

REPTIELEN EN AMFIBIEËN VAN NOORDELIJK MADAGASKAR

Door: Philip-Sebastian Gehring



Afb. 1: Karakteristieke granietrotsen in het regenwoud van Marojejys.

(Foto: Ulrich Zumkier)

Inleiding

“Het ‘beloofde land’ voor de natuurborser!”, zo beschrijft in 1771 de Franse onderzoeker Joseph Philibert Commerson het grootste eiland in de Indische Oceaan. Op het gebied van herpetologie klopt die zin volledig! Door de vroege geologische afzondering van het eiland van andere landmassa’s en het enorme aanbod aan ecologische levensruimten (niches), konden in de loop van de evolutie unieke plant- en diersoorten zich ontwikkelen die voor wat betreft diversiteit en soortensamenstelling met geen enkele andere regio op aarde vallen te vergelijken. Vooral van de kikkers, kameleons en slangen komt een groot deel van de soorten alleen op Madagaskar voor. In de laatste 15 jaar wordt het ook voor de wetenschap steeds duidelijker hoeveel ‘endemen’ er nu op het eiland voorkomen en boekt de inventarisatie van de herpetofauna (reptielen en amfibieën) grote voortgang (Glaw, 2004). Desalniettemin worden er nog altijd nieuwe soorten ontdekt en/of wetenschappelijk beschreven. Van de kameleons zijn recentelijk zeker 10 nieuwe soorten voor de wetenschap beschreven (Monynot & Moynot, 2005). Ondertussen zijn er niet minder dan 199 amfibieën- en 340 reptielensoorten op het eiland op naam gebracht (Goodman & Benstead, 2005).

Die aantallen maken 4% uit van het totale aantal reptielen- en amfibieënsoorten op aarde, 99% hiervan is endemisch voor Madagaskar.

Helaas kent Madagaskar ook andere superlatieven dan die van de veelzijdige biodiversiteit, ze kent ook een indrukwekkende statistiek als het gaat om het verdwijnen van leefgebieden. Zo is meer dan 90% van de oorspronkelijke vegetatie op het eiland voor altijd verdwenen (Dufils, 2003). Vooral bosbranden, door de lokale bevolking “Tavy” genoemd, richten enorme schade aan. Nadat de branden zijn gedoofd worden de velden ingericht als rijstplantage of als weidegrond voor de talloze kuddes zeboes en ander vee. Het branden van velden en bossen is een hardnekkig gebruik in de Madagassische cultuur, dat bij de boeren in de omgeving van de overgebleven natuurgebieden, diep geworteld is. Het valt dan ook niet mee om de aangevoerde alternatieven voor deze methode van het branden, in de praktijk te realiseren (Erdmann, 2003).

In de navolgende paragrafen zullen enkele opvallende groepen van de herpetofauna van Madagaskar worden beschreven. Het overzicht kan niet al te gedetailleerd ingaan op iedere soort of daarvan bijzonderheden melden, daarvoor is de soortenrijkdom te omvangrijk. Dit artikel beperkt zich dan ook tot het beschrijven van de reptielen en amfibieën die voorkomen in het Marojejy Nationaal Park in het noordoosten van Madagaskar.

Het Marojejy Nationaal Park heeft een oppervlakte van 60.150 hectare (Andreone et al., 2000). Het grootste deel daarvan bestaat uit laaglandregenwoud en bergbos die vanaf een hoogte van 75 tot 2.132 meter boven de zeespiegel voorkomen. Het granietgesteente (afb. 1), waaruit de bergen in dit gebied bestaan, kennen hun oorsprong nog vanuit de periode dat het eiland samen met o.a. Afrika het supercontinent Gondwana vormde en is naar schatting 160 miljoen jaar oud. De bergwouden op deze afgelegen en geïsoleerde plaats herbergen de meeste soorten van het hele eiland. Er zijn uit dit gebied 149 reptielen- en amfibieënsoorten bekend (Raselimanana et al., 2000), meer dan een kwart van alle soorten die op Madagaskar beschreven zijn. Van dat aantal is 12% van de aangetroffen soorten uitsluitend bekend uit Marojejy (Raselimanana et al., 2000). Daarnaast komen in de bossen van het park 11 soorten lemuren en 79 bosbewonende vogels voor (Garreau & Manantsara, 2003).

Het Marojejy massief is in biogeografisch opzicht zeer interessant omdat het moeilijk toegankelijke gebied een laatste toevluchtsoord voor de lokale en bedreigde endemische soorten is gebleken. De kolonisatie van de eerste mensen gaat terug naar het midden van de twintigste eeuw. In 1948 werd het gebied door de Franse natuuronderzoeker Henri Humbert van het Natuurhistorisch Museum van Parijs voor het eerst wetenschappelijk onderzocht. In die tijd werd al melding gemaakt van de rijke natuur en de bijzondere dieren die in de gebieden voorkwamen. Door de rivieren Androranga en de Lokoho, die het Marojejy massief omsluiten, is al een natuurlijke barrière opgeworpen om het gebied grootschalig te ontsluiten en hebben aan de grote aantallen endemen een betere overlevingskans gegeven. Verder voorkomen de rivieren dat andere diersoorten uit het oosten van het eiland zich gemakkelijk kunnen vestigen (Andreone et al. 2000). De endemisch voorkomende witte sifaka (*Propithecus candidus*) is een van de zeldzaamste lemurensoorten van Madagaskar en een kleine populatie heeft zich in de bossen op dit deel van het eiland weten te handhaven.

De oorsprong van de diversiteit

Om een beter beeld te krijgen van de biogeografie, samenstelling en oorsprong van de herpetofauna van Madagaskar, moeten we een kijkje nemen naar de ontstaansgeschiedenis van het eiland. Madagaskar was ooit een onderdeel van het “supercontinent” Gondwana, een landmassa die bestond uit het huidige Afrika, Zuid-Amerika, India, Australië en Antarctica. Ongeveer 170 miljoen jaar geleden begon Gondwana uiteen te vallen en circa 130 miljoen jaar geleden brak Madagaskar, samen met India en de Seychellen (Indiagascar), af van het vaste land van het supercontinent en dreef langzaam af richting het oosten.

