

# Osídlování Madagaskaru

Připravil Pavel Hošek, revize Jan Robovský, snímky, kresby a layout © Pavel Hošek, tabulka © Vesmír

Díky intenzivnímu výzkumu posledních asi 10 let máme dnes již celkem slušnou představu o tom, jak byl Madagaskar postupně osídlován jednotlivými skupinami nelétavých obratlovců. U některých z nich jsme si dokonce jejich původem mnohem jistější než u Malgašů, původních obyvatel Madagaskaru. Nejtvrdší oříšek představují plazi, kde u mnohých linií zatím data chybějí nebo jsou značně zmlkovitá, a sladkovodní ryby, kde situaci komplikuje vysoké vývojové stáří. Následující přehled se omezuje pouze na skupiny, které v současnosti stále žijí nebo alespoň žily ve čtvrtorách (v čase příchodu člověka na ostrov nebo krátce před ním).

## Paleogeografické pozadí

Gondwana, superpevnina jižní polokoule, se začala dělit na menší pevninské bloky zhruba před 170 miliony let. Před 83 miliony let již byly odděleny vodou všechny hlavní části, tak jak je známe dnes. Průběh byl zhruba následující:

- Před 170–155 miliony let se od sebe oddělila západní (Afrika a Jižní Amerika) a východní Gondwana (Indiagaskar, Antarktida a Austrálie). Mezi jižní Amerikou a Antarktidou však přetrvávalo spojení ještě asi 138 milionů let.
- Indiagaskar se pohyboval směrem na jih. Zhruba před 140 miliony lety se ta část, z níž se později stal Madagaskar, dostala na svou současnou pozici a v ní víceméně setrvává dodnes.
- Před 132–120 miliony let se otevřel jižní Atlantik. Postupně vznikla samostatná Afrika a Jižní Amerika.

- Před 120–112 miliony let se oddělil Indiagaskar od Antarktidy, avšak přetrvávalo spojení přes kerguelenskou plošinu.
- Indie se oddělila od Madagaskaru před 89–83 miliony let a vyplula na sever nevídanou rychlostí 25 cm za rok. Zhruba před 53 miliony let se setkala s Asií.
- Před 65 miliony let se od Indie odtrhl seychelský pevninský blok.

Madagaskar je největším oceánským ostrovem světa (Vesmír 86, 444, 2007/7). Již zhruba 80 milionů let zůstává víceméně na stejném místě. Od Afriky jej odděluje Mozambický průliv, široký přes 400 km a hluboký 2–3 km. Ostatní světadílky jsou vzdáleny 4000 km (Indie), 5000 km (Antarktida) a 6400 km (Austrálie). Přibližně posledních 50 milionů let, tedy od doby, kdy Indie narazila na Asií, má Indický oceán vzhled podobný tomu dnešnímu. Předpokládá se, že zhruba stejně dlouhou zde zůstává neměnná hlavní oceánské a atmosférické proudění, které způsobují, že migrace po vodě z Afriky na Madagaskar je velmi nesnadná. Naopak je poměrně snadné doplout z Madagaskaru do Afriky nebo z Asie na Madagaskar.

## Způsoby šíření suchozemské fauny

Šíření, které v přísném slova smyslu ani šířením není, je **vikariance**. Předpokládá, že nějaká populace obývá nejprve jisté území, na němž mohou jedinci víceméně svobodně migrovat. Později se však uvnitř populace vytvoří nějaká překážka (geografická, ekologická, genetická), která populaci rozdělí na několik populací menších. Pokud to trvá dostatečně dlouho, vznikají nové druhy. Mluvíme-li o vývoji fauny na rozpadající se Gondwaně, jsou onou překážkou vznikající moře a oceány, jež od sebe oddělují nové pevniny a ostrovy. Převládá mínění, že sladkovodní rybí fauna Madagaskaru má velmi staré kořeny a lze ji přijatelně vysvětlit gondwanskou vikariací.

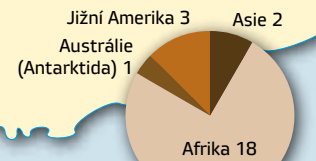
Zvířena se dále může šířit z pevniny na pevninu či z ostrova na ostrov pomocí **pevninských mostů**, což mohou být i relativně krátkodobá spojení vznikající v důsledku poklesu hladiny světových oceánů, výzdvihu oceánského dna, sopedné činnosti ap. Indiagaskar byl například ještě před 100–90 miliony let spojen díky Kerguelenskému platu s Antarktidou. Touto cestou se na Madagaskar s vysokou pravděpodobností dostali předci velkých nelétavých ptáků čeledi Aepyornithidae.

