

De reuzen, dwergen en rariteiten van de Gargano (Zuid-Italië)

-Een typisch geval van een endemische eilandfauna-

Alexandra van der Geer

Samenvatting

Het volgende is een kort verslag, gebaseerd op de lezing zoals gegeven op de WPZ dag (voorjaar 1997), en is daarom uitdrukkelijk niet bedoeld als wetenschappelijke verhandeling, maar als informele introductie van mijn onderzoek. Spleetopvullingen uit de landstreek Gargano, Zuid-Italië, blijken een scala aan merkwaardige diersoorten op te leveren, waaronder reuzenmuizen, gigantische slaapmuizen, formidabele loopuilen, onwaarschijnlijk grote egels en herten met vijf hoorns. Omdat er geen landroofdieren voorkomen in de faunalist, moet het wel om een endemische eilandfauna gaan. Het volgende artikel behandelt eerst enkele algemene aspecten, gevolgd door een korte bespreking van de tot nu toe gevonden diersoorten.

Summary

The following is a short report, based on the lecture given at the WPZ day (spring 1997), and is therefore by no means meant as a scientific treatise, but as an informal introduction to my investigation. Karst fissures in the region Gargano, South Italy, appear to yield a range of bizar animal species, such as big mice, giant dormice, tremendous ground owls, terrific hedgehogs and deer with five horns. As no land carnivores occur in the fauna list, we apparently deal with an endemic islandfauna. This report starts with some common aspects, followed by a short description of the animal species that have been discovered so far.

Inleiding

Al in 1969 ontdekte een groep paleontologen in de zuid-italiaanse streek Gargano een aantal spleetopvullingen die bijzonder rijk waren aan goed gemineraliseerde fossielen van gewervelde dieren. Het sediment bleek uit het Laat Mioceen of Vroeg Pliocene te stammen, omdat het goed gescheiden was van de bovenliggende harde calcareniet-laag, die gedateerd op Pliocene (FREUDENTHAL, 1971). De gevonden fauna was merkwaardig: bepaalde dieren ontbraken, zoals carnivoren, onevenhoevigen, en olifantachtigen, terwijl de dieren die er wel voorkwamen vaak gigantische afmetingen hadden, zoals de gigantische egel en de reuzenuilen. Weer andere waren nog nooit ergens anders gevonden, zoals het vijfhoornige hert. Heel duidelijk ging het hier om een eilandfauna (als bedoeld door SONDAAR, 1977), wat bevestigd werd in de jaren erna toen de spleetopvullingen systematisch uitgegraven werden.

Geografie

Allereerst een klein aardrijkskundig uitstapje. Het huidige schiereiland Gargano is tegenwoordig een deel van de oostkust van Zuid-Italië, provincie Foggia (zie fig. 1, noordwest van Napels). Maar vroeger, in het Mioceen, bestond Italië nog uit een reeks losse eilanden, waarvan de Gargano er slechts een van was. Dat is gedeeltelijk nog zichtbaar, omdat tussen de Gargano en de berg van het zuiden de Foggia slenk ligt, die



Fig. 1 Het huidige Italië met het schiereiland Gargano

Map of Italy showing the Gargano peninsula

zo'n 30 km breed is en nauwelijks boven zee-niveau ligt. De Gargano zelf is uiteraard veel ouder dan het Mioceen: het is een kalkblok dat gevormd is in het Jura en het Krijt. Die kalk wordt hier en daar wel gewonnen en verhandeld als marmer, zodat de normaal afgesloten delen aan de oppervlakte komen te liggen. En het is daar waar de fossielen gevonden zijn.

Karstontwikkeling

Maar hoe komen die fossielen in dat kalkblok? Dat heeft te maken met karstontwikkeling. Karstontwikkeling is een proces dat in de Gargano al vanaf het Krijt, dus vanaf dat het kalkblok ontstond, heeft plaatsgevonden; het is een afbraakproces. Het regenwater loopt over en dwars door de kalk naar beneden tot zeeniveau. Maar kalk lost op in water, en zo erodeert het kalklandschap. De snelheid van oplossing is niet alleen afhankelijk van de hoeveelheid water en de omgevingstemperatuur, maar ook van het hoogteverschil tussen het land en de zee. Immers, hoe groter dit verschil, hoe sneller het water zal stromen. Dat veroorzaakt op zijn beurt dan weer meer erosie, omdat opnieuw neerslaan van de kalk nu minder optreedt. Daarbij komt dat het water onderweg minder tijd heeft om te verdampen en dus meer opgeloste kalk zal kunnen bevatten. Bovendien zal het water de neiging vertonen zo recht mogelijk naar beneden te stromen, dus dwars door de kalk inplaats van over de oppervlakte. Een eenmaal ontstaan kuultje of groefje zal al snel de weg van de minste weerstand gaan vormen, en zo steeds sneller uitslijpen tot een spleet, en uiteindelijk tot een ondergronds grotten- en rivierenstelsel.

Karstopvulling

Als het water, door stijging van het zee-niveau, niet meer of nauwelijks meer stroomt, houdt de spleet, canyon of grottenstelsel op verder uit te slijten, en zal langzaam maar zeker opgevuld worden met alles wat er maar in valt, zoals dieren of kadavers, stroomt of waait. Het grootste deel van de opvulling bevat de onopgeloste delen van het kalklandschap, vooral ijzer- en aluminiumzouten. Zo ontstaan de spleetopvullingen, die in het geval van de Gargano van rode klei zijn; rood door de ijzerverbindingen. Een dergelijk ijzerrijk sediment heet terra rossa, rode aarde.