Tussen Madagaskar en het vaste land van Afrika ontstond een 400 km brede zeestraat (de huidige Straat van Mozambique voor de oost Afrikaanse kust). India scheidde zich vervolgens 86 miljoen jaar geleden van Madagaskar en dreef verder in noordoostelijke richting waar de losse plaat zich uiteindelijk tegen het vaste land van Azië schoof. De kracht waarmee India zich langzaam maar zeker verder opschuift heeft de vorming het Himalaya gebergte veroorzaakt. Door de vroege scheiding van Afrika zijn de bijzondere verschijningen aan reptielen en amfibieën op Madagaskar te verklaren. Biogeografisch gezien heeft Madagaskar grote gelijkenis met het Afrikaanse vaste land. Zo hebben de kameleons (Chamaeleonidae), schildhagedissen (Gerrhosauridae) en krokodillen (Crocodylidae), vele naaste verwanten in het huidige Afrika. Op Madagaskar ontbreken daarentegen volledig de kenmerkende groepen van de Afrikaanse herpetofauna zoals padden (Bufonidae), adders (Viperidae), agamen (Agamidae), echte hagedissen (Lacertidae) en varanen (Varanidae). Men gaat er daarom ook vanuit dat deze laatst genoemde groepen het eiland niet meer vanuit Afrika hebben kunnen bereiken toen de scheiding al lange tijd ontstaan was. De toegang tot Madagaskar werd definitief belet door de 400 kilometer brede zeestraat.



Afb. 2: Halsbandleguaan (*Oplurus cuvieri*) uit Ampijoroa, West Madagaskar (Foto: Philip-Sebastian Gehring)

Nog bijzonderder en mysterieuzer zijn de overeenkomsten tussen Madagaskar en het afgedreven Zuid-Amerikaanse continent. Zo komen er binnen het hoofdverspreidingsgebied van de agamen (Afrika en Azië) twee endemische leguanengenera (*Chalarodon* en *Oplurus*) op Madagaskar voor (afb. 2). Naast de Fiji- en Tonga eilanden is Madagaskar het enige verspreidingsgebied, buiten de Neotropen, waar leguanen (Iguanidae) voorkomen. Ook de Boa's (in twee endemisch voorkomende genera; *Sanzinia* en *Acrantophis*) en een waterschildpad (*Erymnochelys madagascariensis*) hebben een afwijkend verspreidingsgebied. De herkomst van de waterschildpaddensoort kan nog verklaard worden door fossiele vondsten in Afrika maar van de leguanen en zeker van de boa's ontbreken die daar volledig.

De onderfamilie van de Boinae, waartoe beide genera behoren, kent een voornamelijk neotropisch voorkomen, en worden in Zuidoost-Azië en de Pacific hun plaatsen ingenomen door vertegenwoordigers van het genus *Candoia*. De boa's van Madagaskar zijn waarschijnlijk geen 'relicten' uit het supercontinent Gondwana, doordat dit genus van reuzenslangen pas ontstond na de afsplitsing van Madagaskar. Vermoedelijk hebben de voorouders van deze slangen zich via drijfhout vanuit Zuidoost- Azië verspreid en de kust van Madagaskar weten te bereiken.

De leguanen van Madagaskar zijn vermoedelijk wel echte relicten van de fauna die ooit voorkwam op Gondwana. Deze hypothese wordt onderbouwd door moleculaire onderzoeken. De ontwikkelingen binnen de moleculaire biologie heeft deze methode, die gebruik maakt van DNA structuren, al een veel duidelijker beeld gegeven over de ontstaansgeschiedenis en herkomst van soorten op het eiland. Vences (2004) gaat ervan uit dat Madagaskar niet altijd kan gelden als de ark van soorten die ooit op Gondwana voorkwamen. Het aanspoelen van diersoorten op drijvende materialen vanuit de oostkust van Afrika vindt tot de dag van vandaag met grote regelmaat plaats en hierdoor bereiken veel soorten de droge westkust van het eiland. De soorten verspreiden zich over het hele eiland en kunnen de in regenwouden van de oostkust een enorme variatie aan endemische soorten ontwikkelen. Nog altijd blijft de herkomst van veel dier- en plantensoorten voor het eiland een raadsel en kan men in de toekomst nog veel opzienbarende ontdekkingen verwachten.

Kameleons

Kameleons, of *Tanalahy* in het Madagassisch, spelen in de spirituele beleving van veel eilandbewoners een bijzondere rol. In sommige gebieden zijn ze heilig, in andere gebieden worden ze gezien en gevreesd als een ongeluksbode en brenger van slecht nieuws. De bewoners van het Masoala schiereiland in het noordoosten van Madagaskar zijn vooral bevreesd voor de grote Parsons' kameleon (*Calumma parsonii parsonii*), het aanraken van deze dieren is "*fady*" (taboe) en betekent een levenslang ongeluk! Ook de dwergkameleons (*Brookesia* spp.) worden als "*ramilaheloka*" (ongeluksboden) gezien. Bij andere delen van de bevolking op Madagaskar wordt met deze dieren weer heel anders omgegaan en bij de bewoners van het hoogland worden kameleons als interessant speelgoed voor de kinderen gezien en is er geen angst voor hen. Ook in de vertellingen van de Merina (een bevolkingsgroep uit de hooglanden) spelen kameleons een wijze en verstandige rol. Zo is er een sprookje over een wedloop tussen het wilde zwijn en de kameleon (vergelijkbaar met het meer bij ons bekende verhaal over de haas en de egel), waarbij ook hier de kameleon door zijn slimheid de wedstrijd wint (Razafindramiandra, 1988).

De kameleons uit Madagaskar zijn over drie genera te verdelen. De kleine, meestal bodembewonende dwergkameleons van het endemische geslacht *Brookesia* (26 soorten). In Marojejy komen 7 soorten van dit genus voor waarbij *B. karchei* endemisch is voor dit gebied. De dieren hebben een afmeting van slechts enkele centimeters en zoeken in de strooisellaag op de bodem van het regenwoud naar voedsel. Ze zijn meestal onopvallend bruin gekleurd en daardoor moeilijk waarneembaar in het schemerlicht van de bosbodem. In de omgeving van de Humbert-watervallen komen rood gekleurde exemplaren van *B. griveaudi* voor (Afb. 4). De dieren hebben op de rug een rij kleine stekels die zijdelings afstaan en bij het vastpakken van de dieren kunnen zij de stekels gebruiken om aan hun vijanden te ontkomen of zich tenminste pijnlijk te verdedigen door de huid van de belager te doorboren.. Andere *Brookesia*-soorten hanteren een andere tactiek om aan vijanden te ontkomen.