A konečně se lze na určité špatně dostupné místo dostat **překonáním bariéry**. V případě Madagaskaru to znamená přeplout nebo přeletět oceán či Mozambický průliv. To je případ většiny dosud žijících nebo nedávno vyhynulých skupin obratlovců. Jejich zástupci zřejmě překonali moře různými způsoby: na kusu utrhzené pevniny či na větvě z vegetace (pravděpodobně nejčastěji způsob), pomocí vlastních sil (hroši na Madagaskar nejspíš přeplavali), na letě (např. žabí vajíčka nebo pulci mohli použít tuto cestu) a možná i jinak.



Brookesia therezieni

Původ vývojových linií madagaskarských obratlovců na různých kontinentech. Započítány jsou pouze skupiny, u nichž je tato okolnost považována za prokázanou nebo alespoň velmi pravděpodobnou.



Phelsuma laticauda

## Hmyzožravci

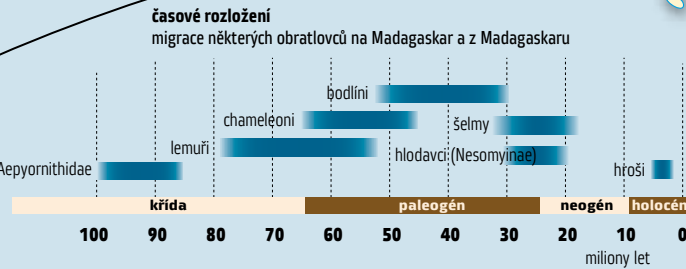
Jelikož bodliny dnes již řadíme do skupiny Afrotheria (Vesmír 81, 318, 2002/6), jedinými hmyzožravci na Madagaskaru zůstávají dva druhy rodu *Suncus* z čeledi rejskovitých (Soricidae). *S. murinus* velmi pravděpodobně přicestoval na ostrov s člověkem, původ druhu *S. madagascariensis* zůstává zatím nejasný.

## Lidé

Podle nejakceptovanější hypotézy pocházejí původní obyvatelé z ostrova Kalimantan, připluli na Madagaskar před 2000–1500 lety a jejich cesta vedla podél pobřeží Asie, Arabského poloostrova a východní Afriky. Cestou přišli do kontaktu se sanskrtský a bantuský mluvícím obyvatelstvem. Později v historii byli ovlivněni Afričany, Araby a nejnoveji Evropany. Podrobněji viz článek na s. 380.



Macrotarsomys bastardi



krysa

## Obojživelníci čili žáby

Na základě studia DNA lze madagaskarské obojživelníky rozdělit do šesti nezávislých vývojových linií (viz rovněž Vesmír 86, 444, 2007/7):

1. Předci velké čeledi Mantellidae, čítající 166 popsanych druhů, pronikli na Madagaskar pravděpodobně z Asie přibližně před 58 miliony let. Z Madagaskaru dále kolonizovali ostrov Mayotte v Komorském souostroví.
2. Druhá velká žabí radiace se týká dvou podčeledí čeledi Microhylidae – Cophylinae a Scaphiophryninae. Přestože obě skupiny jsou snadno rozlišitelné, a hlavně monofyletické (pocházející z jediného předka), poslední průzkumy ukazují, že dohromady tvoří opět monofyletickou skupinu, která se dostala na Madagaskar před asi 60 miliony let.
3. Třetí, druhově chudá linie čeledi Microhylidae se jmenuje Dyscophinae. Její původ je zjevně nezávislý, ačkoli stáří skupiny je zhruba stejné jako stáří obou skupin předchozích – 60 milionů let. Nejblíže příbuzní dyscophinů žijí v Asii.
4. Rod *Heterixalus* (čel. Hyperoliidae) má asi 11 druhů, jejich předci dorazili na Madagaskar před cca 22 miliony let z Afriky. Z Madagaskaru pak pronikli ještě na Seychely (r. *Tachycnemis*).
5. Rod *Ptychadena* pronikl na Madagaskar z Afriky velmi nedávno, rozhodně však dříve, než se na ostrov dostal člověk.
6. Rod *Haplobatrachus* byl přivezen člověkem z Indie.