In het late Mioceen of het vroege Pliocene kwam dit karststelsel helemaal onder water door verdere zeespiegelstijging. Hierdoor kwam er een andere sedimentlaag, namelijk calcareniet, als afdekking op de opvullingen, die op deze manier afgesloten raakten. Later kwam de Gargano weer boven de zeespiegel tevoorschijn, en begon er een nieuwe karstontwikkeling, ditmaal in de mariene calcareniet. Deze laatste spleten zijn later op hun beurt ook weer opgevuld, nu met geel sediment, dat rijk aan zand is. De fossielen hierin zijn duidelijk jonger: Pleistoceen, en zijn dezelfde als die van het Italiaanse vasteland van die tijd. Blijkbaar was de Gargano toen geen eiland meer.

Faunalijst

Welke dieren zijn nu gevonden in die Laet Miocene of Vroeg Pliocene spleetopvullingen? Dat zijn reptielen (krokodil, schildpad, slangen, hagedissen), vogels (o.a. arend, uil, duif, eend), en zoogdieren (egels, vleermuizen, knaagdieren, een otter, herten en pika's

(fluithazen)) (FREUDENTHAL, 1971 en 1972, BALLMANN, 1973 en 1976, BUTLER, 1980, DAAMS et al., 1985, LEINDERS, 1984, WILLEMSSEN, 1983). Dat zijn er heel wat, maar toch ontbreken er structureel enkele. Het meest opvalt dat de land-vleeseters ontbreken, en de onevenhoevigen (paarden). Het uitsluitend aanwezig zijn van diersoorten die in staat zijn te zwemmen of te vliegen bevestigt het idee dat we te maken hebben met een eilandfauna. De rest kon eenvoudigweg het eiland niet bereiken (zie SONDAAR, 1977).

Als we kijken naar de Garganofauna, zien we dat ze inderdaad allemaal de waterbarrière hebben kunnen oversteken. Vogels en vleermuizen uiteraard vliegend, en de otter zwemmend. Ook van herten is bekend dat het goede zwimmers zijn. De muizen en de pika's zijn klein genoeg om op een drijvende tak of boom over te steken. Hamsters evengoed, met als extra bescherming de wangzakken die vol lucht gezogen worden voor extra drijfvermogen voor noodgevallen. Egels zijn wel goede zwimmers, maar kunnen ook best op een boomstam gezeten hebben. De slangen en de hagedissen moeten daar in ieder geval op gezeten hebben, net als de schildpad, en de mini-krokodil, want deze reptielen houden niet erg van zeewater.

Radiatie

Maar wat is het gevolg van een dergelijk arme bezetting? De meeste niches zullen onbezet zijn, net zoals het geval was vele miljoenen jaren geleden toen de grote dinosauriërs uitstierven. De toen nog weinig gespecialiseerde, kleine zoogdieren gingen langzaam maar zeker deze lege nisjes bezetten, en zo ontstonden de diverse ordes en families. Iets dergelijks gebeurt ook op een eiland, alleen nu ontstaan er geen nieuwe ordes, omdat de nieuwkomers al behoorlijk gespecialiseerd zijn. Er ontstaan nu eerder diverse morfotypes, of subsoorten, soms nieuwe genera, dus verschillende vormen van een enkele familie. Kortom, we zien dus een radiatie, een uitwaaiing, optreden binnen de eilandsoorten.

Deze radiatie vinden we ook terug bij bijna alle Gargano-diersoorten. Allereerst de knaagdieren.

Knaagdieren

Er zijn echte muizen (geslacht *Microtia*: 3 soorten, geslacht *Apodemus*: 1 soort (FREUDENTHAL, 1976)), een slaapmuis (*Stertomys laticrestatus* (DAAMS et al., 1985)) en hamsters (geslacht *Hattomys*: 3 soorten, plus enkele andere *Cricetidae* (FREUDENTHAL, 1985)) gevonden. Vooral de echte muizen zijn talrijk in alle vindplaatsen, en alleen gecombineerd of soms overtroffen door de fluithazen. Gemiddeld vormen de muizen en de fluithaas meer dan 80 % van de faunules.

Echte muizen

Het allergrootste exemplaar van de grote soort *Microtia* heeft een schedellengte van bijna 10 cm, en is daarmee ongeveer 2,5 x zo groot als de recente rat. Let wel, zelfs de kleinste (*Microtia parva*) is nog groter dan alle andere tijdgenoten, dus lijkt al niet meer op zijn tijdgenoot *Rattus vettus* van het vasteland. De zeer grote variatie in grootte en vorm van de muizen, om meer precies te zijn de muizenkiezen, wordt wel geïnterpreteerd als een evolutionaire tendens, en wordt vervolgens gebruikt om de chronologie vast te stellen van een groot aantal spleetopvullingen van de Gargano, omdat de opvullingen zelf geen enkele gelaagdheid vertonen, en ook geen verschil tussen de spleten onderling (FREUDENTHAL, 1976, GIULI et al., 1986a en 1986b).

Hoe wordt nu die chronologie vastgesteld? Aangenomen wordt dat de eerste Gargano-muizen niet veel verschild zullen hebben van vastelandmuizen. Ze waren dus relatief klein en hadden niet uitgesproken veel richels op hun kiezen. Dit maakt populaties met grote afmeting en/of een ingewikkeld kiezenpatroon automatisch modern. Op die manier kun je aan de hand van de kiezen (vorm en grootte) een reeks in de tijd maken van de verschillende vindplaatsen. Onderaan de reeks komen de vindplaatsen met de kleinste of simpelste kiezen, bovenaan de reeks die met juist de grootste of meest ingewikkelde kiezen, met daartussen de andere locaties gerangschikt.