In Marojejy kan men bij een nog onbekende *Brookesia* soort (vermoedelijk uit de *Brookesia minima*- groep) zien dat de dieren zich bij verstoring dood houden (Afb. 5). Deze afweerteknik (akinese) is van meerdere soorten uit het geslacht *Brookesia* bekend. *Brookesia minima* is met een lichaamslengte van nauwelijks drie centimeter het kleinste reptiel op aarde. Deze afmetingen zijn ongeveer wel het minimum voor een gewerveld dier om nog goed te kunnen functioneren, hoewel er op Madagaskar nog kleinere gewervelde dieren zijn; de dwergkikkers *Stumpffia pygmaea* en *S. tridactyla* spannen met hun kopromplengte van 10-12 mm de kroon!

De grotere en bekendere kameleons behoren tot de overige twee genera. Het geslacht *Calumma* omvat 24 soorten die niet alleen op Madagaskar maar ook op de Seychellen voorkomen (afb. 3). Het phylogenetisch jonge genus *Furcifer* is met 18 soorten op Madagaskar vertegenwoordigd maar komt ook voor op de Komoren en Maskarenen (en ondertussen door verplaatsingen ook in Kenia). Het bovenstaande overzicht van het aantal soorten moet wel als een momentopname worden gezien omdat er regelmatig nieuwe soorten worden beschreven en daardoor zullen de aantallen voor ieder genus wel wat hoger liggen. Vast staat dat meer dan de helft van alle soorten kameleons van de wereld op Madagaskar voorkomt.



Afb. 3: Parsons' Kameleon (*Calumma parsonii cristifer*) uit de omgeving van Andasibe, Oost-Madagaskar (Foto: Philip-Sebastian Gehring)

Bij kameleons denkt men direct aan de merkwaardige eigenschap van deze dieren om plotseling van kleur te veranderen. Het verhaal gaat dat een kameleon dan ook alle kleuren van zijn achtergrond kan aannemen, maar dat is zeker niet geheel de waarheid. Er zijn wel degelijk beperkingen in het kleurenspectrum. Niet alle dieren kunnen van kleur veranderen, het hangt af van de soort, in welke mate een individu een bepaald spectrum tot zijn beschikking heeft om van kleur te veranderen en de omstandigheden waarbij dat optreedt. Spectaculaire en snelle kleurveranderingen treden meestal op als signaalwerking tussen soortgenoten onderling. In combinatie met lichaamshouding en met de presentatie van bepaalde onderdelen van het lichaam (zoals de keelzak), is het van kleur veranderen een complex en gevarieerd verschijnsel en men zou het kunnen beschouwen als de 'taal' die

kameleons onderling spreken. Het veranderen van kleur is in sommige gevallen ook voor de conditie van het dier zelf een voordeel. Zo worden enkele soorten bij bewolkt weer donker om toch de aanwezige warmte te kunnen absorberen en krijgen ze lichtere, warmtereflecterende, kleuren in het volle zonlicht.



Afb. 4: Een dwergkameleon (*Brookesia griveaudi*) uit Maroejy

(Foto: Nils Hasenbein)

Het is niet alleen de wisselende kleurenpracht die kameleons tot de verbeelding doen spreken, zoals bij de soorten *Calumma nasutum* (Afb. 6) en *C. gallus*, waarbij de mannetjes aan de kop een opvallend lang ‘neushoornachtig’ uitgroei bezitten (Afb. 7). Over de functie en betekenis van een dergelijke uitwas valt alleen te gissen. Men kan er vanuit gaan dat het te maken heeft met de soortspecifieke herkenning en een rol kan spelen bij de partnerkeuze. Met name in die gebieden waarbij diverse op elkaar gelijkende soorten, in dit geval *Calumma nasutum* en *C. gallus* in het regenwoud langs de oostkust, naast elkaar voorkomen, kunnen de verschillen tussen de kopversierselen een optische herkenning zijn voor de daar aanwezige wijfjes (Böhme & Klaver, 1981; Nečas, 2004).

De wijze waarop kameleons hun prooi vangen is uniek in het dierenrijk. Ze vangen spinnen en insecten door hun lange, kleverige tong, met een snelheid van meer dan 20 km/u, uit hun bek te slingeren. De lengte van de tong is soms gelijk aan de lichaamslengte van het dier! Grote soorten zoals *Furcifer pardalis* en *Calumma parsonii* vangen niet alleen insecten en spinnen maar kunnen ook kleine gewervelde dieren buit maken.

Op Madagaskar vertelt men dat sommige kameleons met hun snelle uitschietbare tong, de ogen van nieuwsgierige mensen serieus beschadigd hebben. Wanneer een prooidier wordt waargenomen richten de beide ogen zich op het doel en schatten de afstand met een dodelijke precisie voordat de tong wordt gelanceerd. Nadat de prooi is verslonden beginnen de ogen onafhankelijk van elkaar opnieuw de omgeving af te speuren naar een volgend slachtoffer. Het vermogen om ieder oog afzonderlijk te bewegen heeft in Madagaskar het bijgeloof doen ontstaan dat een kameleon zowel in het heden als in het verleden kan zien.



Afb. 5 Een *Brookesia spec.* in schijndood-houding
(Foto: Nils Hasenbein)



Afb.6: *Calumma nasutum*
(Foto: Philip-Sebastian Gehring)

Enkele soorten kameleons zijn door de voortdurende afname van hun leefgebieden sterk in aantallen achteruit gegaan. Vooral de soorten uit de regenwouden van de oostkust lijden hier sterk onder. Andere soorten zoals de panterkameleon (*Furcifer pardalis*) en de reuzenkameleon (*Furcifer oustaleti*) lijken juist te profiteren van de afname van de dichte begroeiing omdat zij van nature de voorkeur geven aan meer open biotopen en dan ook in door de mens gevormde cultuurlandschappen kunnen standhouden. Dat sommige kameleons niet altijd even zeldzaam zijn blijkt tenslotte wel uit de aantallen van de populatie van panterkameleons op het eiland Nosy Be aan de noordwestkust. Op het 25.000 hectare grote eiland komen naar schatting meer dan 1 miljoen individuen voor (Andreone, 2005)!



