

Samenvatting

Insulaire evolutie werd prachtig geïllustreerd met de vondst van *Homo floresiensis*, een nieuwe, kleine mensensoort, op het Indonesische eiland Flores. Al snel na de vondst volgden hevige discussies over de status van deze nieuw mensensoort; ging het hier om een vervalsing, een ziek individu of een aparte soort? Echter, om de evolutie van *H. floresiensis* te begrijpen, moeten we deze plaatsen in de Laat-Pleistocene fauna. De Laat-Pleistocene fauna van Flores was niet afwijkend, noch exclusief, maar het resultaat van evolutionaire krachten die inwerken op een verarmde en ongebalanceerde eilandfauna. Door het vergelijken van de fauna van Flores met die van andere eilanden wordt duidelijk dat de evolutie van *H. floresiensis* niet gek of uniek is, maar onderdeel van een algemeen patroon dat van invloed was op alle bewoners van Pleistoceen Flores. De evolutie van Flores wordt gekenmerkt door fylogenetische continuïteit, een lage soortenrijkdom en een ongebalanceerde fauna. Deze drie aspecten vloeien voort uit de afgelegen locatie van het eiland en hebben geresulteerd in de typische morfologische eigenschappen van de Flores fauna. De karakteristieken van *H. floresiensis*, zoals de kleine lengte, kleine hersenen, relatief lange armen, robuuste onderste ledematen en lange voeten, zijn niet uniek, maar worden gedeeld met andere eilandsoorten. De evolutie van *H. floresiensis* kan daarom verklaard worden door bestaande modellen van eilandevolutie, en is vergelijkbaar met die van de andere gewervelde bewoners van Pleistoceen Flores.

Abstract

Insular evolution became famously illustrated with the finding of *Homo floresiensis*, a new species of tiny hominin, on the Indonesian island of Flores. The findings were quickly followed by intense debate about the status of this newly described hominin; hoax, pathological case or separate species? However, the evolution of *Homo floresiensis* can only be understood when the whole Late Pleistocene fauna is taken into account. The Late Pleistocene Flores fauna was neither aberrant nor exclusive, but the result of non-random selective forces acting upon an impoverished and disharmonic insular fauna. By comparing the Flores vertebrate fauna with other fossil insular biotas, it becomes clear that the evolution of *Homo floresiensis* is part of a general pattern affecting all the inhabitants of Pleistocene Flores. Vertebrate evolution on Flores appears to have been characterized by phylogenetic continuity, low species richness and a disharmonic fauna. All three aspects stem from the isolated position of the island and have resulted in the distinct morphological characteristics of the Flores fauna. Evidence presented here shows that features exhibited by *H. floresiensis*, such as small stature, a small brain, relatively long arms, robust lower limbs and long feet, are not unique, but are shared by other insular species. Therefore, the evolution of *H. floresiensis* can be explained by existing models of insular evolution and followed evolutionary pathways similar to those of the other terrestrial vertebrates inhabiting Pleistocene Flores.

De Britse bioloog Alfred Russel Wallace was een van de eersten die zich verdiepte in de bijzondere wereld van eilanden. Tegelijkertijd met, maar onafhankelijk van Charles Darwin, kwam hij tot het idee dat er zoiets moest zijn als natuurlijke selectie. Sinds de tijd van Wallace en Darwin hebben vele biologen, ecologen, biogeografen en geologen zich gebogen over de vreemde verschijnselen op eilanden. In 2004 werd waarschijnlijk een van de meest vreemde eilandbewoners ooit aan de wereld gepresenteerd: *Homo floresiensis* Brown *et al.*, 2004 (Morwood *et al.*, 2004, 2005), ook wel liefkozend 'hobbit' genoemd. Deze nieuwe, kleine mensensoort werd gevonden in laat-pleistocene sedimenten van de grot Liang Bua op het Indonesische eiland Flores (Fig. 1). Met een geschatte lengte van 1 meter en een hersengrootte van 417 cc, is *H. floresiensis* de kleinste hominide soort ooit gevonden. Als tijdgenoot van onze eigen soort, *Homo sapiens*, zet hij een groot aantal ideeën over menselijke evolutie op losse schroeven, en de beschrijving van *H. floresiensis* als aparte soort leidde, en leidt nog steeds, tot verhitte discussies. Zo zou *H. floresiensis* niet meer zijn dan een populatie moderne mensen, al dan niet lijdend aan een of meerdere aandoeningen waaronder microcephalie, cretinisme en Laron syndroom (Henneberg & Thorne, 2004; Jacob *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2006; Richards, 2006; Hershkovitz *et al.*, 2007; Obendorf *et al.*, 2008). Echter,

geheel afwezig in de discussie rond *H. floresiensis* is de geassocieerde fauna. Om de evolutie van *H. floresiensis* goed te begrijpen moeten we juist de rest van de fauna goed in ogenschouw nemen: de typische selectiedrukken op Flores die leidden tot de evolutie van de hobbits, hebben ook hun stempel op de rest van de fauna gedrukt.