Als je dat dan doet met de Gargano spleetopvullingen, zie je dat de middelgrote muis een continue toename in grootte vertoont. Verder zie je dat de kleine soort ongeveer halverwege de tijdschaal verschijnt, en vrijwel niet in grootte verandert. Maar ook in de oudste spleten was al een kleine soort, die daarna weer verdween. De grootste soort zien we pas voor het eerst boven in de reeks verschijnen, dus in de jongste afzettingen. Maar ook hier geldt dat er al een grote muis in de oudste vindplaats was, die al snel verdween. De grootste soort uit de jongere spleten neemt gematigd toe in grootte, ongeveer gelijk op met de middelgrote lijn. Echter, de ingewikkeldheid van de kiezen van de grootste soort neemt juist iets af, in tegenstelling tot de veronderstelde evolutionaire tendens van de muizen (*Microtia*). Blijkbaar maakt het uit met welke soort je de reeks gaat opzetten. Was dat gebeurt met juist de grootste soort, dan had de reeks er anders uitgezien. Kijken we tenslotte wat nauwkeuriger naar de middelgrote soort, dan valt op dat de range niet alleen opvallend groot is, maar bovendien discontinue. Dat betekent dat er meerdere groottes van de middelgrote soort per vindplaats aanwezig was.

De nieuwere lijnen worden opgevat als invasies vanaf andere eilanden, omdat ze al endemisch zijn, dat wil zeggen, al afwijkend van de vasteland vorm (FREUDENTHAL, 1976). Deze nieuwe immigranten hebben zich dus op een ander eiland ontwikkeld. Daarom nemen sommigen aan dat er in het Apulie-Dalmatische gebied destijds een archipel aanwezig geweest moet zijn (DE GIULI et al., 1985 en 1986a). Over het alge-

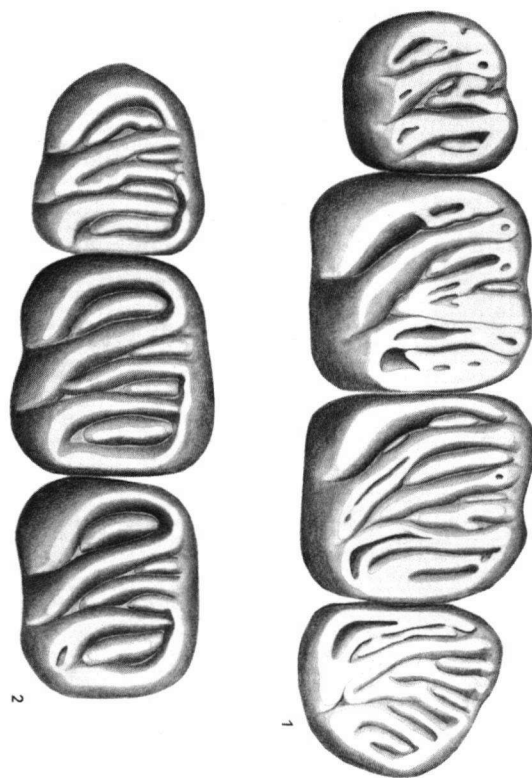


Fig. 2 *Sertomys laticrestatus*, 1 = P4-M3, 2 = M1-M3 (DAAMS et al., 1985:25)

meen echter vinden we in het overgrote deel van de spleetopvullingen steeds twee of drie grootte-types naast elkaar. De kleinste en de grootste zijn het talrijkst, de middelgrote is vaak zelfs zeldzaam.

Hierbij kan een kanttekening gezet worden: zo'n ingestelde chronologie is alleen betrouwbaar als er voldoende exemplaren per vindplaats zijn, de individuen per vindplaats een random-sample zijn/vertegenwoordigen uit de toendertijdse hele populatie, en de verkregen tijdreeks verder te toetsen is aan andere daar gevonden diersoorten.

Slaapmuis

De slaapmuis (*Sertomys laticrestatus* (DAAMS et al., 1985)) was gigantisch groot, mogelijk de grootste vertegenwoordiger van de familie ooit gevonden. Het kiezenpatroon was ingewikkeld, met lage, zeer brede richels, vooral op de bovenkaakskiezen (zie fig. 2). De naam is toepasselijk:

stertere (Latijn) = diep slapen, snurken (als overdrijving van slaapmuis, gezien de buitengewone afmeting), *mys* = muis, *latus* = breed, *crestatus* = met richels.

De ontwikkeling van de 'snurkmuis' blijft lastig. In de meeste vindplaatsen zijn twee types: een van normale grootte, en een grote, iets kleiner dan *Leithia* van Malta. In de oudste vindplaats zijn tenminste drie types: klein, middel en groot.

