

**Die Brutbiologie der Strahlenschildkröte
(*Astrochelys radiata*, Shaw 1802)
unter natürlichen und naturnahen Bedingungen
in Südwestmadagaskar**



Dissertation
zur Erlangung der Würde des Doktors der Naturwissenschaften
des Fachbereichs Biologie, der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften,
der Universität Hamburg

vorgelegt von
Jutta M. Hammer
aus Helmstedt

Hamburg, Dezember 2012

Für Susi und Klaus-Bärbel,
die mir erste Eindrücke in gepanzertes Leben vermittelten

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
1.1 Die Erfindung der Eier	1
1.2 Die Brutbiologie der Schildkröten	2
1.3 Landschildkröten auf Madagaskar	3
1.4 Ziele dieser Untersuchung	5
2. Material und Methoden	6
2.1 Untersuchungsgebiete und -zeitraum	6
2.2 Regionales Klima Südwestmadagaskar	6
2.3 Untersuchungsstandorte	7
2.3.1 <i>Village des Tortues</i> , Ifaty-Mangily	7
2.3.2 Nationalpark Tsimanampetsotsa.....	7
2.4 Die Strahlenschildkröte (<i>Astrochelys radiata</i>)	9
2.5 Methoden	10
2.5.1 Wetterdaten	10
2.5.2 Schildkrötenmonitoring.....	10
2.5.2.1 Erfassung der Nistaktivitäten im <i>Village des Tortues</i>	10
2.5.2.2 Radiotelemetrie im Nationalpark Tsimanampetsotsa.....	11
2.5.3 Aufnahme der Gelegedaten	12
2.5.4 Monitoring der Schlüpflinge	13
2.6 Datenanalyse.....	13
2.6.1 Auswertung der Wetterdaten	13
2.6.2 Auswertung des Schildkrötenmonitorings	14
2.6.2.1 Auswertung der Radiotelemetriedaten.....	14
2.6.3 Auswertung der Gelegedaten.....	15
2.6.4 Auswertung der Schlüpflingsdaten.....	16
2.6.5 Statistische Auswertungen	16
3. Ergebnisse und Diskussion	18
3.1 Reproduktionsleistung in Relation zur Körpergröße.....	18
3.2 Vergleich der Reproduktionsleistung WP/CP	19
3.2.1 Reproduktionsleistung in Abhängigkeit von den Lebensbedingungen	19
3.2.2 Reproduktionspotenzial der CP-Schildkröten.....	19
3.2.3 Vergleich der Gelegedaten von Februar bis Juni	20
3.2.4 Schlüpflinge aus Gelegen von Februar bis Juni.....	20
3.3 Bewegungsmuster und Raumannspruch	21
3.4 Fazit	22
4. Referenzen	26
Publikationen, Manuskripte und veröffentlichte Konferenzbeiträge	35
Paper 1: Do big females produce bigger eggs? (<i>in press</i>).....	35
Paper 2: Reproduction as a function of living conditions (<i>submitted</i>).....	44
Paper 3: Home range size and movement patterns (<i>submitted</i>).....	61
Abstract: Breeding Biology of the Radiated Tortoise	75
Zusammenfassung.....	76
Danksagung	79

1. Einleitung

Innerhalb der Herpetologie werden unter dem Begriff Reptilien alle Amnioten zusammengefasst, die nicht zu den Säugetieren oder Vögeln gehören, sie bilden eine paraphyletische Gruppe (Pough et al. 1998). Die klassische Phylogenie unterteilt die Reptilien weiter in Diapsida und Anapsida, anhand ihrer Schädelmorphologie (Rieppel und De Braga 1996, Zardoya und Meyer 2001). Aufgrund eines fehlenden Schläfenfensters wurden die Schildkröten in der morphologisch basierten Phylogenie zunächst den Anapsida zugeordnet (Abb 1A; Reisz 1997, Pough et al. 1998, Lee 2001). Neuere morphologische Studien ordnen die Schildkröten den Diapsida zu, als Schwesterngruppe der Lepidosauria (Abb. 1B; Rieppel und De Braga 1996, Rieppel und Reisz 1999). Im Gegensatz dazu werden Schildkröten in molekularen Untersuchungen als Schwesterngruppe der Archosauria platziert (Abb. 1C; Kumazawa und Nishida 1999, Cao et al. 2000, Zardoya und Meyer 2001, Tzika et al. 2011, Chiari et al. 2012). Diese Einordnung variiert, einige Studien zeigen eine engere Verwandtschaft zu den Krokodilen (Abb. 1D; Hedges und Poling 1999, Mannen und Li 1999). Aktuell ist die Stellung der Schildkröten innerhalb der Reptilien unklar (Hedges 2012).

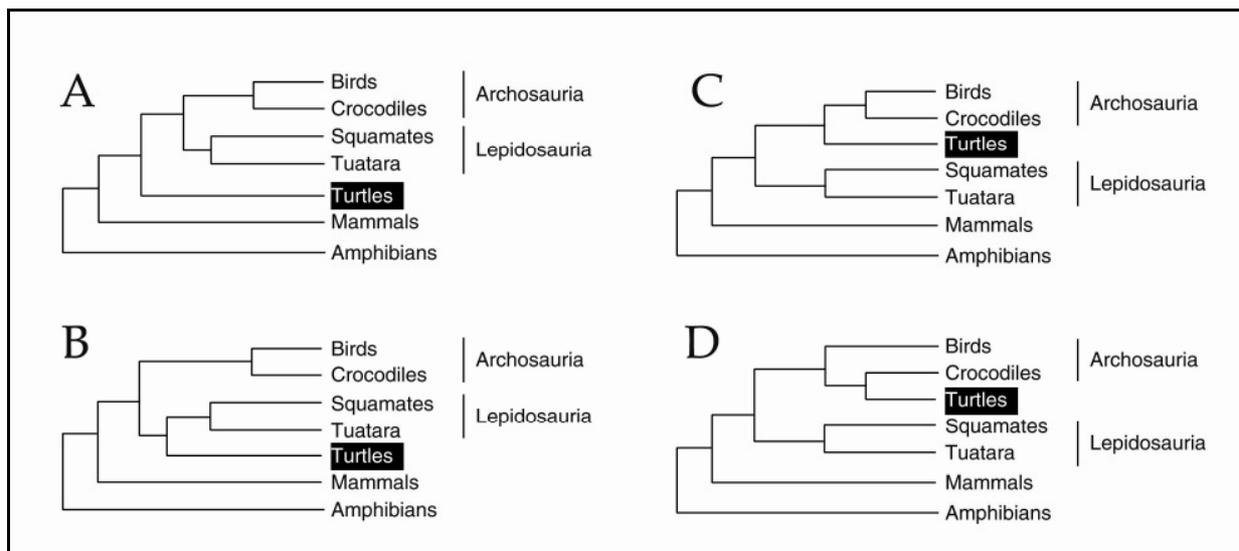


Abb. 1: Die phylogenetische Stellung der Schildkröten ist aktuell ungeklärt. Diskutiert werden eine mögliche Zugehörigkeit zu den Anapsida (1A), eine engere Verwandtschaft mit den Lepidosauria (1B), oder die Einordnung der Schildkröten als Schwesterngruppe der Archosauria (1C), mit einer möglicherweise engeren Verwandtschaft zu den Krokodilen (1D). Abbildung nach Iwabe et al. (2005) verändert.

1.1 Die Erfindung der Eier

Vor etwa 300 Millionen Jahren begann die Besiedelung des terrestrischen Lebensraumes durch die Reptilien (Benton und Donoghue 2007). Eine der wichtigsten Anpassungen in diesem Zusammenhang, die ein Loslösen von aquatischen Habitaten ermöglichte, war die Entwicklung hartschaliger Eier (Pough et al. 1998, Skulan 2000). Im Gegensatz zu den Amphibien legen Reptilien Eier, die durch eine harte Kalkschale oder lederartige Haut vor Austrocknung geschützt sind (Packard

1982, Kohring 1995, Pough et al. 1998). Mit Änderung der Struktur der Eier bei den Reptilien gingen auch Veränderungen in deren Brutbiologie einher, und der Aufbau der Eier wurde komplexer.

Bei oviparen Tieren findet eine innere Befruchtung statt (Skulan 2000). Die männlichen Krokodile und Schildkröten haben für die Verpaarung einen Penis, der in der Kloake liegt (Pough et al. 1998, Kuchling 1999, Ziegler und Olbort 2007). Nach Befruchtung der Eizelle bilden die Weibchen, über verschiedene Drüsen im Eileiter, Albumine, Proteine und Calcium, die den Keim umhüllen und die Eischale aufbauen (Palmer et al. 1993, Girling 2002). Der Keim ist von vier Membranen umgeben: Amnion, Chorion, Allantois und Dottersack (Highfield 1996, Skulan 2000). Die von den Membranen umgebenen Kompartimente speichern Abfallprodukte, übertragen gespeicherte Nährstoffe auf den Embryo, ermöglichen einen Gasaustausch und schützen den Embryo vor Erschütterungen (Highfield 1996, Pough et al. 1998). Diese Struktur findet sich bei allen Amnioten-Embryos, als gemeinsames Merkmal ist es namensgebend für die Gruppe: Die innerste Membran, die den Embryo umschließt, ist das Amnion (Pough et al. 1998).

Reptilieneier werden in der Regel vergraben oder versteckt und durch die Umgebungstemperatur ausgebrütet. Während der Entwicklungsphase ist der Dotter die einzige Nährstoffquelle für den Embryo (Pough et al. 1998). Bei vielen Reptilienarten, insbesondere bei vielen Schildkröten, wird das Geschlecht während der Inkubationszeit durch die Bruttemperatur bestimmt (Bull 1980, Kuchling 1999, Shine 1999). Das neugeborene Reptil ist beim Schlupf eine komplette Miniaturausgabe der Adulttiere (Pough et al. 1998).

1.2 Die Brutbiologie der Schildkröten

Alle rezenten Schildkrötenarten sind ovipar und legen ihre Eier an Land ab, mit Ausnahme einer australischen Süßwasserschildkröte, die ihre Eier im Schlamm überschwemmter Gebiete ablegt (Kennet et al. 1993, Fordham et al. 2006). Bei den Meeresschildkröten und vielen Süßwasserschildkröten ist dies der einzige Zeitpunkt, zu dem die Weibchen das Wasser verlassen. Vor allem die Meeresschildkröten sind für ihre Standorttreue zum Nistgebiet bekannt. Auf ihren Wanderungen zum Brutgebiet legen sie oft mehrere tausend Kilometer zurück (Mortimer und Carr 1987, Pough et al. 1998, Kuchling 1999, Nichols et al. 2000). Schnappschildkröten wandern im Mittel etwa 5 km zu ihrem Brutgebiet und sind sehr ortstreu in ihrer Nistplatzwahl (Obbard und Brooks 1980). Über das Wanderverhalten von Landschildkröten und die Standorttreue zum Nistplatz ist bislang noch wenig bekannt.

Die Gelegegröße ist bei Schildkröten artabhängig. Einige kleinere Arten legen nur ein Ei pro Gelege, wie zum Beispiel die madagassischen Landschildkröten *Pyxis arachnoides* ssp. und *Pyxis planicauda* (Pritchard 1979, Glaw und Vences 2007). Bei den Meeresschildkrötenarten *Eretmochelys imbricata* und *Chelonia mydas* wurden Gelegegrößen von mehr als 200 Eiern beobachtet (Pritchard 1979). Die Größe der Eier liegt etwa zwischen 20 und 70 mm (Pritchard 1979); sie sind je nach Art kugelförmig oder länglich (Pritchard 1979, Kuchling 1999). Da die Größe der Eier von der Analöffnung des Panzers abhängig ist, können kleine Arten das Eivolumen nur über die Form der Eier steigern und bilden häufig längliche Eier (Pritchard 1979, Kuchling 1999). Vor allem bei herbivoren Arten ist die Reproduktionsleistung einer Schildkröte an die Nahrungsverfügbarkeit gekoppelt (Kuchling 1999). Die

Inkubationszeit der Eier ist abhängig von der Bruttemperatur (Highfield 1996). Ewert (1985) gibt Inkubationszeiten zwischen 28 und 420 Tagen an. Bei den Meeresschildkröten ist die Entwicklungsphase sehr kurz und der Schlupf der Jungtiere findet typischerweise synchron statt, im Gegensatz dazu zeigen Landschildkröten oft eine deutlich längere Brutzeit (Highfield 1996).

Schildkröten erreichen die Geschlechtsreife oft erst nach einigen Jahren, bei einigen Arten sogar erst nach Jahrzehnten (Kuchling 1999). Da diese Arten ein hohes Alter erreichen können, ist die anschließende Reproduktionsphase entsprechend lang (Kuchling 1999). In freier Wildbahn wären solche Arten vor allem dann in ihrem Bestand gefährdet, wenn selektiv große Individuen gefangen werden und dadurch Ausfälle in der Reproduktionsleistung entstehen.

1.3 Landschildkröten auf Madagaskar

Weltweit sind derzeit 9670 Reptilienarten beschrieben (Stand: 1. August 2012; Uetz 2012). Auf der Insel Madagaskar, vor der Ostküste des afrikanischen Kontinents, sind derzeit 393 Reptilienarten bekannt (Nagy et al. 2012). Etwa 92 % davon sind endemisch, viele haben eine lokalendemische Verbreitung (Vences et al. 2009). Die Insel im Indischen Ozean vereint endemitenreiche Flora und Fauna mit natürlichen Lebensräumen, die in ihrem Bestand sehr stark bedroht sind und zählt daher zu einem der wichtigsten Biodiversitätsbrennpunkten weltweit (Myers et al. 2000).

Von den fünf Landschildkrötenarten, die auf Madagaskar vorkommen, sind vier Arten endemisch (Glaw und Vences 2007), alle vier werden von der IUCN als „*critically endangered*“ eingestuft (IUCN 2012). Einer der wichtigsten Gründe für die Bedrohung der madagassischen Artenvielfalt, die Fragmentierung oder Degradierung der Lebensräume durch Abholzung (Ganzhorn et al. 2001, Harper et al. 2007), wird bei allen endemischen Landschildkrötenarten als problematisch eingestuft (*Astrochelys yniphora*: Smith et al. 1999a; *P. planicauda*: Young et al. 2008; *P. arachnoides*: Walker 2012; *Astrochelys radiata*: Lewis 1995, Nussbaum und Raxworthy 2000, Leuteritz et al. 2005).

Der Trockenwald entlang Madagaskars Südwestküste zeigt bereits deutliche Biodiversitätsverluste aufgrund von Waldfragmentierung und Abholzung (Seddon et al. 2000, Ganzhorn et al. 2001, Blanc-Parmard 2009). Das Kernverbreitungsgebiet von *A. radiata* deckt sich mit dem südlichen Trockenwald entlang der Plateaus Mahafaly und Karimbola (Fenn 2003, Leuteritz et al. 2005, Pedrono 2008). Rezent ist die Schildkrötenart zwischen den Provinzmetropolen Toliara im Südwesten und Tolagnaro (Fort Dauphin) im Südosten, verbreitet (Abb. 2; O'Brien 2002, Pedrono 2008). Über Fossilfunde konnte eine historische Verbreitung der Schildkrötenart bis nach Morondava nachgewiesen werden (Pedrono 2008). Durch wachsenden menschlichen Einfluss schrumpfte ihr Verbreitungsgebiet innerhalb von 25 Jahren um etwa 20 % (O'Brien et al. 2003). Neben der Abholzung von Waldflächen, wird der Lebensraum der Strahlenschildkröte zunehmend zur Beweidung von Rindern genutzt. Hirten treiben ihre Rinderherden in den Wald, wo sie als Nahrungskonkurrenten der Schildkröten auftreten und junge Schildkröten zertrampeln (Leuteritz et al. 2005). Aktuell ist *A. radiata* aber vor allem durch Wilderei gefährdet (O'Brien et al. 2003).

Große Teile des Verbreitungsgebietes der Strahlenschildkröte sind von den madagassischen Ethnien der Mahafaly und Antandroy besiedelt (Rioux Paquette und Lapointe 2007). Durch ein

lokales *fady* (Tabu) ist es den Angehörigen beider Ethnien verboten, Strahlenschildkröten zu verzehren (Lingard et al. 2003, Rioux Paquette und Lapointe 2007), dadurch blieb die Schildkrötenart bislang vor intensiver Bejagung geschützt (Nussbaum und Raxworthy 2000). Für andere Ethnien hat das *fady* allerdings keine Bedeutung (Rioux Paquette et al. 2009), so transportieren Vezo-Fischer in großer Regelmäßigkeit Strahlenschildkröten zum lokalen Markt in Toliara (SuLaMa 2011). Im Vorfeld internationaler Feiertage und dem madagassischen Unabhängigkeitstag finden gehäuft Transporte statt (Leuteritz et al. 2005, SuLaMa 2011). Große Schildkröten werden bevorzugt gesammelt (O'Brien et al. 2003, Leuteritz und Ravolanaivo 2005, Rioux Paquette und Lapointe 2007), insbesondere große Weibchen, die Eier in sich tragen könnten, die ebenfalls verzehrt werden (Leuteritz et al. 2005). Dort wo die Populationen der Strahlenschildkröte bereits zusammengebrochen sind, wird inzwischen auch *P. arachnoides* zum Verzehr gesammelt (Walker 2010). Neben den lokalen Märkten wird auch der internationale Tiermarkt mit wilden Schildkröten aus Madagaskar beliefert. Gut organisierte Schmugglerringe beliefern asiatische Tiermärkte mit madagassischen Reptilien und Amphibien, internationale Handelsverbote der CITES werden ignoriert (Todd 2011).

Der menschliche Einfluss verändert die Demografie lokaler Populationen der Strahlenschildkröte nachhaltig und zeichnet sich vor allem durch das Fehlen adulter Weibchen in natürlichen Populationen aus (Hammer und Ramilijaona 2009, Goodman et al. 2002). Die Auswirkungen dieses Wandels auf die Reproduktionsleistung wilder Schildkrötenpopulationen sind bislang unbekannt. Eine erhöhte Reproduktionsleistung großer Weibchen ist bei verschiedenen Schildkrötenarten bekannt: Die Körpergröße der Weibchen wirkt sich positiv auf die Größe der Eier aus (Congdon und Tinkle 1982, Kuchling 1999, Loehr et al. 2004, Litzgus et al. 2008). Aus großen Eiern schlüpfen wiederum große Schlüpflinge (Spotila et al. 1994). Pedrono et al. (2001) zeigen einen Zusammenhang zwischen der Größe des Muttertiers und dem Schlüpfling bei *A. yniphora*. Mit zunehmender Körpergröße steigt wahrscheinlich auch die Überlebenschance der Schlüpflinge (Swingland 1977, Pedrono et al. 2001). Eine große Körpermasse ist vor allem vorteilhaft, wenn das Verbreitungsgebiet durch variable klimatische Bedingungen geprägt ist (Leuteritz et al. 2005), was auf die Schildkröten in Madagaskar zutrifft (Dewar und Richard 2007).

Die madagassische Strahlenschildkröte vereint späte Geschlechtsreife mit hoher Lebenserwartung: Pedrono (2008) hält ein Alter von über 150 Jahren in freier Wildbahn für möglich, dadurch ist die Generationsfolge der Schildkröten sehr lang. Über die Brutbiologie von *A. radiata* in ihrer natürlichen Umgebung ist bisher nur wenig bekannt. In einer umfassenden Untersuchung hat Leuteritz (2002) Reproduktionsdaten einer wilden Population im Kernverbreitungsgebiet der Strahlenschildkröte erfasst. Dabei wurden vor allem Gelegedaten erfasst, Schlupfereignisse wurden nicht direkt beobachtet.

Reproduktionsdaten von *A. radiata* in Gefangenschaft wurden vielfach veröffentlicht (Auffenberg 1978, Behler und Iadecola 1991, Heinle und Bidmon 2006). Allerdings werden diese Nachzuchtprojekte von Zoos und privaten Haltern in Europa und den USA durchgeführt. Die Schildkröten sind dort nicht ihrem natürlichen Lebensraum ausgesetzt, und die Brutbedingungen werden mit Inkubatoren simuliert (Burchfield et al. 1980, Iadecola et al. 1990). Somit geben diese Daten nicht die Brutbiologie in freier Wildbahn wieder und können lediglich zum Vergleich mit Freilanddaten herangezogen werden.

1.4 Ziele dieser Untersuchung

Vor diesem Hintergrund wurden zwei Populationen der Strahlenschildkröte bezüglich ihrer Brutbiologie miteinander verglichen: (1) eine Schildkrötenpopulation in Gehegehaltung, die den abiotischen und biotischen Verhältnissen ihres natürlichen Verbreitungsgebietes ausgesetzt ist, und (2) eine wilde Population *A. radiata*, die durch menschlichen Einfluss geprägt ist.

Die spezifischen Fragen dieser Studie lauteten:

- Sind die Brutaktivitäten bei *A. radiata* durch saisonale Einflüsse charakterisiert? Wie lang ist die Inkubationszeit bei wilden Schlüpflingen? Wann erfolgt der Schlupf?
- Ist die Reproduktionsleistung der Schildkröten abhängig von ihren Lebensbedingungen? Wodurch wird der Bruterfolg beeinflusst?
- Wird die Größe der Eier bei *A. radiata* durch die Körpergröße der Weibchen bestimmt?
- Welche Fläche beansprucht eine weibliche Strahlenschildkröte während der Brutsaison? Welche Habitatansprüche sind in der Brutsaison von Bedeutung?
- Welchen Einfluss haben aktuelle Wetterbedingungen auf die Aktivität der Schildkröten?
- Wie wirkt sich selektive Absammlung großer Schildkröten auf die Reproduktionsleistung wilder Populationen der Strahlenschildkröte aus?

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete und -zeitraum

Zur Erforschung der Brutbiologie von *A. radiata* wurden zwei Standorte in Südwestmadagaskar ausgewählt (Abb. 2), in denen sich die Lebensbedingungen der beiden Vergleichspopulationen unterscheiden. Die Datenaufnahmen in Ifaty-Mangily fanden von Februar 2008 bis Juni 2010 statt. Im Nationalpark Tsimanampetsotsa wurden in den Jahren 2009 und 2010 von Februar bis Juni besenderte Schildkröten überwacht.

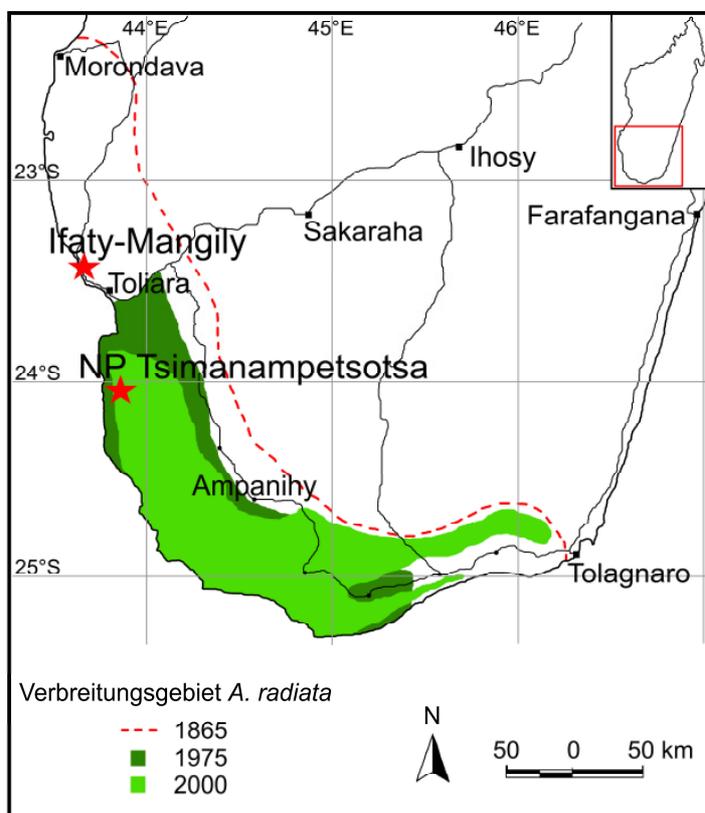


Abb. 2: Die Karte zeigt das geschätzte Verbreitungsgebiet von *A. radiata* in den Jahren 1865, 1975 und 2000 (Quelle: O'Brien 2002). Die Standorte dieser Studie, das *Village des Tortues* in Ifaty-Mangily und der Nationalpark Tsimanampetsotsa, sind in der Karte durch rote Sterne markiert.

2.2 Regionales Klima Südwestmadagaskar

Der Südwesten Madagaskars ist geprägt von einem subariden tropischen Klima mit einer achtmonatigen Trockenzeit (von April bis November) und einer viermonatigen Regenzeit (Dezember bis März; Ratovonamana et al. 2011). Die Jahresniederschlagsmengen variieren lokal, daher zeichnen sich die beiden Untersuchungsgebiete durch lokalklimatische Unterschiede aus.

Der Untersuchungsstandort Ifaty-Mangily liegt im südlichen Ausläufer des Mikea Forest, einer Trockenwaldformation, die sich in einem etwa 60 km breiten Streifen entlang der Südwestküste Madagaskars erstreckt. Nach Süden ist der Mikea Forest durch den Fluss Fiherenana begrenzt, der die Grenze zum südlichen Trockenwald bildet (Seddon et al. 2000). Die

Jahresniederschläge in der Region nördlich von Toliara lagen 1999 zwischen 490 und 1267 mm, die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 26 °C (Seddon et al. 2000).

Das Untersuchungsgebiet im Nationalpark Tsimanampetsotsa wird von Seddon et al. (2000) dem südlichen Trockenwald zugeordnet. Die jährliche Niederschlagsmenge in der Region liegt unterhalb von 500 mm (Ratovonamana et al. 2011). Die Temperaturen schwanken saisonal bedingt. Temperaturmessungen in den Jahren 2007 bis 2009 zeigten Mittelwerte der Temperaturmaxima und -minima von 32,6°C und 17,8°C in der Trockenzeit; 35,5°C und 24,0°C zur Regenzeit (Ratovonamana et al. 2011).

2.3 Untersuchungsstandorte

2.3.1 Village des Tortues, Ifaty-Mangily

Etwa 20 km nördlich der lokalen Provinzmetropole Toliara liegt Ifaty-Mangily (Abb. 2). Am Ortsrand des Dorfes wurde 2003 in einer Kooperation französischer und madagassischer Umweltorganisationen eine Auffangstation für gewilderte Schildkröten eingerichtet, die vor allem die beiden im Südwesten der Insel verbreiteten Landschildkrötenarten *P. arachnoides* ssp. und *A. radiata* aufnimmt. Die Schildkröten stammen aus Schmuggelversuchen und wurden überwiegend auf lokalen Märkten oder am internationalen Flughafen in der Hauptstadt Madagaskars konfisziert. Teilweise konnten auch Schildkröten aus dem Ausland zurückgebracht werden (Razafindrakoto 2008). Der genaue Herkunftsort der Tiere ist meist nicht bekannt, sodass eine sofortige Auswilderung nicht in Frage kommt.

Für den Bau dieser Einrichtung wurde ein Standort gewählt, dessen klimatische Bedingungen dem natürlichen Verbreitungsgebiet der Schildkröten entsprechen. Ifaty-Mangily liegt innerhalb des historischen Verbreitungsgebietes der Strahlenschildkröte (Abb. 2). Die Gehege, in denen die Schildkröten gehalten werden, wurden in die Waldvegetation hineingebaut, daher sind die Tiere den biotischen und abiotischen Verhältnissen ihres natürlichen Verbreitungsgebietes ausgesetzt. Das Waldgebiet um Ifaty-Mangily zählt zu den südlichen Ausläufern des Mikea Forest, der eine artenreiche Flora und Fauna umfasst. Das lokale Habitat wird geprägt durch sukkulente und dornige Pflanzen, insbesondere aus den Familien der Didiereaceae und Euphorbiaceae. Die Buschvegetation wird von *Diospyros* sp. dominiert (Seddon et al. 2000).

Im *Village des Tortues* werden die Schildkröten nach Geschlechtern und Alter getrennt in unterschiedlichen Gehegen gehalten. Dreimal pro Woche werden sie mit Trinkwasser versorgt und mit *Leptadenia madagascariensis* gefüttert, einer Pflanze aus der näheren Umgebung (persönliche Kommunikation J. Kala).

2.3.2 Nationalpark Tsimanampetsotsa

Der Nationalpark Tsimanampetsotsa liegt etwa 85 km südlich der Stadt Toliara (Abb. 2). Bereits 1927 als Schutzzone installiert (Goodman et al. 2002), wurde der Park mehrfach erweitert und schützt derzeit eine Gesamtfläche von etwa 200.000 ha (SuLaMa 2011). Im Nordwesten des

Parks liegt der Salzsee „Lac Tsimanampetsotsa“, an dessen Ostufer sich ein Kalkplateau erhebt und in nord-südlicher Richtung erstreckt. Die Vegetation der Seeebene umfasst einen Trockenwald, der mit Anstieg des Kalkplateaus in eine xerophytische Dornbuschvegetation übergeht (Ratovonamana et al. 2011). Als dominierende Pflanzenfamilien der Region prägen Didiereaceen und Euphorbiaceen das Landschaftsbild.

Die Bewohner der umliegenden Dörfer nutzen die Ressourcen des Nationalparks auf unterschiedliche Weise: Im Wald werden Früchte und Medizinpflanzen gesammelt oder Perlhühner gejagt. Einige Baumarten und Gräser dienen als Baumaterial für die Häuser der Dorfbewohner oder werden als Sargholz verwendet. Zeburinder werden zur Beweidung in den Wald getrieben und an einigen Orten im Kalkplateau werden Beerdigungen durchgeführt und Steingräber errichtet (SuLaMa 2011).

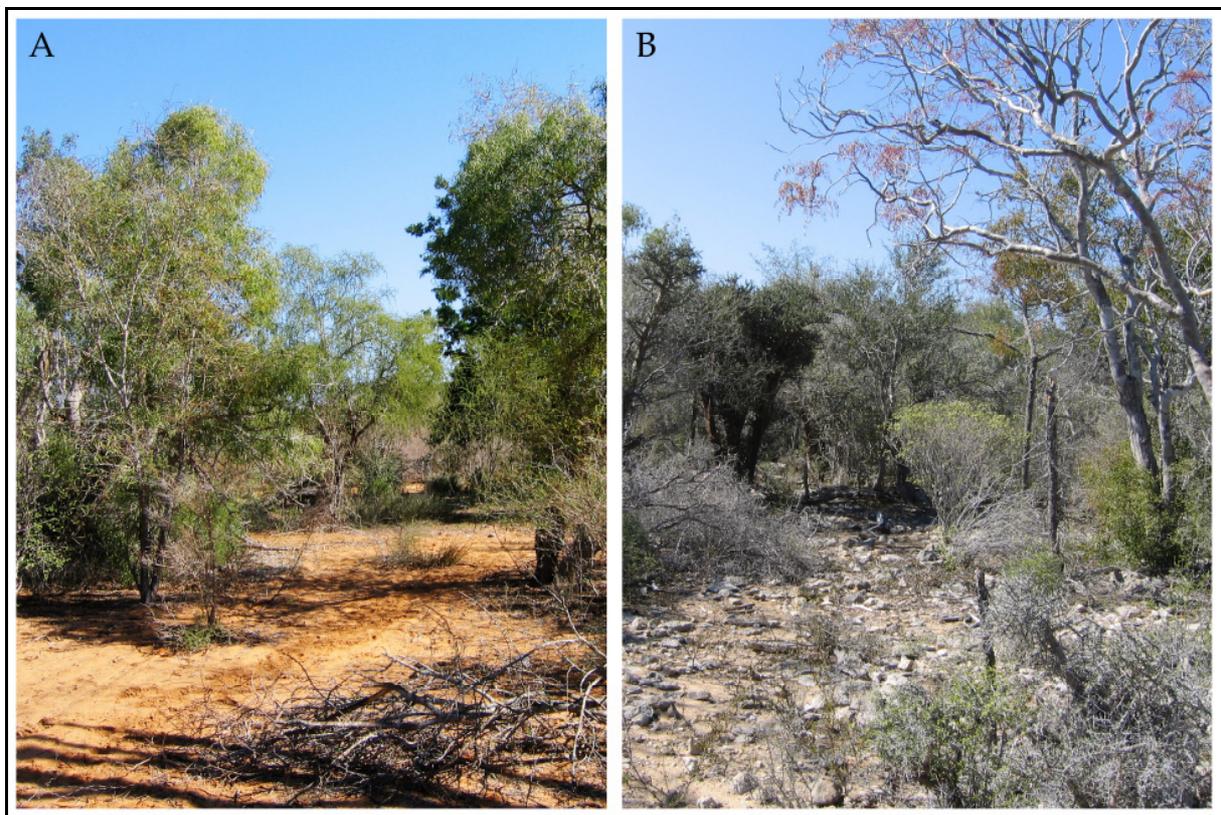


Abb. 3: Das sandige Substrat im degradierten Wald bietet gute Nistplätze, allerdings gibt es kaum Versteckmöglichkeiten für die adulten Schildkröten in der offenen Vegetation (A). Die dichte Buschvegetation auf dem Kalkplateau bietet Verstecke und Nahrungspflanzen an. In den Löchern der Kalksteinplatten sammelt sich außerdem Regenwasser (B).