Naast de resten van *H. floresiensis* heeft Liang Bua een schat aan faunaresten opgeleverd (Van den Bergh *et al.*, 2008; Meijer *et al.*, 2010), waaronder de dwergolifant *Stegodon florensis insularis*, de reuzenratten *Papagomys armandvillei*, *P. theodorverhoeveni* en *Spelaomys florensis*, vleermuizen, Komodo varanen (*Varanus komodoensis*) en de kleinere soort *V. hooijeri*, en grote aantallen vogels waaronder de reuzenmarabou *Leptoptilos robustus*. Deze Laat-Pleistocene endemische fauna was compleet anders dan die op het Aziatische vasteland. Alleen door *H. floresiensis* in de context van Laat-Pleistoceen Flores te plaatsen, kunnen we zijn evolutie begrijpen.

LIANG BUA

De eerste opgravingen op Flores begonnen in de jaren '50 met de komst van vader Theodoor Verhoeven. Verhoeven was een missionaris met een grote archeologische interesse,

en hij bracht een groot deel van zijn vrije tijd door met het verkennen van archeologische vindplaatsen op het eiland. Hij begon met opgraven op twee plekken in het Soa Bekken, Mata Menge en Boa Leza, in het centrale deel van Flores. Hier vond hij de resten van de olifant *Stegodon* en een reuzenrat in associatie met stenen werktuigen. Volgens Verhoeven betekende dit dat *Homo erectus* al in het Vroeg-Pleistoceen in staat was geweest om de lijn van Wallace (zie kader) over te steken en de Kleine Sunda eilanden te bereiken. Helaas geloofde niemand hem. In de zomer van 1965 begon Verhoeven met opgravingen in Liang Bua, een kalksteen grot in het westen van Flores. Liang Bua (letterlijke vertaling 'koele grot') was gevormd als een ondergrondse kamer en was geleidelijk opgevuld met sediment. In een testsleuf bij de westelijke wand van de grot vond hij schilfers en een menselijk skelet. Een tweede sleuf haaks op de eerste leverde meer menselijke skeletten op. Volgens Verhoeven waren deze menselijke resten vergelijkbaar met die van 'proto-Negrito's' (moderne mensen) die hij in andere grotten op het eiland had gevonden. Het opzettelijk begraven van de lichamen samen met bronzen bijlen, stenen werktuigen en aardewerk komt overeen met Neolitische en Paleolithische graven van *Homo sapiens*. In zijn verslag is Verhoeven (1978) summier over zijn vondsten; 'Naar aanleiding van deze vondsten lijkt me deze grot extra-belangrijk. Men vindt immers zowel sporen van het neolithicum als het paleolithicum'. Helaas weten we niet precies wat Verhoeven heeft gevonden: zijn notities zijn onduidelijk en de menselijke resten zijn verloren gegaan. De opgravingen in Liang Bua werden overgenomen door de Indonesische archeoloog Raden Soejono. Van 1978 tot 1989 werd er onder zijn leiding opgegraven en bracht vele

Palaeolitische, Neolitische en IJzertijd resten aan het licht. Soejono was in de veronderstelling dat de diepere lagen geen culturele resten zouden bevatten en groef daarom niet dieper. Echter, de Australische archeoloog Michael Morwood vermoedde dat de diepere lagen van Liang Bua wel eens het gat tussen het Vroeg/Midden-Pleistoceen van het Soa Bekken en het Holoceen zou kunnen opvullen. In 2001 hervatte een Indonesisch-Australisch team de opgravingen in Liang Bua en bereikten ze de Pleistocene lagen.

