichen und Seen der Westküste . . . gefunden

wird“. Möglicherweise bewohnte die Schienenschildkröte, als sie noch häufiger war, auch kleinere Gewässer („Teiche“).

Die Flüsse Westmadagaskars und die Seen der Überschwemmungsgebiete sind in der Hochwasserzeit durch suspendierte Lateritpartikel praktisch immer rot gefärbt. Das Wasser wird auch in der Trockenzeit nie wirklich klar, da der Wind das relativ flache Wasser genügend bewegt, um das Feinsediment in Suspension zu halten. Der See Marofilao hat normalerweise auch in der Trockenzeit Stellen mit 1–1,5 m Wassertiefe, der Großteil ist aber wesentlich flacher, und weite Schlammflächen fallen trocken und trennen oft Buchten als Lachen vom Hauptsee ab. Von Januar bis März ist der Wasserstand etwa 3–5 m höher, bei Hochwasserspitzen auch wesentlich mehr. Fischer berichteten mir, daß zwischen Mai und August/September nur wenige Schildkröten gefangen werden; in dieser Zeit dürften sie weniger aktiv sein. Ob *Erymnochelys* im westlichen Tiefland die kühlest Zeit im Schlamm eingegraben verbringt, wie es für Fenoarivo-Centre beschrieben wurde (TRONC & VUILLEMIN 1973), konnte ich nicht klären. Die meisten Tiere werden von Oktober bis Dezember gefangen. Von Januar bis April wird auf Grund der hohen Wasserstände weniger gefischt (theoretisch sind die Gewässer zu dieser Zeit für die Fischerei gesperrt), und die Fangausbeute an Fischen und Schildkröten verringert sich, da sich die Tiere über weite Gebiete verteilen.

Pelusios und *Pelomedusa* werden von OBST (1985) in die ökologische Gruppe „amphibische Bewohner der Uferregionen“ eingegliedert. *Pelusios castanoides* kommt im See Marofilao vor, anscheinend aber weniger häufig als *Erymnochelys*, und sie scheint das offene Wasser zu meiden: Während der Studie wurde keine einzige *Pelusios* mit den Netzzügen gefangen, die eine Ausbeute von insgesamt 55 *Erymnochelys* ergaben. *P. castanoides* hält sich meistens in den dichten *Phragmites*-Beständen auf. Wenn die Wasserfläche in der Trockenzeit schrumpft und die Schilfflächen trockenfallen, folgt diese Schildkröte anscheinend nicht dem Wasser, sondern bleibt in den austrocknenden Schilfflächen und hält vermutlich einen Trockenschlaf. Mehrfach fand ich in während der Trockenzeit abgebrannten Schilfbeständen verkohlte Reste von *P. castanoides*, nie jedoch verbrannte *E. madagascariensis*. *P. castanoides* hat eine andere Lebensweise als die Schienenschildkröte und bevorzugt andere Biotope: stark verwachsene Kanäle, kleine Flußarme, langsam fließende, verkrautete Bäche, kleinere Teiche etc. Eine Überschneidung der Biotope dieser Art mit denen der Jungtiere von *Erymnochelys* kann nicht ausgeschlossen werden, doch konnte ich selbst nie gleichzeitig oder an der gleichen Stelle Jungtiere von *Erymnochelys* und *Pelusios* fangen oder beobachten.

Das Verbreitungsgebiet von *P. subrufa* überschneidet sich zwar großflächig mit dem von *Erymnochelys*, doch bewohnt *Pelomedusa* wesentlich kleinere Gewässer als *Erymnochelys*. Ich fand diese Art immer in Tümpeln und Pfützen kleiner Bäche, die nur in der Regenzeit Wasser führen und auch dann oft nur nach starken Regenfällen wirklich fließen. Meistens waren diese Gewässer klar, teilweise verkrautet. Nördlich von Morondava im Wald von Amborompotsy fand ich *Pelomedusa* in den Monaten Dezember, Januar und März in kleinen Rinnsalen, die in den Kirindy münden, in temporären Pfützen, deren Boden wie

der Waldboden mit Fallaub bedeckt war. Zweimal waren in dieser Jahreszeit Tiere in einem trockenen Bachlauf etwa einen halben Kilometer von der nächsten Wasserstelle entfernt auf der Wanderschaft. Interessanterweise konnte ich Anfang Juni 1991, als nach einer außergewöhnlich starken Regenzeit noch Wasserstellen in diesem Bachlauf vorhanden waren (in denen, knapp vor dem Austrocknen, oft Massen von kleinen Fischen konzentriert waren), darin keine *Pelomedusa* mehr finden. Anscheinend hatten bereits alle ihre saisonale Trockenruhe angetreten und nutzten diese Beutekonzentration nicht aus.