Im Nationalpark Tsimanampetsotsa wurde eine wilde Population der Strahlenschildkröte beobachtet. Das Untersuchungsgebiet dieser Studie liegt im Nordwesten des Nationalparks, ungefähr 7 km vom nächsten Dorf und dem Eingang des Nationalparks entfernt. Zwei Habitattypen wurden in dieser Untersuchung berücksichtigt (Ratovonamana et al. 2011): (1) Auf den sandigen Böden entlang der Seeebene wächst ein degradiertes Trockenwald mit bis zu 7 m hohen Bäumen und einer stellenweise sehr offenen Strauchschicht (Abb. 3A). (2) Das angrenzende Kalkplateau zeigt eine

dichte Buschvegetation mit einzelnen Bäumen, die Höhen zwischen 4 und 5 m erreichen können. Das Substrat besteht überwiegend aus Kalksteinplatten und Kieseln, nur vereinzelt findet man sandige Flächen (Abb. 3B). In beiden Habitattypen wurde *A. radiata* gefunden. Die Schildkröten konnten frei zwischen den Habitaten wechseln. Die Schildkröten sind bezüglich der Nahrungsaufnahme an die Verfügbarkeit der lokalen Vegetation gebunden, Trinkwasser erhalten sie nur, wenn es regnet.

2.4 Die Strahlenschildkröte (*Astrochelys radiata*)

Das Panzermuster der Schildkröte ist namensgebend für die Art. Jede Panzerplatte zeigt ein strahlenförmiges Muster gelber Streifen auf einem dunkelbraunen, fast schwarzen Untergrund (Pedrono und Smith 2003). Die Zeichnung variiert in der Farbgebung und jedes Tier hat ein individuelles Muster; eine Unterscheidung einzelner Individuen anhand der Panzerzeichnung ist möglich. Eine ausgewachsene Strahlenschildkröte kann eine Carapaxlänge von 45 cm und ein Körpergewicht von 13 kg erreichen (Pritchard 1979). Die Geschlechtsbestimmung adulter Strahlenschildkröten ist anhand verschiedener äußerer Merkmale möglich: Adulte Männchen haben ein konkav gewölbtes Plastron, verdickte Analschilder sowie einen deutlich längeren Schwanz als die weiblichen Tiere (Abb. 4; Pedrono und Smith 2003, Pedrono 2008). Die Ausprägung dieser Geschlechtsmerkmale wird jedoch frühestens mit der Geschlechtsreife, ab dem 16. Lebensjahr (Pedrono 2008) deutlich, sodass eine Geschlechtsbestimmung juveniler Schildkröten anhand äußerer Merkmale schwierig ist.



Abb. 4: Der Bauchpanzer (Plastron) einer männlichen Strahlenschildkröte ist konkav gewölbt. Vorne im Bild sind die verdickten Analschilder zu sehen. Den Schwanz hat das Tier unter den Panzer eingezogen, die Schwanzspitze reicht bis zur äußeren Spitze der Analschilder.

Der Aktivitätsrhythmus der Strahlenschildkröte ist dem Verlauf der saisonalen Temperaturen angepasst. Während der heißen Regenzeit sind die Tiere überwiegend in den frühen Morgenstunden, zwischen 6:30 und 10:00 Uhr, sowie am späten Nachmittag von 15:30 bis 18:00 Uhr aktiv (Lewis 1995, Leuteritz et al. 2005). In der Trockenzeit findet man aktive Schildkröten zu jeder Tageszeit zwischen 8:00 und 17:00 Uhr (Hammer und Ramilijaona 2009). Allerdings sind nur die adulten Tiere

aktiv, die Jungtiere überdauern die regenarme Jahreszeit, indem sie sich unter der Laubstreu verstecken (Pedrono 2008) und vermutlich auch tiefer in den Sand eingraben.

2.5 Methoden

2.5.1 Wetterdaten

An beiden Standorten wurden Lufttemperatur und Niederschlag gemessen, um die Lebensbedingungen beider Untersuchungspopulationen zu dokumentieren. Die Lufttemperatur wurde im stündlichen Intervall automatisch registriert durch Temperaturlogger, sogenannte ibuttons (Maxim Integrated Products Inc. Messleistung: -40 bis 85 °C, Genauigkeit ± 1 °C). Diese wurden in zwei Meter Höhe an der Südseite eines Baumes angebracht, von der Mittagssonne abgewandt.

Alle Niederschlagsereignisse wurden mit einem Regenmesser (TFA 47.1001, TFA Dostmann; Messleistung: bis 40 mm/m², Genauigkeit: 1 mm/m²) erfasst. Der Regenmesser wurde morgens um 7:00 Uhr ausgeleert, die gemessenen Niederschläge wurden jeweils dem Vortag zugeordnet.

2.5.2 Schildkrötenmonitoring

In regelmäßigem Turnus wurden die Aktivitäten der weiblichen Schildkröten beider Populationen überwacht, um die Nistaktivitäten in direkten Beobachtungen zu erfassen. Aufgrund der unterschiedlichen Lebensbedingungen beider Populationen variiert die Überwachungsmethode an den Standorten.

2.5.2.1 Erfassung der Nistaktivitäten im *Village des Tortues*

Im *Village des Tortues* wurden zwei Gruppen von Strahlenschildkröten beobachtet, die jeweils zu Beginn des Jahres 2008 dort eintrafen: (1) Im Januar 2008 wurden 18 Strahlenschildkröten (8 ♂, 10 ♀) aus ehemals privater Haltung von Mayotte (zu Frankreich) nach Madagaskar überführt (Razafindrakoto 2008); (2) im Februar 2008 übergab der WWF Madagaskar eine Gruppe von 82 Schildkröten (44 ♂, 30 ♀, 8 juvenil), die zuvor in Südostmadagaskar konfisziert worden waren (pers. Kommentar WWF). Bei Ankunft wurden die Schildkröten gewogen, vermessen und mit einem individuellen und dauerhaften Zahlencode markiert. Beide Gruppen unterscheiden sich in ihrer Alters- und Größenstruktur sowie bezüglich der Geschlechterverteilung von einer natürlichen Schildkrötenpopulation. Entgegen der sonst üblichen Methode, die Tiere nach Geschlechtern zu trennen und in verschiedenen Gehegen unterzubringen, wurden diese Schildkröten in zwei eigens für diese Untersuchung angelegten Gehegen untergebracht und blieben als Gruppe erhalten.

Beide Gruppen wurden stündlich in ihren Gehegen beobachtet und auf eventuelle Nistaktivitäten der Weibchen kontrolliert. Die Kontrollrundgänge wurden täglich zwischen 7:00 und 17:00 Uhr durchgeführt. Für das Ausheben einer Nistgrube, die Eiablage selbst und das anschließende Vergraben und Tarnen des Nistplatzes braucht eine Strahlenschildkröte jeweils etwa eine Stunde. Daher ist davon auszugehen, dass alle Nistaktivitäten in den stündlichen Kontrollen registriert wurden.

Insgesamt 40 weibliche Strahlenschildkröten konnten in Gefangenschaft überwacht werden. Jedes Weibchen, das bei einer Eiablage beobachtet wurde, wurde zunächst in seiner unmittelbaren Umgebung fotografiert, um die Suche nach dem genauen Nistplatz zu erleichtern. Die individuelle Nummer des Weibchens und die Uhrzeit der Eiablage wurden festgehalten, anschließend wurde das Tier in Ruhe gelassen. Das Ausheben der Nistgrube fand zu einem späteren Zeitpunkt statt, aber innerhalb von 24 Stunden nach der Eiablage.

Zur einfacheren Unterscheidung der beiden Schildkrötenpopulationen soll an dieser Stelle entsprechend der englischen Publikationen der Term „*captive population*“ für die in Gefangenschaft gehaltenen Tiere eingeführt werden. Die Schildkröten in Ifaty-Mangily werden dementsprechend auch als „CP-Schildkröten“ bezeichnet.

2.5.2.2 Radiotelemetrie im Nationalpark Tsimanampetsotsa

Im Nationalpark Tsimanampetsotsa wurden insgesamt 26 weibliche Schildkröten einer wilden Population *A. radiata* mit einem Sender (TW-3, Firma Biotrack) ausgestattet und in ihrem Verbreitungsgebiet verfolgt (Abb. 5). Im Jahr 2009 wurden 19 Schildkröten besendert, 2010 waren es 16 (7 unbekannte Weibchen und 9 bereits im Vorjahr beobachtete Schildkröten). Von jedem Weibchen wurden das Gewicht und die Carapaxlänge aufgenommen, anschließend wurden die Tiere mit einem Zahlencode individuell markiert. Für eine Besenderung wurde ein Mindestgewicht der Schildkröten von 3,5 kg vorausgesetzt.



Abb. 5: Jede Schildkröte dieser Untersuchung bekam einen Sender auf den hinteren Carapax geklebt. Damit konnten die Weibchen individuell gesucht und beobachtet werden.

Die Schildkröten wurden vormittags zwischen 7:00 und 12:00 Uhr per Signalpeilung aufgesucht. Besonders aktive Schildkröten und diejenigen, die in größerer Entfernung zu ihrem letzten Fundort aufgefunden wurden, wurden am gleichen Tag mehrfach aufgesucht. Die Reihenfolge, in der die Schildkröten angepeilt wurden, wechselte täglich. Dadurch sollte verhindert werden, dass ein Tier immer zur selben Tageszeit erfasst wird und so möglicherweise ein

individuelles Verhaltensmuster des Tieres aufgenommen wird, wenn es zum Beispiel seinen Schlafplatz stets am gleichen Ort wählt und die Datenaufnahme auf die frühen Morgenstunden beschränkt ist. Die Fundorte der Schildkröten wurden per GPS (Garmin eTrex Vista HCx) registriert, alle Datenpunkte wurden aus direkten Sichtungen bestimmt. Pro besonderter Schildkröte wurden zwischen 16 und 82 Datenpunkten aufgenommen. Die Anzahl der Datenpunkte variiert, da einige Schildkröten anfangs ihren Sender verloren und eine Neubesonderung nicht immer möglich war.

Bei Beobachtung einer Eiablage wurden die Uhrzeit, die Nummer der Schildkröte und ihre GPS-Koordinaten festgehalten. Ein Foto des Weibchens in seiner unmittelbaren Umgebung half später beim Auffinden der Nistgrube. Jedes Nest wurde innerhalb von 24 Stunden nach der Eiablage ausgehoben.

Die in freier Wildbahn beobachteten Tiere werden entsprechend der englischen Publikationen im Folgenden auch als „wild population“ (kurz „WP“) bezeichnet, zur Abgrenzung von der Population in Ifaty-Mangily (CP).

2.5.3 Aufnahme der Gelegedaten

Die Datenaufnahme der Gelege wurde an beiden Untersuchungsstandorten einheitlich durchgeführt. Beim Aufgraben eines Schildkrötennestes wurden zunächst nur die Oberseiten der Eier freigelegt und mit einem Bleistiftkreuz markiert. Erst danach wurden die Eier komplett freigelegt und aus dem Nest geborgen. Die Eier verblieben während der gesamten Untersuchung in dieser Ausrichtung, um eine mögliche Störung der Embryonalentwicklung durch Verdrehen der Eier zu vermeiden (Burchfield et al. 1980, Leuteritz und Ravolanaivo 2005). Zusätzlich zum bereits vorher erfassten Datum und Uhrzeit der Eiablage wurde die Anzahl der Eier als Gelegegröße registriert. Die Eimasse wurde mit einer digitalen Feinwaage (Pointscale 5.0, My Weigh; Kapazität: 500 g, Genauigkeit: 0,1 g) bestimmt (Abb. 6).



Abb. 6: Das Gewicht der Schildkröteneier wurde mit einer digitalen Feinwaage bestimmt. Die im Nest vorgefundene Ausrichtung der Eier wurde während der Datenaufnahme nicht verändert, auf dem glatten Untergrund der Waage wurde sie durch einen kleinen Sandhaufen sichergestellt.

Mit einem Messschieber (Skala bis 15 cm, Genauigkeit: 0,05 mm) wurden die maximale und minimale Ausdehnung der Eier gemessen. Die Tiefe der Nistgrube wurde mit einem Zollstock ausgemessen. Nach Abschluss aller Vermessungen wurden die Eier wieder in die Erde gelegt und mit Sand bedeckt. Alle Nester wurden abschließend mit einem Drahtkäfig abgedeckt. Dieser Käfig sollte die Gelege vor Prädatoren oder anderen nistenden Weibchen schützen. Außerdem konnten mit seiner Hilfe die Schlüpflinge ihrem jeweiligen Nest, ihren Brutbedingungen und dem Muttertier zugeordnet werden.

2.5.4 Monitoring der Schlüpflinge

Wenn sich ein Schlüpfling aus der Eierschale und dem Sand befreit hatte, wurde er von dem engmaschigen Drahtkäfig an Ort und Stelle festgehalten. Im *Village des Tortues* wurden die Schlüpflinge während der allmorgendlichen Reinigungsarbeiten der Gehege gefunden. Das Datum des Schlupftages, das Körpergewicht und die Carapaxlänge des Schlüpflings wurden aufgenommen, anschließend wurde jeder Schlüpfling mit einer Farbmarkierung gekennzeichnet. Die Markierung ist eine Zahlenkombination, aus der die Nestnummer und die Nummer des Schlüpflings hervorgehen. Die im *Village des Tortues* geschlüpften Schildkröten stammen aus den Gelegen des Jahres 2008. In den anderen Untersuchungsjahren wurden keine Schlüpflingsdaten aufgenommen. Alle Schlüpflinge wurden in einem eigens errichteten Gehege untergebracht und werden derzeit in zweiwöchigem Turnus gewogen und vermessen.

Die im Nationalpark beobachteten Schlüpflinge stammen aus den Gelegen des Jahres 2009. Alle Nester wurden von November 2009 bis Februar 2010 überwacht. Tägliche Kontrollenrundgänge fanden vormittags zwischen 7:00 und 10:00 Uhr statt. Von allen Schlüpflingen wurden Schlupfdatum, -gewicht und Körpergröße aufgenommen. Anschließend wurden die Tiere in die freie Wildbahn entlassen. Für eine dauerhafte Markierung waren die Schildkröten zu klein; es ist daher nicht möglich dieselben Tiere wiederzufinden und weitere Daten aufzunehmen. Etwa drei Monate nach Ende der Schlupfsaison wurden die Nester ausgehoben und die im Boden verbliebenen Eier geöffnet. Dabei konnte festgestellt werden, wie groß der Anteil unentwickelter oder teilweise entwickelter Eier ist.

2.6 Datenanalyse

2.6.1 Auswertung der Wetterdaten

Die Auswertung der Wetterdaten wurde für den Zeitraum März bis Juni in den Jahren 2009 und 2010 für das Untersuchungsgebiet Tsimanampetsotsa durchgeführt. Die Tagesmitteltemperaturen und Niederschlagsmengen beider Jahre wurden miteinander verglichen. Bei der Auswertung der Niederschlagsdaten wurden nur Regenereignisse ab 5 mm berücksichtigt. Die Wetterdaten wurden zum Vergleich der Telemetriedaten herangezogen.

2.6.2 Auswertung des Schildkrötenmonitorings

Die Größen- und Gewichtsdaten der beobachteten Schildkrötenweibchen bilden die Grundlage für einen Vergleich beider Populationen. Die Daten der beiden Schildkrötengruppen im *Village des Tortues* wurden in der Untersuchung zusammen verwendet. Ebenso wurden alle Einzelindividuen aus den beiden Untersuchungsjahren im Nationalpark Tsimanampetsotsa in der Datenauswertung zusammengefasst und als eine Population betrachtet.

2.6.2.1 Auswertung der Radiotelemetriedaten

Aus den Datenpunkten der einzelnen Schildkrötensichtungen wurden die linearen Abstände aufeinanderfolgender Sichtungen gemessen. Von jeder Schildkröte wurde ein Datenpunkt pro Tag in die Berechnungen aufgenommen. Bei den Tieren, die mehrfach innerhalb eines Tages observiert wurden, ging einheitlich der zweite Beobachtungspunkt des Tages in die Berechnung mit ein. Die Berechnung der Distanzen wurde in ArcView 3.2 durchgeführt. Die Wanderdistanzen der Jahre 2009 und 2010 wurden verglichen.

Die berechneten Distanzen wurden mit den erhobenen Wetterdaten in Bezug gesetzt und auf eine erhöhte Wanderbereitschaft der Schildkröten bei Regen untersucht. Dieser Vergleich konnte lediglich mit den Daten von 2009 durchgeführt werden, da nur in diesem Jahr ausgedehnte Niederschlagsperioden erfasst wurden. Drei verschiedene Wetterkategorien wurden im Vergleich berücksichtigt: (1) Regen, (2) nach Regen, (3) Trockenperiode. Die Kategorien wurden jeweils aus zeitlich verschiedenen Perioden miteinander kombiniert. Neunzehn Regentage wurden erfasst: 3.-7.3.2009, 20.-26.3.2009 und 5.-11.5.2009. In der Kategorie „nach Regen“ sind Werte erfasst, die innerhalb von sieben Tagen nach einem Niederschlagsereignis aufgenommen wurden: 8.-11.3.2009 und 27.3.-2.4.2009; insgesamt 11 Tage. Die Kategorie „Trockenperiode“ umfasst Messungen von Tagen, an denen es mindestens sieben Tage zuvor nicht geregnet hatte, insgesamt fließen Distanzmessungen von 31 Tagen ein: 17.4.-4.5.2009, 19.-25.5.2009 und 8.-13.6.2009.

Zur Darstellung der jahreszeitlichen Aktivitätsunterschiede beider Jahre wurden die Distanzmessungen aller besenderten Schildkröten aus vier verschiedenen Perioden paarweise miteinander verglichen. Die Daten wurden in folgenden Zeiträumen erhoben: März: 29.3. bis 4.4. in beiden Jahren; April: 17.-24.4.2009 und 17.-27.4.2010; Mai: 16.-22.5.2009 und 14.-22.5.2010; Juni: 8.-13.6.2009 und 5.-11.6.2010. Die Distanzwerte wurden in sechs Kategorien unterteilt und für einen direkten Vergleich in relative Häufigkeiten umgerechnet. Die sechs Distanzkategorien sind: < 10 m / 10-49 m / 50-99 m / 100-149 m / 150-199 m / \geq 200 m. Die Schwankungsbreite eines GPS-Gerätes liegt im besten Fall bei drei bis fünf Metern, sofern der Empfang nicht durch die Vegetation gestört wird und ausreichend Satelliten erfasst werden können. Eine geringe Abweichung in den Koordinaten ist somit möglich, auch wenn sich das GPS exakt am selben Ort befindet wie zur ersten Messung. So konnten, selbst wenn sich die Schildkröten nicht bewegt hatten, geringe Distanzen aus den Koordinaten errechnet werden. Die Kategorie „< 10 m“ wurde so klein gewählt, um diesen Fehler auszuschalten und zeigt daher den Anteil inaktiver Schildkröten an. Bei der Auswertung der Daten wurde außerdem festgestellt, dass nur ein sehr geringer Anteil der besenderten Schildkröten

Distanzen über 200 m zurückgelegt hat. Daher wurde die Kategorie ≥ 200 m als obere Grenze für den jahreszeitlichen Vergleich gewählt und nach oben offen gelassen.

Pro Schildkröte wurden innerhalb einer Saison zwischen 16 und 82 Datenpunkten aufgenommen. Für verlässliche Home-Range-Berechnungen werden mindestens 30, besser noch 50 Datenpunkte pro besondertem Tier empfohlen (Otis und White 1999, Seaman et al. 1999, Kernohan et al. 2001). Diesen Empfehlungen folgend wurden Schildkröten mit weniger als 40 Datenpunkten (drei Tiere) von den Home-Range-Berechnungen ausgeschlossen.

Die Größe der *home ranges* wurde mit der Programmerweiterung „Animal Movement SA v2.04“ in ArcView 3.2 berechnet. Mit einer Kernel-Dichte-Schätzung wurde eine Verteilungsfunktion aus den Datenpunkten berechnet. Dieser Methode liegt die Annahme zugrunde, dass die Verteilung der Datenpunkte die Wahrscheinlichkeit wiedergibt, mit der das beobachtete Tier in einem bestimmten Raum gesichtet wird. Die Datenpunkte werden bezüglich ihrer Sichtungswahrscheinlichkeit gewichtet. Die Gewichtung kann als feste Größe definiert sein (*fixed kernel*) oder sich mit dem Abstand der Datenpunkte verändern (*adaptive kernel*). Der Gewichtungswert wird durch einen Glättungsfaktor (*smoothing factor* oder h-Wert) bestimmt. Ein zu hoch gewählter *smoothing factor* bewirkt eine Überschätzung der *home range*, bei zu niedrigem h-Wert werden die Einzelpunkte unterschätzt und die Ergebnisse fallen zu gering aus. Der h-Wert kann unter Annahme einer bivariaten Normalverteilung der Daten oder durch Berechnung aus den eigenen Daten (*least-square cross-validation*, LSCV) erzeugt werden.

Home-Range-Berechnungen mit „*fixed kernels*“ und LSCV-*smoothing* werden in der Literatur als zuverlässigste Methode dargestellt (Seaman und Powell 1996, Kernohan et al. 2001). Die Methode zeigt sich außerdem unanfällig gegenüber einer Autokorrelation der Daten (De Solla et al. 1999). Alle Verteilungsfunktionen dieser Studie wurden mit *fixed kernels* und einem LSCV-*smoothing* berechnet. Für jede Schildkröte mit mehr als 40 Sichtungspunkten wurden die Flächen der Sichtungswahrscheinlichkeiten von 95, 90, 50 und 10 % berechnet.

Zusätzlich zu den Kernel-Berechnungen wurden aus den äußeren Datenpunkten konvexe Polygone erstellt (*minimum convex polygons*, MCP) und die Flächen bestimmt, die sie umspannen. Diese Methode bietet eine sehr einfache Möglichkeit, eine Fläche zu bestimmen, allerdings fallen bei Home-Range-Schätzungen die Ergebnisse generell zu hoch aus, da vom Tier ungenutzte Areale in die Gesamtfläche mit einfließen (Hansteen et al. 1997). Entsprechend anfällig reagieren MCPs auf Ausreißer. Um diesen Fehler zu minimieren, wurde über das harmonische Mittel eine Ausreißerquote von 5 % bestimmt und vor der Flächenberechnung aus den Daten ausgeschlossen.

Alle Karten wurden in ArcMap 10 erstellt.

2.6.3 Auswertung der Gelegedaten

Zum Vergleich der Legeleistung der beobachteten Schildkröten wurden zunächst die mittleren Gelegegrößen beider Populationen für den gesamten Zeitraum sowie für die einzelnen Untersuchungsjahre bestimmt. Anschließend wurde die mittlere Eimasse für jedes Nest aus den Daten berechnet. In die Vergleiche unterschiedlicher Legeleistungscharakteristika fließen ausschließlich die aus den Erstgelegen erhobenen Daten ein. Dies betrifft die Eianzahl pro Weibchen,

die mittlere Gelegegröße sowie die mittlere Eimasse. Dadurch soll eine Überbewertung der Brutdaten von mehrfach legenden Schildkröten ausgeschlossen werden.

Bei Schildkröten, die mehrmals innerhalb eines Jahres Eier abgelegt haben, wurde die Anzahl der Tage zwischen zwei Eiablagen bestimmt. Eiablagen einer Schildkröte in aufeinanderfolgenden Jahren wurden registriert. Die mittlere Tiefe der Nistgruben beider Populationen wurde miteinander verglichen sowie in Relation zur mittleren Eimasse und zur mittleren Gelegegröße betrachtet.

Um den Einfluss der Lebensbedingungen auf die Reproduktion darzustellen, wurden sieben CP-Weibchen ausgewählt, deren Körpermassen denen der eierlegenden Weibchen im Nationalpark entsprach. Die Körpermassen der WP-Weibchen lagen zwischen 4,5 und 6,3 kg, die CP-Weibchen wogen zwischen 4,3 und 6,3 kg. Die Gewichtsunterschiede der ausgesuchten WP-CP-Paare lagen bei weniger als 100 g (in fünf Fällen) und bei bis zu 240 g (in zwei Fällen). Mit einer Ausnahme war die WP-Schildkröte jeweils das schwerere Tier innerhalb eines Vergleichspaares. Die Ergebnisse aus diesem Vergleich werden unter 3.2.1 diskutiert.

Mit der vorhandenen Infrastruktur in Ifaty-Mangily konnte eine permanente Überwachung der Schildkröten dort eingerichtet werden. Dadurch sind der Datenumfang sowie der Zeitraum der Datenaufnahme bei den Schildkröten in Gefangenschaft deutlich größer. Um die Legeleistung beider Populationen direkt vergleichen zu können, wurden daher nur die von Februar bis Juni aufgenommenen Daten verwendet, damit dem Vergleich der gleiche Zeitraum zugrunde liegt. Die Ergebnisse werden unter Punkt 3.2.3 diskutiert.

Die umfassende Datensammlung aus Ifaty-Mangily stellt allerdings das Potenzial einer Schildkrötenpopulation dar, deren Reproduktionsleistung im Gegensatz zu der wilden Schildkrötenpopulation nicht durch Nahrungs- und Trinkwasserverfügbarkeit beeinflusst ist. Die Gesamtergebnisse der CP-Beobachtungen sind unter 3.2.2 dargestellt.

2.6.4 Auswertung der Schlüpfingsdaten

Die Daten beider Untersuchungsgebiete wurden auf Korrelationen zwischen Körpermasse und Carapaxlänge der Schlüpflinge untersucht. Außerdem wurden die Geburtsgewichte im Zusammenhang mit der mittleren Eimasse sowie der Körpermasse der Muttertiere betrachtet. Neben einem Vergleich des mittleren Schlupfgewichts sowie der mittleren Schlüpfingsgröße beider Populationen wurde geprüft, ob eine zeitabhängige Veränderung des Schlupfgewichtes in den Daten festgestellt werden kann.

2.6.5 Statistische Auswertungen

Zur Auswertung normalverteilter Daten wurden parametrische Tests angewandt; nicht-parametrische Test wurden durchgeführt wenn die erhobenen Daten von der Normalverteilung abwichen. Ein Zusammenhang zwischen der Körpergröße der Weibchen und der mittleren Eimasse pro Gelege wurde in linearer Regression untersucht. Die Verteilung der berechneten Residuen wurde anschließend mittels T-Test verglichen. Weitere T-Tests wurden angewendet zum Vergleich der mittleren Gelegegrößen, der Nistgrubentiefe und der mittleren Eimassen beider Populationen. Die

Inkubationszeit der Schlüpflinge beider Populationen, ihr Schlupfgewicht und ihre Größe wurden jeweils mit T-Tests verglichen, ebenso wie die Home-Range-Größen und Tagesmitteltemperaturen.

In einer Kruskal-Wallis-Analyse wurden die Distanzen aus den drei verschiedenen Wetterperioden verglichen. Anschließend wurden die drei Kategorien paarweise in Mann-Whitney-U-Tests miteinander verglichen. Weitere Vergleiche, die mit diesem Test durchgeführt wurden, umfassen die Verteilung der Distanzen aller Schildkrötensichtungen zwischen den Untersuchungsjahren, die saisonal betrachteten Wanderdistanzen sowie die mittleren Gelegegrößen in WP und CP.

Spearman-Rangkorrelationen wurden durchgeführt, um zeitliche Veränderungen in den Eimassen der Erstgelege zu untersuchen. In Pearson-Korrelationen wurde ein Zusammenhang zwischen Eigröße und Eimasse, Gelegegröße und mittlerer Eimasse sowie der Tiefe der Nistgruben und der jeweiligen Gelegegröße getestet. Die Schlüpflingsgröße wurde auf einen Zusammenhang mit dem Schlupfgewicht, der mittleren Eimasse sowie eine Veränderung im zeitlichen Verlauf getestet.

Der Kolmogorov-Smirnov-Test wurde angewendet, um Abweichungen von der Normalverteilung in den Rohdaten aufzudecken und um die Eizahlen der Erstgelege von WP und CP zu vergleichen.

Die statistischen Auswertungen wurden mit PASW Statistics 18 und SPSS 13.0 durchgeführt.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die Darstellung der Ergebnisse in den folgenden Unterkapiteln entspricht weitgehend der Aufteilung in den veröffentlichten und eingereichten Manuskripten. Die Unterkapitel wurden für eine detaillierte Darstellung weiter unterteilt, um thematische Verknüpfungen herzustellen.

Die entsprechenden Referenzen sind im Text angegeben.

3.1 Reproduktionsleistung in Relation zur Körpergröße

Die beiden untersuchten Populationen zeigen deutliche Unterschiede in ihrer Körpermasse: Die CP-Schildkröten waren signifikant schwerer als die Schildkröten, die in freier Wildbahn beobachtet wurden. Damit einhergehend war die Legeleistung der Schildkröten in Gefangenschaft deutlich größer (Hammer *in press*).

Die Schildkröten in Gefangenschaft stammen aus Beschlagnahmungen und wurden von Wilderern in freier Natur eingesammelt. Infolge selektiver Sammlungen (O'Brien et al. 2003, Leuteritz und Ravolanaivo 2005, Rioux Paquette und Lapointe 2007) bestehen die Gruppen gewilderter Schildkröten hauptsächlich aus adulten Tieren. Dementsprechend verändert sich auch das Größenverhältnis der Tiere in wilden Populationen: Große Individuen sind deutlich unterrepräsentiert (Goodman et al. 2002, Hammer und Ramilijaona 2009). Die Unterschiede in der Körpermasse der beobachteten Schildkröten sind daher in der Herkunft der Tiere begründet, nicht in den unterschiedlichen Lebensbedingungen.

Die größeren CP-Schildkröten legten signifikant schwerere Eier als ihre Vergleichspopulation in freier Wildbahn (Hammer *in press*). Ein Zusammenhang zwischen der Eigröße und der Größe der Weibchen ist bei vielen Schildkrötenarten bekannt (Kuchling 1999) und wurde auch bei *A. radiata* im Reserve Naturelle Cap Saint Marie (CSM) beobachtet (Leuteritz und Ravolanaivo 2005) sowie in der Schwesternart *A. yniphora* (Pedrono et al. 2001). O'Brien (2002) zeigt bei *A. radiata* eine Zunahme des Eigewichts mit dem Alter der Schildkröten. Größendaten dieser Weibchen sind nicht verfügbar, allerdings sind Körpergröße und Alter bei Reptilien generell miteinander gekoppelt (Castanet 1994).

Aus großen Eiern schlüpften signifikant größere Schlüpflinge (Hammer *submitted-a*). Diesen Zusammenhang zeigen auch O'Brien (2002) für *A. radiata* und Pedrono et al. (2001) für *A. yniphora*. Leuteritz et al. (2005) betont die Bedeutung großer Schlüpflinge in einer Umwelt mit unberechenbaren Lebensbedingungen wie sie der madagassische Trockenwald darstellt.