Afb. 7: Het verlengde neusaanhangsel van het mannetje van *Calumma gallus* (Foto: Philip-Sebastian Gehring)

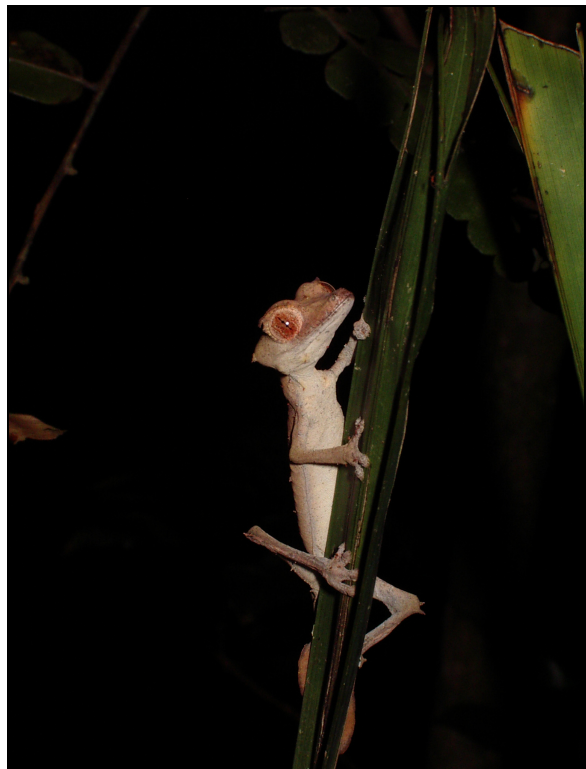
Gekko's

“Famocantrata”- het dier dat tegen de borst van mensen springt”- zo noemen de Madagassen de platstaartgekko's uit het geslacht *Uroplatus* (Meier, 1984). Volgens de lokale bevolking kunnen deze dieren zich zo sterk aan een mens vasthechten dat ze alleen met een scheermes

zijn te verwijderen! Het endemische genus *Uroplatus* is op Madagaskar met minstens 11 soorten vertegenwoordigd, van sommige soorten ontbreekt nog een geldige wetenschappelijke beschrijving. In de bossen van Maroejys zijn zeker 8 van de 11 soorten waargenomen. Een dergelijke soortendichtheid is uniek voor de hele omgeving. Platstaartgekko's zijn met hun bizarre uiterlijk en hun mysterieuze levenswijze zeker de meest interessantste onderwerpen van de herpetofauna van Madagaskar. De voornamelijk 's nachts actieve dieren brengen de dag rustend door in de begroeiing. De grotere soorten (b.v. *Uroplatus fimbriatus* en *U. sikorae sikorae*) rusten ondersteboven op dikke boomstammen (Afb. 8). De kleur en huidstructuur van de platstaartgekko's is van die aard dat ze niet opvallen op de ondergrond van met korstmos begroeide schors. De platte bouw van de dieren zorgt ervoor dat slagschaduw wegvallen en de camouflage nog perfecter tot stand komt. Geen enkel ander reptiel heeft een dergelijke gelijkenis met de omgeving zo in detail gebracht, om deze dieren in de wouden te ontdekken is dan ook altijd een bijzondere belevenis.



Afb. 8: Een rustende platstaartgekko (*Uroplatus sikorae sikorae*) op een boomstam, Oost-Madagaskar (Foto: Philip-Sebastian Gehring)



Afb. 9: Platstaartgekko (*Uroplatus phantasticus*), Maroejy (Foto: Ulrich Zunkier)

De kleinere soorten zoals *Uroplatus phantasticus* (Afb. 9), *U. ebenau* en *U. guentheri* lijken in hun vorm en kleur meer op een verdord blad. Overdag bevinden ze zich in het dichte struikgewas en hangen roerloos aan de twijgen. De meeste soorten bewonen de regenwouden van de oostkust in het noorden van het eiland. Maar ook in het zuiden is het genus vertegenwoordigd door *U. malahelo* en in de drogere bossen in het westen treft men *U. guentheri* aan. *Uroplatus fimbriatus* is met zijn lichaamslengte van ruim 30 centimeter de grootste gekko ter wereld.

In de vroege schemering worden de dieren actief en gaan op zoek naar voedsel. De spleetvormige pupillen verwijden zich waardoor het hele oog de minieme hoeveelheden licht van de nacht voor het zicht kan benutten. In de paartijd produceren de vrouwtjes 3 tot 4 legsels die ieder uit twee eieren bestaan.

Veel soorten leggen de eieren in de bodem waaruit na ongeveer twee maanden de jongen tevoorschijn komen en een perfecte miniatuurversie van de volwassene zijn.



Afb.10. Daggekkos als *Phelsuma lineata* passen zich sterk aan onder allerlei omstandigheden .
(Foto: Nils Hasenbein)



Afb. 11. De nachttactieve grootkopgekkos *Paradoera aff. gracilis* in Maroejy
(Foto: Nils Hasenbein)

In tegenstelling tot de ogenschijnlijk eenvoudig en somber gekleurde platstaartgekkos hebben de dagactieve gekkos van het genus *Phelsuma* qua uiterlijk de meest uiteenlopende en opvallendste kleuren. Deze kleurrijke en actieve dieren treft men overal op het eiland aan. Veel soorten worden als cultuurvolgers beschouwd en zijn ook in de dorpen en steden te vinden. Dat geldt echter niet voor alle soorten, zoals *Phelsuma guttata*, die alleen in dichte wouden voorkomt en door de ontbossing van het eiland sterk in aantallen achteruit gaat. Het genus *Phelsuma* omvat ongeveer 37 soorten en ondersoorten die haast allemaal hun hoofdverspreidingsgebied op Madagaskar hebben. Daggekkos komen ook voor op de omringende eilandgroepen in de Indische Oceaan (bv. Mauritius, Seychellen en de Komoren) en op het Afrikaanse vaste land.