## Plazi

Plazům se dalo kolonizovat Madagaskar nejčastěji. Dnes jej obývá 23 nezávislých žijících linií suchozemských plazů. Lze je shrnout do tří kategorií: A. velmi nedávné kolonizace druhy, které jsou dosud blízce příbuzné druhům na pevnině, nebo jsou s nimi dokonce geneticky identické, B. nedávné i relativně staré radiální události se vztahem k africkým plazím liniím, C. velmi staré skupiny s vazbou na Jižní Ameriku.

### Kategorie A

1. Madagaskarský krokodýl nilský (*Crocodylus niloticus*) je geneticky nejpříbuznější populací v jižní Africe. (Otázka nedávno vymřelého druhu *C. robustus* zůstává zcela nejasná.)
2. Želva druhu *Pelomedusa subrufa* je blízká africkým populacím.
3. Želvy rodu *Pelusios* jsou příbuzné ostatním druhům rodu rozšířeného v Africe. Prozatím však chybí potvrzující molekulární studie.
4. Želva *Kinixys belliana* ze severu Madagaskaru byla na ostrůvek Nosy Faly pravděpodobně dovezena z Afriky lidmi.
5. Drobný skink *Cryptoblepharus bantoni*, žijící na pobřežních skaliskách, má na Madagaskaru dvě samostatné genetické linie. Kolonizoval přirozeným způsobem (bez lidské účasti) většinu ostrovů Indického oceánu, část východoafrického pobřeží a objevil se i na některých ostrovech Tichého oceánu.
6. Skink *Trachylepis comorensis* je svým výskytem omezen jen na ostrůvek Nosy Tanikely, kam pronikl z Komor. Není zatím jasné, zda se tak stalo s přispěním člověka.
- 7.–9. Tři druhy gekonů rodu *Hemidactylus* pronikli na Madagaskar nezávisle na sobě. Dva pravděpodobně s přispěním člověka, jeden naopak o dost dříve, než do této oblasti člověk přicestoval.
10. Gekon *Gehyra mutilata* je téměř kosmopolitním druhem. Způsob, jakým se dostal na Madagaskar, není jasný. Pravděpodobně tam však byl zavlečen lidmi.
11. Slepák *Ramphotyphlops braminus* byl na Madagaskar téměř jistě zavlečen.

### Kategorie B

12. Želvy rodů *Astrochelys* (= *Geochelone*) a *Pixys* jsou příbuzné africkým liniím a tvoří monofyletickou skupinu. Do ní pravděpodobně patřily i vyhynulé obří želvy *Aldabrachelys abrupta* a *A. grandidieri*. Sesterskou skupinou jsou želvy z Aldabry a Seychell, které bývají poněkud nekonzistentně řazeny hned do rodu *Dipsoschelys*, hned zase do rodu *Aldabrachelys*.
13. Gekoni rodu *Blaesodactylus* jsou nejbliže příbuzní africkému rodu *Homopholis*.
14. Gekoni početného rodu *Phelsuma* jsou sesterskou skupinou afrického druhu *Rhopropella ocellata*. Felsumy jsou rozšířeny i na mnoha ostrovech Indického oceánu, kam pronikli zřejmě z Madagaskaru.
15. Hadí podčeledi Pseudoxyrhinae, do níž spadá mnoho madagaskarských endemických rodů, zřejmě tvoří monofyletickou skupinu příbuznou několika africkým rodům.
16. Had *Mimophis mahafalensis* je jediným madagaskarským zástupcem jinak africké skupiny.
17. Chameleoni jsou prozatím jedinou obratlovců skupinou, o níž bezpečně víme, že Madagaskar je její pravlastí. Vznikli na Madagaskaru a z něj se rozšířili dále do světa. Nejméně třikrát nezávisle pronikli do Afriky, jednou na Seychely, jednou na Komorské ostrovy a nakonec také jednou na Réunion. Poslední migrace je nedávného data a pravděpodobně k ní přispěl člověk. Jde o druh *Furcifer pardalis*, který nyní žije jak na Madagaskaru, tak na Réunionu.
18. Scinkové rodu *Trachylepis* jsou příbuzní africkým druhům stejného rodu.
19. Ostatní skinkové (všichni krom druhů z linií 5, 6 a 18) tvoří monofyletickou skupinu původem z Afriky.
20. Čeled Gerrothosauridae s dvěma endemickými rody má sesterskou skupinu v Africe.