Im Gegensatz zu den WP-Schildkröten, bei denen nur eine Schildkröte zwei Gelege in einer Saison produzierte, wurde *A. radiata* im Reserve CSM regelmäßig bei multiplen Eiablagen beobachtet. Bis zu drei Gelege pro Weibchen wurden gefunden (Leuteritz 2002). Beide Populationen leben in freier Wildbahn unter ähnlichen klimatischen Bedingungen, allerdings sind die Weibchen im Reserve CSM im Mittel schwerer als die WP-Schildkröten (Leuteritz und Ravolanaivo 2005, Hammer *in press*).

Der Vergleich zeigt also eine Steigerung der Reproduktionsleistung weiblicher Strahlenschildkröten mit der Körpergröße und mit zunehmendem Alter der Tiere.

3.2 Vergleich der Reproduktionsleistung WP/CP

3.2.1 Reproduktionsleistung in Abhängigkeit von den Lebensbedingungen

Neben der Körpergröße gibt es zahlreiche weitere Faktoren, die die Reproduktionsleistung von Schildkröten beeinflussen. Wallis et al. (1999) zählen die Nahrungsverfügbarkeit während der Brutsaison und vor der Winterstarre sowie Fettreserven beim Muttertier zu den wichtigsten Einflussfaktoren bei *Gopherus agassizii*. Der Einfluss unbegrenzter Nahrungs- und Trinkwasserverfügbarkeit zeigt sich deutlich, wenn beim Vergleich der CP- und WP-Schildkröten die Körpergröße als Einflussfaktor ausgeschlossen wird. Dieses Unterkapitel bezieht sich daher nur auf die Ergebnisse aus dem Vergleich der Reproduktionsdaten der 14 Schildkröten mit gleicher Körpermasse (Hammer *submitted-a*).

Die mittlere Gelegegröße ist in beiden Populationen gleich und auch die Anzahl der Eier pro Weibchen unterscheidet sich nicht. Die Eier der Schildkröten in Gefangenschaft waren aber deutlich schwerer als in der Vergleichspopulation, außerdem legten vier CP-Schildkröten jeweils zwei Nester, im Gegensatz zu nur einer doppelten Eiablage bei den WP-Schildkröten (Hammer *submitted-a*). Die CP-Schildkröten steigerten demnach ihre Reproduktionsleistung nicht nur über die Anzahl der Nester, sondern vor allem auch über die Größe der Eier.

Demnach hatte die Trinkwasser- und Nahrungsverfügbarkeit einen positiven Einfluss auf die Reproduktionsleistung der CP-Weibchen. Schildkröten gleicher Körpergröße zeigten in Gefangenschaft deutlich höhere Reproduktionsleistungen als in freier Wildbahn.

3.2.2 Reproduktionspotenzial der CP-Schildkröten

Über den gesamten Untersuchungszeitraum zeigten sich die CP-Weibchen äußerst produktiv und legten regelmäßig mehrere Nester pro Saison sowie in aufeinanderfolgenden Jahren an (Hammer *submitted-a*).

Obwohl die gefangenen Schildkröten von natürlichen Einschränkungen wie geringerer Nahrungsverfügbarkeit oder Trinkwasserknappheit während der Trockenperiode unabhängig waren, blieben die Nistaktivitäten saisonal beschränkt. Bei den meisten Tieren und Pflanzen findet die Reproduktion innerhalb eines klar definierten Zeitraumes statt (Brown und Shine 2006), dessen Zeitpunkt durch Faktoren wie Temperatur (Obbard und Brooks 1987, Hart 2004), Regen (Patterson 1991, Madsen und Shine 1999), Tageslänge (Burns 1985, Kumar und Kumar 1991, Chandola-Saklani et al. 2004) und/oder Nahrungsverfügbarkeit (Tinney et al. 2001, Rubenstein und Wikelski 2003) bestimmt wird. Bei den CP-Schildkröten könnten die klimatischen Bedingungen die Saisonalität der Eiablagen bestimmt haben. Eiablagen fanden von Februar bis Oktober statt (Hammer *submitted-a*). In freier Wildbahn legt *A. radiata* von Ende Januar bis August Eier ab (Pedrono 2008). Die CP-Schildkröten waren also in der Lage, die Brutsaison um zwei Monate zu verlängern.

3.2.3 Vergleich der Gelegedaten von Februar bis Juni

Die Reproduktionsleistung beider Schildkrötenpopulationen unterschieden sich deutlich, auch wenn man die Daten aus der verlängerten Beobachtungsperiode in der gefangenen Population (nach Juni) außen vor lässt.

Die CP-Schildkröten legten im Durchschnitt etwa doppelt so viele Eier und 1,6-mal so viele Nester wie die Schildkröten in freier Wildbahn. Insgesamt 10 CP-Schildkröten zeigten multiple Eiablagen in einer Saison. In freier Wildbahn wurde nur eine doppelte Eiablage beobachtet, mit einer Ruhephase von 40 Tagen zwischen beiden Eiablagen. Bei den CP-Schildkröten lag die kürzeste Ruhephase bei 11 Tagen. Die mittlere Gelegegröße war in beiden Populationen gleich groß, aber die Eier der CP-Schildkröten waren im Durchschnitt um ein Fünftel schwerer als die WP-Eier (Hammer *submitted-a*).

Die Schildkröten in Gefangenschaft waren also deutlich produktiver als die Tiere in freier Wildbahn, bezogen auf die Anzahl der Gelege, die Anzahl Eier pro Weibchen und die Größe der Eier. Eine erfolgreiche Reproduktionsleistung bemisst sich aber vor allem an der Anzahl der Nachkommen.

3.2.4 Schlüpflinge aus Gelegen von Februar bis Juni

In einem Zeitraum von fünf Monaten wurden die WP-Eiablagen erfasst. Die Brutsaison bei den CP-Schildkröten erstreckte sich über neun Monate. Im Vergleich dazu schlüpften die Schildkröten beider Populationen innerhalb eines sehr kurzen Zeitraums von 13 (WP) und 55 (CP) Tagen im Dezember und Januar. Die CP-Schlüpflinge schlüpften im Mittel 25 Tage früher, nach 215 Tagen, gegenüber 240 Tagen bei den WP-Schlüpflingen. Über 90 % aller CP-Schlüpflinge stammen aus Nestern, die im Mai oder Juni angelegt wurden, während zwei Drittel der WP-Schlüpflinge aus Nestern von März und April stammen. Die Schlüpflinge zeigten keine Unterschiede bezüglich Körpergröße und Gewicht (Hammer *submitted-a*).

Leuteritz und Ravolanaivo (2005) erklären die zeitgleiche Entwicklung früher und später Nester durch eine Diapause, die durch die kühlere Umgebungstemperatur während der Trockenzeit ausgelöst wird. Demnach setzt die Entwicklung der Eier erst mit Anstieg der Temperaturen zum Ende der Trockenzeit und bei allen Nestern etwa zeitgleich ein. Dadurch ist der Schlupf mit dem Beginn der Regenzeit, dem Zeitpunkt bester Nahrungsverfügbarkeit, gekoppelt (Doody et al. 2001). Dies ist auch bei *A. yniphora* dokumentiert (Pedrono 2008). Bei vielen Reptilien leiten äußere Faktoren den Schlupf ein. Vibrationen können den Schlupf bei Krokodilen (Thorbjarnarson und Hernández 1993) auslösen; heftige Regenfälle initiieren den Schlupf von *Carettochelys insculpta* (Doody et al. 2001). Etwa zwei Wochen vor dem Schlupf im Nationalpark regnete es im Untersuchungsgebiet (15 mm), zum ersten Mal in der beginnenden Regenzeit (Hammer *submitted-a*). Dieses Regenereignis könnte die Schlüpfingsaktivität ausgelöst haben, allerdings war der Schlupf zeitverzögert. Doody (2011) argumentiert, dass durch einen verzögerten Schlupf eine Anpassung an variable Klimabedingungen möglich ist, die Schlüpflinge verlassen das Nest, wenn die äußeren Umstände am günstigsten sind.

Die Schlupfrate in freier Wildbahn war mit 66 % dreimal so hoch wie in Gefangenschaft (Hammer *submitted-a*) und ist damit ähnlich hoch wie im Reserve CSM (Leuteritz 2002) oder in

wilden Populationen der Schwesternart *A. yniphora* (Pedrono et al. 2001). In Gefangenschaft schlüpfen deutlich weniger Schildkröten, und auch hier wurden bei vergleichbaren Studien ähnlich niedrige Werte festgestellt (Burchfield et al. 1980, Behler und Iadecola 1991).

In beiden Untersuchungsgebieten fand die Bebrütung im Bodensubstrat statt und wurde von der Umgebungstemperatur gesteuert. Eine Störung der Embryonalentwicklung durch ein falsches Handling der Eier bei der Datenaufnahme (Burchfield et al. 1980, Leuteritz und Ravolanaivo 2005) ist unwahrscheinlich, da die Datenaufnahmen in beiden Gebieten mit größter Sorgfalt und von der selben Person durchgeführt wurden. Es scheint somit naheliegend, dass weitere Faktoren die Brutentwicklung beeinflussen und diese mit den vorliegenden Datenaufnahmen nicht erfasst wurden.

3.3 Bewegungsmuster und Raumanpruch

Die Bewegungsmuster der besenderten Weibchen werden im Zusammenhang mit den Wetterdaten der beiden Untersuchungsjahre dargestellt. Der Vergleich dieser Daten spiegelt die Variabilität des madagassischen Lokalklimas wider (Dewar und Richard 2007).

Das Jahr 2009 war kühler und regenreicher, gegenüber 2010 wurde im Vergleichszeitraum fast die doppelte Niederschlagsmenge gemessen. Der Monat April blieb in beiden Jahren komplett trocken; 2009 fielen etwa drei Viertel der gesamten Niederschläge vor dieser Trockenperiode, 2010 war es nur ein Viertel (Hammer *submitted-b*). Diese Unterschiede beeinflussten die Bewegungsmuster der Schildkröten beider Jahre.

Im feuchteren Jahr (2009) waren die Schildkröten mobiler: 2010 verdoppelte sich der Anteil der Distanzen unter 10 m, die Schildkröten wurden doppelt so oft am gleichen Ort wiedergefunden. Kurze Wanderdistanzen dominierten in den Daten: In beiden Jahren lagen etwa 98 % aller Distanzwerte unter 200 m (Hammer *submitted-b*). Bei nordamerikanischen Gopherschildkröten wurden kurze Wiederfangdistanzen gemessen (McRae et al. 1981, O'Connor 1994, Duda et al. 1999). Die kontinentalafrikanische *Stigmochelys pardalis* (auch *Geochelone pardalis*) ist die nächste Verwandte der madagassischen Landschildkröten (Caccone et al. 1999, Palkovacs 2002), sie zeigt ebenfalls ein standorttreues Bewegungsmuster (McMaster und Downs 2009). Die mittleren Wanderdistanzen waren im trockenen Jahr 2010 signifikant kürzer. Beim Vergleich verschiedener Wetterperioden wurde eine Steigerung der Wanderdistanzen an Regentagen festgestellt (Hammer *submitted-b*). *Gopherus berlandieri* wird bei beginnendem Regen aktiv (Rose und Judd 1975). Strang (1983) berichtet von einer regenabhängigen Aktivität bei *Terrapene carolina* und von einem Zusammenhang zwischen Aktivität und Luftfeuchte bei *Clemmys insculpta*. Die WP-Schildkröten, die sich hauptsächlich im sandigen Substrat aufhielten, wurden an Regentagen in den Ausläufern des Kalkplateaus gefunden, entsprechend wurden an diesen Tagen auch größere Wanderdistanzen gemessen. Die Kalkplatten, die dort den Boden bedecken, haben viele Löcher, in denen sich Regenwasser sammelt, das dann auch noch einige Tage nach dem Niederschlagsereignis verfügbar ist. Die verfügbaren Habitate im Nationalpark wurden von *A. radiata* für unterschiedliche Aktivitäten genutzt, sie wechselten regelmäßig zwischen Sandbodenhabitat und Kalkplateau. Sieben der zehn Nester wurden im Sandhabitat angelegt (Hammer *submitted-b*). Bei fünf Schildkröten, die im Sand

nisteten, lag das Home-Range-Gebiet größtenteils im Kalkhabitat. Die WP-Schildkröten verließen ihre angestammte *home range* sehr gezielt auf der Suche nach einem Nistplatz. Zwei der doppelt beobachteten Schildkröten legten in beiden Untersuchungsjahren Eier (Hammer *submitted-a*). Sie legten ihre Gelege in einer Entfernung von etwa 90 Metern zum Nest des Vorjahres ab (Hammer *submitted-b*). Gute Navigationsfähigkeiten, insbesondere bei der Migration zum Brutgebiet, sind auch bei *Chelydra serpentina* (Obbard und Brooks 1980) oder den Meeresschildkröten (Pough et al. 1998, Nichols et al. 2000) dokumentiert.

Die WP-Schildkröten zeigten eine ausgeprägte Standorttreue zwischen beiden Jahren. Neun Schildkröten, die bereits im ersten Jahr besendert wurden, konnten 2010 wiedergefunden und erneut beobachtet werden. Bei allen Tieren, die 2009 und 2010 besendert wurden, überlappen sich die Home-Range-Gebiete beider Jahre deutlich (Hammer *submitted-b*). Im Gegensatz zu den Distanzmessungen war die mittlere *home range* 2009 größer als 2010, ein gegenteiliges Ergebnis wurde nach Ausschluss der Schildkröte B 02 erzielt. Dieses Weibchen zeigte in beiden Jahren ein außergewöhnliches Wanderverhalten. Ihre täglichen Distanzen unterschieden sich nicht von denen der anderen Schildkröten, trotzdem beanspruchte sie ein deutlich größeres Gebiet (2009: 24,5 ha; 2010: 39,3 ha). Die anderen Schildkröten beanspruchten Flächen von 0,5 bis 6,3 ha in beiden Jahren, der Mittelwert ohne B 02 lag bei 2,9 ha (2009) und 2,3 ha (2010; entsprechend der Kernel 95 %-Schätzungen, Hammer *submitted-b*). Home-Range-Studien zeigen oft größere Schwankungen zwischen Einzelindividuen, wie zum Beispiel bei den Landschildkröten *Psammodromus geometricus* (Hofmeyr et al. 2012) und *A. yniphora* (Smith et al. 1999b) oder in Untersuchungen an Vögeln oder Säugetieren (Börger et al. 2006, Saïd et al. 2009). Neben individuellen Schwankungen wird die Home-Range-Größe auch durch Nahrungsverfügbarkeit (Diemer 1992, Duda et al. 1999, McMaster und Downs 2009, Saïd et al. 2009) und/oder das Paarungsverhalten einer Art beeinflusst (Madsen 1984, Durner und Gates 1993). Ein größerer Raumanspruch der männlichen Schildkröten (Rose und Judd 1975, O'Connor 1994, Smith et al. 1999b, Harless et al. 2009) und das Überlappen der *home ranges* beider Geschlechter begünstigen ein polygynes Paarungssystem.

3.4 Fazit

Große Schildkröten legten mehr Eier, vorteilhafte Lebensbedingungen förderten ebenfalls die Reproduktionsleistung bei *A. radiata*. Und beide Faktoren wirkten bei den CP-Schildkröten zusammen.

Doch obwohl die Schildkröten in Gefangenschaft eine größere Reproduktionsleistung zeigten, blieb der Schlupferfolg weit hinter der Vergleichspopulation zurück. O'Brien (2002) vermutet, der Grund für eine schlechtere Schlupfrate sei in der Gefangenschaft selbst begründet. In Gefangenschaft gehaltene Schildkröten bekommen oftmals falsches, vor allem zu nährstoffreiches Futter (vgl. Zovickian 1973). Die natürliche Nahrung der Strahlenschildkröte besteht überwiegend aus Gräsern (Leuteritz 2003). Im *Village des Tortues* wurden die Schildkröten ausschließlich mit *Leptadenia madagascariensis* gefüttert. Langfristig ist diese Ernährung zu einseitig; über die Nahrungsqualität im *Village des Tortues* gibt es aber bislang keine Daten. Warner et al. (2007) zeigen den Einfluss

schlechter Nahrungsqualität auf die Fortpflanzung bei *Amphibolurus muricatus*: Schlecht ernährte Weibchen produzierten kleine Schlüpflinge mit einem erhöhten Anteil Männchen.

Möglicherweise ergibt sich aber auch durch die Gehegehaltung und die hohe Zahl der Tiere auf begrenztem Raum eine Stresssituation für die Schildkröten. Bei der Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*) wirkt sich ein erhöhter Corticoid-Spiegel negativ auf den Schlupferfolg aus (Saino et al. 2005). Hayward und Wingfield (2004) zeigen, dass Stresshormone bei *Coturnix coturnix japonica* (Japanische Wachtel) vom Muttertier auf das Ei übertragen werden; Schlüpflinge, die während der Inkubation einem erhöhten Stresslevel ausgesetzt waren, hatten geringere Schlupfgewichte und schlechtere Zuwachsraten als die Tiere einer Vergleichsgruppe. Bei Gopherschildkröten (*Gopherus polyphemus*) wurden erhöhte Corticoid-Spiegel nachgewiesen, wenn die Tiere über einen längeren Zeitraum in einer Lebendfalle festsaßen (Ott et al. 2000). Ott et al. (2000) konnten außerdem deutlich höhere Anteile verschiedener Sexualhormone in Blutproben von wilden *G. polyphemus* nachweisen als in einer vergleichbaren Studie mit Schildkröten in Gefangenschaft. Über den Einfluss von Stresshormonen auf die Fortpflanzung bei Schildkröten ist bislang nichts bekannt.

In freier Wildbahn zeigten die großen *A. radiata*-Weibchen im Reserve CSM hohe Legeleistungen in Kombination mit hohen Schlupfraten (Leuteritz 2002). Große Eier enthalten mehr Nährstoffe, infolgedessen versprechen sie einen besseren Reproduktionserfolg und bessere Überlebenschancen des Schlüpfings (Pedrono et al. 2001, Swingland 1977). Das unterstreicht wiederum die Bedeutung großer Weibchen für die Reproduktionsleistung einer Population. Viele Schildkrötenarten sind bereits unter natürlichen Bedingungen auf eine lange Reproduktionsphase der adulten Tiere angewiesen, um die hohen Verluste der Schlüpflingsterblichkeit auszugleichen (Schlaepfer et al. 2005). Das Absammeln einiger adulter Individuen kann eine Schildkrötenpopulation bereits nachhaltig beeinflussen (Congdon et al. 1994, Heppel 1998). Mit abnehmenden Populationsdichten wird wahrscheinlich die Anzahl der Verpaarungen und dadurch auch die Reproduktionsleistung jedes einzelnen Tieres abnehmen, wenn sich die Geschlechtspartner seltener begegnen. Bei Randpopulationen von *A. radiata* zeigen sich bereits die Auswirkungen menschlicher Nutzung (Goodman et al. 2002, Hammer und Ramilijaona 2009). Die Reproduktionsleistung wilder Schildkrötenpopulationen wird auch zukünftig weiter abnehmen, da durch gezielte Sammlung großer Weibchen die produktivsten Eierlegerinnen aus der Natur entnommen werden.

In ihrem rezenten Verbreitungsgebiet war die Strahlenschildkröte bislang durch ein *fady* vor Wilderei und kommerzieller Nutzung geschützt (Rioux Paquette et al. 2009). Solche *fadys* bilden möglicherweise das effektivste und dauerhafteste Werkzeug für den Artenschutz in Madagaskar, da sie aus Überlieferungen der Vorfahren übernommen wurden und eine breite Akzeptanz innerhalb der lokalen Bevölkerung finden (Jones et al. 2008). Wahrscheinlich ist das bisherige Überleben der Strahlenschildkröte auf dieses *fady* zurückzuführen (Nussbaum und Raxworthy 2000). Allerdings ist der Ursprung eines *fadys* selten im Umweltschutz begründet (Jones et al. 2008). Die lokalen Ethnien der Mahafaly und Antandroy zeigen durch das *fady* zwar kaum Neigungen, die Schildkröten als Ressource zu nutzen, die Bedeutung des *fadys* wird aber regional unterschiedlich interpretiert. Rioux Paquette et al. (2009) berichten, dass die Bauern mancher Regionen in den Strahlenschildkröten einen Schädling sehen, der die Ernte wegfrisst; sie würden es daher begrüßen, wenn Wilderer ihnen die Schildkröten vom Acker absammelten.

In erster Linie sammeln Wilderer große Schildkröten (O'Brien et al. 2003, Leuteritz und Ravolanaivo 2005, Rioux Paquette und Lapointe 2007). Durch natürliche Auslese werden meist größere Individuen begünstigt, sie zeigen ein höheres Reproduktionspotenzial; allerdings zielt selektive Bejagung gerade auf diese Individuen ab (Coltman 2008). Viele Tierarten entwickeln unter selektivem Prädationsdruck eine verfrühte Geschlechtsreife. Diese Mechanismen sind bei verschiedenen Fischen (Grift et al. 2003, Olsen et al. 2004, Swain et al. 2007) nachgewiesen. Owens und Owens (2009) dokumentieren eine verfrühte Geschlechtsreife bei *Loxodonta africana*. Rioux Paquette und Lapointe (2007) geben zu bedenken, dass eine entwicklungsbedingte Veränderung auch bei *A. radiata* möglich wäre. Aufgrund der massiven Sammlungen, bei denen auch auf Tiere zurückgegriffen wird, die noch nicht geschlechtsreif sind (R. Walker persönliche Kommunikation) ist jedoch nicht mit einer Anpassung an die rapide voranschreitende Veränderung der Populationsstruktur zu rechnen.

Neben den lokalen Märkten stellen aktuell vor allem die internationalen Tiermärkte eine wachsende Bedrohung für den Bestand wilder Strahlenschildkröten dar. Nicht nur *A. radiata*, sondern auch *A. yniphora*, *P. arachnoides* sowie weitere madagassische Reptilien und Amphibien werden außer Landes geschmuggelt und gehandelt (Todd 2011). Geschmuggelte Tiere können preisgünstiger angeboten werden als Nachzuchten (Todd 2011), zumal bei Schildkröten generell schlechtere Nachzuchtquoten erzielt werden als bei anderen Reptilienarten (Mattioli et al. 2006). Thailand hat eine führende Position auf dem illegalen Tiermarkt, und der größte Anteil der nach Thailand eingeschmuggelten Tiere stammt aus Madagaskar (Nijman und Shepherd 2011). Dort verlagert sich der Handel zunehmend ins Internet, insbesondere bei madagassischen Chamäleons, und wird dadurch schwerer kontrollierbar (Todd et al. 2011).

Die Strahlenschildkröte ist ebenso wie die beiden anderen Schildkrötenarten bei der CITES im Anhang I gelistet und unterliegt damit einem weltweiten, generellen Handelsverbot (Todd 2011, CITES 2012). Immer wieder werden Vorschläge hervorgebracht, dieses Verbot zu lockern und *A. radiata* auf CITES II zurückzustufen, um einen kontrollierten Handel zu erlauben und dadurch die Wilderei dieser Schildkrötenart zu unterbinden (Lewis 1995, Nussbaum und Raxworthy 2000). Eine nachhaltige Sammlung der Schildkröten müsste dabei gewährleistet sein, bei gleichbleibend hohem Gewinnfaktor für die lokale Bevölkerung. Wenn die Bevölkerung vor Ort einen Vorteil davon hätte, diese Schildkröten im lokalen Wald zu finden, dann hätte sie wahrscheinlich auch ein größeres Interesse daran die Art zu schützen (Ganzhorn 2011). Allerdings ist es fraglich, ob die Umstrukturierung eines weltweiten Artenschutzabkommens mit den rapiden Aktivitäten madagassischer und internationaler Schildkrötensammler mithalten kann. Leuteritz et al. (2005) geben zu bedenken, dass mit einem hohen zeitlichen Aufwand gerechnet werden müsse, bevor Einnahmen aus der Schildkrötenzucht erzielt werden könnten.

Artenschutzmaßnahmen zum Erhalt der Strahlenschildkröte sollten daher vor allem den Erhalt ihrer natürlichen Lebensräume zum Ziel haben (Leuteritz et al. 2005). Pedrono (2011) kritisiert, dass sich bisherige Artenschutzprojekte madagassischer Schildkröten ausschließlich auf Nachzuchten in Gefangenschaft konzentriert haben. Die rasante Abnahme wilder Schildkrötenpopulationen kann dadurch nicht gestoppt werden. Durch Kontrollstationen an Knotenpunkten der Hauptstrassen und Kontrollen von Fischerbooten könnte der Handel mit Schildkröten in Madagaskar allerdings

erschwert werden: Die lokalen Preise für Schildkrötenfleisch würden ansteigen, dadurch könnten wiederum potenzielle Käufer abgeschreckt werden (Leuteritz et al. 2005). Jones et al. (2008) schlagen vor, bestehende *fadys* stärker in Umweltschutzprogrammen zu beachten und diese im Sinne des Umweltschutzes zu nutzen. Bei gleichbleibend hoher Ausbeutung der wilden Populationen wird *A. radiata* in freier Wildbahn unweigerlich aussterben (O'Brien et al. 2003). Bislang findet man noch eine große Anzahl Strahlenschildkröten in ihrem Kernverbreitungsgebiet. Allerdings müssen zeitnah grundlegende Veränderungen stattfinden, um den Bestand von *A. radiata* zu sichern.

4. Referenzen

- Auffenberg, W. (1978):** Courtship and breeding behaviour in *Geochelone radiata* (Testudines: Testudinidae).
- Behler, J.L. und Iadecola, J. (1990):** A review of the captive breeding program for the radiated tortoise at the New York Zoological Society's Wildlife Survival Center. In: Proceedings of the Symposium on Turtles & Tortoises: Conservation and Captive Husbandry. S. 160-162. Beaman, K.R., Caporaso, F. McKeown, S., Graff M.D. (Hrsg.). Chapman University, USA.
- Benton, M.J. und Donoghue, P.C.J. (2007):** Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution* 24(1):26-53.
- Blanc-Pamard, C. (2009):** The Mikea Forest under threat (southwest Madagascar): How public policy leads to conflicting territories. *Field Actions Science Reports* Vol. 3. <<http://factsreports.revues.org/341>>. Letzter Zugriff am 20.8.2012.
- Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. und Coulson, T. (2006):** Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* 75(6):1393-1405.
- Brown, G.P. und Shine, R. (2006):** Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology* 87(1):133-143.
- Bull, J.J. (1980):** Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology* 55:3-21.
- Burchfield, P.M., Doucette, C.S. und Beimler, T.F. (1980):** Captive management of the radiated tortoise *Geochelone radiata* at Gladys Porter Zoo, Brownsville. *International Zoological Yearbook* 20:1-6.
- Burns, J.R. (1985):** The effect of low-latitude photoperiods on the reproduction of female and male *Poeciliopsis gracilis* and *Poecilia sphenops*. *Copeia* 4:961-965.
- Caccone, A., Amato, G., Gratry, O.C., Behler, J. und Powell, J.R. (1999):** A molecular phylogeny of four endangered Madagascar tortoises based on MtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:1-9.
- Cao, Y., Sorenson, M.D., Kumazawa, Y., Mindell, D.P. und Hasegawa, M. (2000):** Phylogenetic position of the turtles among amniotes: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Gene* 259:139-148.
- Castanet, J. (1994):** Age estimation and Longevity in Reptiles. *Gerontology* 40:174-192.
- Chandola-Saklani, A., Thapliyal, A., Negi, K., Diyundi, S.C. und Choudhary, B. (2004):** Daily increments of light hours near vernal equinox synchronize circannual testicular cycle of tropical spotted munia. *Chronobiology International* 21:553-569.
- Chiari, Y., Cahais, V., Galtier, N. und Delsuc, F. (2012):** Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). *BMC Biology* 10:65.
- CITES (2012):** The CITES appendices. <<http://www.cites.org/eng/app/index.php>>. Letzter Zugriff am 20.8.2012.

- Coltman, D.W. (2008):** Evolutionary rebound from selective harvesting. *Trends in Ecology and Evolution* 23(3):117-118.
- Congdon, J.D. und Tinkle, D.W. (1982):** Reproductive energetics of the painted turtle (*Chrysemis picta*). *Herpetologica* 38:228-237.
- Congdon, J.D., Dunham, A.E., van Loben Sels, R.C. (1994):** Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist* 34:397-408.
- De Solla, S.R., Bonduriansky, R. und Brooks, R.J. (1999):** Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology* 68:221-234.
- Dewar, R.E. und Richard, A.F. (2007):** Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *PNAS* 104(34):13723-13727.
- Diemer, J.E. (1992):** Home range and movements of the tortoise *Gopherus polyphemus* in Northern Florida. *Journal of Herpetology* 26(2):158-165.
- Doody, J.S. (2011):** Environmentally cued hatching in reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 51(1):49-61.
- Doody, J.S., Georges, A., Young, J.E., Welsh, M.A., Pauza, M.D., Pepper, A.L. und Alderman, R.L. (2001):** Embryonic aestivation and emergence behaviour in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*. *Canadian Journal of Zoology* 79:1062-1072.
- Duda, J.J., Krzysik, A.J. und Freilich, J.E. (1999):** Effects of drought on desert tortoise movement and activity. *Journal of Wildlife Management* 63(4):1181-1192.
- Durner, G.M. und Gates, J.E. (1993):** Spatial ecology of black rat snakes on Remington farms, Maryland. *Journal of Wildlife Management* 57(4):812-826.
- Ewert, M.A. (1985):** Embryology of turtles. In: *Biology of the Reptilia*, Vol. 14. S. 77-267. Gans, C., Billet, F. Maderson, P. (Hrsg.). John Wiley, New York.
- Fenn, M. (2003):** The spiny forest ecoregion. In: *The Natural History of Madagascar*. S. 1525-1530. Goodman, S.M., Benstead, J.P. (Hrsg.). The University of Chicago Press. USA.
- Fordham, D., Georges, A. und Corey, B. (2006):** Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity. *Functional Ecology* 20:670-677.
- Ganzhorn, J.U., Lowry, P.P.II, Schatz, G.E. und Sommer, S. (2001):** The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx* 35(4):346-348.
- Ganzhorn, J.U. (2011):** Conservation through payments for an ecosystem service? *Madagascar Conservation & Development* 6(2):55-56.
- Girling, J.E. (2002):** **The reptilian oviduct:** A review of structure and function and directions for future research. *Journal of Experimental Zoology* 293:141-170.
- Glaw, F. und Vences, M. (2007):** *A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar*. Third Edition. Vences & Glaw Verlag, Köln.

- Goodman, S.M., Raherilalao, M.J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A.P., Razakarivony, H.V. Soarimalala, V. (2002):** Inventaire des Vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala* 28:1-36.
- Grift, R.E., Rijnsdorp, A.D., Barot, S., Heino, M. und Dieckmann, U. (2003):** Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. *Marine Ecology Progress Series* 257:247-257.
- Hammer, J.M. (in press):** Do big females produce bigger eggs? The influence of female body mass on egg mass in *Astrochelys radiata*. In: *Turtles on the Brink in Madagascar; Proceedings of two Workshops on Status and Conservation of Malagasy Tortoises and Freshwater Turtles*. Castellano, C.M., Randriamahazo, H., Lewis, R.E., Mittermeier, R.A., Hudson, R. und Rhodin, A.G.J. (Hrsg.). *Chelonian Research Monographs*.
- Hammer, J.M. (submitted-a):** Reproduction as a function of living conditions: the breeding biology of the radiated tortoise (*Astrochelys radiata*) under natural and semi-natural conditions within southwest Madagascar. *Journal of Herpetology*.
- Hammer, J.M. (submitted-b):** Home range size and movement patterns in female radiated tortoises (*Astrochelys radiata*) in Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Amphibia-Reptilia*.
- Hammer, J.M. und Ramilijaona, O. (2009):** Population study on *Astrochelys radiata* (Shaw, 1802) in the Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Salamandra* 45(4):219-232.
- Hansteen, T.L., Andreassen, H.P. und Ims, R.A. (1997):** Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 61(2):280-290.
- Harless, M.L., Walde, A.D., Delaney, D.K., Pater, L.L. und Hayes W.K. (2009):** Home range spatial overlap, and burrow use of the desert tortoise in the West Mojave Desert. *Copeia* 2:378-389.
- Harper, G.J., Steininger, M.K., Tucker, C.J., Juhn, D. und Hawkins, F. (2007):** Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation* 34(4):1-9.
- Hart, R.C. (2004):** Cladoceran periodicity patterns in relation to selected environmental factors in two cascading warm-water reservoirs over a decade. *Hydrobiologia* 526:99-117.
- Hayward, L.S. und Wingfield, J.C. (2004):** Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology* 135:365-371.
- Hedges, S.B. (2012):** Amniote phylogeny and the position of turtles. *BMC Biology* 10:64.
- Hedges, S.B. und Poling, L.L. (1999):** A molecular phylogeny of reptiles. *Science* 283:998-1001.
- Heinle, N. und Bidmon, H.-J. (2006):** Raising and breeding the Madagascar radiated tortoise, *Geochelone radiata* (Shaw, 1802): several years of maintenance and successful reproduction after adapting egg incubation temperatures to the climatic conditions of their natural habitat. In: *Turtles: Proceedings: International Turtle & Tortoise Symposium, Vienna 2002*. Artner, H., Farkas, B., Loehr, V. (Hrsg.). Edition Chimaira, Germany.