Tot nu zijn er in Liang Bua ruim 11 putten van 1 bij 1 m opgegraven. De bovenste 3-4 m. van de sedimenten zijn van Holocene ouderdom. De Pleistocene lagen daaronder worden van de Holocene lagen gescheiden door een laag vulkanische as. Zowel de Holocene als Pleistocene lagen bevatten grote hoeveelheden vertebraten materiaal en een analyse van het materiaal laat zien dat de Holocene fauna sterk verschilt van die van de Pleistocene lagen. De Pleistocene lagen tonen aan dat Flores in het Laat-Pleistoceen onderdak bood aan een endemische eilandfauna met onder andere de dwergolifant *Stegodon florensis insularis*, reuzenratten van het genus *Papagomys* en *Spelaeomys*, vleermuizen, Komodovaranen en vogels, waaronder een reuzenmarabou (Fig. 2). Dateringen van de sedimenten door middel van thermoluminescentie tonen aan dat de faunaresten maximaal 95.000 jaar oud zijn. Resten van de endemische fauna worden alleen gevonden in de lagen onder de vulkanische as. Daarom wordt aangenomen dat het uitsterven van deze fauna samenvalt met de vulkanische eruptie, die gedateerd is op 19.000-17.000 jaar. In het Holoceen zien we de komst van *Homo sapiens* rond 10.000 jaar, en later de introductie van diverse uitheemse soorten zoals de civetkat, het Sulawesi wrattenzwijn, het stekelvarken, herten, koeien en paarden (van den Bergh *et al.*, 2009; Meijer *et al.*, 2010).

DE VERTEBRATEN FAUNAS VAN FLORES

Vroeg-Pleistoceen

De oudste faunaresten van Flores komen van de vindplaats Tangi Talo uit de Ola Bula Formatie in het Soa Bekken in het midden van het eiland. Hier werden de resten gevonden van de dwergolifant *Stegodon sondaari*, met een geschat lichaamsgewicht van 300 kg de kleinste *Stegodon* soort van het eiland, een reuzenschildpad (*Geochelone* sp.) en een Komodovaraan. Opmerkelijk genoeg zijn in deze vindplaats geen knaagdierresten gevonden, maar hun afwezigheid is waarschijnlijk een gevolg van de tafonomie van de vindplaats. Maar zelfs als we de afwezigheid van knaagdieren buiten beschouwing laten, is het duidelijk dat de Tangi Talo fauna sterk verarmd en ongebalanceerd is, zelfs in vergelijking met recente eilandfauna's. Vergelijkbare fossiele fauna's zijn echter niet ongebruikelijk: de Vroeg-Pleistocene Satir fauna van Java bevat een mastodon (*Sinomastodon bumiajuensis*), een nijlpaard (*Hexaprotodon simplex*), herten en de reuzenschildpad *Geochelone* sp., terwijl in het Midden-Pleistoceen alleen een slurfdraager (*Mammuthus creticus*), een nijlpaard (*Hippopotamus creutzburgi*) en reuzenratten van het genus *Kritimys* Kreta bevolkten.

Het kleine aantal vertebraten in de vroegste Flores fauna wordt daarom niet als uitzonderlijk gezien, maar meer als een graad voor de extreme isolatie van het eiland.

Midden-Pleistoceen

De Midden-Pleistocene vindplaats Mata Menge, ook in de Ola Bula formatie maar stratigrafisch hoger in de reeks, is iets jonger in leeftijd (800 ± 7 ka, Morwood *et al.*, 1998; van den Bergh *et al.*, 2009) en wordt ook gekenmerkt door een extreem laag aantal taxa. De Mata Menge fauna is echter duidelijk verschillend van die van Tangi Talo. Dit impliceert dat er op de overgang van het Vroeg-Pleistoceen

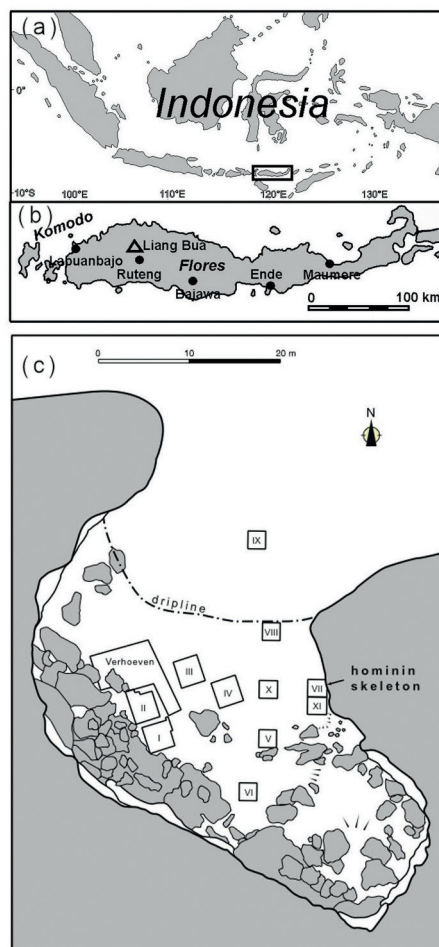


Fig. 1 Kaart van Zuidoost-Azië, met (A) de locatie van Flores binnen Indonesië, (B) de locatie van Liang Bua in west Flores, en (C) een plattegrond van de opgegraven sectoren in Liang Bua. Figuren 1A-B aangepast van Van den Hoek Ostende *et al.* (2007), Figuur 1C overgenomen van Morwood *et al.* (2005).