Phelsuma's hebben haast ieder leefgebied op Madagaskar weten te koloniseren. Men treft ze aan in hoge gebergte en heuvelland maar ook in de droge, aride gebieden in het zuiden van het eiland. Daarbij zijn ze een uitzondering binnen de herpetofauna van Madagaskar. Het is een uitzondering dat reptielen en amfibieën zo'n groot en gevarieerd, over het eiland verspreid, leefgebied kunnen bewonen. Met name *Phelsuma lineata* heeft een zeer groot verspreidingsgebied (Afb. 10) en lijkt zich zeer goed thuis te voelen in gecultiveerde gebieden die sterk door de mens worden beïnvloed. De verspreiding van de meeste andere soorten wordt duidelijk beperkt door natuurlijke factoren als jaarlijkse neerslag, hoogte, vegetatietype, bodemgesteldheid en temperaturen.

Madagaskar kent op een relatief klein oppervlakte een enorme variatie aan verschillende leefgebieden waarin en waaraan de verschillende plant- en diersoorten zich in de loop van de evolutie hebben aangepast. Daardoor is ook een groot deel van de herpetofauna van het eiland beperkt tot een zeer klein gebied. Tijdens het reizen over het eiland valt het op dat de samenstelling van de herpetofauna van plaats tot plaats zeer afwisselend en verschillend is en men op haast iedere locatie nieuwe bijzonderheden aantreft.

Om enige orde te scheppen in dit beeld wordt Madagaskar in vijf biogeografische regionen ingedeeld: de regenwouden aan de oostkust, het woestijnachtige zuiden met de kenmerkende succulenten en doornstruikvegetaties, het droge westen met de seizoensgebonden, bladverliezende bossen, het hoogland en het noorden van het eiland waar het regenwoud van de oostkust overgaat in drogere bossen.

Reden voor deze verdeling vindt men terug wanneer men het eiland in een dwarsdoorsnede zou bekijken. Men ziet dan een hoog gebergte dat als een ruggengraat over heel het eiland van het noorden naar het zuiden loopt met toppen van meer dan 2876 m boven de zeespiegel. De vochtige lucht van de Indische Oceaan stroomt tegen de bergen aan de oostkust en komt als veelvuldige regenbuien op het eiland terecht. De westelijke en de zuidelijke regio's liggen hierdoor vrijwel permanent in de regenschaduw. De zuidelijke zomers kenmerken zich door de moessonregens in de westelijke regio's van het eiland. Hierdoor moeten veel organismen een sterk aanpassingsvermogen in hun levenscyclus inbouwen om deze seizoensinvloeden te kunnen overleven. Ook de daggekko's van het genus *Phelsuma* hebben zich over lange tijd weten aan te passen aan de diverse niches die in het leefgebied beschikbaar zijn, waardoor een veelvormigheid aan soorten is ontstaan. In de bossen van Marojejys vind men *P. guttata* aan de randen en langs open plekken, in het meer gesloten bos leven op de plaatsen met een secundaire begroeiing de prachtig gekleurde goudstofgekko (*P. laticauda laticauda*), *P. pusilla pusilla*, *P. quadriocellata* ssp. en *P. madagascariensis grandis*.

Een andere zeer interessant gekko genus vormen de grootkopgekko's (*Paroedura*). De 13 bekende, endemische soorten treft men eveneens aan in haast alle biotopen die het eiland te bieden heeft. Het gaat hier om nachtactieve dieren met een zwaar gebouwde kop en grote ogen. *Paroedura gracilis* is een echte regenwoudbewoner die haar verspreidingsgebied langs de hele oostkust heeft.

In Marojejy werden meerdere exemplaren van *Paroedura* aff. *gracilis* waargenomen. Onder hen waren enkele drachtige wijfjes waarbij de eieren door de buikwand schemerden. De kleur van volwassen *Paroedura gracilis* is zeer variabel. De dieren uit de bossen in het noordoosten van het eiland onderscheiden zich van de andere zuidelijke populaties door extra zwarte banden en een sterkere vervaging van de anders duidelijk aanwezige dorsale streeptekening. De iris van *Paroedura gracilis* is diepzwart waardoor de pupil van het oog nauwelijks is te onderscheiden.

In de droge bosgebieden van noordelijke westkust komt *Paroedura stumpffi* voor. Deze soort heeft zich aangepast aan het leven in drogere vegetatietypen maar ook in de secundaire begroeiing van het regenwoud. *Paroedura stumpffi* is een boom- en struikbewoner maar die ook op de bodem zijn kostje bij elkaar scharrelt. Op Nosy Komba, een klein aan de westkust van Madagaskar gelegen eiland, kon ik zien hoe een juveniele *Paroedura stumpffi* door een schildhagedis (*Zonosaurus madagascariensis*) bejaagd en gegeten werd. De gekko probeerde te ontkomen door de staart af te werpen, maar dat mocht niet baten omdat de *Zonosaurus* het dier vlak achter de kop gegrepen had. Het afwerpen van de staart (autotomie) is voor de meeste gekko's, net als bij onze inheemse hagedissen, een afleidingsmanoeuvre om aan vijanden te ontkomen. Het stukje staart blijft nog kronkelen terwijl de gekko een veilig heenkomen zoekt. De staart regenereert langzaam en komt niet meer in het originele afmeting terug, maar de verliezen voor het dier zijn gering en heeft een aanval doorstaan. In de vrije natuur treft men dan ook niet zelden gekko's aan met kleinere geregenereerde staarten.

Slangen

Met uitzondering van de zeeslangen, die in de kustwateren van Madagaskar voorkomen, zijn de slangen van het eiland voor de mens ongevaarlijk. De typerende Afrikaanse gifslangfamilies zoals adders (Viperidae) en cobra's (Elapidae), zoals de cobra (*Naja ssp.*),

