

ZOOLOGISCHE MEDEDELINGEN

UITGEGEVEN DOOR HET

RIJKSMUSEUM VAN NATUURLIJKE HISTORIE TE LEIDEN
(MINISTERIE VAN CULTUUR, RECREATIE EN MAATSCHAPPELIJK WERK)

Deel 46 no. 7

22 december 1972

MADAGASKARS HERPETOFAUNA UND DIE KONTINENTALDRIFT

STUDIEN ÜBER DIE REPTILIENFAUNA MADAGASKARS VI ¹⁾

von

ROBERT MERTENS

Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main

Herrn Prof. Dr. L. D. Brongersma gewidmet. Das Manuskript wurde für die Festschrift Brongersma's eingeschickt, aber irrtümlich übersehen.

In der Beurteilung der Fauna Madagaskars vom tiergeographischen Standpunkte stehen sich noch immer zwei Ansichten gegenüber. Die eine betrachtet die Rieseninsel als den Rest einer alten kontinentalen Landmasse, zu der früher auch Afrika und Südasien gehörten und deren damalige Tierwelt sich auf Madagaskar erhalten und selbständig weiterentwickelt habe. Die andere bestreitet jeden kontinentalen Zusammenhang Madagaskars und führt seine Landfauna ausschliesslich auf transmarine Zuwanderungen in verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte bis in die jüngste Vergangenheit zurück. Ist nun die Zusammensetzung der gegenwärtigen Herpetofauna Madagaskars besser mit der ersten oder mit der zweiten Hypothese, die heute von vielen, wenn nicht den meisten namhaften Forschern vertreten wird, in Einklang zu bringen?

Es ist seit langem bekannt, dass unter den madagassischen Reptilien nicht nur sehr viele in Afrika weit verbreitete Gattungen, sondern sogar Familien fehlen. Unter den letzteren sind zu nennen: Agamiden, Lacertiden, Varaniden, Amphisbaeniden, Leptotyphlopiden, Elapiden und Viperiden. Wahrscheinlich gehören auch Weichschildkröten (Trionychiden) dazu, obwohl im Küstengebiet des südlichen Madagaskar, und zwar in einer Madreporenhöhle, ein kleiner *Trionyx* gefunden worden ist (Petit, 1936). Dafür sind unter den Eidechsen die afrikanischen Familien der Chamaeleoniden und Cordyliden (von diesen jedoch nur die Unterfamilie Gerrhosaurinae),

¹⁾ V: Senck. biol., Frankfurt a.M., 45: 99 (1964).

sowie die in den wärmeren Teilen aller Kontinente lebenden Gekkoniden und Scinciden vertreten, die zumeist ebenfalls aus Afrika stammen und viele Endemismen, auch generischer Natur, entwickelt haben (Blanc, 1971). Letztere sind noch auffälliger unter Schlangen: mit Ausnahme von zwei (*Typhlops*, *Geodipsas*) haben sie in Madagaskar lauter endemische Gattungen — insgesamt sind es 17 — ausgebildet (Guibé, 1958). Weitaus am eindrucksvollsten ist aber das Auftreten eines ausgesprochen neotropischen Faunenelementes unter den madagassischen Reptilien: es lebt nämlich dort die Familie der Leguane (Iguanidae) in zwei Gattungen, *Oplurus* und *Chalarodon*, mit insgesamt 7 Arten. Diese Familie ist sonst nur in einer Gattung (*Brachylophus* mit einer Art und vielleicht zwei Unterarten) auf den Fiji- und Tonga-Inseln zu finden, während sie in der Neuen Welt viele Gattungen mit zahllosen Arten entwickelt hat.