- Heppel, S.S. (1998):** Application on life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 2:367-375.
- Highfield, A.C. (1996):** Practical Encyclopedia of Keeping and Breeding Tortoises and Freshwater Turtles. Carapace Press. England.
- Hofmeyr, M., van Bloemenstein, U., Henen, B. und Weatherby C. (2012):** Sexual and environmental variation in the space requirements of the critically endangered geometric tortoise, *Psammobates geometricus*. *Amphibia-Reptilia* 33:185-197.
- Iadecora, J., Behler, J.L. und Holmstrom, W. (1990):** Radiated tortoise (*Geochelone radiata*) egg deposition and incubation data from the New York Zoological Society's Wildlife Survival Center. *AAZPA Annual Conference Proceedings* 1990:101-106.
- IUCN (2012):** The IUCN red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Letzter Zugriff am 17.8.2012.
- Iwabe, N., Hara, Y., Kumazawa, Y., Shibamoto, K., Saito, Y., Miyata, T. und Katoh, K. (2005):** Sister group relationship of turtles to the bird-crocodylian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution* 22(4):810-813.
- Jones, J.P.G., Andriamarivololona, M.M. und Hockley, N. (2008):** The importance of taboos and social norms to conservation in Madagascar. *Conservation Biology* 22(4):976-986.
- Kennet, R.M., Christian, K. und Pritchard, D. (1993):** Underwater nesting by the tropical freshwater turtle, *Chelodina rugosa* (Testudinata: Chelidae). *Australian Journal of Zoology*. 41:47-52.
- Kernohan, B.J., Gitzen, R.A. und Millspaugh, J.J. (2001):** Analysis of animal space use and movements. In: *Radio tracking and Animal Populations*. S. 125-166. Millspaugh, J.J., Marzluff, J.M. (Hrsg.). Academic Press.
- Kohring, R.R. (1995):** Reflections on the origin of the amniote egg in the light of reproductive strategies and shell structure. *Historical Biology* 10:259-275.
- Kuchling, G. (1999):** *The Reproductive Biology of the Chelonia*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Kumazawa, Y. und Nishida, M. (1999):** Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology and Evolution* 16(6):784-792.
- Kumar, B.S. und Kumar, V. (1991):** Seasonal reproduction in subtropical brahminy myna, *Sturnus pagodarum*: Role of photoperiod. *General and comparative Endocrinology* 83:354-365.
- Lee, M.S.Y. (2001):** Molecules, morphology, and the monophyly of diapsid reptiles. *Contributions to Zoology* 70(1). <<http://dpc.uba.uva.nl/ctz/vol70/nr01/art01>>. Letzter Zugriff am 21.8.2012.
- Leuteritz, T.E.J. (2002):** Distribution, Status, and reproductive biology of the radiated tortoise, *Geochelone radiata* (Shaw, 1802) in southwest Madagascar. Unveröffentlichte Doktorarbeit, George Mason University, USA.
- Leuteritz, T.E.J. (2003):** Observations on diet and drinking behaviour of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in southwest Madagascar. *African Journal of Herpetology* 52(2):127-130.

- Leuteritz, T.E.J. und Ravolanaivo, R. (2005):** Reproductive ecology and egg production of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) in southern Madagascar. *African Zoology* 40:233-242.
- Leuteritz, T.E.J., Lamb, T. und Limberaza, J.C. (2005):** Distribution, status, and conservation of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in Madagascar. *Biological Conservation*. 124:451-461.
- Lewis, R.E. (1995):** Status of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*). Unveröffentlichter Bericht. WWF Madagaskar.
- Lingard, M., Raharison, N., Rabakonandrianina, E., Rakotoarisoa, J.-A. und Elmqvist, T. (2003):** The role of local taboos in conservation and management of species: the radiated tortoise in southern Madagascar. *Conservation and Society* 1:223-246.
- Litzgus, J.D., Bolton, F. und Schulte-Hostedde, A.I. (2008):** Reproductive output depends on body condition in spotted turtles (*Clemmys guttata*). *Copeia* 1:86-92.
- Loehr, V.J.T., Henen, B.T. und Hofmeyr, M.D. (2004):** Reproduction of the smallest tortoise, the Namaqualand Speckled Padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica* 60:444-454.
- Madsen, T. (1984):** Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia* 3:707-713.
- Madsen, T. und Shine, R. (1999):** Rainfall and rats: climatically-driven dynamics of a tropical rodent population. *Australian Journal of Ecology* 24:80-89.
- Mannen, H. und Li, S.S. (1999):** Molecular evidence for a clade of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13:144-148.
- Mattioli, F., Gili, C. und Andreone, F. (2006):** Economics of captive breeding applied to the conservation of selected amphibian and reptile species from Madagascar. *Natura – Società italiana di Scienze Naturali, Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 95(2):67-80.
- McMaster, M.K. und Downs, C.T. (2009):** Home range and daily movement of leopard tortoises (*Stigmochelys pardalis*) in the Nomo-Karoo, South Africa. *Journal of Herpetology* 43(4):561-569.
- McRae, W.A., Landers, J.L. und Garner, J.A. (1981):** Movement patterns and home range of the gopher tortoise. *American Midland Naturalist* 106(1):165-179.
- Mortimer, J.A. und Carr, A. (1987):** Reproduction and migrations of the Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1:103-113.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., und Kent, J. (2000):** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nagy, Z.T., Sonet, G., Glaw, F. und Vences, M. (2012):** First large-scale DNA barcoding assessment of reptiles in the biodiversity hotspot of Madagascar, based on newly designed COI primers. *PLoS ONE* 7:e34506.
- Nichols, W.J., Resendiz, A., Seminoff, J.A. und Resendiz, B. (2000):** Transpacific migration of a loggerhead turtle monitored by satellite telemetry. *Bulletin of Marine Science* 67(3):937-947.
- Nijman, V. und Shepherd, C.R. (2011):** The role of Thailand in the international trade in CITES-listed live reptiles and amphibians. *PLoS ONE* 6(3):e17825.

- Nussbaum, R.A. und Raxworthy, C.J. (2000):** Commentary on conservation of “Sokatra”, the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) of Madagascar. Amphibian and Reptile Conservation 2:6-14.
- Obbard, M.E. und Brooks, R.J. (1980):** Nesting migrations of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). Herpetologica 36(2):158-162.
- Obbard, M.E. und Brooks, R.J. (1987):** Prediction of the onset of the annual nesting season of the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. Herpetologica 43:324-328.
- O’Brien, S.H. (2002):** Population dynamics and exploitation of the radiated tortoise *Geochelone radiata* in Madagascar. Unveröffentlichte Doktorarbeit, University of Cambridge, England.
- O’Brien, S., Emahalala, E.R., Beard, V., Rakotondrainy, R.M., Reid, A., Raharisoa, V. und Coulson, T. (2003):** Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. Oryx 37:338-343.
- O’Connor, M.P., Zimmerman, L.C., Rouby, D.E., Bulova, S.J. und Spotila, J.R. (1994):** Home range size and movements by desert tortoises, *Gopherus agassizii*, in the eastern Mojave Desert. Herpetological Monographs 8:60-71.
- Olsen, E.M., Heino, M., Lilly, G.R., Morgan, M.J., Brattey, J., Ernande, B. und Dieckmann, U. (2004):** Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. Nature 428:932-935.
- Otis, D.L. und White, G.C. (1999):** Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. Journal of Wildlife Management 63(3):1039-1044.
- Ott, J.A., Mendca, M.T., Guyer, C. und Michener, W.K. (2000):** Seasonal changes in sex and adrenal steroid hormones of Gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). General and Comparative Endocrinology 117:299-312.
- Owens, M.J. und Owens, D. (2009):** Early age reproduction in female savanna elephants (*Loxodonta africana*) after severe poaching. African Journal of Ecology 47:214-222.
- Packard, M.J., Packard, G.C. und Boardman, T. (1982):** Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. Herpetologica 38(1):136-155.
- Palkovacs, E.P., Gerlach, J. und Caccone, A. (2002):** The evolutionary origin of Indian Ocean tortoises (*Dipsoschelys*). Molecular Phylogenetics and Evolution 24:216-227.
- Palmer, B.D., Demarco, V.G., Guillette, L.J. Jr. (1993):** Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard, *Sceloporus woodi*. Journal of Morphology 217:205-217.
- Patterson, J.W. (1991):** Rainfall and reproduction in females of the tropical lizard *Mabuya striata striata*. Oecologia 86:419-423.
- Pedrono, M. (2008):** The Tortoises and Turtles of Madagascar. Natural History Publications, Borneo.
- Pedrono, M. (2011):** Wasted efforts: why captivity is not the best way to conserve species. Madagascar Conservation & Development 6(2):57-59.
- Pedrono, M. und Smith, L.L. (2003):** Testudinae, land tortoises. In: The Natural History of Madagascar. S. 951-956. Goodman, S.M., Benstead, J.P. (Hrsg.). The University of Chicago Press. USA.

- Pedrono, M., Smith, L.L., Sarovy, A., Bourou, R. und Tiandray, H. (2001):** Reproductive ecology of the ploughshare tortoise (*Geochelone yniphora*). *Journal of Herpetology* 35:151-156.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. und Wells, K.D. (1998):** *Herpetology*. Prentice Hall Inc. Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Pritchard, P.C.H. (1979):** *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H. Publications, Inc. Ltd, USA.
- Ratovonamana, Y.R., Rajeriarison, C., Roger, E. und Ganzhorn, J.U. (2011):** Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, southwestern Madagascar. *Malagasy Nature* 5:14-38.
- Razafindrakoto, L. (2008):** De Mayotte à Ifaty – un rapatriement exemplaire. *La Tortue* 81:36-43.
- Reisz, R.R. (1997):** The origin and early evolutionary history of amniotes. *Trends in Ecology and Evolution* 12:218-222.
- Rieppel, O. und De Braga, M. (1996):** Turtles as diapsid reptiles. *Nature* 384:453-455.
- Rieppel, O. und Reisz, R.R. (1999):** The origin and early evolution of turtles. *Annual review of Ecology and Systematics* 30:1-22.
- Rioux Paquette, S. und Lapointe, F.-J. (2007):** The use of shell morphometrics for the management of the endangered Malagasy radiated tortoise (*Geochelone radiata*). *Biological Conservation* 134:31-39.
- Rioux Paquette, S., Ferguson, B.H., Lapointe, F.-J. und Louis, E.E. Jr. (2009):** Conservation genetics of the radiated tortoise (*Astrochelys radiata*) population from Andohahela National Park, southeast Madagascar, with a discussion on the conservation of this declining species. *Chelonian Conservation and Biology* 8(1):84-93.
- Rose, F.L. und Judd, F.W. (1975):** Activity and home range size of the Texas tortoise, *Gopherus berlandieri*, in southern Texas. *Herpetologica* 31(4):448-456.
- Rubenstein, D.R. und Wikelski, M. (2003):** Seasonal changes in food quality: a proximate cue for reproductive timing in marina iguanas. *Ecology* 84:3013-3023.
- Said, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoïn, G., Delorme, D. und Roux, C. (2009):** What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* 118:1299-1306.
- Saino, N., Romano, M., Ferrari, R.P., Martinelli, R., und Møller, A.P. (2005):** Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *Journal of Experimental Zoology* 303A:998-1006.
- Schlaepfer, M.A., Hoover, C. und Dodd, C.K. Jr. (2005):** Challenges in evaluating the impact of the trade in Amphibians and reptiles on wild populations. *BioScience* 55(3):256-264.
- Seaman, D.E. und Powell, R.A. (1996):** An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77(7):2075-2085.
- Seaman, D.E., Millspaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. und Gitzen, R.A. (1999):** Effects of sampling size on kernel home range estimations. *Journal of Wildlife Management* 63(2):739-747.

- Seddon, N., Tobias, J., Yount, J.W., Ramanampamonjy, J.R., Butchart, S. und Randrianizahana, H. (2000):** Conservation issues and priorities in the Mikea Forest of south-west Madagascar. *Oryx* 34(4):287-304.
- Shine, R. (1999):** Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends in Ecology and Evolution* 14(5):186-189.
- Skulan, J. (2000):** Has the importance of the amniote egg been overstated? *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:235-261.
- Smith, L.L., Reid, D., Robert, B., Joby, M. und Clément, S. (1999a):** Status and distribution of the angonoka tortoise (*Geochelone yniphora*) of western Madagascar. *Biological Conservation* 91:23-33.
- Smith, L.L., Robert, B., Joby, M. und Clément, S. (1999b):** Home range and microhabitat use in the angonoka (*Geochelone yniphora*) in Madagascar. *Chelonian Conservation Biology* 3(3):393-400.
- Spotila, J.R., Zimmerman, L.C., Binckley, C.A., Grumbles, J.S., Rostal, D.C., List, A. Jr., Beyer, E.C., Phillips, K.M. und Kemp, S.J. (1994):** Effects of incubation conditions on sex determination, hatching success and growth of hatchling desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Herpetological Monographs* 8:103-116.
- Strang, C.A. (1983):** Spatial and temporal activity patterns in two terrestrial turtles. *Journal of Herpetology* 17(1):43-47.
- SuLaMa (2011):** Diagnostic participatif de la gestion des ressources naturelles sur le plateau Mahafaly. Unveröffentlichter Bericht. <www.sulama.de>. Letzter Zugriff am 18.8.2012.
- Swain, D.P., Sinclair, A.F. und Hanson, J.M. (2007):** Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society B* 274:1015-1022.
- Swingland, I.R. (1977):** Reproductive effort and life history strategy of the Aldabran giant tortoise. *Nature* 269:402-404.
- Thorbjarnarson, J.B. und Hernández, G. (1993):** Reproductive ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. II. Reproductive and social behaviour. *Journal of Herpetology* 27(4):371-379.
- Tinney, G.M., Bernard, R.T.F. und White, R.M. (2001):** Influences of food quality and quantity on the male reproductive organs of a seasonally breeding rodent, the pouched mouse (*Saccostomus campestris*), from a seasonal but unpredictable environment. *African Zoology* 36:23-30.
- Todd, M. (2011):** Trade in Malagasy reptiles and amphibians in Thailand. TRAFFIC Southeast Asia, Petaling Jaya, Selangor, Malaysia. <http://www.trafficj.org/publication/11_Trade_in_Malagasy_Reptile.pdf>. Letzter Zugriff am 17.8.2012.
- Tzika, A., Helaers, R., Schramm, G. und Milikovitich, M.C. (2011):** Reptilian-transcriptome v1.0, a glimpse in the brain transcriptome of five divergent Sauropsida lineages and the phylogenetic position of turtles. *EvoDevo* 2:19.

- Uetz, P. (2012):** The Reptile Database. Uetz, P. (Hrsg.). <www.reptile-database.org>. Letzter Zugriff am 16.8.2012.
- Vences, M., Wollenberg, K.C., Vieites, D.R. und Lees, D. (2009):** Madagascar as a model region of species diversification. *Trends in Ecology and Evolution* 24(8):456-465.
- Walker, R.C.J. (2010):** The decline of the critically endangered northern Madagascar spider tortoise (*Pyxis arachnoides brygooi*). *Herpetologica* 66(4):411-417.
- Walker, R.C.J. (2012):** A critical evaluation of field survey methods for establishing the range of a small, cryptic tortoise (*Pyxis arachnoides*). *Herpetological Journal* 22:7-12.
- Wallis, I.R., Henen, B.T. und Nagy, K.A. (1999):** Egg size and annual egg production by female desert tortoises (*Gopherus agasszii*): the importance of food abundance, body size and date of egg shelling. *Journal of Herpetology* 33:394-408.
- Warner, D.A., Lovern, M.B. und Shine, R. (2007):** Maternal nutrition affects reproductive output and sex allocation in a lizard with environmental sex determination. *Proceedings of the Royal Society B* 274:883-890.
- Young, R.P., Volahy, A.T., Bourou, R., Lewis, R., Durbin, J. und Fa, J.E. (2008):** Estimating the population of the endangered flat-tailed tortoise *Pyxis planicauda* in the deciduous, dry forest of western Madagascar: a monitoring baseline. *Oryx* 42(2):252-258.
- Zardoya, R. und Meier, A. (2001):** The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften* 88:193-200.
- Ziegler, T. und Olbort, S. (2007):** Genital structures and sex identification in crocodiles. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 26(3):16-17.
- Zovickian, W.H. (1973):** Captive reproduction of the radiated tortoise. *HISS News Journal* 1:115-118.

Publikationen, Manuskripte und veröffentlichte Konferenzbeiträge

Paper 1: Do big females produce bigger eggs? (*in press*)

Do Big Females Produce Bigger Eggs? The Influence of Female Body Mass on Egg Mass in *Astrochelys radiata*

JUTTA M. HAMMER

*Department of Animal Ecology and Conservation, University of Hamburg, Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King Platz 3, 20146 Hamburg, Germany
[jutta.m.hammer@web.de; phone: +49 40 42838 8052]*

ABSTRACT. - Tortoises take a long time to reproduce; therefore, wild populations are at risk of extinction when breeding efforts fail. Hatchling survival during incubation may be positively influenced by bigger egg masses. Bigger eggs supply hatchlings with more nutrition during incubation and help to prevent desiccation during dry periods. A possible correlation of egg mass with female body mass was examined in *Astrochelys radiata*, a tortoise species endemic to Madagascar. Two tortoise populations that are exposed to different living conditions were surveyed. Data from a wild population were compared with observations from captive individuals. Nesting data and egg mass were related to female body mass. Females from the captive population were significantly bigger than those in the wild. They also produced significantly larger eggs and bigger clutch sizes. Regular feeding and access to a water supply in captivity has also enabled these females to be highly productive during the breeding season.

KEY WORDS. — Captive breeding, Madagascar, radiated tortoise, reproductive biology, Testudinidae.

Through the development of shelled eggs, reptiles were able to become independent of water bodies about 300 million years ago and colonized terrestrial habitats (Campbell and Reece, 2006). Over time these animals have developed further adaptations towards terrestrial living conditions. Today, several species occur in dry areas with unpredictable climatic conditions and prolonged dry periods such as the southwestern part of Madagascar (Gould *et al.*, 1999; Dewar and Richard, 2007). One of these species endemic to the subarid region is the radiated tortoise, *Astrochelys radiata*. At present, this species is at high risk of extinction in the wild due to poaching and the illegal pet trade (Nussbaum and Raxworthy, 2000; O'Brien *et al.*, 2003; Leuteritz *et al.*, 2005), as well as, predation from other animals, such as bushpigs. Population densities of *A. radiata* are declining in the wild (Lewis, 1995; O'Brien *et al.*, 2003) and at the same time the species population growth is limited by slow reproductive rates, which is similar to other tortoise species (Hailey and Willemsen, 2003; Inman *et al.*, 2009). This underscores the importance to produce hatchlings that are strong enough to survive in the wild to ensure the species survival. In this context, egg mass might be an important factor to hatchling development. Tortoise eggs stay in the ground for several months enduring the dry season

when food availability is limited. Larger eggs contain more fluids providing nutrition for the hatchlings during the incubation period and therefore impart greater offspring survival (Tucker, 2000; Valenzuela, 2001). Large eggs in tortoises are also believed to result in large hatchlings (Loehr *et al.*, 2004).

This study examines egg mass and nesting frequencies of two tortoise populations that are exposed to different living conditions. The data from a wild population of *A. radiata* was compared to a population held in enclosures under natural climatic conditions but which is provided with food and drinking water on a regular basis. More specifically, this study addresses the following questions: Do big females produce bigger clutch sizes and bigger eggs than small females? Additionally, what factors determine egg mass?

MATERIALS AND METHODS

Two sites in southwestern Madagascar were surveyed for tortoise breeding activity. The sites were chosen for their differences in the living conditions of the tortoises in order to allow a comparison to be made between female *A. radiata* held in enclosures and those from the wild. The first study site is the Village des Tortues in Ifaty-Mangily, which maintains only tortoises that were confiscated by authorities or reintroduced into Madagascar. The animals are living in enclosures that are built into the natural forest. This forest is located within the original geographic distribution of *A. radiata*; therefore, these animals remain exposed to their natural climatic conditions. Due to the limited space and availability of food resources in the enclosures, additional food and water is supplied. The tortoises in Ifaty-Mangily are provided with food plants every two days and drinking water twice per week. Two enclosures with both male and female *A. radiata* were surveyed. These individuals arrived as two different groups in January and February 2008. The first group was returned to Madagascar from Mayotte (Razafindrakoto 2008) while the second was confiscated in the southeast of Madagascar (pers. comment WWF Toliara). Each of the two groups was kept in an enclosure as mixed-sex group, but separated from other tortoises. These groups were formed haphazardly and do not represent a natural tortoise population. Nesting data was recorded from 2008 to 2010. In total 21 female *A. radiata* were found to be nesting during the study period. These animals from Ifaty-Mangily are referred to as the captive population (CP) throughout the remainder of this document.

The second study site is located in the northwestern part of the National Park Tsimanampetsotsa, which is located approximately 100 km south of Ifaty-Mangily. A total of 25 females from this wild population were studied during two subsequent breeding seasons, which were from February to June in 2009 and 2010. The tortoises were equipped with radio transmitters and surveys were conducted daily in order to record breeding activities and locate their nests through direct observation. In the first year, nineteen tortoises were surveyed and during the second year 16 females were provided with radio-tags. Ten of these individuals were surveyed during both years. The tortoises from the National Park are referred to as the wild population (WP).

Body mass of *A. radiata* was recorded with a spring scale ranging up to 15 kg. The number of eggs per clutch was recorded for each nest. Each egg was weighed on a digital scale (MyWeight Pointscale PT-500, accuracy of 0.1 g). Prior to handling, all eggs were marked with a pencil to avoid a change in their orientation during data acquisition. The number of clutches per female was also

recorded. Mean egg mass per clutch was determined and used in the data analysis. To avoid bias from highly productive tortoises, those females that laid more than one clutch within the study period were included only once. The mean egg mass was then determined for all their clutches laid within study period as arithmetic average.

The descriptions of tortoise data were carried out using Excel. A linear regression was performed to examine the relationship of female body mass to mean egg mass per clutch. As graphical analyses indicated regular variations, the residuals of both study groups were tested for differences. All statistical testing was performed using SPSS 13.0 (Bühl, 2007). Only data from female tortoises that were observed during egg deposition were considered for analyses.

RESULTS

The two surveyed tortoise populations differed greatly in body mass. The CP tortoises were significantly heavier than the WP tortoises (Mann-Whitney-U-Test, $z = -2.2$, $p = 0.03$, $n = 30$). CP tortoises showed a mean body mass of 7.1 ± 2.2 kg (mean \pm 1 standard deviation; range = 4.3-12.3 kg), while mean body mass in WP tortoises was 5.3 ± 0.7 kg (range = 3.9- 6.3 kg). In the WP a total of nine female *A. radiata* was observed laying eggs during the study period (see Table 1) with one female laying two clutches in 2009. Nesting activities during consecutive years were not observed in the WP. In the CP most females produced more than one clutch per breeding season (Fig. 1). Nesting activities during consecutive years were observed in several tortoises in CP: 2 tortoises were recorded to be nesting within all three survey years, 1 female was nesting within the first two years of data recording and two females were observed nesting during the first and last survey year. All of these females produced at least three nests within one of the surveyed years.

While in the WP only one female was observed laying eggs twice within the same breeding season, the CP females produced up to five clutches per nesting season (Fig. 1) with 71% of the nesting females laying more than one clutch. Recovery time between two nests ranged from 11 to 148 days.

The CP tortoises laid bigger eggs than the WP females. Mean egg mass in the captive population ranged from 28.2 to 47.5 g with a mean of 36.3 ± 5.2 g, while the WP females produced eggs ranging from 26.6 to 37.2 g with a mean of 30.6 ± 3.8 g. The two populations differed significantly in mean egg mass (Fig. 2; T-Test: $t = -2.95$, $p = 0.006$, $n = 30$). In the WP no mean egg mass bigger than 40 g was detected, while about 25% of all CP clutches showed mean egg masses over 40 g (Fig. 3). There is a significant difference in the relationship of egg mass and female body mass between CP and WP. The bigger CP tortoises produced bigger eggs than the smaller females from the WP. The residuals gained from linear regression tend to have positive values in CP, while in WP the residuals show more negative values (Fig. 4; T-Test: $t = -2.095$, $p = 0.045$, $N = 30$).

DISCUSSION

The surveyed tortoise populations of *A. radiata* differed highly in body mass and mean egg mass. Captive tortoises were significantly bigger and produced heavier eggs than animals from the

wild population. Positive correlations between female body mass and egg mass are known from other tortoise species (Hailey and Loumbourdis, 1988; Averill-Murray and Klug, 2000; Loehr *et al.*, 2004; Bertolero *et al.*, 2007) and in turtles (Congdon and Gibbons, 1985). Big females may contain more or bigger eggs than small individuals. Still, captive tortoises were also observed to produce several clutches within the same reproductive season and during consecutive years. O'Brien 2002 reports captive female *A. radiata* producing 3 clutches per year on average with two females nesting within ten consecutive years. In the wild population, nesting activities during consecutive years were not observed and only one female produced two clutches within the same breeding season. Wild populations of European tortoises are commonly observed nesting multiple times within the same breeding season (Hailey and Loumbourdis, 1988), while the North American desert tortoise (*Gopherus agassizii*) does not appear to produce more than one clutch per year and most individuals skip reproduction for at least one year after nesting (Averill-Murray and Klug, 2000). Leuteritz 2002 found individual females *A. radiata* of a wild population at Cap Saint Marie to be producing up to three clutches within the same season. Furthermore mean egg mass recorded in the Cap Saint Marie population was higher than records from this studies wild population, with a mean egg mass of 39.0 g, ranging from 28.0 – 55.0 g (n = 56; Leuteritz, 2002). Site differences surely influence living conditions of *A. radiata* at both sites with the Reserve Cap Saint Marie lying further to the south at the far end of the island of Madagascar. In addition to geographical influence, habitat quality might differ due to further factors like human land use and accessibility of the sites.

However, living conditions and food availability play a major role in the ability of animals to breed. Due to their herbivorous diet tortoises can take a long time to accumulate enough energy for laying eggs (Hailey and Loumbourdis, 1988). In the wild, *A. radiata* is exposed to harsh living conditions with both food and water being scarce during the dry season. Within this study, wild female *A. radiata* probably could not build-up enough energy to produce several clutches per year, nor eggs larger than 40 g like the captive females.

In contrast, the regular feeding and water supply in Ifaty-Mangily allows the captive tortoises to be highly productive with over 70% of the breeding females laying more than one clutch within the same season and between consecutive years. The captive population benefits from unlimited food resources, which allow them to overcome seasonal constrains resulting in an extended breeding season. In Ifaty-Mangily nesting activities were still recorded in late September, while the females in the wild population seemed to go into hibernation by the end of June (pers. obs.).

While populations in captivity that receive food regularly may easily produce bigger animals, the observed differences in the body mass of tortoises between the surveyed populations could not be related to their living conditions. The captive tortoises arrived only shortly before this study was carried out in Ifaty-Mangily with former living conditions unknown. The largest female detected in the wild during this study had a body mass of 6.3 kg. In contrast Leuteritz 2002 states an average female body mass of 6.3 kg (ranging from 4.3 – 8.4 kg) at Cap Saint Marie. These numbers are still very low considering that this species can grow up to 13 kg (Pritchard 1979). However, adult females are of major interest to tortoise poachers as they might contain eggs that can be consumed in addition to their meat (Leuteritz *et al.*, 2005). The wild population of *A. radiata* in the northwestern part of the National Park of Tsimanampetsotsa is clearly influenced by human activities, as large individuals are rare (Leuteritz 2002, Hammer and Ramilijaona, 2009). Accessibility to this area can easily be achieved and fishing boats from Toliara are known to sail down south for tortoise collections (O'Brien 2002).

Differences in body mass between the two populations of *A. radiata* in this study are therefore assumed to be related to differences in the age of the tortoises rather than in food availability or living conditions. However a continuing depletion of wild populations *A. radiata* with a special demand on big females, may result in smaller individuals that produce smaller egg masses. These smaller eggs contain less nutritious egg yolk which is essential for hatchling development during incubation period and this might ultimately lead to hatchling development failures during incubation period or underdeveloped hatchlings. Lower survival rates with hatchling offspring within first year would be the natural outcome, especially with prolonged dry periods in unpredictable Malagasy climate.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was carried out under the Accord de Collaboration between ANGAP (now MNP: Madagascar National Parks), the Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo and the Department of Biology, Hamburg University. I am grateful to the late Olga Ramilijaona, Daniel Rakotondravony and Miguel Vences for their help at various stages of the study; Jocelyn Rakotomalala and Domoina Rakotomalala (both MNP Toliara) and WWF Madagascar for their logistical support in the field. Part of this study was carried out in the Village des Tortues in Ifaty-Mangily where I would like to thank Jean Kala, Daniel Kotonirina Ramampihirika and Bernard Devaux for their support. In Tsimanampetsotsa I would like to thank M. Edson and the Team Andranovao. The study was financed by grants from the German Academic Exchange Service (DAAD) to Jutta Hammer, DFG/BMZ (Ga 342/15-1), the European Association of Zoos and Aquaria (EAZA), and WWF Germany to Jörg Ganzhorn.

LITERATURE CITED

- AVERILL-MURRAY, R.C., AND KLUG, C.M. 2000. Monitoring and ecology of Sonoran desert tortoises in Arizona. Nongame and Endangered Wildlife Program Technical Report 161. Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.
- BERTOLERO, A., NOUGARÈDE, J.P., CHEYLAN, M., AND MARÌN, A. 2007. Breeding traits of Hermann's Tortoise *Testudo hermanni hermanni* in two western populations. *Amphibia-Reptilia* 28:77-85.
- BÜHL, A. 2006. SPSS 14 – Einführung in die moderne Datenanalyse. München: Addison-Wesley, 862 pp.
- CAMPBELL, N.A., AND REECE, J.B. 2006. Biologie. München: Pearson Studium, 1606 pp.
- CONGDON, J.D., AND GIBBONS, J.W. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: relationships to body size. *Herpetologica* 41:194-205.
- DEWAR, R.E., AND RICHARD, A.F. 2007. Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 104:13723–13727.
- GOULD, L., SUSSMAN, W., AND SAUTJER, M.L. 1999. Natural disasters and primate populations: The effects of a 2-year drought on a naturally occurring population of Ring-Tailed Lemurs (*Lemur catta*) in southwestern Madagascar. *International Journal of Primatology* 20:69-84.