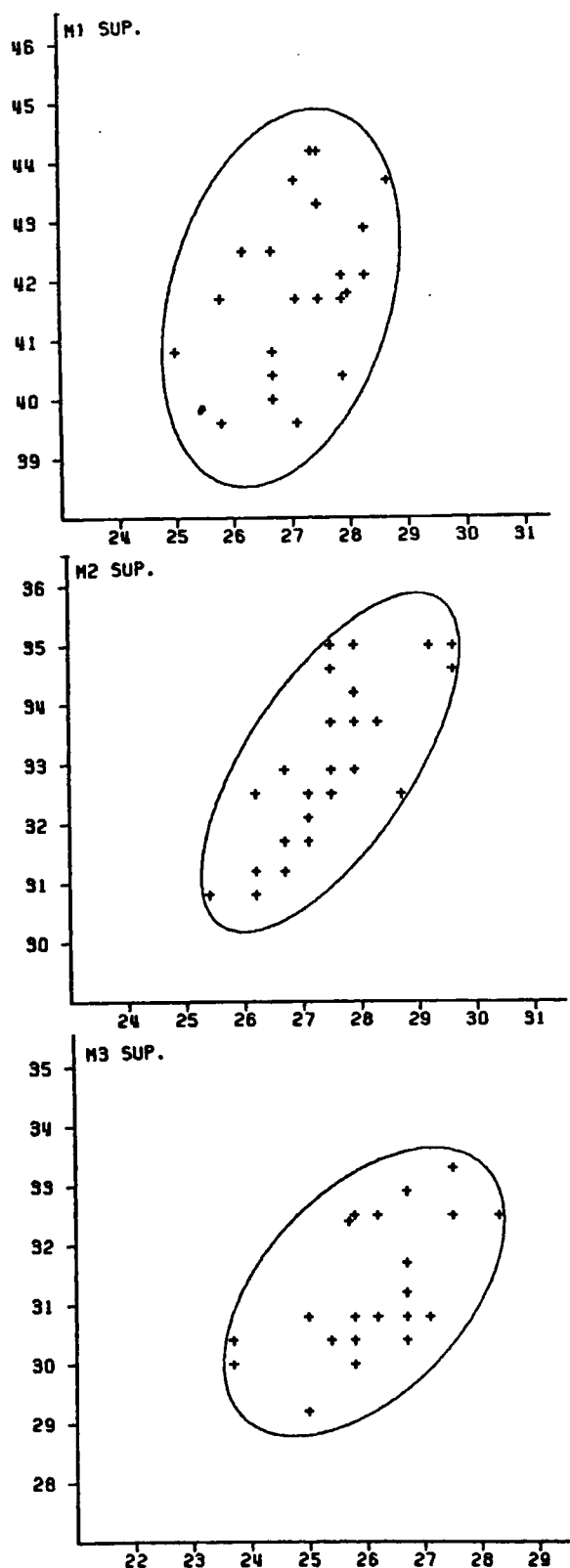


Fig. 3 Lengte (x-as)-breedte (y-as) diagrammen van kiezen van *H. nazarii* (FREUDENTHAL 1985:64).

Length (x-axis)-width (y-axis) diagrams of molars of *H. nazarii* (FREUDENTHAL 1985:64).

Hamsters

De hamsters (geslacht *Hattomys* (FREUDENTHAL, 1985)) vertonen ook een vergroting, hoewel niet helemaal geleidelijk in de jongere afzettingen; daar lijkt de volgorde niet te kloppen die met de *Microtia* muizen is gemaakt. De *Hattomys* neemt snel in grootte toe, maar in de biozone waar de grootste hamsters voorkomen, worden ze ook ineens minder talrijk, en in de allerjongste vindplaatsen ontbreken ze zelfs helemaal. Verder is er een onverklaarbaar fenomeen: in de op één-na-oudste groeve is een zeer grote hamster gevonden: is er sprake van vervuiling uit andere spleten? De variatie binnen de hamsters, gelet op de grootte van de kiezen (fig. 3) is vrij groot; blijkbaar waren er diverse groottes, alhoewel een scheiding moeilijk te maken is. Tenslotte, alleen in de drie oudste spleten komen nog andere hamstersoorten voor dan de typische Garganohamster *Hattomys*, namelijk *Cricetulodon*, *Megacricetodon* en *Cricetus*; vormen die ook van het vasteland bekend zijn.

Otter (*Paralutra garganensis*)

Er is maar heel weinig van de Gargano otter gevonden: een stukje bovenkaak met twee kiezen (P4 en M1), en een middenvoetsbeentje (calcaneum), allebei uit dezelfde vindplaats, die een van de jongere is (fig. 4). De kiezen doen sterk aan *Paralutra jaegeri* denken, maar zijn net even iets groter, en de talon van de P4 is duidelijk groter. Daarom wordt *P. jaegeri* als mogelijke voorouder gezien van deze otter. Otters zijn eigenlijk de enige land-vleeseters die op eilanden terecht kunnen komen, vanwege hun uitstekende zwemcapaciteiten. Ze zijn dan ook op diverse eilanden in de Middellandse Zee gevonden: Kreta (*Isolalutra cretensis*), Sardinië en Corsica (grote soort: *Cyrtanonyx majori*, kleine soort: *Nesolutra ichnusae*), en Malta (*Nesolutra euxena*) (WILLEMSSEN, 1980). Desalniettemin, otterresten zijn zeldzaam vergeleken met resten van andere zoogdieren.

Aan de twee bovenkaakskiezen te zien at *Paralutra garganensis* meer schaaldieren dan zijn voorouder. Maar aan het ene middenvoetsbeentje is helaas niet te zien of de Gargano-otter meer in het water leefde dan op het land, hoewel het onmogelijk lijkt dat hij leefde als de zee-otter. Maar half-water, half-land zoals onze nederlandse otter is heel goed mogelijk. Uiteraard kunnen we aan deze schamele resten geen radiatie ontdekken (WILLEMSSEN, 1983).