Ferner sind in diesem Zusammenhange die beiden madagassischen Riesenschlangen, *Acrantophis madagascariensis* (mit einer Unterart) und *Sanzimia madagascariensis* zu nennen, die den neotropischen Gattungen *Boa* bzw. *Corallus* so nahe stehen, dass sie früher dazu gerechnet wurden. Sonst sind die Boiden im engsten Sinn (Unterfamilie Boinae) nur durch Zwergformen auf den Maskarenen (Round Insel bei Mauritius), im nördlichen Afrika, südöstlichen Europa und westlichen Asien (die Tabelle bei Blanc, 1971: 139, ist zu ergänzen) und in Melanesien zu Hause. Ihre eigentliche Heimat, wo auch die riesigen Anakondas leben, ist Amerika. Eine andere Unterfamilie der Boiden, die fossilen Madtsoiinae, bildet ein Gegenstück zu den Boinae, da sie sowohl aus Südamerika wie aus Madagaskar bekannt sind. Auch einige madagassische Nattern dürften ihre nächsten Verwandten nicht in der Alten, sondern in der Neuen Welt haben. Als Beispiel sei hier nur die madagassische Gattung *Lioheterodon* erwähnt, die äusserlich sehr an die neuweltlichen Gattungen *Xenodon*, *Lystrophis* und *Heterodon* erinnert. Auch die Bezahnung des Maxillare ist sehr bezeichnend und bei allen diesen Gattungen ähnlich, ganz abgesehen vom vergrösserten und nach oben vorspringenden Rostrale bei den beiden letztgenannten Gattungen. Dass sie wie *Xenodon* sich durch fehlende Hypapophysen an den hinteren Rückenwirbeln auszeichnen, *Lioheterodon* aber nicht, hat vom taxonomischen Standpunkte nach dem wichtigen Befund Brongersma's (1938) über die Variabilität dieses Merkmals sicherlich keine grosse Bedeutung.

Schliesslich wäre die heute rein neotropische Wasserschildkrötengattung *Podocnemis* mit der einzigen madagassischen Art *madagascariensis* zu nennen, die neuerdings zu einer besonderen Gattung oder besser Untergattung *Erymnochelys* gestellt wird. Die anderen Süsswasserschildkröten Mada-

gaskars, nämlich *Pelomedusa subrufa*, *Pelusios castaneus* und *subniger* sind ebenso wie das Nilkrokodil (*Crocodylus niloticus*) vom festländisch-afrikanischen nicht verschieden und somit ganz junge und im Hinblick auf die Schildkröten, teilweise vielleicht auf den Menschen zurückzuführende Einwanderer. Die kleineren Landschildkröten sind bemerkenswerter, weil sie zwar auch äthiopischen Ursprungs sein dürften, aber nach den soeben veröffentlichten Untersuchungen von Frau S. Vuillemin ausser der rein madagassischen *Testudo radiata* und *yniphora* 2 endemischen Gattungen angehören. Was schliesslich die terrestrischen Riesenschildkröten Madagaskars betrifft, die bekanntlich ausgestorben sind, so dürften sie aufs engste mit den Galapagos-Schildkröten, also wieder mit südamerikanischen Geschöpfen, verwandt sein.

Wie ist nun das Auftreten dieser zweifellos sehr alten Faunenelemente aus der Neuen Welt in Madagaskar zu erklären? Am einfachsten ist natürlich die Annahme, dass sie von dem Festland stammen, das Madagaskar am nächsten liegt, d.h. von Afrika. Die Frage wäre also schnell beantwortet, wenn die erwähnten neuweltlichen Tiergattungen — oder ihre nächsten Verwandten — in Afrika tatsächlich vorkämen. Das ist aber bekanntlich nicht der Fall — mit Ausnahme der Schildkrötengattung *Podocnemis*, die in Afrika (und Eurasien) während der Tertiärzeit bis ins Pleistozän heimisch war. Von Iguaniden und den Verwandten der erwähnten madagassischen Boidengattungen ist das jedoch bisher nicht bekannt geworden; aber trotzdem muss man ihr kontinental-äthiopisches Vorkommen annehmen, um ihr Auftreten auf der grossen Insel zu verstehen. Wie sie diese erreicht haben, ob auf einer Landverbindung oder auf passiv-transmarinem Wege, ist eine andere Frage. Ich neige nicht zur zweiten Annahme, da man sich wirklich nicht vorstellen kann, dass ausgerechnet neotropische Geschöpfe nach Madagaskar schwimmend oder passiv verschlagen werden konnten, nicht aber eine der zahllosen afrikanischen Agamen, Lacertiden, Amphisbaenen oder Warane, auch nicht eine der vielen äthiopischen Schlangen, etwa der Gattungen *Chlorophis*, *Thelotornis*, *Dispholidus*, *Crotaphopeltis*, *Naja*, *Dendroaspis*, *Atractaspis*, *Bitis*, *Causus* usw. Selbst wenn man davon ausgeht, dass die heute bis gegen 390 km breite und bis 3000 m tiefe Strasse von Moçambique früher schmaler war, ist die Annahme einer Zuwanderung übers Meer aus Afrika für Landtiere neuweltlichen Ursprungs, nicht aber für die meisten gegenwärtig das äthiopische Faunenbild beherrschenden, kaum vorstellbar. Aus diesem Grunde kann sich der Verfasser z.B. der Ansicht Günther's (1970: 88), dass die Erstbesiedler Madagaskars „zufällig und meist wohl nach