### Kategorie C

21. Želva *Erymnochelys madagascariensis* je z čeledi Podocnemididae, která se vyskytuje jen na Madagaskaru a v Jižní Americe.
22. Madagaskarští leguáni rodu *Oplurus* a *Chalarodon* se vyskytují jen na Madagaskaru, ostatní leguáni v Jižní Americe a na ostrovech Fidži a Tonga v Tichém oceánu.
23. Madagaskarští hrozníky rodu *Sanzania* a *Acantophis* se vyskytují jen na Madagaskaru, příbuzné mají v Jižní Americe. Někteří další hrozníkovití hadi se vyskytují i na některých ostrovech Tichomoří a jihovýchodní Asie.



Stenophis sp.

## Lemuři

Většina autorů podporuje hypotézu, podle níž lemuři přicestovali z Afriky v jediném výsadku. Podle použité metodiky a analyzovaných sekvencí docházejí různí badatelé k velmi odlišným okamžikům migrace (80–40 milionů let). Propočítáme-li však údaje všech autorů, získáme hodnotu 60 milionů let pro počátek madagaskarské diverzifikace.

To je ovšem velmi dávno. Migrace lemuřích předků na Madagaskar se nejspíš odehrála jen velmi krátce poté, co vznikli primáti (paleontologové odhadují, že se tak stalo před 65–63 miliony let; nejstarší opravdu průkazné primáti fosilie pochází z Maroka a je stará 60 milionů let). Molekulární data posouvají počátek primátů poněkud dále do minulosti (před asi 85 milionů let). To znamená, že lemuři vznikli v evoluci primátů velmi záhy, téměř okamžitě odcestovali na Madagaskar a nikdy se odtamtud nevrátili zpět. A to navzdory tomu, že cesta na Madagaskar je vinou větrů a mořských proudů obtížnější než cesta z Madagaskaru. Lze to samozřejmě vysvětlit jiným prouděním a jiným klimatem před více než 60 miliony let, kdy Indie byla ještě samostatným kontinentem uprostřed Indického oceánu. Anebo je možné, že primáti nevznikli v Africe, jak se zatím domníváme, ale v Asii, odkud se také přímou cestou dostali na Madagaskar. A existuje ještě třetí, velmi lákavá hypotéza. Celý taxon primátů vznikl na Indiagaskaru, a teprve když se Indie setkala s Asií, rozprchl se do světa. A madagaskarští lemuři prostě jen zůstali tam, kde odjakživa byli.

Před 30 miliony let se lemuřům podařilo proniknout z Madagaskaru do Indie, o čemž svědčí nedávný nález lemuřích pozůstatků v oligocenních usazeninách v Pákistánu popsanych pod jménem *Bugtiemur mathesoni*.



Cheirogaleus crossleyi

myš

?

3

4

?

4

1

6

7

8

9

5

10

11

17

21–23

(původ v Jižní Americe)

## Aepyornithidae

Až do relativně nedávné doby (asi před 1000 lety) žili na Madagaskaru velcí nelétaví ptáci (Vesmír 77, 615, 1998/11). Dva rody a nejméně 8 druhů je známo z kosterních nálezů a z hojně nacházených vaječných skořápek. Madagaskarští aepyornithidi nejsou příbuzní africkým pštrosům a na Madagaskar se dostali po pevninském mostě již velmi dávno (někdy před 90 miliony let) z východní Antarktidy. Linií nejbližnější aepyornithidů byli ptáci moa z Nového Zélandu, kteří byli vyhubeni člověkem v historicky nedávné době.

Barva šipek odkazuje k jednotlivým skupinám obratlovců. U plazů a obojživelníků odlišují čísla samostatné vývojové linie těchto skupin.