- HAILEY, A., AND LOUMBOURDIS, N.S. 1988. Egg size and shape, clutch dynamics, and reproductive effort in European tortoises. *Canadian Journal of Zoology* 66:1527-1536.
- HAILEY, A., AND WILLEMSEN, R.E. 2003. Changes in the status of tortoise populations in Greece 1984-2001. *Biodiversity and Conservation* 12:991-1011.
- HAMMER, J.M., AND RAMILJAONA, O. 2009. Population study on *Astrochelys radiata* (Shaw, 1802) in the Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Salamandra* 45:219-232.
- INMAN, R.D., NUSSEAR, K.E. AND TRACY, C.R. 2009. Detecting trends in desert tortoise population growth: elusive behavior inflates variance in estimates of population density. *Endangered Species Research*, doi: 10.3354/esr00214.
- LEUTERITZ, T.E.J. 2002. Distribution, Status and Reproductive Biology of the Radiated Tortoise *Geochelone radiata* (Shaw 1802) in Southwest Madagascar. PhD thesis, George Mason University, Fairfax, Virginia, USA.
- LEUTERITZ, T.E.J., LAMB, T., AND LIMBERAZA, J.C. 2005. Distribution, status, and conservation of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in Madagascar. *Biological Conservation* 124:451-461.
- LEWIS, R. 1995. Status of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*). Unpublished Report, WWF, Madagascar.
- LOEHR, V.J.T., HENEN, B.T., AND HOFMEYR, M.D. 2004. Reproduction of the smallest tortoise, the Namaqualand Speckled Padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica* 60:444-454.
- NUSSBAUM, R.A., AND RAXWORTHY, C.J. 2000. Commentary on conservation of “Sokatra”, the radiated tortoise of Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation* 2:6-14.
- O'BRIEN, S. 2002. Population dynamics and exploitation of the radiated tortoise *Geochelone radiata* in Madagascar. PhD thesis, Darwin College, University of Cambridge, UK.
- O'BRIEN, S., EMAHALALA, E.R., BEARD, V., RAKOTONDRAINY, R.M., REID, A., RAHARISOA, V., AND COULSON, T. 2003. Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. *Oryx* 37:338-343.
- PRITCHARD, P.C.H. 1979. *Encyclopedia of turtles*. Neptune, New Jersey: TFH Publications.
- RAZAFINDRAKOTO, L. 2008. De Mayotte à Ifaty – un rapatriement exemplaire. *La Tortue* 81:36-43.
- TUCKER, J.K. 2000. Annual variation in hatchling size in the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*). *Herpetologica* 56:8-13.
- VALENZUELA, N. 2001. Maternal effects on life-history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *Journal of Herpetology* 33:394-408.

Table 1. The total number of female *A. radiata* observed within this study, the number of breeding females that were observed during egg deposition, as well as, the total number of nests and eggs. The data are divided by study site and survey year. WP: wild population in the National Park of Tsimanampetsotsa, CP: captive population in the Village des Tortues.

	Year	Total Females	Breeding Females	No. of Nests	No. of Eggs
WP	2009	19	6	7	18
	2010	16	3	3	7
CP	2008	40	15	40	134
	2009	40	6	14	45
	2010	40	7	10	39

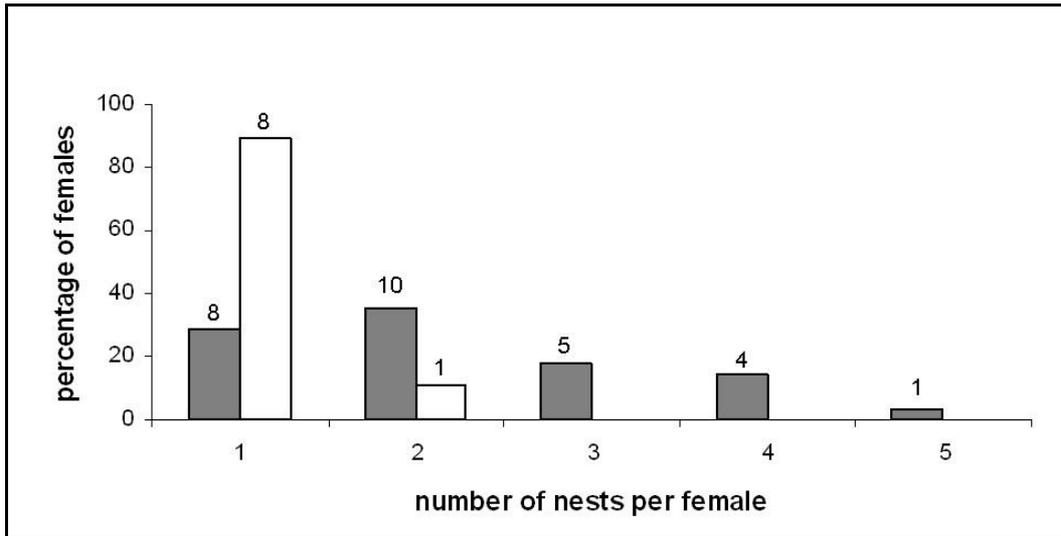


Figure 1: The number of nests per female *A. radiata* for the two survey areas: CP (N = 64) is shown in grey bars, WP (N = 10) is displayed as white bars. Numbers above the bars indicate the number of nesting females. WP: wild population in the National Park of Tsimanampetsotsa, CP: captive population in the Village des Tortues.

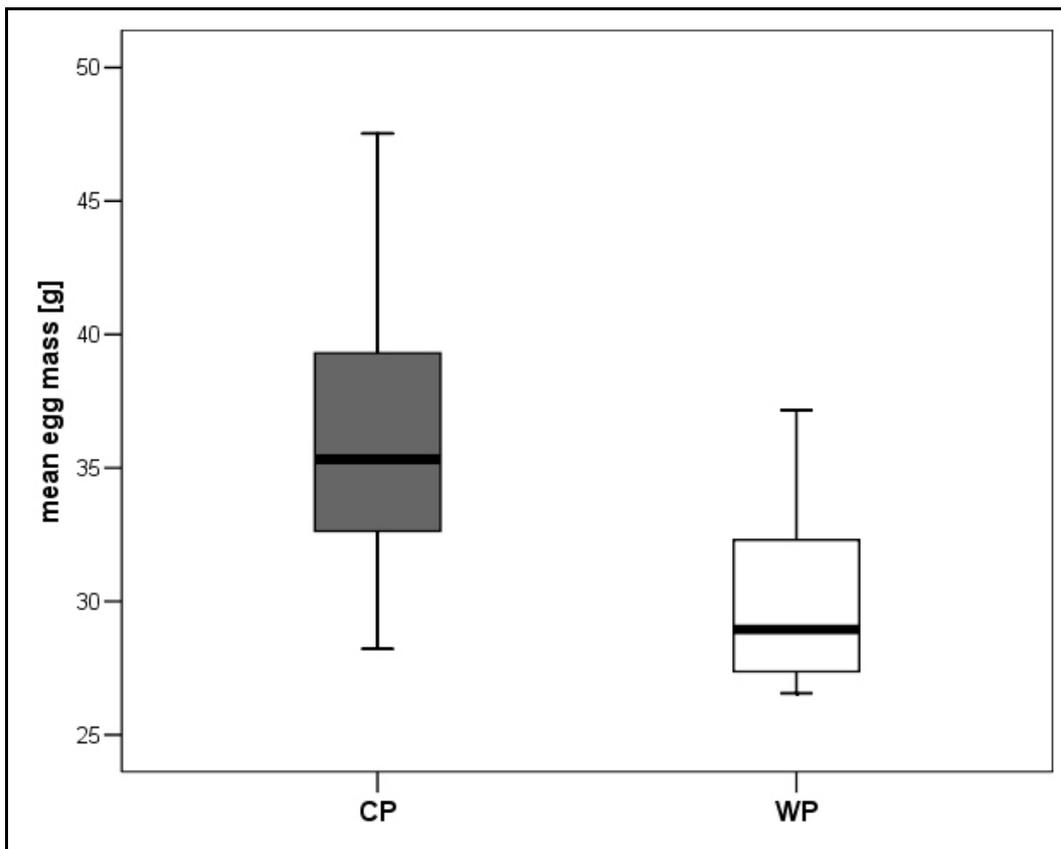


Figure 2: Comparison of mean egg masses per clutch in captive (CP) and wild (WP) populations of *A. radiata*. Both populations differed significantly (T-Test: $t = -2.95$, $p = 0.006$, $n = 30$).

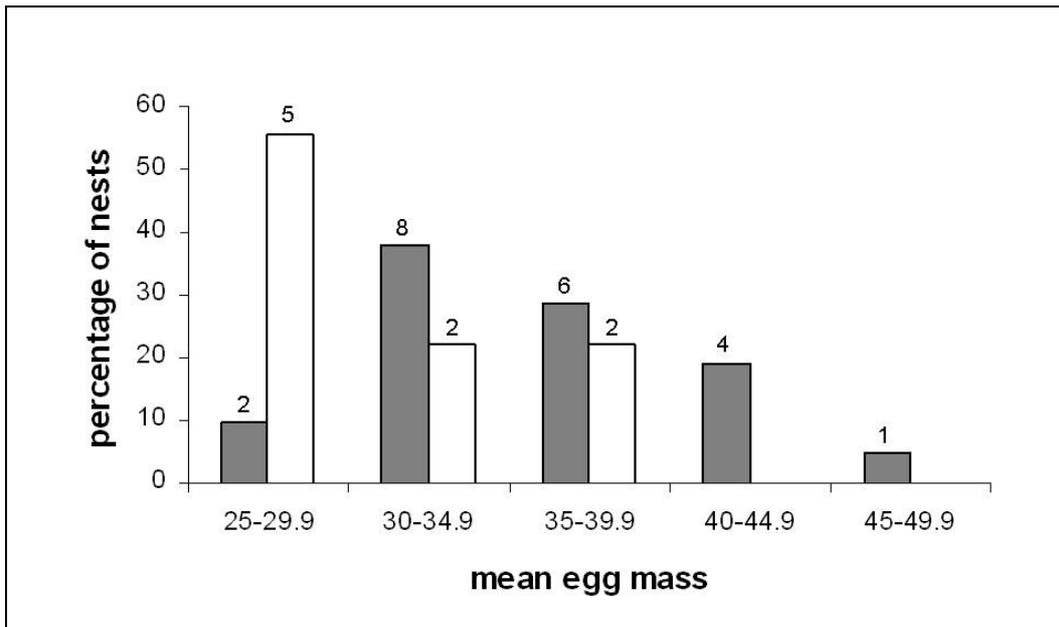


Figure 3: Distribution of mean egg masses per clutch in *A. radiata* for both study sites: CP (captive population, N = 22) in grey bars, WP (wild population, N = 9) shown in white bars. Numbers on top of the bars indicate the number of clutches. Concerning females that laid several clutches, the mean egg mass was determined for all clutches within the whole study period.

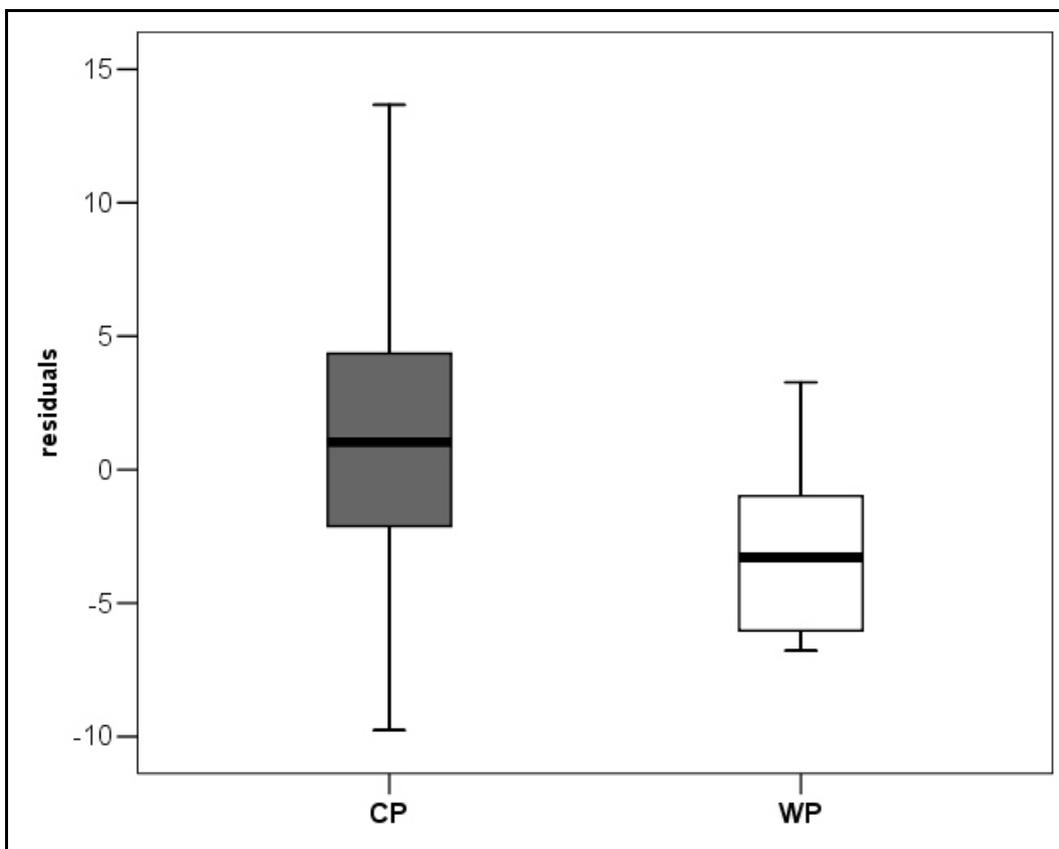


Figure 4: Residuals from the regression between the tortoises' body mass and mean egg mass per female *A. radiata*. CP: captive population in Ifaty-Mangily, WP: wild population in the National Park of Tsimanampetsotsa.

Paper 2: Reproduction as a function of living conditions (*submitted*)

Reproduction as a function of living conditions: the breeding biology of the radiated tortoise (*Astrochelys radiata*) under natural and semi-natural conditions within southwest Madagascar

JUTTA M. HAMMER¹

¹*Department of Animal Ecology and Conservation, University of Hamburg, Germany; E-mail: jutta.m.hammer@gmail.com*

ABSTRACT.— The radiated tortoise (*Astrochelys radiata*) is one of Madagascar's four Critically Endangered species of tortoise. Despite successful captive breeding programs for this species within Madagascar and internationally, little information is available detailing the reproductive ecology of this species in the wild. In this study I compare the characteristics of the species' reproduction and reproductive success for wild and semi-natural populations in southwest Madagascar. Breeding activities were seasonal with egg depositions occurring from February until October. Hatchlings emerged in December in the wild population and from December to January in the semi-natural population. Mean clutch size was 3.4 ± 1.6 SD eggs with the semi-natural tortoises and 2.6 ± 0.5 SD eggs in the wild population. Higher egg masses were achieved by tortoises under semi-natural conditions ($36.6 \text{ g} \pm 6.4$ SD) than in the wild population (egg mass: $30.1 \text{ g} \pm 4.0$ SD). Egg mass was positively correlated with female body mass. The incubation process took between 132 and 271 days for semi-natural hatchlings, wild offspring appeared after 210 to 292 days. Hatchling body mass did not differ between the two populations. The results suggest that the removal of large specimen from wild populations as a result of poaching pressure to support local bush meat trade could compromise the reproductive output and long term survival of this species in the wild.

Key words: Clutch size; Eggs; *Geochelone radiata*, Incubation; Nesting; Sokake; Telemetry

The radiated tortoise, *Astrochelys (Geochelone) radiata*, is endemic to southwest Madagascar. This Critically Endangered species (IUCN, 2012) is suffering threats to its long term survival as a result of habitat loss, due to unsustainable agricultural practices, poaching to support the international pet trade and most significantly local consumption as a result of the flourishing local bush meat trade (Nussbaum and Raxworthy, 2000; O'Brien et al., 2003; Pedrono, 2008; Irwin et al., 2010). Recent conservation efforts include the establishment and expansion of protected areas within the species' range (Rabearivony et al., 2010) as well as captive breeding programs (Burchfield et al., 1980; Iadecola et al., 1990; Pedrono, 2011), within Madagascar and internationally.

Despite the need for a better understanding of the species demography, there is scant data available detailing the breeding biology of *A. radiata* in the wild (Leuteritz, 2002). In contrast, observations on

the reproductive biology in captivity are reported widely (Auffenberg, 1978; Behler and Iadrosa, 1991; O'Brien, 2002; Heinle and Bidmon, 2006). Most of these breeding programmes have been carried out in the USA away from natural climatic conditions, where incubation conditions are usually simulated by incubators (Zovickian, 1973; Burchfield et al., 1980; Iadrosa et al., 1990). These data may support the general understanding of the breeding biology in *A. radiata*. However, captive breeding conditions differ from natural conditions and should be regarded as an addition to free range studies. A greater understanding of the reproductive potential of both wild and captive radiated tortoises that are kept under natural climatic conditions will contribute to our understanding of the limiting factors in breeding dynamics, demographics and growth rate of natural populations.

In order to assess the comparative reproductive biology and success of *A. radiata* under natural and semi-natural conditions within southwest Madagascar, I investigated the patterns of egg deposition in two groups of tortoises; (1) a group of captive tortoises that are kept under semi-natural conditions in Madagascar, within the species historical range (O'Brien, 2003; Pedrono, 2008) exposed to comparable abiotic conditions as the remaining wild population and (2) a wild in situ population from Tsimanampetsotsa National Park. The aim of this study was to compare the seasonality of nesting activity, the resulting clutch size and frequency, length of incubation, seasonality of hatching and reproductive success within the two groups exposed to different living conditions.

MATERIALS AND METHODS

Study Sites and Field Operations.— Two sites in southwest Madagascar were chosen to study the breeding biology of *A. radiata* under semi-natural and wild conditions respectively (Fig. 1). The region is characterized by four wet months from December to March with mean maximum and minimum temperatures of 35.5 °C and 17.8 °C. During the dry period from April to November mean maximum and minimum temperatures are 32.6 °C and 17.8 °C (Ratovonamana et al., 2011).

Semi-natural conditions.— In total 40 female tortoises from the Village des Tortues, a facility established to house predominantly confiscated radiated tortoise from poaching and smuggling operations, were selected for observations. These tortoises are kept under natural climatic conditions, though will be referred to as the captive population (CP) in difference to the wild population (see below). The Village des Tortues is located within the coastal community of Mangily (S23° 07.368 E043° 37.081, datum WGS 84), 20 km north of the provincial capital, Toliara. The tortoises were held in enclosures and received access to water and native food plants three times per week. The animals were exposed to wild biotic and abiotic conditions as the Village des Tortues is located in a natural forest environment within the historical range of *A. radiata* (O'Brien et al. 2003; Pedrono, 2008; Rafeliasoa et al., in press).

The captive animals within this study originated from a group of tortoises repatriated from Mayotte in January 2008 (Razafindrakoto, 2008) and a group confiscated from a smuggling operation in southeast Madagascar that was transferred to the facility in February 2008 (WWF Toliara, pers. com.). These groups contained 18 and 82 animals of both sexes. However, they did not represent natural populations in terms of sex, size or age distribution. The captive tortoises were housed in two purpose built enclosures. Within both groups I monitored 40 females for breeding activities in hourly patrols

from 0700-1700, between February 2008 and June 2010. Hatching was only recorded for eggs laid in 2008 (hatching in 2008/2009).

Wild conditions.— The wild population (WP) of tortoises comprised 26 females located within the northwest of Tsimanampetsotsa National Park (S24° 01.576 E043° 44.219, datum WGS 84; Hammer and Ramilijaona, 2009; Rasoma et al.; 2010). This site supports a tortoise population impacted by moderate levels of poaching (Goodman et al., 2002; Leuteritz and Ravolanaivo, 2005; Hammer and Ramilijaona 2009). I carried out telemetry studies in 2009 (19 animals) and 2010 (7 new animals and 9 animals from the previous year). Female tortoises were fitted with radio transmitters (TW-3, Biotrack Ltd.) to allow each animal to be located for daily observation from February to June. Animals chosen for radio tracking observations had a minimum body mass of 3.5 kg. I conducted daily surveys from 0700 to 1200 to observe female activities. Tortoises that showed to be active or were found in greater distance to the last locality were surveyed repeatedly on the same day to watch for nesting activities and locate tortoise nests through direct observation. Hatching was only recorded for eggs laid in 2009.

The sex of adult tortoises was determined according to external plastron morphology and tail length (Auffenberg, 1978; Glaw and Vences, 2007; Pedrono, 2008). For each animal within this study I recorded body mass with a spring scale (80010 Macro-Line, Pesola; capacity: 10 kg, accuracy: 100 g) or a digital scale (Ultraship 55, My weigh; capacity: 25 kg, accuracy: 10 g). I recorded date and time of egg deposition from each female observed during nesting activities. All nests were excavated within 24 hours after egg deposition. Prior to handling I marked the top of all eggs to avoid a rollover during the data acquisition (Burchfield et al., 1980; Turner et al., 1986; Leuteritz and Ravolanaivo, 2005). The number of eggs per nest (clutch size) was recorded; the depth of the nest cavity was measured with a folding rule. All eggs' greatest and least dimension were determined using a calliper (range up to 15 cm, accuracy: 0.05 mm). Only data of the eggs' greatest dimension was used in later analyses. Egg mass was measured using a digital scale (Pointscale 5.0, My Weigh; capacity: 500 g, accuracy: 0.1 g) to determine mean egg mass per nest. Finally I returned the eggs to the nest cavity and placed a wire cage over each nest as protection from disturbance by predators or other nesting females. From November to February all cages were checked daily for possible hatchlings between 0700 and 1000. Proceeding the date of hatching, the body mass and carapace length of each hatchling were recorded. Two to three months after the hatching process was finished any remaining eggs within each nest were excavated and examined for hatchling development.

Air temperature was recorded at each site with ibuttons (Maxim Integrated Products Inc.; range: -40 to 85 °C, accuracy ± 1 °C) at intervals of three hours and a rain gauge (TFA 47.1001, TFA Dostmann; range: 40 mm/m², accuracy: 1mm/m²) was installed to determine precipitation.

Data analyses.— Data recordings in the surveyed populations were affected within different periods of time which makes it difficult to execute a direct comparison. The complete dataset recorded at CP represents the reproductive potential of tortoises that are unaffected by limits a natural population would have to face, such as shortage of food and water supply. Therefore I provide CP reproductive parameters from the full dataset of year-round information, collected between February 2008 and June 2010, as “CP full dataset” apart from comparative data.

Data acquisition within the wild population was restricted to a period of five months for each of the survey years due to logistical reasons. I compare these data to CP data recorded during the same period of time from February to June, which represents a subset of the data from the captive

population. These comparisons are listed as “WP-CP comparison”. Although the time frame is comparable, CP data for nesting activities, nest and egg characteristics were taken from three years (2008 till 2010); CP-hatchling data were recorded in 2008/2009 hatching period. Data examined from the wild population originate from two years (2009 and 2010); hatching data was recorded in 2009. To avoid double counts and bias from multiple clutching I considered only first clutches per season in the comparison of egg deposition data from both tortoise populations. This applies to the comparison of eggs per female, mean clutch sizes and mean egg masses.

In order to eliminate body mass effects from analyses, I chose seven CP females with similar body masses as the breeding WP females to conduct breeding data comparisons. Body mass of the WP females ranged from 4.5 to 6.3 kg, CP females were 4.3 to 6.3 kg. Body mass differences between animals chosen for comparison were up to 100 g in five pairs and up to 240 g within two pairs. In all but one pair WP females were bigger than CP females. Results from this comparison are listed as “Same body mass females”.

Statistics.— I used *t*-tests to compare mean clutch size, mean egg masses, differences in the depth of nesting cavities, time of incubation between CP and WP, body mass and carapace length of both populations’ hatchlings, and mean egg masses produced by same sized females of the two tortoise populations. A Mann-Whitney-U-test was executed to compare clutch sizes of WP and CP. Possible relationships between variables were tested with Spearman or Pearson correlations. I performed Kolmogorov-Smirnov tests to examine deviations from normal distribution and compare egg numbers in first clutches of CP and WP. All mean values in the results are indicated with their standard deviation. All statistical analyses were performed with PASW Statistics 18.

RESULTS

Female data.— The breeding tortoises in the CP were significantly heavier (mean body mass of 7.1 ± 2.2 kg; range: 4.3 -12.3 kg; Hammer, in press) than those in WP (mean body mass: 5.3 ± 0.7 kg; range: 3.9 - 6.3 kg).

CP full dataset: 21 out of the 40 CP-tortoises laid eggs during the study. The proportion varied from 15.0 % (6 females) to 37.5 % (15 females) per year (Table 1). Three females were breeding in two survey years and two individuals were able to lay eggs every year.

WP-CP comparison: The ratio of breeding females ranged from 10.0 to 35.0 % in CP (Table 1). In WP nine females were observed nesting, with ratios of 18.8 and 31.6 % breeding females; two tortoises were observed breeding within both study years.

Egg deposition.— CP full dataset: Breeding activities were observed from February to October, although frequent from March to September (Table 2). Peak nesting activities were recorded in May and June 2008. Breeding females had up to five nests with 86.7 % and 83.3 % producing two or more clutches in 2008 and 2009 respectively. Clutch size did not differ for first clutches, although there seems to be a higher variation in CP (KS-test, $Z = 1.12$, $p = 0.16$, $n = 37$; Fig. 2). Mean clutch sizes are 3.2 ± 1.6 (first clutches), 3.5 ± 1.9 eggs (second clutches) and 3.6 ± 1.2 eggs (third to fifth clutch).

WP-CP comparison: In WP egg deposition was observed from March till June and was frequent in April and May (Table 2). Multiple clutching occurred only once in 2009. CP tortoises produced up to three nests and 64 % of all breeding females produced multiple clutches in 2008 (48 % for the whole survey period). Breeding females produced 7.7 eggs (CP) and 3.6 eggs (WP) on average. The mean clutch size did not differ (Mann-Whitney-U-test, $U = 72.5$, $p = 0.12$, $n = 34$); CP clutches were 3.4 ± 1.6 eggs (1 to 7 eggs, $n = 25$ clutches), WP: 2.6 ± 0.5 eggs (2 to 3 eggs, $n = 9$ clutches). However, mean egg masses differ significantly (t -test, $T = 2.6$, $p = 0.02$, $n = 34$); mean CP egg mass was 36.6 ± 6.4 g (25.2 to 49.7 g; $n = 25$), WP: 30.1 ± 4.0 g (26.6 to 37.2 g; $n = 9$). Even though egg size and egg mass were highly correlated (Pearson, $r = 0.71$, $p < 0.001$, $n = 34$), there was no correlation between clutch size and mean egg mass (Pearson, $r = -0.02$, $p = 0.92$, $n = 34$).

The mean egg mass of first clutches declined over time for CP nests in 2008 (Spearman, $r_s = -0.60$, $p = 0.02$, $n = 14$). The data from WP-nests and other CP survey years were not sufficient for detailed analyses.

Nesting cavities did not differ (t -test, $T = -0.32$, $p = 0.76$, $n = 29$); mean depths were 11.3 ± 1.8 cm (CP) and 11.5 ± 1.7 cm (WP). The depth of nesting cavities was not correlated to clutch size (Pearson $r = -0.17$, $p = 0.39$, $n = 29$).

Hatchlings.— CP full dataset: Shortest incubation periods were recorded at 132 to 134 days (3 hatchlings) and 155 days (1 hatchling). These hatchlings originated from nests laid in July, August and September 2008.

WP-CP comparison: Hatching was observed from December to January in the CP (2008/2009); WP hatching was recorded in December only (2009). In total 48 % (CP) and 85.7 % (WP) of all nests produced offspring with 18 and 12 hatchlings respectively (Table 3). Incubation was significantly shorter in the captive population (t -test, $T = -2.4$, $p = 0.02$, $n = 30$); CP: 215 ± 29 days (173 to 271 days, $n = 18$ hatchlings), WP: 240 ± 26 (210 to 292 days, $n = 12$ hatchlings).

Whereas nesting activities were observed during several months of the year, the hatching process was only recorded within a short period of time (Fig. 3). All hatchlings were recorded within 55 days (CP) and 13 days (WP). The body mass and carapace length at birth did not differ between the surveyed groups (both t -test; body mass: $T = 1.0$, $p = 0.33$; carapace length $T = 0.12$, $p = 0.9$; $n = 30$). These body characteristics were significantly correlated (both Pearson, CP: $r = 0.9$, $p < 0.001$, $n = 18$; WP: $r = 0.9$, $p < 0.001$, $n = 12$).

In WP the body mass at birth decreases significantly with time (Pearson: $r = -0.63$, $p = 0.03$, $n = 12$, Fig. 4). Hatchlings that emerged later within the hatching period show a reduced body mass in comparison to the first hatchling. In CP there is an increase in hatchling body mass with time (Pearson, $r = 0.49$, $p = 0.04$, $n = 18$, Fig. 3). When compared to the wild population and only the first 13 days of hatching are taken into account, there is no correlation of hatchlings body mass with time in the CP (Pearson, $r = -0.14$, $p = 0.7$, $n = 10$).

At both survey sites the body mass and mean egg mass were significantly correlated (both Pearson, CP: $r = 0.68$, $p = 0.002$, $n = 18$; WP: $r = 0.75$, $p = 0.005$, $n = 12$).

Same body mass females.— CP full dataset: One tortoise produced four clutches, five females had two nests each and one had a single nest. Average egg production was 6.4 eggs. The mean clutch size was 3.0 ± 0.9 eggs (2 – 5 eggs) and mean egg mass was 37.6 ± 7.5 g (29.8 – 49.7 g). None of these females bred during consecutive years.

WP-CP comparison: In WP only one tortoise laid two nests within the same season, whereas four CP tortoises produced two nests each. Breeding activity within consecutive years was observed for two tortoises in WP. The average egg production was 3.6 (WP) and 4.0 (CP) eggs per female. The mean clutch size did not differ between survey sites (t -test, $T = 1.5$, $p = 0.15$, $n = 21$); CP had 2.9 ± 0.7 eggs (2 to 4 eggs), WP: 2.5 ± 0.5 eggs (2 to 3 eggs). Mean egg masses were significantly higher in CP (t -test, $T = 2.3$, $p = 0.04$, $n = 21$, Fig. 5); mean CP egg mass was 37.0 ± 7.5 g (29.8 – 49.7 g), WP: 31.1 ± 3.9 g (26.6 - 37.2 g).

DISCUSSION

The comparison between the reproductive rates of a captive and a wild population of *A. radiata* showed clear differences in clutch size, incubation times and the size of eggs produced which appeared to be linked to maternal body mass. The availability of food and water seemed to give an additional support for tortoise reproduction abilities in CP. As a consequence the captive tortoises turned out to be highly productive in terms of egg mass, egg numbers and clutches per season. However, tortoise offspring seemed to follow different standards.

The CP tortoises were significantly bigger (Hammer, in press) as a result of these animals originating from poaching confiscations, where invariably poachers target larger animals (O'Brien et al., 2003; Leuteritz and Ravolanaivo, 2005; Rioux Paquette and Lapointe 2007). The chronic poaching pressure facing this species range wide, has resulted in a reversed situation within the wild population where large specimens are lacking most likely due to poaching activities in the past (Goodman et al., 2002). Differences in body mass between populations are therefore presumably related to age rather than living conditions.

Egg deposition was seasonally dependent. Leuteritz and Ravolanaivo (2005) report wild radiated tortoise to start nesting in late January or February; they found gravid females in May and conclude nesting season to extend beyond this date. Pedrono (2008) states nesting season to last from late January to August. However, in CP nesting was observed from February to October. Both survey years showed a second nesting peak in September by the end of the dry season when wild *A. radiata* are reported to be less active (Pedrono and Smith, 2003; Pedrono, 2008). WP data from a corresponding period of time is lacking. Nevertheless, an egg deposition at a time of year that is characterised by extended dry periods (Ratvonamana et al., 2011) requires large energy inputs which may only be possible for the CP which are not subjected to a decline in the availability in food resources, unlike the wild population.