Egels

In alle vindplaatsen zit een insekteneter die qua grootte en vorm vrij normaal is, vergeleken met de Boven Miocene egels van het vasteland van Europa. Echter, al vanaf de oudste spleten komt daarnaast nog een reusachtige, andere egel voor: *Deinogalerix* (fig. 5 en fig. 6). In de jongste vindplaatsen is hij werkelijk gigantisch, met een meer dan 20 cm lange schedel, een meer dan 60 cm lang lichaam en een gewicht van ongeveer

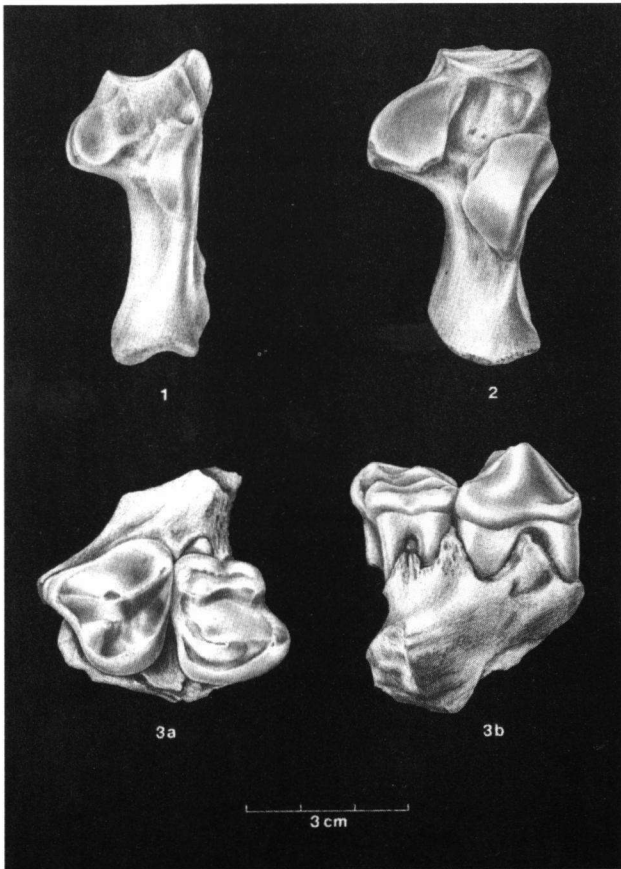


Fig. 4 1. *Lutra lutra*, rechter calcaneum; 2. *Parolutra garganensis* rechter calcaneum; 3. *Parolutra garganensis* bovenkaaksfragment met P4, M1; 3a=bovenaanzicht, 3b=zij aanzicht

1. *Lutra lutra*, right calcaneum; 2. *Parolutra garganensis*, right calcaneum; 3. *Parolutra garganensis* maxillary fragment with P4, M1; 3a=occlusal view, 3b=buccal view

5,5 kilo. Het is de grootste insecteneter die ooit op aarde heeft geleefd (FREUDENTHAL, 1972, BUTLER, 1980).

Specifiek voor *Deinogalerix* zijn de vergrote bovensnijtanden, de valse kiesvormige bovenhoektanden, de grote onderhoektanden, en de relatief lange snuit. De snuit is veel langer dan die van zijn naaste verwante *Echinosorex gymnurus*: het deel van de laatste valse bovenkaakskies tot het topje van zijn snuit is 31 tot 40 % van de totale lengte van de schedel, terwijl dit bij *E. gymnurus* maar 23 tot 24 % is. Blijkbaar is er ook nog eens meer variatie bij *Deinogalerix*. Het hele dier is ongeveer 2,5 x zo groot als *Echinosorex*. De variatie in de *Deinogalerix* is echter ook binnen een en dezelfde vindplaats, ook de oudste, erg groot (fig. 7).

Even weer een klein uitstapje: *Echinosorex gymnurus* (Maanrat, Z.O.-Azië) lijkt op een grote spitsmuis: 28-46 cm lang, dun behaarde staart van 20 cm, lange snuit, korte poten, levend in bossen gewoonlijk bij water, groundbewonend nachtdier.

Egelachtigen, en ook maanratten, eten normaal insecten en wormen, slakken, jonge muizen, eieren enz. *Deinogalerix* had grotere snij- en hoektanden, en zal dus in staat geweest zijn ook wat grotere dieren te eten, bijvoorbeeld de grotere muizen. Echt jagen doen egels niet, en ook *Deinogalerix* heeft niet de bouw van een snelle renner. Hij zal hoofdzakelijk kadavers gegeten hebben, nesten met eieren leeggeroofd hebben, en van wormen en slakken, bijvoorbeeld een grote wijn-gaardachtige, geleefd hebben.

Het naast elkaar bestaan van vijf types wijst op een verschillende leefwijze van de types. Het meest voor