passiver Verfrachtung auf die Insel gelangt" sind, nicht anschliessen, so sehr er den anderen Gedankengängen Günther's beipflichtet.

Es müsste also zwischen Madagaskar und dem kontinentalen Afrika früher — vermutlich im jüngsten Mesozoikum — eine landfeste Verbindung bestanden haben, um das Auftreten einer alten Kontinentalfauna in Madagaskar zu verstehen. Eine solche Annahme erscheint im Lichte der neuzeitlichen Erdgeschichte keineswegs abwegig. Marcus (1933: 149) nimmt eine solche Landbrücke noch bis ins obere Miozän an, aber um diese Zeit ist Madagaskar zweifellos bereits isoliert gewesen. Andererseits dürfte die kontinentale Verbindung Madagaskars mit Afrika jüngeren Datums sein als sie Millot (1952: 30) vermutete, der sie ins Paläozoikum und den Beginn des Mesozoikums verlegt. Wahrscheinlicher ist die Ansicht Paulian's (1961: 430), des gründlichsten Monographen der madagassischen Fauna, der ihre Isolierung von Südost-Afrika seit der Kreide vermutet. Natürlich waren damals dort nur einige wenige Tiergruppen vorhanden, die aber dann unter dem Einfluss der räumlichen Sonderung und der mangelhaft besetzten ökologischen Nischen sich selbständig weiter entwickelten und in eine grosse Zahl von endemischen Formen aufspalteten. Das veranschaulichen unter den Reptilien z.B. die madagassischen Nattern, Chamäleons und Geckos. Unter den letzteren sind die prachtvollen Arten der Gattung *Phelsuma* besonders bemerkenswert, weil sie sich, ähnlich wie die Zwerggeckos der Gattung *Lygodactylus*, als Tagtiere aus ihrer übrigen nächtlich lebenden meist düster gefärbten Verwandtschaft herausheben: sie konnten aus Mangel an Konkurrenten in Madagaskar ihre ursprünglich sicher nächtliche Lebensweise aufgeben und wahrscheinlich im Zusammenhange damit leuchtende Farbkleider erwerben.

Wie konnten nun die vorhin erwähnten neotropischen Faunenelemente überhaupt nach dem äthiopischen Kontinent gelangen, um von dort erst Madagaskar zu erreichen? Diese wichtige Frage konnte früher nicht in befriedigender Weise beantwortet werden: man stellte allerlei Hypothesen auf. So dachte man an einen Südkontinent („Südatlantis“, „Archhelenis“ oder „Gondwana“, diese im weitesten Sinne) oder man begnügte sich mit der Annahme langer Wanderwege über nördliche Kontinente, wobei jedoch die tiergeographisch sonst so bedeutsame Beringbrücke im Nordpazifik für die hier in Betracht kommenden neotropisch-madagassischen Tiergruppen kaum in Betracht kommen kann. Seit aber die Entdeckung des Paläomagnetismus für die schon vor 60 Jahren von Alfred Wegener geäusserte, von vielen Forschern abgelehnte Hypothese von der „Verschiebung“ der Kontinente eine feste — wenn auch eine ganz andere — Grundlage geschaffen hat, konnten auch einige tiergeographische Probleme entwirrt