In general, the literature states that captive radiated tortoises can support high reproductive levels: multiple clutching is commonly observed (Pritchard, 1979) with clutch frequencies ranging from two to seven clutches per breeding season (Behler and Iaderos, 1991; O'Brien, 2002; Heinle and Bidmon, 2006). Clutch size is three to five eggs per clutch (Behler and Iaderos, 1991; O'Brien, 2002; Fife, 2006) and maximum numbers of ten or twelve eggs are reported (Leuteritz, 2002; Heinle and Bidmon, 2006). In WP no clutch sizes greater than three eggs were recorded, likewise no clutches with single eggs were detected. Energy requirements for larger clutches appear to be too high for WP tortoises, single egg clutches would probably require an excessive energy input with too much uncertainty as to the outcome. In contrast the captive tortoises were able to contribute to both. As food resources were

available at all times energy consumption in egg deposition was largely unimportant. However, mean clutch size in WP corresponds with data recorded in wild *A. radiata* at Cap Saint Marie (CSM) Nature Reserve: 2.5 eggs (Leuteritz and Ravolanaivo, 2005).

Multiple clutching was common in CP but appeared only once in WP. It is commonly observed in wild *A. yniphora* (Pedrono et al., 2001) and was reported in wild *A. radiata* (Leuteritz 2002) at CSM Nature Reserve: females laid up to three clutches per breeding season. However, the average female body mass in CSM was higher than in WP with 6.2 kg (Leuteritz and Ravolanaivo, 2005). On the supposition that living conditions in the wild are comparable, these results would emphasize an increased fecundity with female body mass.

Both Leuteritz and Ravolanaivo (2005) and O'Brien (2002) report mean egg mass of captive and wild *A. radiata* to be around 39 g, in contrast my data from both populations stayed below these reported weights. Still, the larger CP females produced significantly larger eggs. Egg mass is reported to increase with maternal body size not only in *A. radiata* (O'Brien, 2002; Leuteritz and Ravolanaivo, 2005; Hammer, in press) but in other chelonians as well (Congdon and Tinkle, 1982; Loehr et al., 2004; Litzgus et al., 2008). Likewise Pedrono et al. (2001) report a correlation of hatchling body mass and female size in *A. yniphora*. In *Gopherus agassizii* hatchling body mass is dependent on egg size and incubation conditions (Spotila et al., 1994). Larger females would then produce greater egg masses which result in larger hatchlings with potentially increased survivorship (Swingland, 1977; Pedrono et al., 2001). However, maternal body size explains only half of the variation in reproductive output (Wallis et al., 1999) and reproductive success appears to be largely influenced by rainfall and food availability (Burchfield et al., 1980; Wallis et al., 1999; Henen, 1997; Henen, 2002). The comparison of same body mass females showed that CP contributed to multiple clutching more often and produced significantly larger egg masses. Fecundity seemed to increase with living conditions too: small tortoises that would be restricted to single clutches in the wild turned into highly productive females. Both factors coincide in CP tortoises and seem to be beneficial to reproductive success.

Despite nesting activities taking place over up to eight months hatching appeared to be synchronised with all hatchlings emerging during December and January. This synchronised hatching occurred at the beginning of the wet season when the availability of food plants is at its highest level. Likewise Pedrono et al. (2001) report *A. yniphora* to hatch at the onset of rainy season. Reptile incubation is generally influenced by ambient substrate temperatures (Deeming and Ferguson, 1991; Lewis-Winokur and Winokur, 1995; Shine, 1999) which governs synchronised development. Cooler temperatures in July and August seem to cause a diapause in incubation development of early season eggs (Leuteritz, 2002). Nests laid at the end of the dry season (as in CP) would begin development immediately with rising ambient temperatures. This way, hatchlings were recorded at the same time of year.

Leuteritz (2002) reports successful hatches at 286 days and around 303 to 309 days in CSM Nature Reserve. In the wild *A. yniphora* take 237 days of incubation (Pedrono et al., 2001). These data correspond with data from the present study (CP/WP: 215 / 240 days). Incubation data from captive breeding programmes are highly variable starting at around 70 days (Durrell et al., 1989; Iadepola et al., 1990; Highfield, 1996) and ranging up to 360 days of incubation (Heinle and Bidmon, 2006). Although incubation periods below 200 days are reported more often (Peters, 1969; Zovickian, 1973; Pedrono and Smith, 2003). With incubators in use temperature fluctuations do not occur; constantly high temperatures seem to favour hatchling development and shorten the incubation process (Iadepola

et al., 1990; Highfield, 1996; Fife, 2006; Heinle and Bidmon, 2006). The shortest incubation recorded in CP (132 days) originated from a nest in September. In this case a short incubation period would be related to late clutching when ambient temperature was rising already and hatchling development would commence directly after oviposition. At both survey sites incubation temperature followed daily and seasonal progress of ambient temperatures.

Only few data on hatchling size are available; reports state two individuals at 31.8 and 33.3 mm (Zovickian, 1973), 40 mm (Peters, 1969) or an average of 44.5 mm (O'Brien, 2002). This study's data ranged in between with no differences between the two surveyed populations.

The hatching success in WP (66.7 %) corresponds with data from other wild populations: 65.6 % in *A. radiata* (Leuteritz, 2002), 54.6 % in *A. yniphora* (Pedrono et al., 2001). In contrast, hatch rates for *A. radiata* in captivity range below from about 10 to 30 % (Burchfield et al., 1980; Behler and Iadepola, 1991; O'Brien, 2002; Fife, 2006) and 22 % in CP. Despite larger maternal body mass and regular access to food and water in CP the reproductive output as number of hatchlings was lower than in the wild population. Thus, superior living conditions seemed to increase reproductive efforts positively until oviposition but failed to raise reproductive success per se. Hatchling development appears to be triggered by different influences and low hatch rates would probably result from captive conditions (O'Brien, 2002). Further studies detailing the effect of food quality or hormonal triggers (Wilson and Wingfield, 1992; Saino et al., 2005; Warner et al., 2009) towards reproductive success could help to address this question in captive tortoise populations.

However, future reproduction success of wild *A. radiata* seems to suffer from two facts. First of all the remaining wild populations are being shifted towards small body mass specimens caused by selective removal of large animals through poaching activities. According to this Rioux Paquette and Lapointe (2007) raise concerns over evolutionary changes like early maturity due to selective poaching as known from other species (Coltman, 2003; Swain et al., 2007; Owens and Owens, 2009). At the same time the availability of nutritional food plants and drinking water may decrease with human exploitation of forest resources and future climatic development. With regard to the results from my study, both factors clearly reduce the tortoises' abilities of reproduction in the wild putting the already depleted populations at further risk of extinction.

Acknowledgments.— This study was carried out under the Accord de Collaboration between ANGAP (now MNP: Madagascar National Parks), the Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo and the Department of Biology, Hamburg University. I am grateful to the late O. Ramilijaona, D. Rakotondravy and M. Vences for their help at various stages of the study; J. Rakotomalala and D. Rakotomalala (both MNP Toliara) and WWF Madagascar for their logistical support in the field. Part of this study was carried out in the Village des Tortues in Ifaty-Mangily where I would like to thank J. Kala, D. K. Ramampihirika and B. Devaux for their support. In Tsimanampetsotsa I would like to thank M. Edson and the Team Andranovao. My sincere thanks to R. C. J. Walker for comments and input on the manuscript. The study was financed by grants from the German Academic Exchange Service (DAAD) to J. M. Hammer, DFG/BMZ (Ga 342/15-1), the European Association of Zoos and Aquaria (EAZA), and WWF Germany to J. U. Ganzhorn. Authorization to mark and follow tortoises, observe tortoise reproduction biology by measuring eggs, hatchlings and placing temperature loggers into tortoise nests was kindly given by the Ministère de

l'Environnement, des Forêts et du Tourisme, Madagascar; permits
014/08/MEEFT/SG/DGEF/DSAP/SSE, 17/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRS,
204/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRSE and 034/10/MEF/SG/DGEF/DSAP/SLRSE.

REFERENCES

- Auffenberg, W. 1978. Courtship and breeding behaviour in *Geochelone radiata* (Testudines: Testudinidae). *Herpetologica* 34:277-287.
- Behler, J. L., and J. Iadecola. 1991. A review of the captive breeding program for the radiated tortoise at the New York Zoological Society's Wildlife Survival Center. Pp.160-162 in K. R. Beaman, F. Caporaso, S. McKeown and M. D. Graff (Eds.), *Proceedings of the Symposium on Turtles & Tortoises: Conservation and Captive Husbandry*. Chapman University, USA.
- Burchfield P. M., C. S. Doucette, and T. F. Beimler. 1980. Captive management of the radiated tortoise *Geochelone radiata* at Gladys Porter Zoo, Brownsville. *International Zoological Yearbook* 20:1-6.
- Coltman, D. W. 2003. Evolutionary rebound from selective harvesting. *Trends in Ecology and Evolution* 23:117-118.
- Congdon, J. D., and D. W. Tinkle. 1982. Reproductive energetics of the painted turtle (*Chrysemys picta*). *Herpetologica* 38:228-237.
- Deeming, D. C., and M. W. J. Ferguson. 1991. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. Pp. 147-171 in D. C. Deeming and M. W. J. Ferguson (Eds.), *Egg incubation – Its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Durrell, L., B. Groombridge, S. Tonge, and Q. Bloxam. 1989. *Geochelone radiata*, radiated tortoise, Sokake. Pp. 96-98 in I. R. Swingland and M. W. Klemens (Eds.), *The Conservation Biology of Tortoises*. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission 5. Kelvyn Press, Inc., USA.
- Fife, R. 2006. Care and breeding of the radiated tortoise, *Geochelone radiata*. Pp. 505-510 in H. Artner, B. Farkas and V. Loehr (Eds.), *Turtles: Proceedings: International Turtle & Tortoise Symposium, Vienna 2002*. Edition Chimaira, Germany.
- Glaw, F., and M. Vences. 2007. *A Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar*. Third edition. Vences & Glaw Verlag, Germany.
- Goodman, S. M., M. J. Raherilalao, D. Rakotomalala, D. Rakotondravony, A. P. Raselimanana, H. V. Razakarivony, and V. Soarimalala. 2002. Inventaire des vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala* 28:1-36.
- Hammer, J. M., and O. Ramilijaona. 2009. Population study on *Astrochelys radiata* (Shaw, 1802) in the Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Salamandra* 45:219-232.
- Hammer, J.M. In press. Do big females produce bigger eggs? The influence of female body mass on egg mass in *Astrochelys radiata*. In C. M. Castellano, H. Randriamahazo, R. E. Lewis, R. A. Mittermeier, R. Hudson and A. G. J. Rhodin (Eds.), *Turtles on the Brink in Madagascar; Proceedings of Two Workshops on Status and Conservation of Malagasy Tortoises and Freshwater Turtles*, Chelonian Research Monographs, U.S.A.

- Heinle, N., and H.-J. Bidmon. 2006. Raising and breeding the Madagascar radiated tortoise, *Geochelone radiata* (Shaw, 1802): several years of maintenance and successful reproduction after adapting egg incubation temperatures to the climatic conditions of their natural habitat. Pp. 484-504 in H. Artner, B. Farkas and V. Loehr (eds.), Turtles: Proceedings: International Turtle & Tortoise Symposium, Vienna 2002. Edition Chimaira, Germany.
- Henen, B. T. 1997. Seasonal and annual energy budgets of female desert tortoises (*Gopherus agassizii*). *Ecology* 78:283-296.
- Henen, B. T. 2002. Reproductive effort and reproductive nutrition of female desert tortoises: essential field methods. *Integrative and Comparative Biology* 42:43-50.
- Highfield, A. C. 1996. Practical Encyclopedia of Keeping and Breeding Tortoises and Freshwater Turtles. Carapace Press. England.
- Iadecola, J., J. L. Behler, and W. Holmstrom. 1990. Radiated tortoise (*Geochelone radiata*) egg deposition and incubation data from the New York Zoological Society's Wildlife Survival Center. *AAZPA Annual Conference Proceedings* 1990:101-106
- Irwin, M. T., P. C. Wright, C. Birkinshaw, B. L. Fisher, C. J. Gardner, J. Glos, S. M. Goodman, P. Loiselle, P. Rabeson, J.-L. Raharison, M. J. Raherilalao, D. Rakotondravony, A. Raselimanana, J. Ratsimbazafy, J. S. Sparks, L. Wilmé, and J. U. Ganzhorn. 2010. Patterns of species change in anthropogenically disturbed forests of Madagascar. *Biological Conservation* 143:2351-2362.
- IUCN. 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Available at <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>. Downloaded on 9 July 2012.
- Leuteritz, T. E. J. 2002. Distribution, status and reproductive biology of the radiated tortoise, *Geochelone radiata* (Shaw, 1802) in southwest Madagascar. Ph.D. Dissertation, George Mason University, USA.
- Leuteritz, T. E. J., and R. Ravolanaivo. 2005. Reproductive ecology and egg production of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) in southern Madagascar. *African Zoology* 40:233-242.
- Lewis-Winokur, V., and R. M. Winokur. 1995. Incubation temperature affects sexual differentiation, incubation time and posthatching survival in desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Canadian Journal of Zoology* 11:2091-2097.
- Litzgus, J. D., F. Bolton, and A. I. Schulte-Hostedde. 2008. Reproductive output depends on body condition in spotted turtles (*Clemmys guttata*). *Copeia* 1:86-92.
- Loehr, V. J. T., B. T. Henen, and M. D. Hofmeyr. 2004. Reproduction of the smallest tortoise, the Namaqualand Speckled Padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica* 60:444-454.
- Nussbaum, R.A., and C. J. Raxworthy. 2000. Commentary on conservation of "Sokatra", the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) of Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation* 2:6-14.
- O'Brien, S. H. 2002. Population dynamics and exploitation of the radiated tortoise *Geochelone radiata* in Madagascar. Ph.D. Dissertation, University of Cambridge, England.
- O'Brien, S., E. R. Emahalala, V. Beard, R. M. Rakotondrainy, A. Reid, V. Raharisoa, and T. Coulson. 2003. Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. *Oryx* 37:338-343.
- Owens, M. J., and D. Owens. 2009. Early age reproduction in female savanna elephants (*Loxodonta africana*) after severe poaching. *African Journal of Ecology* 47:214-222.

- Pedrono, M., L. L. Smith, A. Sarovy, R. Bourou, and H. Tiandray. 2001. Reproductive ecology of the ploughshare tortoise (*Geochelone yniphora*). *Journal of Herpetology* 35:151-156.
- Pedrono, M., and L. L. Smith. 2003. Testudinae, land tortoises. Pp. 951-956 in S. M. Goodman and J. P. Benstead (Eds.), *The Natural History of Madagascar*. University of Chicago Press, USA.
- Pedrono, M. 2008. *The Tortoises and Turtles of Madagascar*. Natural History Publications, Borneo.
- Pedrono, M. 2011. Wasted efforts: Why captivity is not the best way to conserve species. *Madagascar Conservation & Development* 6:57-59.
- Peters, U. 1969. Some observations on the captive breeding of the Madagascan tortoise *Testudo radiata*. *International Zoological Yearbook* 9:29.
- Pritchard, P. C. H. 1979. *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H. Publications, Inc. Ltd., USA.
- Rabearivony, J., R. Thorstrom, L.-A. R. de Roland, M. Rakotondratsima, T. R. A. Andriamalala, T. S. Sam. G. Razafimanjato, D. Rakotondravony, A. P. Raselimanana, and M. Rakotoson. 2010. Protected area surface extension in Madagascar: do endemism and threatened species remain useful criteria for site selection? *Madagascar Conservation & Development* 5:35-47.
- Rafeliarisoa, T. H., R. C. J. Walker, and E. E. Louis. In press. Decline in the range and density of radiated tortoises, *Astrochelys radiata*, in southern Madagascar. In C. M. Castellano, H. Randriamahazo, R. E. Lewis, R. A. Mittermeier, R. Hudson and A. G. J. Rhodin (Eds.), *Turtles on the Brink in Madagascar; Proceedings of Two Workshops on Status and Conservation of Malagasy Tortoises and Freshwater Turtles*, Chelonian Research Monographs, U.S.A.
- Rasoma, R. V. J., S. Ranivoarivelo, M. Marquard, O. R. Ramilyjaona, D. Rakotomalala, A. P. Raselimanana, and J. U. Ganzhorn. 2010. Estimation de la densité des populations d'une espèce menacée de tortue terrestre (*Astrochelys radiata*) dans le Parc National Tsimanampetsotsa au Sud de Madagascar. *Malagasy Nature* 4:33-48.
- Ratvonamana, Y. R., C. Rajeriarison, E. Roger, and J. U. Ganzhorn. 2011. Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, southwestern Madagascar. *Malagasy Nature* 5:14-38.
- Razafindrakoto, L. 2008. De Mayotte à Ifaty – un rapatriement exemplaire. *La Tortue* 81:36-43.
- Rioux Paquette, S., and F.-J. Lapointe. 2007. The use shell morphometrics for the management of the endangered malagasy radiated tortoise (*Geochelone radiata*). *Biological Conservation* 134:31-39.
- Saino, N., M. Romano, R. P. Ferrari, R. Martinelli, and A. P. Møller. 2005. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *Journal of Experimental Zoology* 303A:998-1006.
- Shine, R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends in Ecology and Evolution* 14:186-189.
- Spotila, J. R., L. C. Zimmerman, C. A. Binckley, J. S. Grumbles, D. C. Rostal, A. List Jr., E. C. Beyer, K. M. Phillips, and S. J. Kemp. 1994. Effects of incubation conditions on sex determination, hatching success and growth of hatchling desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Herpetological Monographs* 8:103-116.
- Swain, D. P., A. F. Sinclair, and J. M. Hanson. 2007. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1015-1022.

- Swingland, I. R. 1977. Reproductive effort and life history strategy of the Aldabran giant tortoise. *Nature* 269:402-404.
- Turner, F. B., P. Hayden, B. L. Burge, and J. B. Roberson. 1986. Egg production by the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in California. *Herpetologica* 42:93-104.
- Wallis, I. R., B. T. Henen, and K. A. Nagy. 1999. Egg size and annual egg production by female desert tortoises (*Gopherus agassizii*): the importance of food abundance, body size and date of egg shelling. *Journal of Herpetology* 33:394-408.
- Warner, D. A., R. S. Radder, and R. Shine. 2009. Corticosterone exposure during embryonic development affects offspring growth and sex ratios in opposing directions in two lizard species with environmental sex determination. *Physiological and Biochemical Zoology* 82:363-371.
- Wilson, B. S., and J. C. Wingfield. 1992. Correlation between female reproductive condition and plasma corticosterone in the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 3:691-697.
- Zovickian, W. H. 1973. Captive reproduction of the radiated tortoise. *HISS news Journal* 1:115-118.

TABLE 1.— Number of breeding females, nests and eggs recorded in CP and WP. CP data are subdivided in data recorded from February to June and breeding activities observed year round. WP observations were recorded from February to June only. The percentage of breeding females for each survey year is given in brackets. Double counts of breeding females from different study years were eliminated from the total number of breeding females.

	year	Breeding females		No. of nests		No. of eggs	
		Feb. - June	all year	Feb. - June	all year	Feb. - June	all year
CP	2008	14 (35.0%)	15 (37.5%)	25	40	82	134
	2009	4 (10.0%)	6 (15.0%)	6	14	25	45
	2010	7 (17.5%)	7 (17.5%)	10	10	39	39
	total	19	21	41	64	146	218
WP	2009	6 (31.6%)		7		18	
	2010	3 (18.8%)		3		7	
	total	7		10		25	

TABLE 2.— Number and annual dispersion of nests recorded from CP and WP during the study period. The nests are listed as “First clutches + follow ups” for each survey year. WP tortoises were observed from February to June only. Observation of CP females was carried out permanently between February 2008 and June 2010.

	No. of nests CP			No. of nests WP	
	2008	2009	2010	2009	2010
February	1	0	0	0	0
March	3 + 1	2	1	1	0
April	3	2	4 + 1	3	2
May	4 + 5	0 + 1	2 + 1	2 + 1	0
June	3 + 5	0 + 1	0 + 1	0	1
July	0 + 6	2			
August	0 + 4	0 + 1		No observations.	
September	1 + 4	0 + 4			
October	0	0 + 1			
Total # nests	40	14	10	7	3

TABLE 3.— Hatching success and hatchlings of captive and wild population in comparison. All CP nests were recorded from February to June 2008; CP hatchlings emerged in December 2008 and January 2009. WP nests were examined from February to June 2009; hatchlings were recorded in December 2009.

	CP	WP
No. of breeding females	14	6
No. of nests (eggs)	25 (82)	7 (18)
Nests with hatchlings	48.0 %	85.7 %
No. of hatchlings	18	12
No. of hatchlings per nest	0.7	1.7
Hatched eggs	22.0 %	66.7 %
No. of hatchlings per breeding female	1.3	2.0
Hatchlings' body mass (g)	19.6 ± 2.6 (16.2 – 26.0)	18.6 ± 3.1 (14.0 – 23.5)
Hatchlings' straight carapace length (mm)	40.2 ± 2.5 (36.4 – 45.4)	40.1 ± 3.2 (35.4 – 45.2)

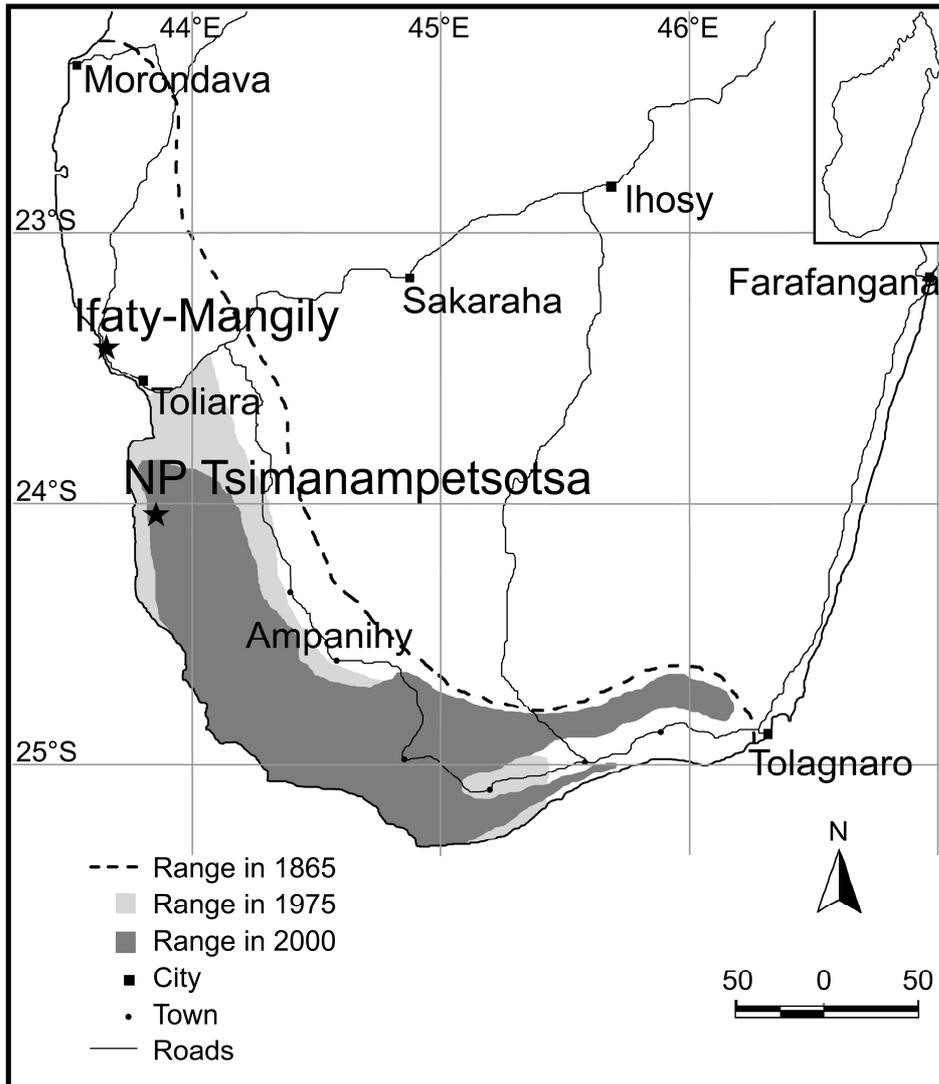


FIG. 1.— Range map of *Astrochelys radiata* showing distribution areas in 1865, 1975 and 2000 (data from O'Brien 2002). The survey sites from this study are indicated.

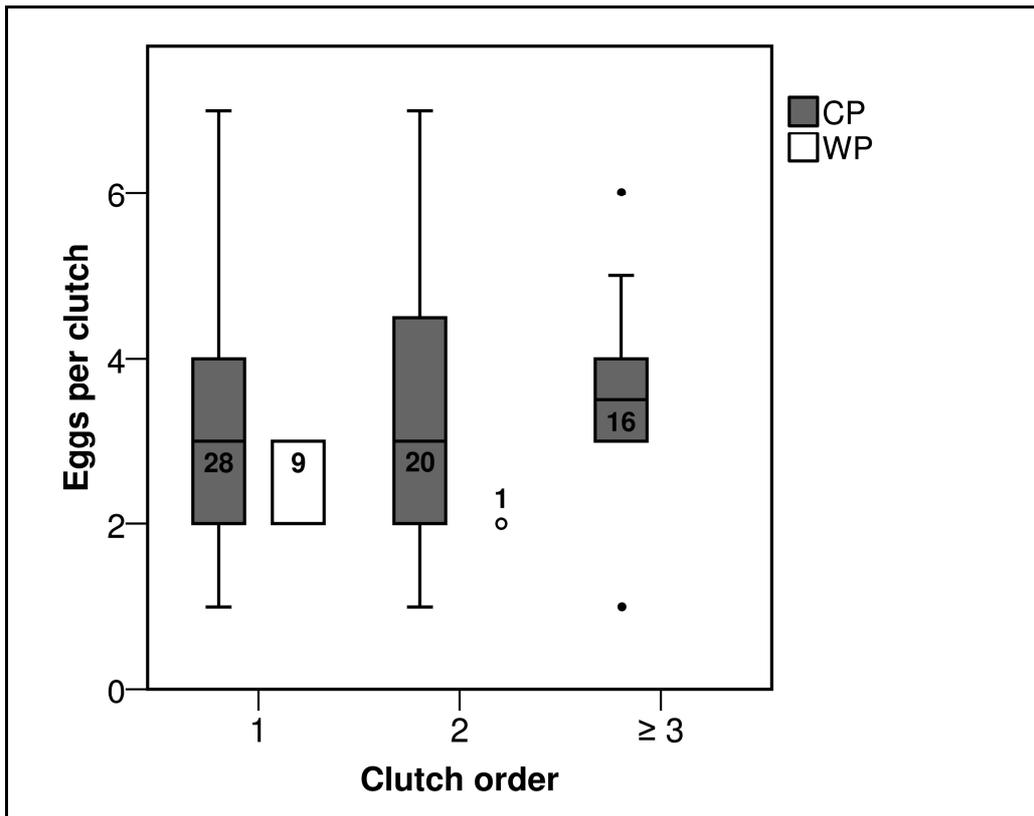


FIG. 2.— Egg numbers per clutch in relation to the order of tortoise clutches. CP females laid up to five clutches per breeding season, but follow-up clutches three to five were combined in the diagram. The number of nests recorded in each category is indicated. Displayed values are medians, quartiles and ranges.

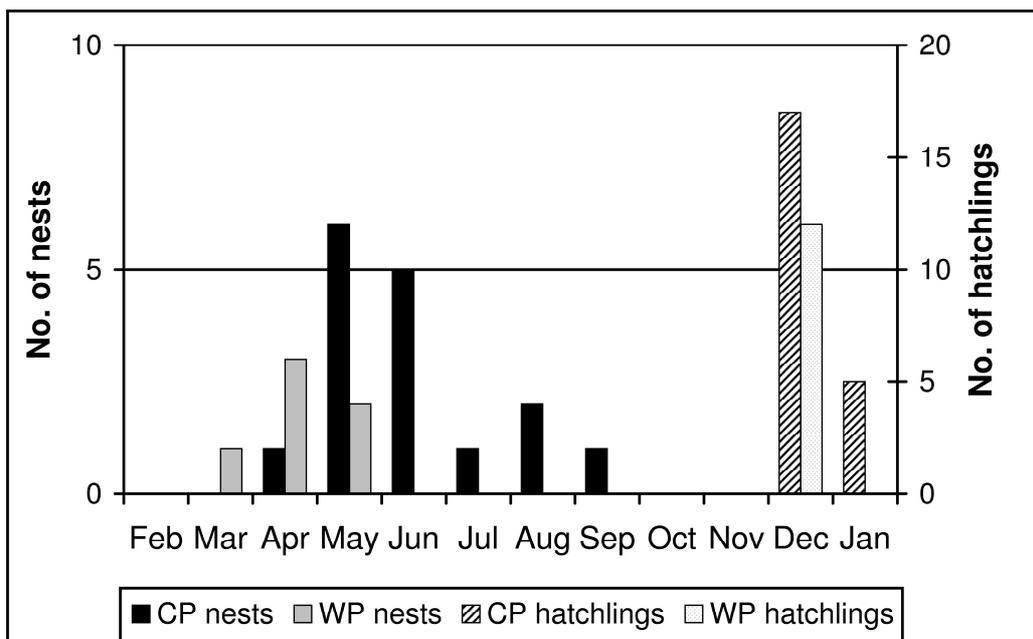


FIG. 3.— All nests producing hatchlings; CP nests were recorded in 2008 and WP nests in 2009. In WP no observations were carried out after June 2009. WP hatchlings were observed in December 2009, CP hatchlings in December 2008 and January 2009.

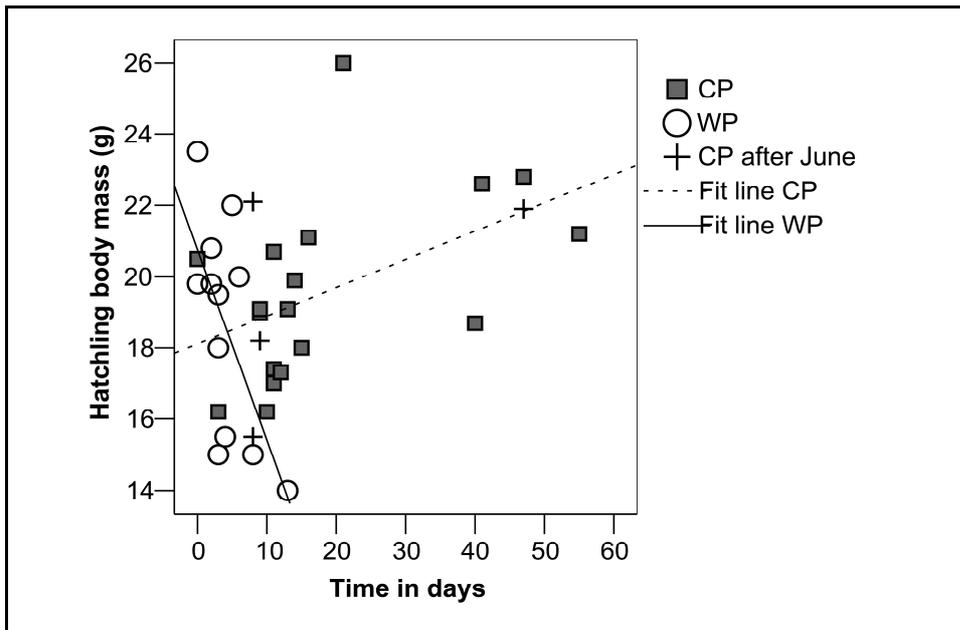


FIG. 4.— Hatchling body mass on the day of birth in comparison to the time of eclosion. The date of first hatchling observation in each population gives the zero-point that all other hatchlings are referred to. The body mass of WP hatchlings decreases significantly with time (Pearson, $r = -0.63$, $p = 0.03$, $n = 12$) while the CP hatchlings show an increasing body mass (Pearson, $r = 0.49$, $p = 0.04$, $n = 18$). Hatchlings from nests laid after June 2008 are excluded from CP-fit line.