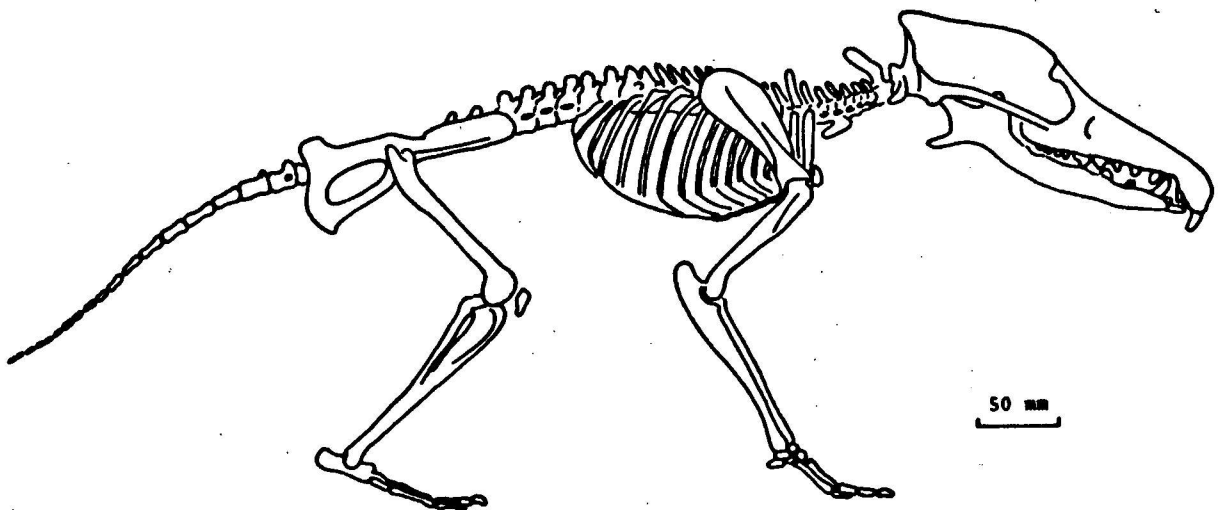


Fig. 5 *Deinogalerix koenigswaldi*, reconstructie van holotype-skelet (BUTLER 1980:35).

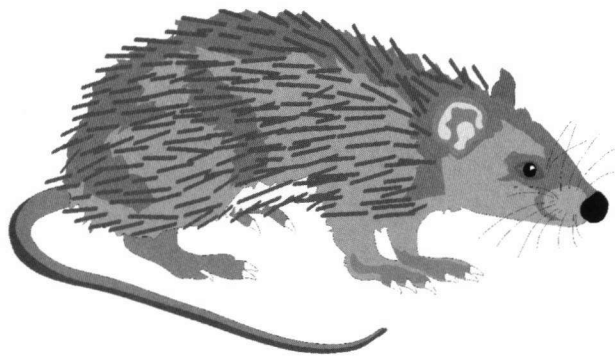


Fig. 6 *Deinogalerix*, artist impression.

de hand liggend is uiteraard een verschil in grootte en/of aard van de prooi. Maar ook de relatief en absoluut langere snuit van de grotere *Deinogalerix* types zal een aanpassing zijn aan een andere leefwijze. Het kan te maken hebben met afwerende dreiging met de wijd-open bek tegen de nachtroofvogels (uilen), met het kraken van grote eieren, met het vangen van een reuzenmuis etc. De bouw van de kaak zou dat uit kunnen wijzen, maar daar is te weinig materiaal voor.

Duidelijk is wel, dat er ook binnen *Deinogalerix* plaats was voor radiatie, waarbij andere, kleinere egels, normaal van grootte, naast de *Deinogalerix* bleven voortbestaan.

Roofvogels

Niet ongebruikelijk in ongebalanceerde eilandfauna's is dat grote roofvogels de nis van de carnivoren gaan opvullen. Zo ook in de Gargano: er is een zeer hoge dominantie (zowel relatief als absoluut) van roofvogels in de avifauna van de Gargano (BALLMANN, 1973 en 1976).

Dagroofvogels

De endemische arend *Garganoaetus* lijkt op de dwergarend, maar is veel groter. De grootste is zo groot als de steenarend. Gezien hun grootte is het mogelijk dat ze ook jaagden op de evenhoevigen, immers, de steenarend valt, met succes, middelgrote geitachtigen zoals de springbok aan. *Garganoaetus* komt alleen in de jongere vindplaatsen voor, ongeveer vanaf de helft van de tijdschaal (BALLMANN, 1973).

Nachtroofvogels

De meest voorkomende roofvogels op de Gargano waren de uilen. Waarschijnlijk waren ze de belangrijkste jagers op de knaagdieren van het eiland, en daarmee

verantwoordelijk voor de ophoping van knaagdierresten in de spleten door hun uileballen.

De uilen van de Gargano horen allemaal tot het geslacht *Tyto*. De grootste, *Tyto gigantea*, is een zeer grote uil, ongeveer 2x zo groot dan de Europese Oehoe (*Bubo bubo*) (fig. 8). Hij was daarmee waarschijnlijk groter dan alle uilen die ooit gevonden zijn, op één enkele uitzondering na, namelijk *Ornimegalomys oteroi* uit het Boven Pleistoceen van Cuba, die meer dan 1 meter lang was. De kleinste, *Tyto sanctialbani*, moet ongeveer zo groot als de Europese kerkuil geweest zijn. De Gargano uilen waren bodembewoners, waarbij de kleinste qua uiterlijk met de recente *Tyto capensis* te vergelijken is (BALLMANN, 1973).

Opvallend is dat in de oudste vindplaats alleen de kleinste uil gevonden wordt. Maar al in de op vier na oudste locatie is de middelgrote al aanwezig naast de kleine, en in de op zes na oudste is de grootste al aanwezig. In alle jongere spleten zitten drie types: klein, middel en groot. Kortom, veel verschil zit er niet tussen de vindplaatsen onderling. Als we dan ook nog rekening houden met het feit dat er maar weinig stukken gevonden zijn, is het best mogelijk dat het toeval is dat er in de eerste zes plaatsen nog maar één of twee types gevonden zijn in plaats van drie.



Fig. 7 De grootste en de kleinste *Deinogalerix* uit een spleet naast elkaar. Lengte van grootste circa 24 cm (BUTLER 1980:41).

The largest and the smallest *Deinogalerix* from one location side by side. Length largest approx. 24 cm (BUTLER 1980:41).