werden. So kann man durch den Nachweis der allmählich vor sich gehenden Verbreiterung des Meeresbodens auch eine Altersdatierung der marinen Sedimente vornehmen und danach ausrechnen, dass z.B. der nordatlantische Ozean sich vor etwa 150-180 Jahrmillionen, der südatlantische hingegen vor etwa 120 Jahrmillionen, also erst während der unteren Kreidezeit, zu bilden begann (Angaben nach Thenius, 1971). Um diese Zeit bedeckte ein ausgedehntes Süss- oder Brackwasserbecken Nordost-Brasilien und das heutige Küstengebiet von Gabun in Westafrika: eine Möglichkeit für die Ausbreitung von Süßwasserschildkröten (*Podocnemis*) und anderen Wassertieren (Pipidae?) war also gegeben. Aber auch „trockenen Fusses“ konnten natürlich unter diesen Bedingungen damals so manche Geschöpfe die gegenwärtige atlantische Verbreitungsschranke überwinden, wie die Leguane oder die Vorfahren von *Boa* und *Corallus*. Für die beiden Iguanidengattungen *Oplurus* und *Chalarodon* nehmen Ähnliches auch Avery & Tanner (1971) an, halten aber trotz der Kontinentaldrift an der Gondwana-Hypothese fest. Auf jeden Fall stellen die genannten Geschöpfe auf Madagaskar die östlichsten Vorposten der jungmesozoischen Einwanderer aus der Neuen in die Alte Welt dar, ganz im Gegensatz zu *Brachylophus* und den Galapagos-Iguaniden, die von Südamerika aus in westlicher Richtung ihr Wohnareal (transmarin) erweitert haben dürften. Dass Madagaskar erst der Kontinentaldrift etwa seit dem Ausgang des Mesozoikums seine Isolierung verdankt, darf angenommen werden, nachdem wir wissen, dass der südamerikanische Kontinent mit dem afrikanischen einmal in Kontakt stand. Ob das auch für Madagaskar und Vorderindien galt, woher ebenfalls einige Faunenelemente (unter Amphibien) kommen könnten, ist noch fraglich.

Warum nun manche Tiere südamerikanischen Ursprungs in Afrika nachträglich ausgestorben sind, in Madagaskar aber nicht, dürfte auf ihre später nach Afrika eingewanderten Konkurrenten zurückzuführen sein, die Madagaskar wegen der Entstehung der Meeresstrasse von Moçambique als Verbreitungsschranke nicht mehr erreichen konnten. So sind nach Afrika aus dem südasiatischen Raum während des Tertiärs Agamen, Warane und Pythons eingewandert, die vermutlich den neuweltlichen Geschöpfen an Stückzahl, vielleicht auch an Grösse und damit an Nahrungsbedarf überlegen wurden und sie nach und nach zum Erlöschen zwangen. Nach Madagaskar konnten sie aber bis in die Gegenwart nicht mehr einwandern, da dieses ausgedehnte Gebiet bereits abgesondert war und daher die alten neuweltlichen Faunenelemente bis auf den heutigen Tag erhalten konnte. Die erwähnten Reptilien sind übrigens nicht die einzigen Beispiele für die diskontinuierliche neotropisch-madagassische Verbreitung: unter den

Insekten wären vor allem gewisse Geradflügler, Sandlaufkäfer und Schmetterlinge und unter den Pflanzen der bekannte „Baum der Reisenden“ *Ravenala* zu nennen. Natürlich gibt es auch neotropisch-äthiopische Gruppen, deren heute diskontinuierliche Verbreitung die Kontinentaldrift ebenfalls in einfacher Weise erklärt, selbst wenn sie früher auch ein ausgedehnteres Areal bewohnt haben als gegenwärtig. Unter den rezenten Reptilien sind es die Doppelschleichen (Amphisbaenidae) und die Fadenblindschlangen (Leptotyphlopidae), unter den Amphibien vielleicht die zungenlosen Frösche (Pipidae), deren ans Süßwasser gebundene Vagilität — vielleicht ähnlich wie bei den Salmlern (Characiniden) — offenbar bis zum Vordringen nach Madagaskar nicht ausreichte. Ferner wäre unter den Lurchen die Familie der Leptodactyliden (diese auch in Australien) anzuführen, sowie die Ordnung der Gymnophionen (diese auch in Südasien).