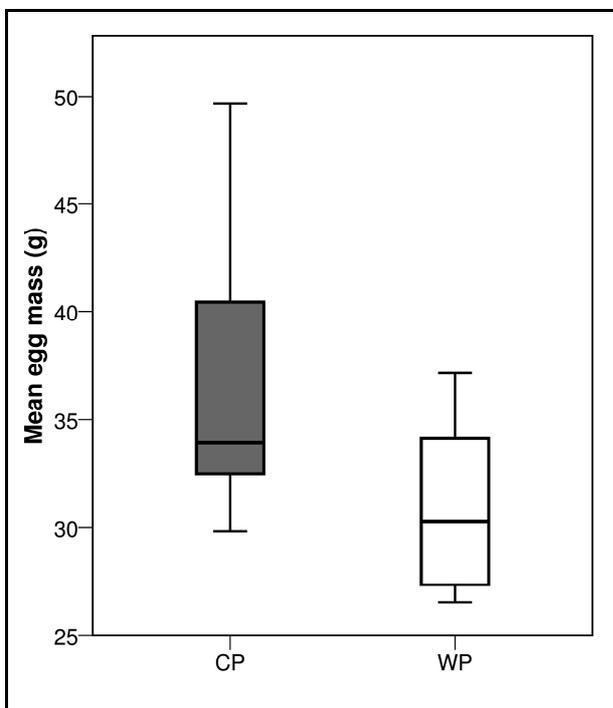


FIG. 5.— Mean egg mass produced by seven female *A. radiata* with similar body mass (WP: 4490 – 6300g, CP: 4250 – 6250g) from both surveyed populations. Values displayed are medians, quartiles and ranges.

Paper 3: Home range size and movement patterns (*submitted*)

Home range size and movement patterns in female radiated tortoises (*Astrochelys radiata*) in Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar

Jutta Maria Hammer

Department of Animal Ecology and Conservation, University of Hamburg, Germany

E-mail:jutta.m.hammer@gmail.com

Abstract

The radiated tortoise (*Astrochelys radiata*), one of four endemic Malagasy tortoise species, is threatened by habitat loss and poaching, resulting in a rapidly declining range. However, only limited information is available on the animal's habitat requirements. This study provides detailed information on movement patterns and home range areas occupied by female *A. radiata* from two consecutive breeding seasons. Median distances covered by tortoises between days were 38.5 m ($Q_{25} = 15.1$ m, $Q_{75} = 69.7$ m; in 2009) and 23.4 m ($Q_{25} = 3.0$ m, $Q_{75} = 55.0$ m; in 2010). Almost 99 % of all distance recordings were below 200 m. Tortoise activity was linked to weather conditions: larger distances were covered during rainy days. The home ranges of different individuals overlapped substantially. Animals surveyed during both years were stationary, with a clear overlap of home ranges from both survey years. Sandy habitats were preferred for nesting. Median home range estimations from 95 % Kernel densities were 2.5 ha in 2009 (range: 0.6 to 24.5 ha) and 1.6 ha in 2010 (range: 0.5 to 39.3 ha; $n = 16$). Stationary home ranges and short travel distances may indicate good habitat quality in the study area. However, the local tortoise population is clearly depleted by poaching. Stationary home ranges might originate from population densities well below the carrying capacity.

Keywords: Kernel density, Nesting, Radio tracking, Sokake, Telemetry

Introduction

The concept of home range has inspired ecologists ever since Burt (1943) defined areas used for feeding, mating or breeding. Its location may change during the individual's life time, and the home range size will differ according to sex, age or seasonal influences (Burt, 1943). Therefore home range characteristics may be related to a species' requirements in space and habitat quality. Home range dimension and overlaps in the home ranges of neighbouring individuals are regarded as indicators for reproductive behaviour (Marvin, 2001; Dillon and Kelly, 2008), social structures (Bull and Baghurst, 1998; Wronski and Apio, 2005) and the use of local resources (Mc Loughlin, Ferguson and Messier, 2001). Furthermore, resource availability may also alter home range distribution. By knowing an animal's home range requirements we may understand its specific needs, population structure and gain insight in general factors that influence the species distribution.

The Malagasy tortoise species *Astrochelys yniphora* and *A. radiata* have each been subject to one home range study (Smith et al., 1999; Rasoma et al., submitted). The distribution range of *A. radiata* declined approximately 20% within the last 25 years (O'Brien et al., 2003). Habitat loss, increasing disturbances by grazing cattle and poaching, both for the international pet trade and local bush meat consumption (Nussbaum and Raxworthy, 2000; O'Brien et al., 2003; Pedrono, 2008; Irwin et al., 2010) threaten the remaining populations. Consequently this species is listed as critically endangered (IUCN, 2012).

The current study augments the knowledge on home range requirements in a natural *A. radiata* population by detailing the following questions: How do movement patterns and travel distances differ between two consecutive breeding seasons? Is tortoise mobility related to local weather conditions? What is the home range size of adult female *A. radiata*? Which habitat requirements are the most important for female tortoises during breeding season?

Materials and Methods

Study Site

This study was conducted in the northern part of Tsimanampetsotsa National Park (S24°01'34.6''; E043°44'13.2'') where the primary population of *A. radiata* is still present, yet influenced by moderate levels of poaching (Goodman et al., 2002; Hammer and Ramilijaona, 2009). The local tortoise population has been subject to previous studies including population characteristics (Hammer and Ramilijaona, 2009; Rasoma et al., 2010) feeding ecology and habitat requirements (Rasoma et al., submitted). For detailed description of the survey area see Hammer (submitted) and Ratvonamana et al. (2011). For this study a group of 26 female tortoises were fitted with Biotrack radio transmitters in order to study home range size and linear distances covered. Animals chosen for radio tracking observations had a minimum body mass of 3.5kg. Telemetry surveys were carried out during nesting season from February to June in 2009 (19 animals) and 2010 (7 new animals plus 9 animals from the previous year). Daily surveys were carried out from 07:00 to 12:00 to record the animals' position and locate tortoise nests. In former studies *A. radiata* was observed to be nesting predominantly during the morning hours with only two nests being built in the afternoon (n = 40; Hammer, submitted). All tortoise location data were determined upon direct sightings. The time interval between individual sightings varied between 19 and 29 hours. The long interval was chosen to avoid accidental recordings of periodical tortoise activity patterns.

The tortoises' sex was determined according to external plastron morphology and tail length (Leuteritz, 2002; Pedrono and Smith, 2003). Air temperature was recorded using ibuttons (Maxim Integrated Products Inc., range: -40 to 85°C, accuracy $\pm 1^\circ\text{C}$, at intervals of one hour, from 12 March – 13 June) and a rain gauge was applied to determine precipitation. Only precipitation events greater than 5 mm were considered in the analysis (from 3 March – 13 June).

The survey area comprises two different types of habitat: all tortoises were free to roam between a forest habitat with sandy soil and a xerophytic bush habitat on calcareous soils. The mean plant density on the calcareous soils exceeds the density in the sandy habitat (Ratvonamana et al., 2011). The sandy soils were expected to provide better nesting possibilities than the calcareous soils. The tortoises' location data and habitat borders were recorded using a Garmin eTrex Vista HCx.

Data Analyses

Linear distances were calculated from location data gathered in subsequent tortoise fixes using ArcView 3.2. Home range size was estimated using *Animal Movement SA v2.04 beta* extension with a fixed kernel method. Sample size per animal ranged from 16 to 82 fixes. Tortoises with less than 40 location points (three individuals) were excluded from kernel density estimations following literary recommendations (Otis and White, 1999; Seaman et al., 1999). Minimum convex polygons (MCP) were calculated after conducting a 5% outlier removal excluded by the harmonic mean method. MCP methods are often criticised (Seaman et al., 1999; Börger et al., 2006), but Row and Blouin-Demers (2006) explicitly recommend the use of minimum convex polygons in herpetological studies. Within this study the MCP method was applied for comparison only. Kernel densities from 95, 90, 50 and 10% utilisation distribution with a smoothing factor selected by least-square cross-validation were applied to tortoise location data. The Kernel-method was expected to provide most accurate estimations (Worton, 1995; Seaman et al., 1999; Börger et al., 2006). All maps were created in ArcMap 10.

Distances of tortoise sightings recorded between subsequent days were compared for general differences between years. In addition four different periods were evaluated to compare tortoise movements in the course of two subsequent breeding seasons. Comparison periods were: at the end of March (29 March – 4 April 2009 and 2010), in April (17–24 April 2009 and 17-27 April 2010), in May (16-22 May 2009 / 14-22 May 2010) and in June (08-13 June 2009 and 05-11 June 2010).

The linear distances covered by *A. radiata* in 2009 were analysed in relation to weather conditions. Data from rainy periods (3-7 March, 20-26 March, 5-11 May; 19 days “rain”) were compared to distances recorded within seven days after a rainy period (8-11 March, 27 March – 2 April; 11 days “after rain”) as well as data recorded during “dry” periods (with no rain for at least seven days prior to the recordings: 17 April - 4 May, 19-25 May, 8-13 June; 31 days).

Statistics

T-tests were used to compare mean temperatures and mean home range size estimates between survey years. Mann-Whitney-U-tests were conducted to compare the linear distances between survey years in individual tortoises and in relation to seasonal effects. Linear distance recordings from different weather conditions were compared in pairs subsequent to a Kruskal-Wallis analysis of all data. Tests for deviations from normal distributions were performed using Kolmogorov-Smirnov-tests. Distribution parameters of linear distances between tortoise sightings and home range estimations are given as 25 %-quartile, Median and 75 %-quartile. Mean values are indicated with their standard deviation for comparison. A Spearman correlation was carried out to test the relationship between home range size and linear distances for both years. All statistical analyses were performed with PASW Statistics 18.

Results

Climate

The climatic conditions during both survey years differed greatly. Mean temperatures were significantly lower in 2009 (T-test: $t = -2.69$, $p < 0.01$, $n = 188$; Fig. 1). At the same time precipitation was higher during the first year: in 2009 there were 16 days with a total of 289 mm of precipitation, while in 2010 only 7 rainy days were recorded with 146.5 mm of precipitation. Precipitation events in

2009 were timed earlier with the largest part of the rains recorded by the end of March (157 mm; 20-26 March 2009). Recordings in 2010 revealed 33.5 mm of precipitation in March and no further rain until 23 May.

Linear Distances

Distances covered by tortoises between days ranged from 0 to 780 m (2009) and 0 to 494 m (2010), distribution parameters were: $Q_{25} = 15.1$ m, Median = 38.5 m, $Q_{75} = 69.7$ m in 2009 and $Q_{25} = 3.0$ m, Median = 23.4 m, $Q_{75} = 55.0$ m in 2010. Mean distances differed significantly between years (Mann-Whitney-U-test, $U = 315308.5$, $p < 0.001$, $n = 1852$). In both years almost 99 % of all linear distance recordings were below 200 m. For six of the tortoises surveyed during both years, linear distance recordings differed significantly between years (Fig. 2). Three individuals showed no particular disparity in distance recordings between years.

The comparison of linear distances for three weather conditions revealed highly significant differences (Kruskal-Wallis, $H = 19.1$, $p < 0.001$, $n = 725$). Tortoises moved more during rainy days with a mean distance of 56.5 ± 43.5 m. Distribution parameters were: “rain”: $Q_{25} = 23.3$ m, Median = 48.4 m, $Q_{75} = 78.0$ m in comparison to $Q_{25} = 17.4$ m, Median = 33.5 m, $Q_{75} = 62.0$ m “after rain” and $Q_{25} = 8.3$ m, Median = 31.73 m, $Q_{75} = 65.4$ m during “dry” periods. Distance recordings during rainy days differed considerably from the other two categories (Mann-Whitney-U-tests; “after rain”: $U = 13728$, $p < 0.05$, $n = 315$; “dry”: $U = 48115.5$, $p < 0.001$, $n = 603$). No differences were detected between the categories “after rain” and “dry” (Mann-Whitney-U-test, $U = 23118.5$, $p = 0.204$, $n = 532$).

The seasonal comparison revealed May to be the month with the most distinctive differences in linear distance recordings (Mann-Whitney-U-test, $U = 944$, $p < 0.001$, $n = 215$). Distances from tortoise sightings were $x_{25} = 24.9$ m, $x_{50} = 51.0$ m, $x_{75} = 84.6$ m in 2009 and $x_{25} = 0$ m, $x_{50} = 0$ m, $x_{75} = 5.6$ m in 2010. There were also major differences in the data recorded in April (2009: $x_{25} = 6.1$ m, $x_{50} = 22.3$ m, $x_{75} = 55.7$ m; 2010: $x_{25} = 3.0$ m, $x_{50} = 12.3$ m, $x_{75} = 49.0$ m; Mann-Whitney-U-test: $U = 7374$, $p < 0.05$, $n = 266$). Data recorded in March and June did not differ between years (Mann-Whitney-U-test; March: $U = 4676$, $p = 0.162$, $n = 183$; June: $U = 5254$, $p = 0.069$, $n = 191$).

Home Range Size

The home ranges from different females overlapped greatly. The mean home range size did not differ between survey years for three density estimation models (t -tests: $n = 32$; 95%-Kernel: $t = -0.13$, $p = 0.9$; 90%-Kernel: $t = -0.23$, $p = 0.8$; MCP: $t = -0.12$, $p = 0.9$). Home range size and linear distance recordings were positively correlated during both years (2009: $r_s = 0.9$, $p < 0.001$, $n = 16$; 2010: $r_s = 0.7$, $p < 0.01$, $n = 16$). During both years, tortoise B 02 appeared to occupy a much larger home range area than all other individuals (Table 1). For comparison, mean home range estimates were calculated including and excluding B 02 respectively (Table 2).

Five individuals had larger home range sizes in 2009 than in 2010. Two animals covered a greater area in 2010 and the home range size of two others did not differ (see Table 1). All individuals monitored in both years showed an overlap in home ranges between years. Three animals had similar home range expansions with an overlap in the core activity area (in terms of 10%-Kernel estimation; Fig. 3A). For three individuals the home range of 2010 represents only a small part of the area in 2009 (Fig. 3B), with two of these animals showing no overlap in the location of 10%-Kernel areas. The

remaining three tortoises showed an overlap in dimension and location of home range areas, though their centre of activity (10%-Kernel estimation) had moved between survey years (Fig. 3C).

During this survey 10 tortoise nests were located through direct observation (Hammer, submitted). Seven nests were found in 2009 with one tortoise laying two nests within the same season. In 2010 three nests were located of which two nests were built by tortoises that had been found nesting already in the previous year. In total seven nests were recorded in the sandy soil habitat. Five tortoises, whose core activity areas (50 %-Kernel estimation) were located within the calcareous soil habitat, moved to the sandy soil area for egg deposition (Fig. 4A). The nest sites recorded in the calcareous habitat originate from females who were exclusively located within this type of habitat (Figure 4B). Two of the tortoises, which had been surveyed twice, were observed to be nesting each year. In 2010 both animals chose egg deposition sites close to nesting sites they used in the previous year with distances between nesting sites of 93 m and 89 m respectively.

Discussion

The distances recorded from tortoise sightings and home range patterns differ greatly between survey years. In 2009 the tortoises showed greater mobility while tortoise movements in 2010 demonstrated a shift to shorter distances or no movement. Differences in tortoise movement appeared to be affected by local weather conditions. Climatic conditions between survey years differed considerably and depict unpredictability as described by Dewar and Richard (2007). In contrast to the daily movements home range size was larger in 2010 than in 2009.

Daily tortoise movements appeared to be restricted to short distances in general. Within both survey years most daily travel distances were below 200 m. North American *Gopherus* sp. from continental dry areas are exposed to unpredictable climatic conditions (Henen et al., 1998; Duda, Krzysik and Freilich, 1999) as well as *A. radiata* and therefore may be used as a comparative reference when studying home range characteristics. Short distance movement patterns were also reported for *Gopherus agassizii* (O'Connor, 1994; Duda, Krzysik and Freilich, 1999) and *Gopherus polyphemus* (McRae, Landers and Garner, 1981), the time interval between sightings hereby being an insignificant factor for re-location distance (O'Connor, 1994). Desert tortoises were re-captured within 300 m of their initial sighting positions (73% of re-located individuals) even as much as a year after their initially discovery (Freilich et al., 2000). However, Gopher tortoises are known to be bound to self-constructed burrows, which they use for a variety of purposes such as egg deposition (Bailey, Schwalbe and Lowe, 1995; Ennen et al. 2012) or thermoregulation (Bailey, Schwalbe and Lowe, 1995; Henen, 2002). Short distance movements have also been ascertained in other tortoise species such as *Stigmochelys pardalis* (McMaster and Downs, 2009) and turtles (Chase et al., 1989; Nieuwolt, 1996).

In 2010 short distances were recorded in higher frequency compared to 2009. The ratio of movements below 10 m doubled in 2010 and distance recordings up to 50 m still exceeded data from 2009 by 13%. Precipitation seems to have a major effect on tortoise movement. In 2009 the surveyed tortoises experienced more than twice as many rainy days with almost twice the amount of total precipitation compared to 2010. Correspondingly, median distances of *A. radiata* were more than 1.5 times higher in 2009. A correlation between tortoise abundance and climatic conditions was also detected in North American desert tortoises: in years with rain and plant productivity, tortoises that

had not been seen for several years could be re-located in proximity to their last sighting location (Freilich et al., 2000). *G. agassizii* showed less movement when food plants were scarce and the ratio of tortoise sightings with a distance of 0 meters to the previous sighting location almost doubled during a drought year (Duda, Krzysik and Freilich, 1999).

The correlation of movement patterns with precipitation events is most distinct when comparing short term periods. Distance recordings in May revealed *A. radiata* to be largely inactive in 2010: the ratio of short distance recordings (< 10 m) was eight times higher than in 2009. Contrary to the second survey year, the main part of precipitation events in 2009 was recorded prior to this comparison period in May, thus enabling tortoise activity. On rainy days *A. radiata* was observed to cover significantly greater distances than in periods with no rain. Different authors report greater activity in *A. radiata* anecdotally during or shortly after rainfall (Lewis, 1995; Pedrono and Smith, 2003; Leuteritz, 2003a). Greater activity could also be identified for *G. berlandieri* soon after precipitation began (Rose and Judd, 1975). Short distances in tortoise relocations do not necessarily indicate less activity since the animals' whereabouts between sightings remain unknown. An abundance of food plants close to the individual's location may be sufficient, thus rendering a wider search for forage plants unnecessary. However, tortoise movement during precipitation events seems to serve a very important purpose in the survey area: tortoises that were usually located within the sandy habitat appeared to move towards the calcareous habitat. The limestone flags contain small sinkholes that retain rainwater for up to several days. Leuteritz (2003b) reports that *A. radiata* drink water from small puddles. Apart from potentially providing drinking water, the calcareous habitat offers greater vegetation density (Ratvonamana et al., 2011), which leads to better chances of hiding-places and greater nutritional sources. Nonetheless, tortoise movements were also observed in the other direction. Soil conditions affected the tortoises' choice for nest site locations: five tortoises that were most frequently found in the calcareous habitat travelled to the sandy substrate in search of a nesting site. Data from this study suggests that females were familiar with their surrounding area and remembered good nesting spots they used during a previous year. Thus, tortoises changed their habitat utilization depending on their needs. Leuteritz (2002) reports female *A. radiata* at Cap Saint Marie (CSM) Nature Reserve to move up to several hundred metres out of their normal activity range for nesting, however habitat data was not indicated.

Contrary to the distance recordings and despite correlations between home range and linear distances, mean home range estimations were higher in 2010. However, home range size in 2009 exceeds results from 2010 when tortoise B 02 is excluded from the analyses, although the differences were not significant. Covering similar distances, B 02 was not as stationary as the other females. The comparison of home range areas revealed an extraordinary activity during both survey years which seemed not to be influenced by weather conditions. Home range size is reported to vary considerably between individuals in the terrestrial tortoise *Psammobates geometricus* (Hofmeyr et al., 2012) as in mammals and bird species (Börger et al., 2006; Saïd et al., 2009).

Five of the specimens surveyed twice occupied larger home ranges in 2009 than in 2010; for three of them, home ranges were four to six times larger than in 2010. These results correspond to greater distance recordings during the first survey year. Home range is reported to alter with resource availability both in tortoises (Diemer, 1992; Duda, Krzysik and Freilich, 1999; Mazzotti, Pisapia and Fasola, 2002; McMaster and Downs, 2009) and in mammals (Saïd et al., 2009). The home range size may also be related to age and sex (Rose and Judd, 1975; Saïd et al., 2009) or seasonal influences as in

the Malagasy tortoise *A. yniphora* (Smith et al., 1999) and South African *Stigmochelys pardalis* (McMaster and Downs, 2009). Alberts (1993) noted a connection between home range size and population density in lizards *Dipsosaurus dorsalis*, while male snakes occupied greater home ranges during mating seasons (Madsen, 1984; Durner and Gates, 1993). In this study, precipitation appeared to be of major importance for tortoise activity.

Male home range size is often reported to exceed those of females in tortoise (Rose and Judd, 1975; Diemer, 1992; O'Connor, 1994; Smith et al., 1999; Harless et al., 2009), turtle species (Chase et al., 1989), as in mammals (Dillon and Kelly, 2008; Herr, Schley and Roper, 2008; Sharma et al. 2010). Conversely, in some turtle species gravid females require greater home ranges than males (Litzgus and Mousseau, 2004), and in some tortoise species females permanently occupy larger areas than males (Lagarde et al., 2003; Mazzotti, Pisapia and Fasola, 2002; Hofmeyr et al., 2012). Home range estimates of 1.2 to 2.0 ha (females) and 0.7 to 3.5 ha (males) are reported for *A. radiata*, depending on the season (Rasoma et al., submitted). Female home range estimations of this study exceed these data. An extensive overlap in home ranges of *A. radiata* was detected within this study, as was previously reported: Rasoma et al. (submitted) conclude that the overlap originates from a promiscuous mating system where male tortoises cover a larger area in order to increase their mating chances. The same idea is reported from *A. yniphora* (Smith et al., 1999) and in the study of North American desert tortoises. Home ranges of male tortoises largely overlapped with both sexes, while female home ranges barely overlapped (Diemer, 1992; Harless et al., 2009); this also applies to the Egyptian tortoise *Testudo kleinmanni* (Geffen and Mendelsohn, 1988). Taking the above into account, female tortoises can put more energy into egg production while males undertake the exhausting search for mating opportunities. In doing so, each sex puts as much energy as possible into their respective reproductive activities, thereby increasing the offspring's chances of success.

Home range location was remarkably consistent for *A. radiata* during the survey years. Nine tortoises from the first survey year could be re-located in 2010 and were therefore able to be observed twice. A high degree of site fidelity is reported in freshwater turtles, (Nieuwolt, 1996; Litzgus and Mousseau, 2004) desert tortoises (Rose and Judd, 1975; Freilich et al., 2000) and other terrestrial reptiles (Madsen, 1984; Marvin, 2001). Female snapping turtles display strong site fidelity concerning home range and nesting sites, as well as being able to conduct complex navigation to their nesting site during annual migration (Obbard and Brooks, 1980). *A. radiata* revealed strong site fidelity during breeding season, between two subsequent breeding seasons and in the choice of nest site locations. These results suggest that tortoises become familiar with certain habitat features, such as hiding places, accessible sinkholes or substrate characteristics. A female tortoise surely profits from knowing her surroundings when searching for a nesting site. Leaving her local home range well-directed, she will not waste energy through extended travels and may return straight away.

Short distance travels and stationary home ranges, as observed within this study, may only be possible if local plants offer sufficient nutrition and hiding-places. Considering the competition for food plants amongst the local population, *A. radiata* may benefit from low population densities which originate from poaching (Goodman et al., 2002; Leuteritz and Ravolanaivo, 2005; Hammer and Rambilijaona, 2009). Density estimations for *A. radiata* at Cap Saint Marie Nature Reserve (CSM) are more than twice as high as in Tsimanampetsotsa National Park (Lewis, 1995; Leuteritz, Lamb and Limberaza, 2005). There, the tortoises seem to cover greater distances (personal communication W. Ronto). One possibility could be that the tortoises at CSM have to travel further to cover their daily

nutritional requirements as a consequence of high population densities and competition for food plants.

Acknowledgements

This study was carried out under the Accord de Collaboration between ANGAP (now MNP: Madagascar National Parks), the Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo and the Department of Biology, Hamburg University. I am grateful to the late O. Ramiijaona, D. Rakotondravony and M. Vences for their help at various stages of the study; J. Rakotomalala and D. Rakotomalala (both MNP Toliara) and WWF Madagascar for their logistical support in the field. The study was financed by grants from the German Academic Exchange Service (DAAD) to J. M. Hammer, DFG/BMZ (Ga 342/15-1), the European Association of Zoos and Aquaria (EAZA), and WWF Germany to J. U. Ganzhorn. Authorization to mark and observe tortoises was kindly given by the Ministère de l'Environnement, des Forêts et du Tourisme, Madagascar; permits 17/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRS, 204/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRSE and 034/10/MEF/SG/DGEF/DSAP/SLRSE.

References

- Alberts, A.C. (1993): Relationship of space use to population density in an herbivorous lizard. *Herpetologica*. **49**(4): 469-479.
- Bailey, S.J., Schwalbe, C.R., Lowe, C.H. (1995): Hibernaculum use by a population of desert tortoises (*Gopherus agassizii*) in the Sonoran Desert. *J. Herpetol.* **29**(3): 361-369.
- Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S., Coulson, T. (2006): Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *J. Anim. Ecol.* **75**(6): 1393-1405.
- Bull, M.C., Baghurst, B.C. (1998): Home range overlap of mothers and their offspring in the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **42**(5): 357-362.
- Burt, W.H. (1943): Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.* **24**(3): 346-352.
- Chase, J.D., Dixon, K.R., Gates, J.E., Jacobs, D., Taylor, G.J. (1989): Habitat characteristics, population size, and home range of the bog turtle, *Clemmys muhlenbergii*, in Maryland. *J. Herpetol.* **23**(4): 356-362.
- Dewar, R.E., Richard, A.F. (2007): Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *PNAS*. **104**(34): 13723-13727.
- Diemer, J.E. (1992): Home range and movements of the tortoise *Gopherus polyphemus* in Northern Florida. *J. Herpetol.* **26**(2): 158-165.
- Dillon, A., Kelly, M.J. (2008): Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *J. Zool.* **275**: 391-398.
- Duda, J.J., Krzysik, A.J., Freilich, J.E. (1999): Effects of drought on desert tortoise movement and activity. *J. Wildl. Manage.* **63**(4): 1181-1192.
- Durner, G.M., Gates, J.E. (1993): Spatial ecology of black rat snakes on Remington farms, Maryland. *J. Wildl. Manage.* **57**(4): 812-826.

- Ennen, J.R., Lovich, J.E., Meyer, K.P., Bjurlin, C., Arundel, T.R. (2012): Nesting ecology of a population of *Gopherus agassizii* at a utility-scale wind energy facility in southern California. *Copeia*. **2**: 222-228.
- Freilich, J.E., Burnham, K.P., Collins, C.M., Garry, C.A. (2000): Factors affecting population assessments of desert tortoises. *Conserv. Biol.* **14**(5): 1479-1489.
- Geffen, E., Mendelssohn, H. (1988): Home range use and seasonal movements of the Egyptian tortoise (*Testudo kleinmanni*) in northwestern Negev, Israel. *Herpetologica*. **44**(3): 354-359.
- Goodman, S.M., Raheirilalao, M.J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A.P., Razakarivony, H.V., Soarimalala, V. (2002): Inventaire des Vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala* **28**: 1-36.
- Hammer, J.M. (submitted): Reproduction as a function of living conditions: the breeding biology of the radiated tortoise (*Astrochelys radiata*) under natural and semi-natural conditions within southwest Madagascar. *J. Herpetol.*
- Hammer, J.M., Ramilijaona, O. (2009): Population study on *Astrochelys radiata* (Shaw, 1802) in the Tsimanampetsotsa National Park, southwest Madagascar. *Salamandra*. **45**(4): 219-232.
- Harless, M.L., Walde, A.D., Delaney, D.K., Pater, L.L., Hayes, W.K. (2009): Home range, spatial overlap, and burrow use of the desert tortoise in the West Mojave Desert. *Copeia*. **2**: 378-389.
- Henen, B.T. (2002): Reproductive effort and reproductive nutrition of female desert tortoises: essential field methods. *Integ. and Comp. Biol.* **42**: 43-50.
- Henen, B.T., Peterson, C.C., Wallis, I.R., Berry, K.H., Nagy, K.A. (1998): Effects of climatic variation on field metabolism and water relations of desert tortoises. *Oecol.* **117**(3): 365-373.
- Herr, J., Schley, L., Roper, T.J. (2008): Socio-spatial organization of urban stone martens. *J. Zool.* **277**: 54-62.
- Hofmeyr, M., Bloemenstein, U. van, Henen, B., Weatherby, C. (2012): Sexual and environmental variation in the space requirements of the critically endangered geometric tortoise, *Psammobates geometricus*. *Amphibia-Reptilia*. **33**: 185-197.
- IUCN (2012): The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 3 August 2012.
- Irwin, M.T., Wright, P.C., Birkinshaw, C., Fisher, B.L., Gardener, C.J., Glos, J., Goodman, S.M., Loiselle, P., Rabeson, P., Raharison, J.-L., Raheirilalao, M.J., Rakotondravony, D., Raselimanana, A., Ratsimbazafy, J., Sparks, J.S., Wilmé, L., Ganzhorn, J.U. (2010): Patterns of species change in anthropogenically disturbed forests of Madagascar. *Biol. Conserv.* **143**: 2351-2362.
- Lagarde, F., Bonnet, X., Henen, B., Legrand, A., Corbin, J., Nagy, K., Naulleua, G. (2003): Sex divergence in space utilisation in the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Can. J. Zool.* **81**(3): 380-387.
- Leuteritz, T.E.J. (2002): Distribution, status, and reproductive biology of the radiated tortoise, *Geochelone radiata* (Shaw, 1802) in southwest Madagascar. Ph.D. Dissertation, George Mason University, USA.
- Leuteritz, T.E.J. (2003a): *Geochelone radiata* (radiated tortoise). Nocturnal activity. *Herpetol. Rev.* **34**(3): 240.
- Leuteritz, T.E.J. (2003b): Observations on diet and drinking behaviour of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in southwest Madagascar. *Afr. J. Herpetol.* **52**(2): 127-130.