Im Süden Madagaskars, zwischen Beloha und Ejeda, sah ich mehrfach *Pelomedusa* in Pfützen direkt auf der Nationalstraße 10. Diese Art bevorzugt Lebensräume, die für die anderen madagassischen Wasserschildkröten zu unbeständig sind; doch in Madagaskar wurde ihre Lebensweise noch nicht untersucht.

Das eine Jungtier von *Pelusios subniger* fand ich bei Perinet im Regenwaldgebiet während eines Regens auf einem mit Gras bewachsenen Damm zwischen einem kleinen Fließchen und für Fischzucht angelegten Teichen. Über die Biotopansprüche und die Lebensweise dieser Art in Madagaskar ist nichts bekannt; ihr gesamtes Verbreitungsgebiet liegt im (leider großteils degradierten) tropischen Regenwaldgebiet.

Konkurrenz und Überlebenschancen von *Erymnochelys*

Auf Grund der unterschiedlichen Biotopansprüche kommt *Pelomedusa subrufa* als direkte Konkurrentin für *Erymnochelys madagascariensis* kaum in Frage. Der Lebensraum von *Pelusios castanoides* überschneidet sich dagegen mit dem von *Erymnochelys*, und tatsächlich wird von *Pelusios* angenommen: „its arrival in Madagascar may ultimately doom the endemic *Erymnochelys* species“ (PRITCHARD 1979: 751). Oder: „... the Madagascar form of *Pelusios castaneus*, of a widespread and expansive African genus, may eventually out-compete *E. madagascariensis* (although at present they occur on opposite sides of the island)“ (IUCN 1982: 250). Der in Klammer gesetzte Zusatz im IUCN Red Data Book bezüglich der Verbreitung dieser Schildkröten-Taxa in Madagaskar soll offensichtlich besagen, daß der Verdrängungsprozeß aus Verbreitungsgründen noch nicht im akuten Stadium sein kann. Diese beruhigend gemeinte Feststellung beruht allerdings auf einer Fehlinformation: *Pelusios* ist über ganz Madagaskar verbreitet.

Ich konnte durch meine Untersuchungen keine Hinweise auf eine direkte Konkurrenz zwischen *Erymnochelys* und *Pelusios* finden. Die Zuteilung von *Pelusios* und *Pelomedusa* zu der ökologischen Gruppe der „amphibischen Bewohner der Uferregionen“ und von *Erymnochelys* zu der Gruppe der „aquatischen Schildkröten des freien Wassers (Flußschildkröten)“ durch OBST (1985) wurde bestätigt. Konkurrenz zwischen Arten ist innerhalb einer ökologischen Gruppe eher zu erwarten als zwischen Vertretern verschiedener Gruppen.

In Südamerika, Afrika und Madagaskar gibt (bzw. gab) es außer den Podocneminae keine hart gepanzerten aquatischen Schildkröten des freien Wassers. In Mittelamerika gehört *Dermatemys* in diese Gruppe und in Südasien einige der

großen Formen der Batagurinae. Jedoch alle großen Arten der Weichschildkröten (Trionychidae und Carettochelys) sind ebenfalls aquatische Schildkröten des freien Wassers (OBST 1985).

PRITCHARD (1979, Seite 748) vertritt die Theorie: „... softshells all over the world appear to occupy an environmental niche which does not preclude their occupying the same bodies of water as turtles of other families“. Auf der Ebene der Schildkrötenfamilien mag das allgemein zutreffen, jedoch trifft es sicherlich nicht für die Unterfamilie der Podocneminae zu: Weichschildkröten leben in Afrika, Asien und Nordamerika, haben aber keine rezenten Vertreter in Südamerika und Madagaskar, wo die Podocneminae überlebt haben. Nirgends koexistieren die beiden Gruppen heute. Im kontinentalen Afrika leben heute drei Gattungen von Weichschildkröten (*Trionyx*, *Cyclanorbis* und *Cycloderma*) mit fünf Arten, alle große Formen des freien Wassers (OBST 1985). Wenn man die rezente Verbreitung der Podocneminae auf Konkurrenz mit anderen Schildkröten zurückführen will, läßt sich ihr Verschwinden in Afrika am ehesten mit der Expansion der Weichschildkröten in Verbindung bringen. Da Weichschildkröten Madagaskar nicht besiedelt haben, ist das Überleben von *Erymnochelys* auf dieser Insel nicht überraschend. Konkurrenz mit anderen Schildkröten dürfte derzeit die Weiterexistenz von *Erymnochelys* nicht gefährden. Ein wesentlich ernstes Problem für *Erymnochelys* ist die starke Übernutzung ihrer Bestände zu Nahrungszwecken durch die rasch wachsende Bevölkerung Madagaskars, die auch bereits zur Ausrottung der hier vorgestellten Population von Marofilao führte (KUCHLING & MITTERMEIER 1992).