komen op Madagaskar niet voor. De slangen op het eiland behoren tot drie families; de reuzenslangen (Boidae), de Colubridae en de blindslangen (Typhlopidae). De slangen van Madagaskar behoren tot de zogenaamde ‘opisthoglyphen’ en hebben hun giftanden ver achter in de kaak staan. In tegenstelling tot de giftanden van de ‘proteroglyphen’ die hun giftanden voor in de bovenkaak hebben staan (bv. cobra’s). Omdat de meeste Colubriden op het eiland amfibieën eters zijn, is hun gif aan deze diergroep aangepast en onschadelijk voor mensen. Daardoor is er ook geen onderzoek gedaan naar eventuele uitwerkingen van het gif bij de mens, zodat het aangeraden wordt om toch enigszins voorzichtig met de dieren om te gaan. Het aandeel van slangensoorten met een specialisatie op prooien zoals hagedissen is, in vergelijking met andere Colubriden, voor de soorten op Madagaskar uniek in de wereld. Alleen van de grote boa’s (*Sanzinia madagascariensis* en *Acrantophis madagascariensis*) en *Ithycyphus miniatus* is bekend dat ze ook lemuren kunnen vangen (Glaw & Glaw, 2004). De slangen van het genus *Ithycyphus* zijn gemakkelijk aan hun slanke gestalte en kleur te herkennen. Ze hebben een licht gekleurde kop en een donkere staart met aan de onderzijde een donkerrode staart en worden door de Madagassen “Fandrefiala” genoemd en zeer gevreesd. Het verhaal gaat dat deze slangen vanuit een boom mensen of zeeboes opwachten en op een zeker moment als een pijl uit de boom schieten en zich met de staart voorwaarts in het slachtoffer spien. De rode tekening op de staart wordt gezien als het bloed dat van de slachtoffers afkomstig is geweest.

De familie van de Colubridae is met 18 genera en 75 beschreven soorten de meest voorkomende slangenfamilie van Madagaskar, waarvan ongeveer de helft van de soort dagen en de andere helft nachtactief is. De nachtactieve soorten van het genus *Stenophis* vallen op door hun opvallende grote, donkere ogen (Afb. 12). Deze slangen voeden zich met zowel reptielen als amfibieën maar ook met vogeljongen die ze uit hun nesten roven.



Afb. 12. De fraai gekleurde *Stenophis gaimardi* rustend in een bamboestengel (Foto: Philip-Sebastian Gehring)

De veel voorkomende en vaak waargenomen haakneusadder (*Leioheterodon madagascariensis*) is de grootste soort van het genus en heeft een schitterend dambordpatroon van geel en zwart. Ze leven zowel in het regenwoud als de secundaire bossen daar omheen.

Het verlengde neusschild gebruikt de slang om in de bodem naar reptieleneieren en ingegraven amfibieën te zoeken. De meest opmerkelijke slangen van Madagaskar behoren tot het endemische genus *Langaha* met drie voorkomende soorten (*L. madagascariensis*, *L. alluaudi* en *L. pseudoalluaudi*). Deze dagactieve slangen hebben aan het einde van hun snuit een bladvormig aanhangsel waarmee er ook onderscheid tussen de geslachten is te maken. De mannetjes hebben een spits, zwaardvormig neusaanhangsel en de vrouwtjes hebben hier een meer bladvormige structuur (Afb. 13). Dit aanhangsel maakt de dieren nagenoeg onzichtbaar als zij urenlang in een hinderlaag verstopt tussen de bladeren van bomen en struiken op hun prooi wachten. Deze potlood dikke slangen voeden zich bijna uitsluitend met hagedissen maar zo af en toe komt er ook wel eens een jonge muis of sprinkhaan op het menu voor.



Afb. 13. Vrouwtje van *Langaha madagascariensis*, Oost-Madagaskar (Foto: Nils Hasenbein)

Kikkers

Met meer dan 230 soortbeschrijvingen van kikkers (Glaw & Vences, 2003) waarvan 99% van de soorten endemisch is, is Madagaskar het centrum voor de variatie aan soorten die onder deze diergroep voorkomt. Geen enkel ander gebied op aarde kent zoveel diversiteit aan kikkersoorten waarbij de aantallen oplopen tot meer dan 100 soorten per vierkante kilometer (Glaw, 2004). In vergelijking met heel Europa komen daar slechts 41 soorten kikkers voor. De reden en oorzaak van deze hoge soortenrijkdom en het eveneens zeer hoge percentage endemische soorten daarvan is onderwerp van actuele onderzoeken en studies (bv. Vences et al., 2003; Schaeffer et al., 2002). Feitelijk zal moeten worden bekeken hoe de kikkers via zee het eiland hebben bereikt. Aanvankelijk werd aangenomen dat de huid van kikkers niet bestand is tegen de invloeden van het zoute water en daardoor de reis op bv. een stuk drijfhout niet zouden kunnen overleven. Aan de hand van vergelijkingen via moleculaire verwantschapsonderzoeken tussen kikkers van het Afrikaanse vaste land en Madagaskar en met de omliggende Seychellen en de Komoren is vastgesteld dat het meerdere malen is voorgekomen. Het is kennelijk toch mogelijk dat kikkers zich al drijvend hebben verspreid en nieuwe gebieden hebben gekoloniseerd. Dit heeft geleid tot de huidige biogeografische verdeling van de onderzochte genera (Vences, 2003).



Afb. 14. Het icoon van de kikkers op Madagaskar; *Mantella aurantiaca* (Foto: Artman)

Het endemische genus van de Madagaskar rietkikkers (*Heterixalus*) omvat 10 soorten van kleine tot middelgrote nachtactieve kikkers (Afb. 15). De meest gekleurde soorten leven meestal in het vochtige oostelijke deel van Madagaskar. Kenmerkende leefgebieden zijn open vochtige plaatsen die door de zon worden beschenen (Glaw & Vences, 1997). Dergelijke omstandigheden zijn massaal voorhanden op de intensief gecultiveerde rijstplantages in het noordoosten van het eiland. Overdag slapen de kikkers graag op grootbladige planten zoals die van de Pandanuspalm en bananen. Vaak treft men de dieren ook slapend aan op een plek in de volle zon. *Heterixalus madagascariensis* is overdag aan de bovenkant opvallend wit gekleurd om mogelijkwerwijs de zonnestralen te reflecteren. 's Nachts worden de kikkers actief en roepen de mannetjes in grote getallen naar de wijfjes.



Afb. 15. De Madagaskarrietkikker (*Heterixalus madagascariensis*), Oost-Madagaskar (Foto: Philip-Sebastian Gehring)

Het genus *Boophis* (familie Ranidae) behoort tot het meest soortenrijke genus op Madagaskar. De meeste soorten (met uitzondering van twee soorten) zijn boombewonend en komen ook voor in de vochtige gebieden aan de oostkust.