Geben also unter den Reptilien neuweltliche Formen der madagassischen Fauna ihr besonderes Gepräge, so zeigen die Amphibien deutliche Beziehungen — ausser zur äthiopischen — zur orientalischen Tierwelt. Wie erwähnt, fehlt die Ordnung der Gymnophionen in Madagaskar ganz, es fehlen aber auch die in Afrika weit verbreiteten Bufoniden und Pipiden (*Xenopus*, *Hymenochirus*) und die als Relikt in Südafrika einheimischen Leptodactyliden (*Heleophryne*). Hingegen herrschen in Madagaskar die Familien der Rhacophoriden, Raniden und Microhyliden vor, unter denen sich indische Elemente, wie die in Afrika fehlende orientalische Gattung *Rhacophorus* (neuerdings als *Boophis* abgetrennt) und die indische Unterfamilie der Dyscophinae bemerkbar machen; einige Gattungen (z.B. *Rana*, *Hyperolius*) hat Madagaskar mit dem afrikanischen Kontinent gemeinsam. Eine passive, d.h. transmarine, Zuwanderung ist für Amphibien natürlich noch weit schwieriger als für Reptilien; aber hier konnten namentlich baumbewohnende Arten (z.B. *Rhacophorus*) auf einem geeigneten Transportmittel immerhin eine schmale Meeresstrasse überwinden, falls eine solche zwischen Madagaskar und dem asiatischen Festlande schon beim Ausgang des Mesozoikums bestanden haben sollte.

Überblicken wir das hier Dargelegte, so kommen wir zum Ergebnis, dass die Herpetofauna Madagaskars sich ursprünglich aus einigen wenigen Tiergruppen zusammengesetzt hat, die sich nach der Isolierung oft in viele Gattungen und Arten aufgespaltet haben. Sie stammen zumeist aus Afrika, einige aber auch aus Südasien. Die äthiopischen Zuwanderer waren aber in einigen Fällen ursprünglich neotropischer Herkunft, wie die madagassischen Iguaniden, Riesenschlangen und eine Schildkrötengattung. Diese Tiere bilden neben rein äthiopischen Gruppen, wie z.B. den meisten Geckos und Skinken (*Scelotes*) sowie den Cordyliden und Chamäleons die alte

Grundlage der madagassischen Herpetofauna, die ausserdem einen orientalischen Einfluss bei einigen Froschlurchen erkennen lässt. Im Gegensatz zu dieser alten Fauna stehen jüngere Faunenelemente, welche gegenüber den festländischen keinen generischen (z.B. *Lygodactylus*, *Mabuya*), ja zuweilen nicht einmal einen artlichen Unterschied erkennen lassen. Letztere, wie die Wasserschildkröten der Gattungen *Pelomedusa* und *Pelusios*, oder *Crocodylus niloticus*, dürften erst in allerjüngster Zeit nach Madagaskar gekommen sein, wie das auch von einigen Säugetieren bekannt ist. Möglicherweise hat hierbei der Mensch nachgeholfen, wie bei einigen Geckos (*Hemidactylus*, *Gehyra*).

ZUSAMMENFASSUNG

Mit der heute vorherrschenden Annahme von der transmarinen Zuwanderung der landbewohnenden Tierwelt Madagaskars in früheren Zeiten lässt sich die Tatsache nicht in Einklang bringen, dass zwar gewisse altertümliche Tierformen die Strasse von Moçambique passiv überwinden konnten, nicht aber die vielen heute in Afrika lebenden Tiergruppen, wie z.B. Vertreter der Agamen, Lacertiden, Warane, Amphisbaenen und fast alle afrikanischen Schlangen, darunter sämtliche Baumnattern, Elapiden und Viperiden.