## Hlodavci

Endemická madagaskarská počtelec Nesomyinae čítá 9 rodů a asi 22 velmi rozmanitých druhů. V minulosti byla proto pokládána za jasné polyfyletickou skupinu. Molekulární analýzy však prokázaly původ z jediného předka, jehož nejbližší příbuzné nutno hledat v afrických podčeledích Petromyscinae, Mystromyinae, Dendromurinae a Cricetomyinae. Okamžik příchodu z Afriky musí spadat do rozmezí 18,6 milionu let (kdy se oddělila podčeleď Nesomyinae od ostatních afrických podčeledí) a 14,8 milionu let (což je počátek adaptivní radiace podčeledi Nesomyinae).

Z novodobých hlodavčích osadníků (krysa, potkan a myš) je poměrně dobře znám původ myši domácí (*Mus musculus*). Madagaskarské populace pocházejí z Arabského poloostrova (geneticky patří k poddruhu *M. m. gentiliulus*), odkud pronikly na Madagaskar v jediné vlně zhruba před 1000 lety. Čas dobře odpovídá počátkům rozvoje arabských obchodních cest v Indickém oceánu. Záhadou tedy zůstává jen skutečnost, proč myš nedorazila na Madagaskar už s prvními lidskými osadníky z Indonésie. Krysa (*Rattus rattus*) připlula s lidmi odněkud z Indie a poprvé se vylodila na jihovýchodě v přístavu Toalanaro, známém také pod jménem Fort Dauphin. A trojici oděvkých souputníků člověka uzavírá i potkan (*Rattus norvegicus*), o jehož způsobu přeplavby na Madagaskar víme zatím nejméně.

## Šelmy

Nedávné molekulární studie potvrdily monofyletičnost madagaskarských cibetkovitých šelem (viz rovněž Vesmír 86, 566, 2007/9). Všechny pocházejí z jednoho výsadku, který připlul z Afriky před 26–20 miliony let.

## Bodlini

Považuje se za prokázané, že přerozmanitá fauna madagaskarských bodlinů (Vesmír 83, 215, 2004/4) pochází z jediného předka, či přesněji z jediného výsadku, který přicestoval z Afriky někdy před 53–25 miliony let. Časové rozmezí zůstává velmi velké a liší se podle autora, použitých metod a analyzovaných sekvencí. Lze očekávat, že další výzkum okamžik migrace upřesní.

Přes jediný výsadek nejsou madagaskarští bodlini monofyletickou skupinou, neboť tři fosilní rody evolučně odvozených bodlinů byly nalezeny rovněž v Keni a Namibii. Jeden z nich (*Parageogale*) je dokonce velmi podobný žijícímu madagaskarskému rodu *Geogale*. Z toho vyplývá jediné: bodlinům se někdy zhruba ve starších třetihorách podařilo proniknout zpět do Afriky.

## Sudokopytníci

Prasata zastupuje na Madagaskaru štětčkoun (*Potamochoerus larvatus*), o němž se obvykle soudí, že přišel z Afriky díky lidem. Madagaskarská populace však někdy bývá rozdělována na dva poddruhy (*P. l. larvatus* žijící na západě a *P. l. hova* na východě), což by nasvědčovalo spíš starší migraci. Prozatím bohužel chybějí molekulární studie, které by mohly spor rozsoudit.

- 1
- 2
- 3
- 4

12–16 a 18–20

14 (rozšíření na mnoho ostrovů)

## Hroši

Ve čtvrtorhních nálezích Madagaskaru byly objeveny zbytky tří hroších taxonů. Ve všech případech jde o druhy malé, připomínající vzrůstem spíš hrošíka liberijského. Bývají různými autory řazeni buď do jednoho rodu (*Hippopotamus*), nebo do rodů dvou (*Hippopotamus* a *Hexaprotodon*). Jejich blízká příbuznost s africkými hrochy nás opravňuje se domnívat, že na Madagaskar dorazili z Afriky velmi nedávno (v řádu stovek nebo desítek tisíc let). Zajímavé je, že patrně každý madagaskarský hroch je výsledkem nezávislé hroší invaze.

## Hrabáči či pseudohrabáči

Čtvrtorhni sedimenty uchovaly ostatky dvou druhů rodu *Plesiorcyteropus*, jenž byl původně řazen k africkým hrabáčům (Tubulidentata). Později byl pro tyto podivné tvory ustaven nový řád Bibymalagasia a nejnovější analýzy opět poukazují na jistou příbuznost s hrabáči. Prozatím není známo, kdy ani jak se tato stvoření dostala na Madagaskar.



Eulemur albifrons

Mauricius

Seychely

Komory