De dieren vallen op door hun grote ogen die duiden op een nachtelijke levenswijze. Hoogstwaarschijnlijk hebben de grote ogen ook Johannes Jacob von Tschudi (1838) er toe gebracht om het genus '*Boophis*' te noemen, wat in het Grieks zoveel betekent als 'koeienoog' (Glaw, 2004). Overdag rusten de kikkers zoals bijvoorbeeld, *B. madagascariensis* in de bladoksels van Pandanuspalmen of in holle bamboestengels. Het soort is de grootste vertegenwoordiger van het genus en heeft een lichaamslengte van circa 10 centimeter. De volwassen dieren hebben een bruinrode lichaamskleur, terwijl de juveniele dieren overwegend een groene grondkleur bezitten. Dit verschil in kleur heeft er toe geleid dat beide vormen in het verleden als twee aparte soorten zijn beschreven (Preston-Mafham, 1991). Andere kikkersoorten rusten overdag, net als de platstaartgekko's, roerloos op de stammen van woudreuzen. *Mantidactylus fimbriatus* heeft aan zijn voor- en achterpoten kleine huidflapjes die het dier perfect doen versmelten op een achtergrond van mossen en korstmossen. Ook overdag zorgen de kikkers voor de typische achtergrondgeluiden van de oostelijke regenwouden. In het bladstrooisel vind men de minuscule kikkers van het genus *Stumpffia* waarvan de soorten *S. pygmaea* en *S. tridactyla* nauwelijks een centimeter groot zijn en tot de kleinste gewervelde dieren ter wereld behoren! De dieren leggen hun eieren in schuimnesten op de bodem van het regenwoud en hebben dit gemeen met de familie van de Mikrohylidae. De schuimnesten worden door het mannetje gebouwd en lokken vervolgens een vrouwtje die de eieren erin afzet. In de schuimnesten ondergaan de kikkervisjes, zonder extra voeding, hun volledige metamorfose (Glaw, 2004).

Over het algemeen zijn de variërende voortplantingsstrategieën van de afzonderlijke soorten op Madagaskar zeer interessant, vooral als men deze vergelijkt met de manieren van andere tropische kikkers. Er bestaan opvallende overeenkomsten in de strategieën tussen families en genera die niet nauw aan elkaar verwant zijn. De vergelijkbare ecologische overeenkomsten en selectiedruk heeft ook tot gevolg dat de voortplantingsstrategie overeen komt. Zo worden ook op Madagaskar zogenaamde 'mini-vijvers' of 'phytotelmata' (bv. de met water gevulde bladoksels van een Pandanuspalm) benut als kweekvijver voor de larven van diverse kikkersoorten. In Midden- en Zuid-Amerika benutten de kikkers eveneens de vooral met water gevulde kokers van diverse soorten bromelia's voor het afzetten van de eieren en komen op overeenkomstige wijze hun larven groot.

Op basis van deze eigenschappen worden enkele soorten van het genus *Mantidactylus* tot het subgenus *Pandanusicola* gerekend. Tot deze groep behoort ook *M. bicalcaratus* die dan ook regelmatig in de bladoksels van diverse pandanuspalmen is te vinden. Deze kikkers hebben een merkwaardige voortplantingswijze. Na een succesvolle paring worden ongeveer 45 eieren op de rand van de met water gevulde trechter afgezet. Beide ouders bewaken een aantal dagen het legsel om het tegen rovers te beschermen. Dit gedrag waarbij de partners het legsel bewaken was alleen nog maar bekend bij drie andere kikkersoorten (*Cophixalus parkeri*, *Eleutherodactylus alticola* en *E. johnstonei*). Naast *M. bicalcaratus* kan men in de bladoksels van de Pandanus ook de zeer fraai gekleurde *M. pulcher* aantreffen.

Weer andere *Mantidactylus*-soorten zetten hun eieren af in een geleiachtig omhulsel op de bovenzijde van afhangende bladeren. De larven ontwikkelen zich in de beschermende massa tot de regens hen van het blad spoelen en in open water daaronder belanden. Deze strategie treft men ook aan bij de onverwante, niet op Madagaskar voorkomende, boomkikkers (familie Hylidae).

Het meest sprekende voorbeeld van convergente ontwikkeling is te vinden tussen de Zuid-Amerikaanse gifkikkers en het genus *Mantella*, dat uitsluitend op Madagaskar voorkomt (Afb. 14) Nog niet zo lang geleden ging men ervan uit dat beide groepen zeer nauw aan elkaar verwant waren. De overeenkomsten tussen beide groepen zijn opmerkelijk qua waarschuwingskleuren, huidgif, levenswijze, biotoop en broedzorg.

Moleculaire studies bewijzen het tegendeel en is er wel degelijk sprake van convergente ontwikkeling binnen totaal onverwante groepen (Schaefer et al., 2002). De kleine (lichaamslengte circa 18 tot 38 mm), dagactieve kikkers leven voornamelijk in de strooisellaag van het regenwoud of aangrenzende vochtige bossen en moerassen (Staniszewski, 2001). *Mantella betsileo* treft men ook aan in de meer drogere gebieden van zuidwest Madagaskar.

De dieren voeden zich met kleine insecten en andere ongewervelden, in het bijzonder mieren en termieten. Deze voedingswijze hebben de *Mantella*'s ook gemeen met de pijlgifkikkers die ook in staat zijn om uit een dieet van mieren en termieten het huidgif aan te maken. Het huidgif is niet zo sterk en extreem giftig maar men kan bij aanraking van de kikkers toch last krijgen van lokale huidzwellingen. Er zijn van het genus *Mantella* 15 soorten beschreven, daartoe behoort ook de zeer bekende *M. aurantiaca* uit de omgeving van Andasibe. De gouden mantella komt slechts in een zeer klein gebied voor in de hooglanden en beperkt zich daar tot de veen- en moerasgebieden. Door de continue verstoring en verdwijning van het leefgebied is de soort erg kwetsbaar geworden.