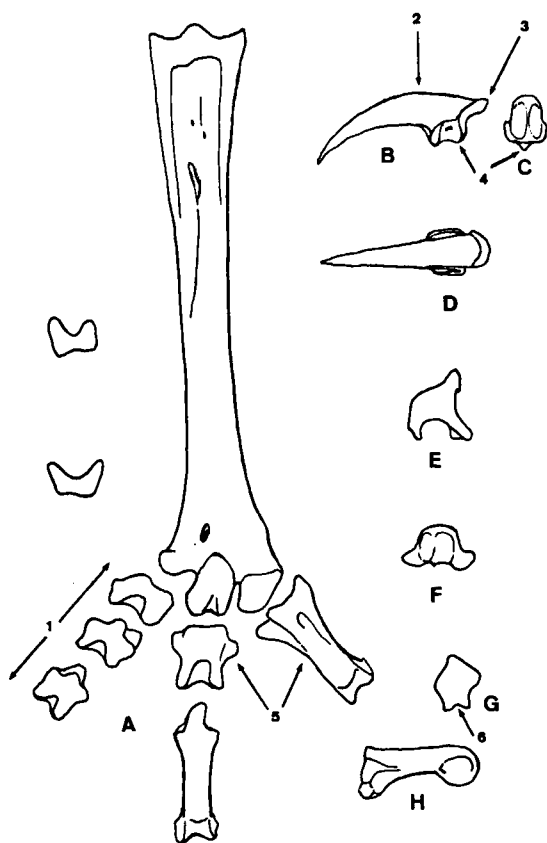


Fig. 8 *Tyto gigantea*, tarsometatarsus plus phalanges (BALLMANN 1973:43).

Fluithazen

De fluithaas *Prolagus*, of pika, in de oudste vindplaatsen zijn even groot als in alle andere Miocene vindplaatsen in Europa. Maar talrijk is hij hier niet, eerder zeer zeldzaam. Het aantal pika's neemt toe, *Prolagus* is zelfs het overheersende element in de jongere fauna's (FREUDENTHAL, 1971, DE GIULI et al., 1986a). In de jongere vindplaatsen vinden we geleidelijk iets grotere exemplaren, zelfs uiteindelijk iets groter dan de grootste *Prolagus* tot dan: *P. sardus* van het Pleistocene en Holoceen van Sardinië. Maar, de kleine exemplaren blijven gelijktijdig bestaan. Dus, ook hier is er heel duidelijk sprake van een radiatie.

Evenhoevigen

Het meest opvallende kenmerk van de Gargano evenhoevigen zijn de vijf vrij sterk gegroefde horens, waarvan er een ongeveer tussen de ogen, dus achter op de neus staat. De andere vier staan op de bovenrand van de oogkas, twee-aan-twee (fig. 9). Verder valt de sterk ontwikkelde nek op, het opgeheven hoofd, een groot middenoorgedeelte, en tenslotte nog twee duidelijk uitstekende hoektanden in de bovenkaak. Aan de ledematen valt het geknikte sprongbeen (astragalus) op, en de knieschijf met een extreem lang uitsteeksel, die

mogelijk gehaakt kon worden achter een knobbelachtige verdikking op de dijbeentochlea, althans bij sommige exemplaren. De rest van het skelet is zo hertachtig, dat er geen twijfel over kan bestaan dat we met een hert te maken hebben, misschien niet eens een eigen familie (zie echter LEINDERS, 1984), maar in ieder geval wel een nieuw geslacht, eventueel een onderfamilie of een supersoort (zoals bedoeld door VAN BEMMEL, 1973). Het was een uiterst gespierd dier, dat waarschijnlijk uitstekend kon klimmen, maar slecht kon rennen. De naam, *Hoplitomeryx*, is toepasselijk:

Grieks: *hoplites* (zwaar bewapende krijger) *merykazo* (herkauwen)

Maar waar dienden die vijf horens voor? In ieder geval niet voor gevechten tussen de dieren onderling, want de zijhorens zitten boven op de oogboog, en breken snel af. Verder is het schedeldak niet versterkt. Het ziet er eerder naar uit dat ze dienden als afschrikmiddel. Maar de enige die een gevaar gevormd kunnen hebben voor de Gargano herten zijn de grote arenden.

Het is bekend dat de kleinere herkauwers, zoals muntjak, bescherming zoeken tegen jagers door zich te verstoppen in de dichte begroeiing. Middelgrote soorten verdedigen zich echter actief, bijvoorbeeld de steenbok die zijn hoorns als schild gebruikt. Verstoppen was er voor *Hoplitomeryx* niet bij, want de gevonden vogels wijzen op een karstlandschap: een droog, vrij open gebied met lage, struikachtige begroeiing en een sterk beperkte boomgroei. Het is dus het meest waarschijnlijk dat zij hun vijf horens als afschrikmiddel gebruikten tegen de grote arenden.

Daarbij komt nog dat ze goed konden horen. Aan de vorm van het middenoor te zien is het heel goed mogelijk dat ze vooral de lage tonen goed konden waarnemen. En vliegende vogels maken zo'n geluid. Ze waren goed op hun hoede voor hun enige vijand, de arend.

Ook deze hertachtigen kunnen we indelen in de drie groottypes klein, middel en groot. In de oudste vindplaats is alleen de kleinste aanwezig, terwijl de grote vanaf de op zes na oudste vindplaats al voorkomt. In wezen is er geen trend naar kleiner of groter aanwezig, maar is er eerder sprake van een radiatie, wellicht vergelijkbaar met de situatie zoals bij het Pleistocene Kreta hert, alhoewel daar minder duidelijk gescheiden grootteklassen aan te wijzen zijn (DE VOS AND DERMITZAKIS, 1986). De kleinste *Hoplitomeryx* was vrijwel zo groot als de allergrootste *Deinogalerix*, de egel. De grootste *Hoplitomeryx* was niet bepaald gigantisch, maar had een schofthoogte van ongeveer een meter. Er zijn wel wat vormverschillen te zien tussen de grootte-klassen onderling, zodat het wel waarschijnlijk is dat ieder type een eigen leefwijze had, en zo een eigen niche kon bezetten.