Es wird angenommen, dass Madagaskar beim Ausgang des Mesozoikums in landfester Verbindung mit dem afrikanischen Kontinent gestanden hat, die erst während des Tertiärs bis in die Gegenwart unterbrochen wurde. Die wenigen altertümlichen aus Afrika stammenden Tiergruppen der damaligen Zeit konnten sich auf der Insel selbständig entwickeln und sich in eine grosse Zahl von endemischen Formen aufspalten. Der Mangel an Konkurrenten erklärt ferner, dass in der Familie der überwiegend nächtlich lebenden, meist düster gefärbten Geckos viele Arten (*Phelsuma*) zu farbenprächtigen Tagtieren geworden sind.

In der alten Landfauna Madagaskars fallen unter Reptilien mehrere Tier-Gattungen auf, deren eigentliche Heimat nicht Afrika, sondern merkwürdigerweise Südamerika ist. Bisher war das Vorkommen von derartigen neotropischen Faunenelementen in Madagaskar nicht leicht zu erklären. Wenn man aber von der heute allgemein anerkannten Theorie der Kontinentaldrift ausgeht, ist das Auftreten von südamerikanischen Tieren in Afrika beim Ausgang des Mesozoikums durchaus verständlich.

So haben von Afrika aus die ursprünglich südamerikanischen Iguaniden, ferner Verwandte der Riesenschlangen *Boa* und *Corallus*, einige Nattern und wahrscheinlich noch andere Geschöpfe Madagaskar auf dem Landwege

erreicht. Auf dem afrikanischen Kontinent sind sie hingegen später durch jüngere Einwanderer aus dem südlichen Asien, denen der Weg nach Madagaskar infolge der Moçambique-Strasse versperrt war, verdrängt und zum Erlöschen gebracht worden.

Im Gegensatz zu den Reptilien kommt bei Amphibien neben dem alten äthiopischen Faunenelement nicht das neotropische, sondern das orientalische zum Ausdruck. Ausserdem kann in der madagassischen Herpetofauna noch ein ganz junges Faunenelement unterschieden werden, das teilweise transmarin zugewandert oder durch den Menschen eingeführt worden ist.

SCHRIFTEN

- AVERY, D. F. & W. W. TANNER, 1971. Evolution of the iguanine lizards (Sauria, Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. — Brigham Young Univ. Sci. Bull. (Biol. Ser.), Provo, 12 (3): 1-79, 37 Abb., 37 Tab.
- BLANC, CH. P., 1971. Les reptiles de Madagascar et des îles voisines. — Ann. Univers. Madagascar, 8: 95-178, 22 Abb., 23 Tab.
- BRONGERSMA, L. D., 1938. On the presence or absence of hypapophyses under the posterior precaudal vertebrae in some snakes. — Zool. Meded., Leiden, 20: 240-242, 1 Abb.
- GUIBÉ, J., 1958. Les serpents de Madagascar. — Mém. Inst. Sci. Madagascar, (A) 12: 189-260, 42 Abb.
- GÜNTHER, K., 1970. Die Tierwelt Madagaskars und die zoogeographische Frage nach dem Gondwana-Land. — Sitz.-ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin (N. F.), 10: 79-92, 8 Abb.
- MARCUS, E., 1933. Tiergeographie. In: Handbuch geogr. Wiss., Allg. Geogr., Potsdam, 2: 81-166, Taf. 7-11, Abb. 71-104.
- MILLOT, J., 1952. La faune malgache et le mythe gondwanien. — Mém. Inst. sci. Madagascar, (A) 7: 1-36, 5 Taf., 3 Abb.
- PAULIAN, R., 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. — Faune de Madagascar, 13: 1-485, 11 Abb., 23 Taf., 3 Karten.
- PEIT, G., 1936. Sur la présence d'une tortue du genre *Amyda* (*Trionyx*) sur la côte sud-occidentale de Madagascar. — CR. Soc. Biogéogr., Paris, 13 (114): 73-76.
- THENIUS, E., 1971. Zum gegenwärtigen Verbreitungsbild der Säugetiere und seiner Deutung in erdgeschichtlicher Sicht. — Natur u. Museum, Frankfurt a.M., 101: 185-196, 5 Abb.