In Marojejy komt ook nog een ander soort, de bamboemantella (*Mantella laevis*) voor. Deze soort heeft een opmerkelijke voortplantingsstrategie die bij geen enkel andere soort van dit genus voorkomt. Deze soort is de enige die naast een leven op de bodem, ook aan het leven in de bomen is aangepast en zeer goed kan klimmen doordat de dieren sterk verlengde vingerkootjes hebben. Door deze eigenschap zijn de dieren ook in staat om hun legsels in de hoogte te deponeren. Het vrouwtje van *Mantella laevis* legt haar enkele eieren in de met water gevulde bladoksels van allerlei soorten planten en holle bamboestengels waaraan de soort haar naam heeft te danken. Een groot probleem waarvoor de dieren worden gesteld is het feit dat deze waterbekkens zeer weinig voedsel voor hun nakomelingen bevatten. Heying (2001) beschreef de observaties van een *M. laevis* populatie uit Nosy Mangabe waarbij een vrouwtje de afzetplekken opzocht en bij iedere larf een onbevucht eitje deponeerde dat zo als voedsel kan dienen. Ook deze wijze van ouderzorg hebben deze mantella's gemeen met enkele soorten Zuid-Amerikaanse gifkikkers. En ook de verdediging van het territorium door het mannetje tegen indringers en concurrenten past in het rijtje van de overeenkomsten met de Dendrobaten.

De langdurige isolatie van Madagaskar met andere landmassa's heeft ertoe geleid dat er een veelvormigheid aan leefgebieden en biotopen voor evenzoveel planten en dieren is ontstaan. Het is niet alleen voor biologen en andere wetenschappers te hopen dat de bijzondere flora en fauna van dit grote eiland in de Indische Oceaan zoveel mogelijk behouden zullen blijven. Ze is van onschatbare waarde voor onderzoek naar de processen van evolutie en verklaringen in de biogeografie.

Samenvatting

Dit artikel beschrijft een aantal typische elementen van de herpetofauna van noordelijk Madagaskar. Het Morojey National Park in het noordoostelijke deel van eiland is als voorbeeld genomen voor de verdeling van Madagaskar in verschillende biogeografische regio's. Een selectie van soorten, uit verschillende ordes en families werden beschreven met vermeldingen over gedrag, biogeografie en habitatvoorkeur. Verder werden enkele voorbeelden gegeven over de culturele aspecten en bijgeloof over de diverse diersoorten. De specifieke en mogelijke redenen voor de bijzondere samenstelling en biodiversiteit van het eiland werden met voorbeelden van de diverse diergroepen bediscussieerd.

Literatuur

- ANDREONE, F.J., E. RANDRIANIRINA, P.D. JENKINS & G. APREA (2000): "Species diversity of Amphibia, Reptilia and Lipotyphla (Mammalia) at the Ambolokopatrika, a rainforest between the Anjanaharibe-Sud and Marojejy massifs, NE Madagascar" *Biodiversity and Conservation* 9: 1587-1622
- ANDREONE, F.J., F.M. GUARINI & J.E. RANDRIANIRINA (2005): "Life history traits and age profile as useful conservation tools for the panther chameleons (*Furcifer pardalis*) at Nosy Be, NW Madagascar", *Tropical Zoology* (in press).
- BÖHME, W. & C. KLAVER (1981): "Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis*" *Amphibia-Reptilia* 4:313-328
- DUFILS, J.-M. (2003): "Remaining Forest Cover – S. 88-96 in GOODMAN, S.M. & J.P. BENSTEAD (Hrsg.): "The Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago.
- ERDMANN, T.K. (2003): "The Dilemma of Reducing Shifting Cultivation" – S. 134-139 in GOODMAN, S.M. & J.P. BENSTEAD (Hrsg.): "The Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago.
- GARREAU, J.-M & A. MANANTSARA (2003): "The Protected-Area Complex of the Parc National de Marojejy and the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud." – S. 1451-1458 in GOODMAN, S.M. & J.P. BENSTEAD (Hrsg.): "The Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago.
- GLAW, F. (2004): Die Herpetofauna Madagaskars: Vielfalt, Lebensweise und Gefährdung" *Draco* 19: 4-21.
- GLAW, F. & K. GLAW (2004): "Geheimnisvolle Madagaskarboas: *Sanzinia* und *Acrantophis*" *Draco* 19: 37-43
- GLAW, F. & M. VENCES (2003): "Introduction to Amphibians – S. 883-898 in GOODMAN, S.M. & J.P. BENSTEAD (Hrsg.): "The Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago.
- GLAW, F. & M. VENCES (1997): "A fieldguide tot the amphibians and reptiles of Madagascar 2nd edition – Vences & Glaw Verlag, Köln.
- GOODMAN, S.M. & J.P. BENSTEAD (2005): "Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar" *Oryx* 39: 73-77.
- MEIER, H. (1984): "Sind Nachzuchterfolge bei *Uroplatus fimbriatus* (Schneider, 1797) möglich?" *Herpetofauna* 33: 20-27.
- MOYNOT, G. & A. MOYNOT (2005): "A fieldguide to the Chameleons of Madagascar, Antananarivo, 100 S.
- PRESTON-MAFHAM, K. (1991): "Madagascar: A Natural History – Facts on File, New York.
- RASELIMANANA A.P., C.J. RAXWORTHY & R.A. NUSSBAUM (2000): "Herpetofaunal species diversity and elavational distribution within the Parc National de Marojejy – S 157-174 in: A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S.M. Goodman. Fieldiana: Zoology, new series, 92.
- RAZAFINDRAMIANDRA, M.N. (1988): "Märchen aus Madagaskar « Eugen Diedrichs Verlag, München.
- SCHAEFER, H.-C., M. VENCES & M. VEITH (2002): "Molecular phylogeny of Malagasy poison frogs, genus *Mantella* (Anura: Mantellidae): homoplastic evolution of colour pattern in aposematic amphibians" *Org. Divers. Evol.* 2: 97-105.
- VENCES, M. (2004): Origin of Madagascar's extant fauna: a perspective from amphibians, reptiles and other non-flying vertebrates" *Ital.J. Zool., Suppl.* 2: 217-228.

Vertaald en bewerkt door: Louwerens-Jan Nederlof, met toestemming van de auteur, oktober-november 2009, inclusief bijbehorende foto's. Uit: Zeitschrift des Kölner Zoo, nr. 3/2006, jg. 49, p. 127-141

Philip-Sebastian Gehring
Grewenbrink 5a
33619 Bielefeld



Phelsuma laticauda laticauda met geregenereerde staart

(Foto: Philip-Sebastian Gehring)