Danksagung

Ich danke dem „Ministère de la Production Animale et des Eaux et Forêts“ der Republik Madagaskar für die Bereitstellung der notwendigen Genehmigungen für diese Arbeit und Herrn G. RAKOTONARIVO, Chef du Service de la Protection de la Nature, MPAEF, für diesbezügliche Unterstützung. Für Hinweise und Hilfen unterschiedlichster Art während dieser Studie in Madagaskar bin ich vielen zu Dank verpflichtet, unter ihnen besonders Prof. Dr. J. M. ANDRIAMAMPINANINA, Dr. P. S. DANIELS, Pere R. MICHON, Dr. R. A. MITTERMEIER, L. H. PINDRAY D'AMBELLE, R. C. RABELAHY, S. RAJAABELINA, J. RAKOTONDRAINAIVO, R. RAKOTOZAPY, J. C. R. RAMINOSOA, P. RASOLONJATOVO, E. RAZAFIMAHATRATRA, U. RÖHNER. Meiner Frau GUNDI danke ich für die Hilfe bei der Feldarbeit. Finanzielle Unterstützung für die Arbeit in Madagaskar gewährte das Österreichische Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung (1985–1986) und Conservation International (1991).

Zusammenfassung

Im See Marofilao, einem Überschwemmungssee im Tiefland des Betsiboka in Westmadagaskar, wurde eine Population von *Erymnochelys madagascariensis* (Podocneminae) untersucht. *Erymnochelys* ist eine omnivore aquatische Schildkröte des freien Wassers. Bei steigenden Wasserständen, zu Beginn der Regenzeit, findet eine Umstellung von Carnivorie zu überwiegender Herbivorie statt. Oktober/November ist die Haupt-Eiablagezeit, doch Eiablagen können sich über einen längeren Zeitraum hinziehen.

Freilanddaten von *Pelusios castanoides*, *Pelusios subniger* und *Pelomedusa subrufa* (Pelomedusinae) in Madagaskar zeigen, daß diese Arten als amphibische Bewohner der Uferregionen andere Gewässer oder, in gemeinsamen Lebensräumen, andere Biotop-Nischen als *Erymnochelys*

bewohnen. Es wurden keine Hinweise für eine direkte Konkurrenz zwischen diesen Arten und *Erymnochelys* gefunden. Insbesondere dürfte *Erymnochelys*, entgegen bisherigen Annahmen, nicht durch die Ausbreitung der Afrikanischen Gattung *Pelusios* in Madagaskar dem Untergang geweiht sein. Ich vermute, daß am Afrikanischen Festland die Podocneminae eher durch die Trionychidae als durch Vertreter der Pelomedusinae verdrängt wurden. Weichschildkröten haben Madagaskar bis jetzt nicht besiedelt.