naar het Midden-Pleistoceen een fauna omslag plaatsvond waarbij de ene insulaire fauna werd vervangen door een andere. *Stegodon sondaari* verdween en werd vervangen door de grotere *S. florensis*. Ook de reuzenschildpad stierf uit en in Mata Menge verschijnt voor het eerst de reuzenrat *Hooijeromys nusatenggara* (Morwood *et al.*, 1998; De Vos *et al.*, 2007). Vergelijkbare fauna's zijn ook gevonden in een aantal andere Midden Pleistocene vindplaatsen in het bovenste deel van de Ola Bula formatie, zoals Boa Leza, Ola Bula en Dhozo Dhalu. Echter, naast de fauna resten levert Mata Menge het vroegste bewijs voor de aanwezigheid van mensachtigen op Flores in de vorm van *in situ* artefacten (Maringer & Verhoeven, 1970; Sondaar *et al.*, 1994; Morwood *et al.*, 1998; Brumm *et al.*, 2006).

Tussen de Midden Pleistocene fauna's van de Ola Bula formatie (ca. 900-800 ka) en de Laat-Pleistocene fauna van Liang Bua (ca. 95-0 ka) zit een gat van ca. 700 kyr. De grotafzettingen van Liang Bua verschillen in tafonomisch opzicht sterk van de openlucht vindplaatsen uit de Ola Bula Formatie. Dit blijkt vooral uit de enorme hoeveelheden kleine zoogdier- en vogelresten die zijn gevonden in Liang Bua (Zijlstra *et al.*, 2008; Meijer & Due, 2010) en die in de oudere vindplaatsen grotendeels ontbreken. De Midden-Pleistocene assemblage bestond uit vier soorten: *Stegodon florensis florensis*, *Hooijeromys nusatenggara*, *Varanus komodoensis* en mensachtigen, zoals blijkt uit artefacten. Alleen de Komodovaraan lijkt van het Vroeg-Pleistoceen tot aan Liang Bua onveranderd te zijn gebleven. Op basis van de morfologie van de molaren, chronologie en geografie, concludeerde Van den Bergh *et al.* (2008) dat *Stegodon florensis insularis* van Liang Bua een directe afstammeling van de Midden-Pleistocene *S. florensis* van Mata Menge is. Het reuzenrattengeslacht *Hooijeromys* is nauw verwant aan *Papagomys* en vormt mogelijk de voorouder van dit geslacht. De aanwezigheid van mensachtigen in zowel Liang Bua (*Homo floresiensis* en *H. sapiens*) en in het Midden-Pleistoceen van Flores suggereert een voortgezette lijn. De overeenkomsten tussen de Midden-Pleistocene fauna's en Liang Bua suggereert dat er sprake is van fylogenetische continuïteit; de taxa van het Laat-Pleistoceen lijken directe afstammelingen te zijn van de taxa die al aanwezig zijn in het Midden-Pleistoceen. Gezien het gat van 700ka tussen de fauna's uit het Soa Bekken en Liang Bua kan immigratie van nieuwe soorten niet worden uitgesloten. Zo zou de jongere *Stegodon* ondersoort een immigrant van een nabijgelegen eiland kunnen zijn. Echter, tot nu toe zijn er geen aanwijzingen gevonden voor het tussentijds arriveren van nieuwe soorten op Flores. Daarnaast vertonen eiland-slurfdragers, zowel in Zuidoost-Azië als de Middellandse

Zee, een hoge graad van endemisme en heeft ieder eiland zijn eigen soort (Palombo, 2007).