- Leuteritz, T.E.J., Lamb, T., Limberaza, J.C. (2005): Distribution, status, and conservation of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in Madagascar. *Biol. Conserv.* **124**: 451-461.
- Lewis, R.E. (1995): Status of the radiated tortoise (*Geochelone radiata*). Unpublished report, World Wildlife Fund Madagascar.
- Litzgus, J.D., Mousseau, T.A. (2004): Home range and seasonal activity of southern spotted turtles (*Clemmys guttata*): Implications for management. *Copeia*. **4**: 804-817.
- Madsen, T. (1984): Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia*. **3**: 707-713.
- Marvin, G.A. (2001): Age, growth, and long-term site fidelity in the terrestrial plethodontid salamander *Plethodon kentucki*. *Copeia*. **1**: 108-117.
- Mazzotti, S., Pisapia, A., Fasola, M. (2002): Activity and home range of *Testudo hermanni* in Northern Italy. *Amphibia-Reptilia*. **23**: 305-312.
- McLoughlin, P.D., Ferguson, S.H., Messier, F. (2001): Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. *Evol. Ecol.* **14**: 39-60.
- McMaster, M.K., Downs, C.T. (2009): Home range and daily movement of leopard tortoises (*Stigmochelys pardalis*) in the Namo-Karoo, South Africa. *J. Herpetol.* **43**(4): 561-569.
- McRae, W.A., Landers, J.L., Garner, J.A. (1981): Movement patterns and home range of the gopher tortoise. *Am. Midl. Nat.* **106**(1): 165-179.
- Nieuwolt, P.M. (1996): Movement, activity, and microhabitat selection in the western box turtle, *Terrapene ornata luteola*, in New Mexico. *Herpetologica*. **52**(4): 487-495.
- Nussbaum, R.A., Raxworthy, C.J. (2000): Commentary on conservation of “Sokatra” the radiated tortoise (*Geochelone radiata*) of Madagascar. *Amphib. Reptile Conserv.* **2**(1): 6-14.
- Obbard, M.E., Brooks, R.J. (1980): Nesting migrations of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica*. **36**(2): 158-162.
- O’Brien, S., Emahalala, E.R., Beard, V., Rakotondrainy, R.M., Reid, A., Raharisoa, V., Coulson, T. (2003): Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. *Oryx*. **37**(3): 338-343.
- O’Connor, M.P., Zimmerman, L.C., Rouby, D.E., Bulova, S.J., Spotila, J.R. (1994): Home range size and movements by desert tortoises, *Gopherus agassizii*, in the eastern Mojave Desert. *Herpetol. Monogr.* **8**: 60-71.
- Otis, D.L. White, G.C. (1999): Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *J. Wildl. Manage.* **63**(3): 1039-1044.
- Pedrono, M. (2008): The Tortoises and Turtles of Madagascar. Borneo, Natural History Publications.
- Pedrono, M. Smith, L.L. (2003): Testudinae, land tortoises. In: The Natural History of Madagascar, p.951-956. Goodman, S.M., Benstead, J.P., Eds., University of Chicago Press.
- Rasoma, R.V.J., Ranivoarivelo, S., Marquard, M., Ramilijaona, O.R., Rakotomalala, D., Raselimanana, A.P., Ganzhorn, J.U. (2010): Estimation de la densité des populations d’une espèce menacée de tortue terrestre (*Astrochelys radiata*) dans le Parc National Tsimanampetsotsa au sud de Madagascar. *Malagasy Nature*. **4**: 33-48.
- Rasoma, R.V.J., Raselimanana, A.P., Ratovonamana, Y.R., Ganzhorn, J.U. (submitted): Habitat use by *Astrochelys radiata* in the southern sub-arid zone of Madagascar. *Chel. Conserv. Biol.*

- Ratovonamana, Y.R., Rajeriarison, C., Roger, E., Ganzhorn, J.U. (2011): Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, southwestern Madagascar. *Malagasy Nature*. **5**: 14-38.
- Rose, F.L., Judd, F.W. (1975): Activity and home range size of the Texas tortoise, *Gopherus berlandieri*, in South Texas. *Herpetologica*. **31**(4): 448-456.
- Row, J.R., Blouin-Demers, G. (2006): Kernels are not accurate estimators of home range size for Herpetofauna. *Copeia*. **4**: 797-802.
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoïn, G., Delorme, D., Roux, C. (2009): What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* **118**: 1299-1306.
- Seaman, D.E., Millsaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J., Gitzen, R.A. (1999): Effects of sample size on kernel home range estimations. *J. Wildl. Manage.* **63**(2): 739-747.
- Sharma, R.K., Jhala, Y., Qureshi, Q., Vattakaven, J., Gopal, R., Nayak, K. (2010): Evaluating capture-recapture population and density estimation of tigers in a population with known parameters. *Anim. Conserv.* **13**: 94-103.
- Smith, L.L., Robert, B., Joby, M., Clément, S. (1999): Home range and microhabitat use in the angonoka (*Geochelone yniphora*) in Madagascar. *Chel. Conserv. Biol.* **3**(3): 393-400.
- Worton, B.J. (1995): Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *J. Wildl. Manage.* **59**(4): 794-800.
- Wronski, T., Apio, A. (2005): Home-range overlap, social vicinity and agonistic interactions denoting matrilineal organisation in bushbuck, *Tragelaphus scriptus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **59**(6): 819-828.

Table 1: Home range size (in ha) for all *A. radiata* surveyed in 2009 and 2010; data was generated from 95%-Kernel analysis. One fix per day was used in analyses. The number of fixes (*n*) is given for each tortoise and survey year. Tortoise B 02 clearly stands out compared to the other females.

	B 01	B 02	B 03	B 04	B 05	B 06	B 07	B 08	B 09
2009	1.9	24.5	1.3	4.1	3.1	5.1	5.8	4.8	0.6
<i>n</i>	82	50	57	44	69	65	66	64	53
2010	1.6	39.3	1.3	0.8	0.5	3.0	6.3	1.2	0.6
<i>n</i>	50	50	52	50	49	53	51	52	54

Table 2: Mean home range size (ha) of *A. radiata* given with standard deviation determined from 90 % and 95 % Kernel densities. Minimum Convex Polygons (MCP) were generated with a 5 % outlier removal by harmonic mean method. The results are given for all animals, with individual B 02 excluded from analysis. In all categories, sample size is *n* = 17 for analyses with all individuals; *n* = 16 when B 02 is excluded. Minimum, median and maximum values are given in italics.

	Kernel 90 %	Kernel 95 %	MCP
2009	3.0 ± 4.0 <i>0.3; 1.7; 17.0</i>	4.3 ± 5.8 <i>0.6; 2.5; 24.5</i>	3.0 ± 3.2 <i>0.6; 1.8; 14.0</i>
B 02 excluded	2.1 ± 1.6 <i>0.3; 1.3; 5.8</i>	2.9 ± 2.1 <i>0.6; 1.9; 7.3</i>	2.2 ± 1.4 <i>0.6; 1.6; 5.2</i>
2010	3.5 ± 7.6 <i>0.3; 1.1; 31.3</i>	4.6 ± 9.6 <i>0.5; 1.6; 39.3</i>	3.1 ± 4.7 <i>0.4; 1.6; 19.4</i>
B 02 excluded	1.6 ± 1.8 <i>0.3; 1.0; 6.4</i>	2.3 ± 2.5 <i>0.5; 1.6; 9.4</i>	2.1 ± 1.8 <i>0.4; 1.6; 6.9</i>

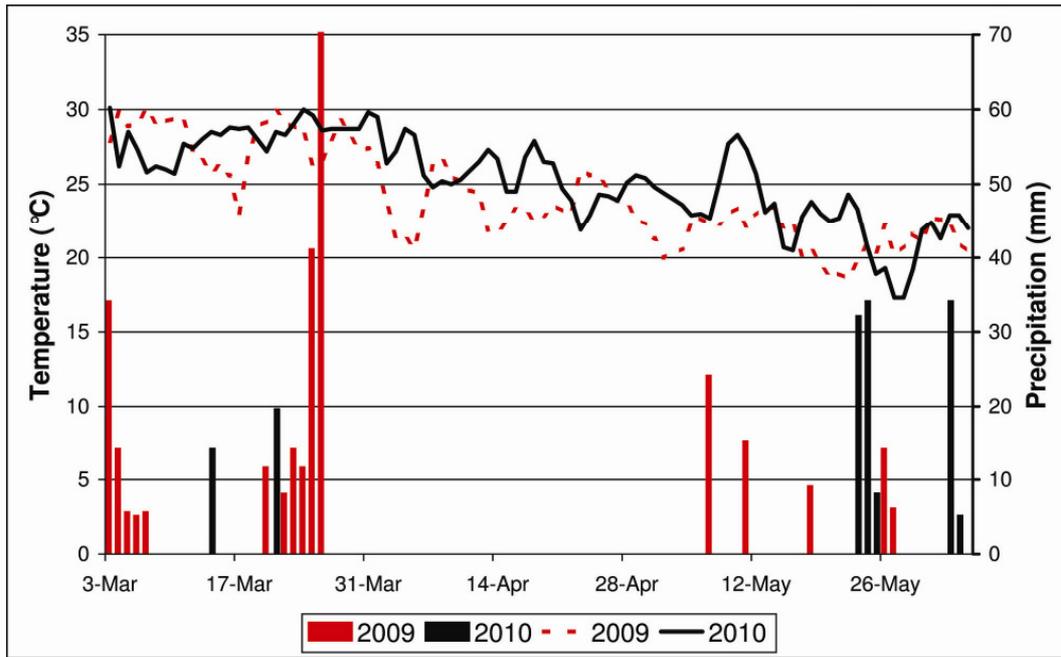


Fig. 1: Daily mean temperatures calculated from hourly recordings and precipitation events of ≥ 5 mm (from March to June 2009 and 2010). Precipitation value recorded on 26 March 2009 was 71 mm.

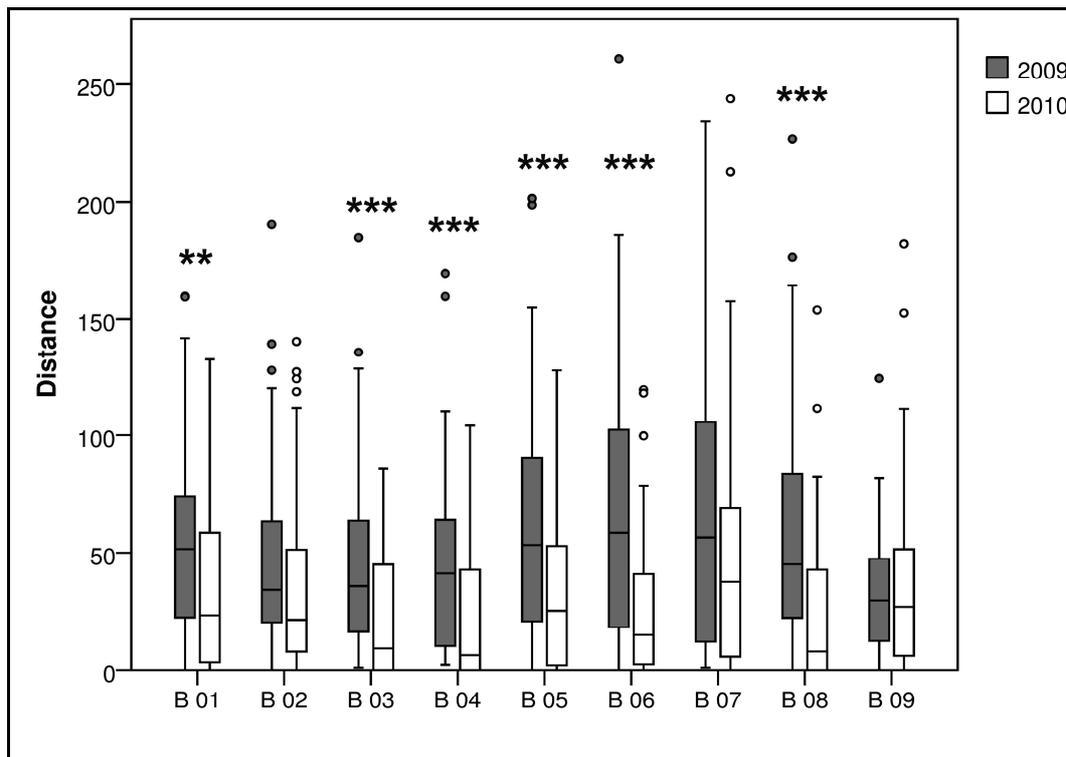


Fig. 2: Daily travel distances of *A. radiata* sightings in 2009 and 2010; outliers above 300 m are not shown in the graphic. A Mann-Whitney-U-Test was performed to compare data between years: records differing significantly ($p \leq 0.01$; **) and highly significantly ($p \leq 0.001$; ***) are indicated by asterisks. Values are medians, quartiles and ranges; circles depict outliers.

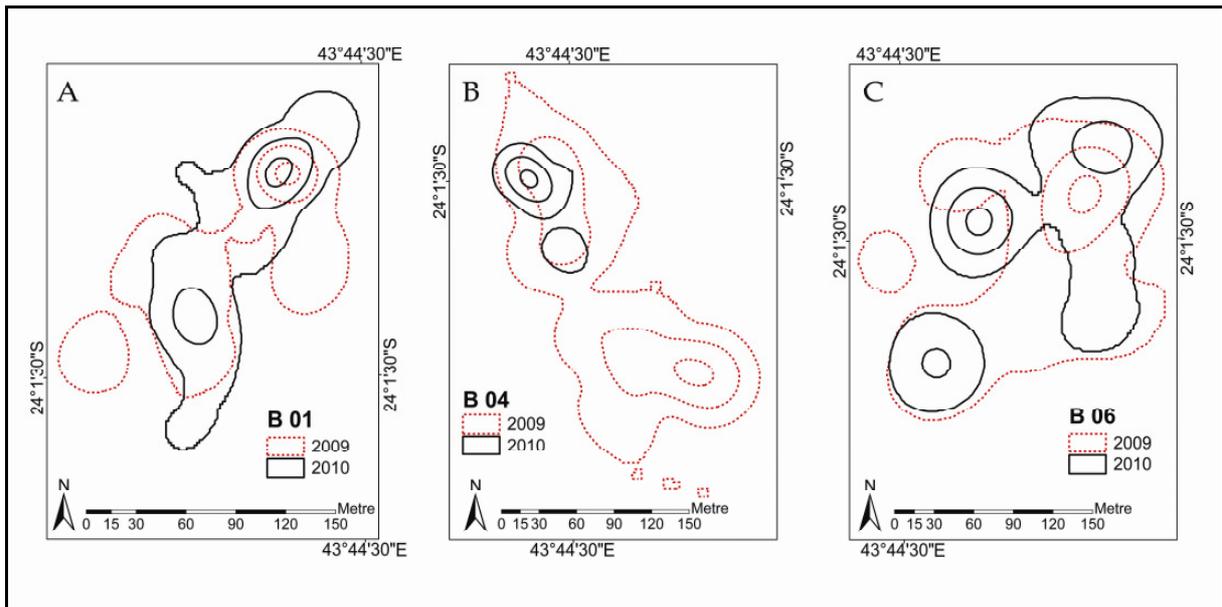


Fig. 3: Home range maps generated from 90, 50 and 10 %-Kernel estimations. The size, location and overlap of home ranges in 2009 and 2010 are presented for three female *A. radiata*. A: The dimension of home range is similar in both survey years, the 10 %-Kernel estimations overlap for both years; B: 2010's home range represents only a small part of the area estimated in 2009; C: The home range size is similar each year; the centre of activity (10 %-Kernel estimation) has changed.

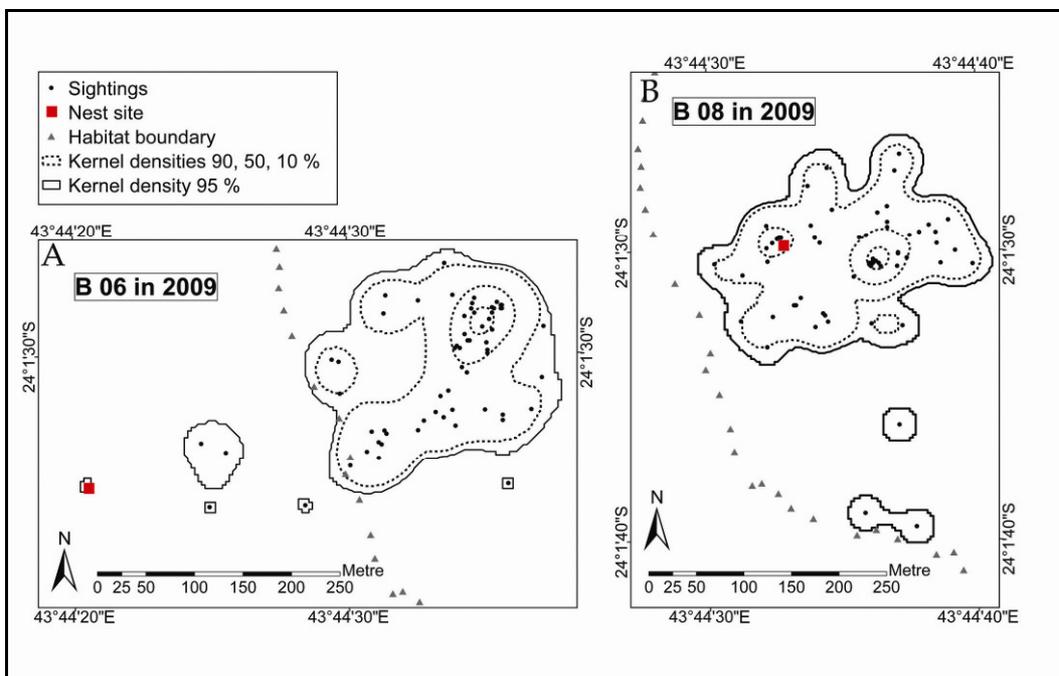


Fig. 4: Home range maps generated from 95, 90, 50 and 10 %-Kernel estimations, tortoise location data and nest sites for two female *A. radiata*. The habitat boundary marked with grey triangles divides sandy soils (to the west) from calcareous soil habitat (to the east). A: The core activity area of this female is located within the calcareous soil habitat while her nest site lies in the sandy substrate. B: The home range area of this female is located entirely within the calcareous habitat; the nest site is located within her core activity area (50 %-Kernel estimation).

Abstract: Breeding Biology of the Radiated Tortoise

Vortrag zum 8th Annual Symposium on the Conservation Biology of Tortoises and Freshwater Turtles, Orlando, Florida, 15.-19. August 2010

Breeding Biology of the Radiated Tortoise (*Astrochelys radiata*) in the National Park of Tsimanampetsotsa and the Village des Tortues, Ifaty-Mangily, in Southwest Madagascar

JUTTA M. HAMMER

Department of Ecology, University of Hamburg, Germany [jutta.m.hammer@web.de]

Various population studies of *Astrochelys radiata* in the wild have been performed during the past few years as well as captive breeding programs have been carried out. But detailed information on the breeding biology of this species is still lacking. The here presented study was carried out to contribute to the understanding of the reproduction biology of *A. radiata* and compares data of a natural population with the observations made in a tortoise rescue center in Ifaty-Mangily where this species is held under semi-natural conditions.

During the past two years a total of 40 female tortoises were surveyed in Ifaty-Mangily during reproductive season and 25 females (19 females in 2009 and 16 in 2010 with 10 females radio-tagged during both seasons) have been followed using radio telemetry in the National Park of Tsimanampetsotsa. Nesting occurred from February till September (respectively late October in 2009) in the tortoise rescue center and tortoises were found to be nesting from March to Mai 2009 in Tsimanampetsotsa. A total of 59 nests were observed in Ifaty-Mangily (with 40 nests in 2008, 19 in 2009), containing 187 eggs (2008: 134 eggs, 2009: 53 eggs). During 2009 breeding season seven nests have been detected in the National Park containing 18 eggs. Mean clutch sizes range from 2.6 eggs (Tsimanampetsotsa 2009) to 3.4 eggs (Ifaty-Mangily 2008). Tortoise nests were provided with a datalogger to record incubation temperatures. Hatchlings emerged from early December till late January both in the wild and the semi-natural population with an incubation duration ranging between 133 – 259 days (34 hatchlings in Ifaty 2008) and 210 – 292 days (12 hatchlings in Tsimanampetsotsa 2009). The hatchling rate was calculated to 66.7% in Tsimanampetsotsa while only 25.4% of the eggs in the tortoise rescue center produced hatchlings. Further surveys on hatchling development are carried out in Ifaty-Mangily.

Ecological conditions between the two observed populations differ strongly with tortoises being provided with food and water in Ifaty-Mangily on a regularly basis. At the same time adult tortoise size in Ifaty-Mangily was higher than in the National Park, thus resulting in bigger clutch sizes within the semi-natural population.

Presentation type: Oral (Student)

Invited session: Madagascar Freshwater Turtle and Tortoise Conservation

Zusammenfassung

Diese Studie gibt einen Überblick über die Brutbiologie der madagassischen Strahlenschildkröte (*Astrochelys radiata*). Zwei Schildkrötenpopulationen wurden bezüglich ihrer Reproduktionsleistung miteinander verglichen. Dabei sollten der Einfluss unterschiedlicher Lebensbedingungen auf die Fortpflanzung sowie generelle Fortpflanzungscharakteristika bei *A. radiata* dargestellt werden.

Alle rezenten Schildkröten sind ovipar. Die Gelegegröße, Anzahl der Gelege pro Brutsaison und Reproduktionsleistung sind allerdings artabhängig. Als weitere Einflussfaktoren wirken Nahrungsverfügbarkeit und Fettreserven beim Muttertier auf die Fortpflanzung. Insbesondere Meeresschildkröten, aber auch Süßwasserschildkröten, zeigen sich standorttreu in der Wahl ihres Brutgebietes; über das Wanderverhalten von Landschildkröten ist bislang wenig bekannt. Viele Schildkrötenarten haben eine lange Generationsfolge: sie erreichen erst nach Jahren oder Jahrzehnten die Geschlechtsreife. Die madagassische Strahlenschildkröte wird mit etwa 16 Jahren geschlechtsreif, zeigt dafür aber eine hohe Lebensspanne, also auch eine lange Reproduktionsphase.

Der Bestand von *A. radiata* ist aktuell durch die Zerstörung ihres natürlichen Habitates infolge von Waldfragmentierung und Abholzung stark bedroht. Bislang war die Strahlenschildkröte durch ein *fady* (Tabu) geschützt, inzwischen werden die Schildkröten aber auf lokalen Märkten zum Verzehr angeboten und für den internationalen Tiermarkt gesammelt. Handelsverbote der CITES Richtlinien werden dabei ignoriert. Insbesondere große Weibchen werden in freier Natur gesammelt, da sie oft Eier in sich tragen, die ebenfalls verzehrt werden können. Die selektive Sammlung der Schildkröten wirkt sich vermutlich negativ auf deren Fortpflanzung aus und wird die Reproduktionsleistung wilder Strahlenschildkröten deutlich herabsetzen. Die Bedeutung großer Weibchen für den Bestand wilder Populationen *A. radiata* wurde in dieser Studie untersucht. Darüber hinaus wurden generelle Fortpflanzungscharakteristika und Habitatansprüche weiblicher Strahlenschildkröten während der Brutsaison untersucht.

In dieser Studie wurden Gelege- und Schlüpfingsdaten aus zwei unterschiedlichen Schildkrötenpopulationen in Südwestmadagaskar untersucht: (1) 40 Schildkröten, die in Gehegen gehalten werden, wurden im *Village des Tortues* in Ifaty-Mangily beobachtet; sie sind dort den abiotischen und biotischen Verhältnissen ihres natürlichen Verbreitungsgebietes ausgesetzt. Diese Schildkröten wurden von Februar 2008 bis Juni 2010 überwacht und während der Brutsaison in stündlichen Kontrollgängen auf Nistaktivitäten kontrolliert. Die Vergleichspopulation (2) umfasst insgesamt 25 weibliche *A. radiata* in freier Wildbahn, im Nationalpark Tsimanampetsotsa, deren Populationsstruktur bereits durch menschlichen Einfluss geprägt ist. Die Schildkröten der wilden Population wurden in den Jahren 2009 und 2010 zwischen Februar und Juni mit Sendern ausgestattet und in täglichen Kontrollgängen im Wald beobachtet, um Brutaktivitäten durch direkte Beobachtung zu erfassen. Neun Schildkröten wurden in beiden Jahren besendert und beobachtet. In beiden Populationen wurden Größen- und Gewichtsdaten der Schildkröten aufgenommen.

Die Gelege der Schildkröten wurden vorsichtig ausgehoben, alle Eier wurden gewogen und vermessen. Anschließend wurden sie zur Bebrütung wieder im Boden vergraben. Nach der Datenaufnahme wurde jedes Nest mit einem Käfig gegen Prädatoren gesichert, außerdem war es so

möglich, die Schlüpflinge den jeweiligen Muttertieren zuzuordnen. Die frisch geschlüpften Schildkröten wurden gewogen und vermessen, im Nationalpark wurden sie anschließend in die Freiheit entlassen. Die Schlüpflinge im *Village des Tortues* werden weiterhin in regelmäßigem Turnus gewogen und vermessen. Aus den zwei Populationen wurden sieben Schildkrötenpaare gleicher Gewichtsklasse gewählt und ihre Gelegedaten miteinander verglichen.

Die Wanderungen der besenderten Schildkröten im Nationalpark wurden im Zusammenhang mit den Wetterdaten der Beobachtungsperiode dargestellt. Aus beiden Untersuchungsjahren wurden die Größe der *home range* berechnet und tägliche Wanderdistanzen der Schildkröten bestimmt. Die Lage der Home-Range-Gebiete, ihre Ausdehnung und die Wanderdistanzen beider Jahre wurden miteinander verglichen.

Die Auswertung der Gelegedaten zeigte einen positiven Zusammenhang zwischen der Körpergröße der Weibchen und der Größe der Eier. Aus großen Eiern schlüpften außerdem signifikant größere Schlüpflinge. Neben der Körpergröße der Weibchen wurde die Reproduktionsleistung der Schildkröten in Gefangenschaft auch durch die unbegrenzte Nahrungsverfügbarkeit gesteigert. Schildkröten gleicher Körpergröße zeigten sich in Gefangenschaft wesentlich produktiver, sie legten deutlich größere Eier ab und produzierten mehrere Nester innerhalb einer Brutsaison. Trotz uneingeschränkter Nahrungsverfügbarkeit blieben die Eiablagen der Schildkröten in Gefangenschaft saisonal beschränkt. Der Schlupf erfolgte zwischen Dezember und Januar. Die Schlüpflinge beider Populationen zeigten keine Unterschiede bezüglich Körpergröße und -gewicht, allerdings war die Schlupfrate in freier Wildbahn dreimal so hoch wie bei den Tieren in Gefangenschaft.

Bei Regen waren die Schildkröten aktiver, sie legten deutlich größere Distanzen zurück als während einer Trockenperiode. Nach ausgedehnten Niederschlägen steht den Schildkröten vermutlich ein größeres Nahrungsangebot zur Verfügung, daher können sie längere Distanzen überwinden und ein größeres Gebiet erkunden. Die Schildkröten zeigten eine ausgeprägte Standorttreue zwischen den Untersuchungsjahren: Alle Home-Range-Gebiete der zweimal besenderten Tiere überlappten sich. Zwei Schildkröten, die in beiden Jahren bei Eiablagen beobachtet wurden, wählten 2010 einen Nistplatz in der Nähe des Vorjahresstandortes.

Aufgrund selektiver Wilderei waren die Schildkröten in Gefangenschaft deutlich größer als die wilde Vergleichspopulation. Die großen Schildkröten legten mehr Nester und größere Eier, trotzdem war der Schlupferfolg in Gefangenschaft viel schlechter. Eine mögliche Ursachen dafür könnte eine zu einseitige Ernährung sein: Die Schildkröten in Gehegehaltung wurden zwar regelmäßig gefüttert, allerdings wurde ausschließlich *Leptadenia madagascariensis*, eine Pflanze aus der Umgebung des *Village des Tortues*, gefüttert. Denkbar wäre auch eine Stresssituation bei den Schildkröten in Gefangenschaft, durch die Haltung vieler Schildkröten auf engem Raum.

In dieser Studie wurde gezeigt, dass große Schildkröten mehr Eier, vor allem aber größere Eier legen können. Größere Eier bringen größere Schlüpflinge hervor, die im variablen madagassischen Klima wahrscheinlich bessere Überlebenschancen haben. Daher sind große Weibchen für die Gesamtproduktionsleistung einer Population von besonderer Bedeutung.

Bislang war die Strahlenschildkröte durch ein *fady* in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet vor menschlichem Zugriff geschützt. *Fadys* haben eine besondere Bedeutung für den Artenschutz in

Madagaskar, sie stammen aus Überlieferungen der Vorfahren und finden eine breite Akzeptanz bei der lokalen Bevölkerung. Dieses *fady* wird nicht von allen Ethnien beachtet, daher wird *A. radiata* mittlerweile in ihrem Verbreitungsgebiet gesammelt und ist in ihrem Bestand stark gefährdet. Auf lokalen Märkten werden die Schildkröten zum Verzehr angeboten. Durch internationalen Tierschmuggel sind die Tiere außerdem auf asiatischen Märkten zu finden. Auch andere madagassische Reptilien- und Amphibienarten stehen dort zum Verkauf. Eine Lockerung des Handelsverbots zur Einrichtung eines kontrollierten legalen Handels wird als mögliche Lösung diskutiert.

Allerdings kann bereits die Entnahme einzelner Schildkröten eine nachhaltige Wirkung auf wilde Populationen zeigen. Das selektive Absammeln großer Tiere, insbesondere großer Weibchen, bewirkt einen Rückgang der Reproduktionsleistung der betroffenen Populationen: Die Tiere mit dem größtem Reproduktionspotenzial werden entfernt. Bislang findet man die Strahlenschildkröte noch in großer Populationsdichte in ihrem Kernverbreitungsgebiet. Allerdings müssen zeitnah grundlegende stattfinden, um den Bestand von *A. radiata* zu sichern.

Danksagung

Diese Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Unterstützung der nachstehend aufgeführten Menschen und Institutionen.

Mein herzlicher Dank gilt

Prof. Dr. Jörg Ganzhorn für eine engagierte Betreuung und dafür, dass ich auf meine bisherige Arbeit aufbauen konnte und eine wundervolle Tierart erforschen durfte.

Prof. Dr. Miguel Vences für wertvolle Anregungen und motivierende Hilfestellung zu inhaltlichen Problemen dieser Arbeit und bei der Beschaffung von Arbeitsmaterialien

den Professoren des Département Biologie Animale an der Universität Antananarivo, insbesondere Prof. Dr. Olga Ramilijaona und Dr. Daniel Rakotondravony, für die Unterstützung

dem madagassischen Umweltministerium (Ministère de l'Environnement et des Forêts) für die freundliche Erteilung der Forschungsgenehmigung

Madagascar National Parcs, insbesondere Jocelyn Rakotomalala und Domoina Rakotomalala für die Kooperation vor Ort

dem *Village des Tortues* und seinen Trägerorganisationen ASE (l'Association de Sauvegarde de l'Environnement), vertreten durch Prof. Dr. Daniel Ramampihirika, und SOPTOM (Station d'Observation et de Protection des Tortues et leurs Milieux), vertreten durch Bernard Devaux, für die freundliche Genehmigung im *Village des Tortues* zu arbeiten

dem DAAD für ein Auslandsstipendium und eine unkomplizierte Betreuung in einer nicht immer einfachen Situation

der EAZA (European Association of Zoos and Aquaria) und der SIGS (Schildkröten-Interessengemeinschaft Schweiz) für die finanzielle Unterstützung meiner Arbeit

der Firma Storz für die schnelle und unkomplizierte Bereitstellung von medizinischen Untersuchungsgeräten und für deren Versendung an Orte, an denen es keine Postadresse gibt

Prof. Dr. Gerald Kuchling für die Einführung in die Kunst der Endoskopie bei Schildkröten, ihm und seiner Frau Guundie gilt außerdem mein herzlicher Dank für die gemeinsame Zeit auf Mauritius

Dr. Ryan Walker für umfangreiche Anregungen zu meinen Manuskripten und die Korrekturen der englischen Versionen

Jean Kala, Mme Delphine und ihren Kindern Renaud, Sergio, Alpha und Alphonse für Einblicke in madagassische Traditionen und eine Familienatmosphäre in einem fremden Land

Tantely und allen Praktikanten im *Village des Tortues*, die mit mir Arbeitsalltag und Freizeitaktivitäten teilten

Jacques und Tolona Rakotondranary für ihre Unterstützung bei so vielen organisatorischen Angelegenheiten und Einblicke in das madagassische Stadtleben

dem Team Andranovao, insbesondere Odily, Edson, Raoly, Antsara, Mahita, für eine wundervolle Zeit an einem wundervollen Fleckchen Erde

Peggy, Suse und Yedi für die Unterstützung im Camp, im Wald, in Toliara, in allen Lebenslagen und zu jeder Tages- und Nachtzeit

der AG Ökologie und Naturschutz an der Universität Hamburg für zahlreiche Anregungen zu meinen Manuskripten und Vorträgen

Alexandra Pusch und Susanne Kobbe, die sich durch meine Schreibearbeit gekämpft haben und jede Menge anregende Kommentare für mich fanden

meinen Freunden, die auch auf weite Distanz enge Freunde blieben

meinen Eltern, Ullrich und Maria Hammer, die für mich eingesprungen sind, egal auf welchem Breitengrad dieser Erde ich mich gerade befand

Gianna Prato, die mich durch die Höhen und Tiefen meiner Doktorarbeit begleitet hat und mir den Raum und die Zeit gab, die ich dazu brauchte