Conclusie

Al met al blijkt de Gargano dus inderdaad een eiland geweest te zijn in het Mioceen. Er zijn immers geen land-vleeseters en geen onevenhoevigen. Het algemene patroon dat de grote zoogdieren, hier de evenhoevigen, kleiner worden (AZZAROLI, 1961), meer vergroeiingen vertonen met verkorting van de poten gaat hier ten dele op. Vergroeiingen hebben ze wel allemaal, maar de grootste *Hoplitomeryx* is duidelijk niet kleiner geworden en heeft ook geen verkorte poten. Het andere patroon, dat de kleine zoogdieren, hier de knaagdieren en de egel, juist groter worden, gaat hier ook weer tendele op: sommige bereiken wel gigantische afmetingen, maar daarnaast blijven er ook middelgrote en kleine, 'normale' bestaan. Datzelfde geldt ook voor de hun bejagende roofvogels: een deel groeide mee met hun prooidier, terwijl andere niet of nauwelijks in grootte veranderden.

Wat vooral opvalt, is de radiatie: adaptieve radiatie. Omdat het aantal soorten dat een eiland kan bereiken en daar kan overleven sterk beperkt is, zijn de meeste ecologische niches op een eiland in eerste instantie leeg. Zo heeft iedere soort in principe de mogelijkheid meer niches te gaan bezetten dan op het vasteland, waar alle niches immers al bezet zijn. Aan de Gargano zien we dat dat ook daadwerkelijk gebeurt: iedere soort ontwikkelt zich tot ongeveer drie types, die verschillen in grootte, en ook enigszins in leefwijze.

Adres van de auteur:

A.A.E. van der Geer
Boerhaavelaan 98
2334 ET Leiden



Fig. 9 *Hoplitomeryx*, artist impression.

Literatuur

- AZZAROLI, A., 1961. Il nanismo nei cervi insulari, in: *Palaeontographia Italica*, vol. LVI: 'Paleontologia ed ecologia del Quaternario', vol. IV - Anno 1961; Tipografia moderna, Pisa.
- BALLMANN, P., 1973. Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien). *Scripta Geologica* 17; Leiden.
- BALLMANN, P., 1976. Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien) zweiter Teil. *Scripta Geologica* 38; Leiden.
- BEMMEL, A.C.V. VAN, 1973. The concept of super-species applied to Eurasiatic Cervidae, *Z. für Säugetierk.* Bd. 38 (5), 295-302.
- BUTLER, M., 1980. The giant erinaceid insectivore, *Deinogalerix* Freudenthal, from the upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta Geologica* 57; Leiden.
- DAAMS, R. AND FREUDENTHAL, M., 1985. *Stertomys laticrestatus*, a new glirid (dormice, Rodentia) from the insular fauna of Gargano (Prov. of Foggia, Italy). *Scripta Geologica* 77; Leiden.
- FREUDENTHAL, M., 1971. Neogene vertebrates from the Gargano Peninsula, Italy. *Scripta Geologica* 3; Leiden.
- FREUDENTHAL, M., 1972. *Deinogalerix koenigswaldi* nov. gen., nov. spec., a giant insectivore from the Neogene of Italy. *Scripta Geologica* 14; Leiden.
- FREUDENTHAL, M., 1976. Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). *Scripta Geologica* 37; Leiden.
- FREUDENTHAL, M., 1985. Cricetidae (Rodentia) from the Neogene of Gargano (Prov. of Foggia, Italy). *Scripta Geologica* 77; Leiden.
- GIULI, C. DE, F. Masini en D. Torre., 1985. Effetto arcipelago: un esempio nelle faune fossili del Gargano, *Boll. Soc. Pal. Italiana* 24 (2-3), 191-193; Modena.
- GIULI, C. DE en D. Torre, 1986a. Phyletic gradualism in populations evolving in small isolated areas: an example from the fossil mammals of the Gargano peninsula (Italy), *Boll. Soc. Pal. Italiana* 25 (1), 101-105; Modena.
- GIULI, C. DE, F. Masini en D. Torre, 1986b. Endemism and bio-chronological reconstructions: the Gargano case history, *Boll. Soc. Pal. Italiana* 25 (3), 267-276; Modena.
- LEINDERS, J., 1984. *Hoplitomerycidae* fam. nov. (Ruminantia, Mammalia) from Neogene fissure fillings in Gargano (Italy); part 1: The cranial osteology of *Hoplitomeryx* gen. nov. and a discussion on the classification of pecoran families. *Scripta Geologica* 70; Leiden.
- SONDAAR, P.Y. 1977. Insularity and its effect on mammal evolution. In: HECHT, M.N.; GOODY, P.L.; HECHT, B.M. (Eds.), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, pp. 671-707; New York.
- VOS, J. DE AND DERMITZAKIS, M.D., 1986. Models of the development of Pleistocene deer on Crete (Greece). *Modern geology* 10: 243-248.
- WILLEMSSEN, G.F., 1980. Comparative study of the morphology of some Lutrinae, especially *Lutra lutra*, *Lutrogale perspicillata* and the Pleistocene *Isolalutra cretensis*, *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Series B*, 83 (3), 289-326.
- WILLEMSSEN, G.F., 1983. *Paralutra garganensis* sp. nov. (Mustelidae, Lutrinae), a new otter from the Miocene of Gargano, Italy. *Scripta Geologica* 72; Leiden.