Schriften

- ALDEGHERI, M. (1972): Rivers and streams on Madagascar. — In: BATTISTINI, R. & G. RICHARD-VINDARD (Hrsg.): Biogeography and Ecology in Madagascar: 261–310. — The Hague (Dr. W. Junk).
- BLANC, C. P. (1972): Les reptiles de Madagascar et des îles voisines. — In: BATTISTINI, R. & G. RICHARD-VINDARD (Hrsg.): Biogeography and Ecology in Madagascar: 501–614. — The Hague (Dr. W. Junk).
- BOUR, R. (1985): Les tortues terrestres et d'eau douce de Madagascar et des îles voisines I. — Bull. APARS-MAD, Antananarivo, 18: 54–80.
- BULL, J. J. & J. M. LEGLER (1980): Karyotypes of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). — Can. J. Zool., Ottawa, 58: 828–841.
- DECARY, R. (1950): La faune malgache. — Paris (Payot), 236 S.
- ERNST, C. H. & R. W. BARBOUR, (1989): Turtles of the World. — Washington (Smithsonian Inst. Press), 313 S.
- FRAIR, W., R. A. MITTERMEIER & G. J. RHODIN (1978): Blood biochemistry and relations among *Podocnemis* turtles (Pleurodira, Pelomedusidae). — Comp. Biochem. Physiol., Oxford, New York, Frankfurt, 61 B: 139–143.
- IUCN (1982): Red Data Book, Amphibia-Reptilia, Part 1. — International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Morges, 426 S.
- (1988): 1988 IUCN Red List of Threatened Animals. — International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 154 S.
- JENKINS, P. A., M. J. TELFORD, S. A. WILLIS & K. K. DAVIS (1990): A Study of the Madagascan Side-Necked Turtle at Lac Kinkony, Madagascar, July–September 1988. — Oxford (Oxford Univ. Expedition Final Report), 15 S.
- KAUDERN, W. (1922): Sauropsiden aus Madagaskar. — Zool. Jb. (Abt. f. Syst.), Jena, 45: 395–458.
- KUCHLING, G. (1988): Population structure, reproductive potential, and increasing exploitation of the freshwater turtle *Erymnochelys madagascariensis*. — Biol. Conserv., London, 43: 107–113.
- (1989): Ökologie, Lebensweise und Überlebenschancen der Landschildkröten Madagaskars. — Salamandra, Bonn, 25: 169–190.
- KUCHLING, G. & R. A. MITTERMEIER (1987): Biologie et statut d'*Erymnochelys madagascariensis* et commentaires sur d'autres Cheloniens de Madagascar. — In: MITTERMEIER, R. A., L. H. RAKOTOVAO, V. RANDRIANASOLO, E. J. STERLING & D. DEVITRE (Hrsg.): Priorités en matière de conservation des espèces à Madagascar. — Occasional Papers IUCN/SSC, Gland, 2: 121–124.
- (1992): Field data on status and exploitation of *Erymnochelys madagascariensis*. — Chelonian Conservation and Biology, 1, im Druck.

- LEGLER, J. M. (1977): Stomach flushing: A technique for chelonian dietary studies. — *Herpetologica*, Lawrence, 33: 281–284.
- MOLL, E. O. (1979): Reproductive cycles and adaptations. — In: HARLESS, M. & H. MORLOCK (Hrsg.): *Turtles: Perspectives and Research*: 305–331. — New York (John Wiley).
- OBST, F. J. (1985): *Die Welt der Schildkröten*. — Zürich (Albert Müller Verlag), 235 S.
- PRITCHARD, P. C. H. (1979): *Encyclopedia of Turtles*. — Neptune (T. F. H. Publications), 895 S.
- RHODIN, A. G. J., R. A. MITTERMEIER, A. L. GARDNER & F. MEDEM (1978): Karyotypic analysis of the *Podocnemis* turtles. — *Copeia*, Washington, 1978: 723–728.
- SIEBENROCK, F. (1903): Schildkröten von Madagaskar und Aldabra. — *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, Frankfurt, 27: 241–259.
- TRONC E. & S. VUILLEMIN (1973): Contribution à l'étude ostéologique de *Erymnochelys madagascariensis* GRANDIDIER, 1867. — *Bull. Acad. malg.*, Antananarivo, 51: 189–224.
- VAILLANT, L. & G. GRANDIDIER (1910): Histoire naturelle des reptiles, premier partie: Crocodiles et tortues. — In: GRANDIDIER, A. & G. (Hrsg.): *Histoire Physique, Naturelle et Politique de Madagascar*, Paris, 17: 1–86.
- VOELTZKOW, A. (1901): Die Bildung der Keimblätter von *Podocnemis madagascariensis* GRAND. — *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, Frankfurt, 26: 275–310.
- WERMUTH, H. & R. MERTENS (1961): Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. — Jena (Fischer), 422 S.
- (1977): Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — *Tierreich*, Berlin, 100: 1–174.
- WILLIAMS, E. E. (1954): New or rediscrised pelomedusid skulls from the Tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusidae): 2 — A podocnemid skull from the Miocene of Egypt. — *Breviora*, Mus. comp. Zool. Cambridge, Mass., 39: 1–8.

Eingangsdatum: 24. April 1991

Verfasser: Dr. GERALD KUCHLING, Department of Zoology, The University of Western Australia, Nedlands, WA 6009, Australien.