Het aantal soorten in Liang Bua is echter veel groter dan in de oudere fauna's. Zo zijn er diverse soorten ratten gevonden, een tweede varanensoort en talrijke vogelsoorten. Voor een groot deel lijkt dit het gevolg te zijn van de verschillende tafonomische condities: de grotsedimenten in Liang Bua creëren betere fossilisatie condities voor botten dan de openlucht vindplaatsen in het Soa Bekken. Echter, de ratten lijken ook een adaptieve radiatie te hebben ondergaan, wat het grotere aantal soorten zou verklaren. Volgens Musser (1981) zijn *Hooijeromys*, *Papagomys*, *Paulamys* en *Komodomys* meer verwant aan elkaar dan aan andere rattensoorten, wat suggereert dat ze voortkomen uit een gemeenschappelijke voorouder op het eiland. Alleen de soort *Spelaeomys* is een buitenbeentje en lijkt niet verwant te zijn aan een van de andere soorten (Musser, 1981) maar meer overeenkomsten te vertonen met de inheemse ratten van Papoea-Nieuw-Guinea. Of het hier nu gaat om het enige overlevende geslacht van een vroegere fauna of een immigratie van een nieuwe soort later in het Pleistoceen kan niet worden vastgesteld.

KENMERKEN VAN DE FLORES FAUNA'S

De verschillende vertebratenfauna's van Flores vertonen een drietal kenmerken die allen voortkomen uit de geïsoleerde positie van het eiland, namelijk fylogenetische continuïteit, een lage soortenrijkdom en de ongebalanceerdheid van de fauna. Allereerst lijken alle taxa die aanwezig zijn in Liang Bua te zijn ontstaan uit taxa die reeds in het Vroeg-Pleistoceen aanwezig waren of zijn geëvolueerd uit Midden-Pleistocene voorouders. Na het uitsterven van de *S. sondaari* fauna van Tangi Talo (~900.000 jaar geleden) werd Flores gekoloniseerd door de *S. florensis* fauna (Fig. 3). De Midden-Pleistocene vindplaats Mata Menge vertoont sterke gelijkenissen met de Laat-Pleistocene fauna van Liang Bua: beide vindplaatsen bevatten *Stegodon*, reuzenratten en Komodovaranen, alsmede bewijs voor de aanwezigheid van mensachtigen. Dit wijst erop dat er sinds de Vroeg/Midden-Pleistoceen fauna-omslag geen nieuwe migratie's hebben plaatsgevonden en dat alle taxa die aanwezig zijn in Liang Bua, ontstaan zijn uit taxa die of al in het Vroeg-Pleistoceen aanwezig waren, of geëvolueerd zijn uit Midden-Pleistocene voorouders. Hoewel *Varanus hooijeri* en *Spelaeomys* theoretisch nieuwe immigranten zouden kunnen zijn, lijkt een meer plausibele verklaring te zijn dat ze nog niet zijn gevonden in de oudere

DE LIJN VAN WALLACE

De lijn van Wallace is een denkbeeldige lijn die de zoögeografische regio's van Azië en Australazië van elkaar scheidt. De lijn wordt wel gezien als de scheidingslijn tussen Azië en Oceanië. De lijn loopt tussen de Indonesische eilanden Bali en Lombok door, ten noorden tussen Borneo en Celebes en vandaar oostwaarts tussen de Filipijnen en Celebes. Ten westen en noorden van de lijn worden organismen aangetroffen die nauw verwant zijn aan Aziatische soorten, terwijl ten oosten en zuiden van de lijn voornamelijk Australische soorten voorkomen. Men treft bijvoorbeeld buideldieren wel aan op Celebes en eilanden ten oosten hiervan, maar niet op Borneo.

De Wallacelijn is genoemd naar Alfred Russel Wallace, die de vrij abrupte scheiding in het voorkomen van bepaalde vogelsoorten opmerkte tijdens zijn reizen door Oost Indonesië. Het viel hem op dat op Bali bepaalde vogelsoorten afwezig waren in vergelijking met de vogelsoorten die op Lombok voorkwamen, dat slechts 35 kilometer naar het westen lag. De vogelsoorten op Bali waren overwegend Aziatisch van oorsprong, terwijl die op Lombok meer Australisch waren. Geologisch gezien valt de lijn van Wallace samen met de Straat Lombok, de zeestraat tussen Bali en Lombok. De Straat Lombok is dieper dan de Straat Malakka en door de zeer sterke stromingen in deze zeestraat vormt hij voor veel diersoorten, zelfs vogels, een te grote barrière.

Inmiddels zijn door diverse andere onderzoekers op basis van observaties aan andere diergroepen diverse alternatieve denkbeeldige lijnen voorgesteld. Men gaat er tegenwoordig dan ook vanuit dat het hier gaat om een overgangsgebied dat veel ruimer is dan een denkbeeldige lijn. Het gebied ten oosten van Borneo en Bali, maar ten westen van Irian Jaya en ten zuiden van de Filipijnen wordt wel Wallacea genoemd. Hier kan men in biodiversiteit een overgang aantreffen tussen Aziatische en Australische diersoorten, en daarmee ook een enorme rijkdom aan diersoorten.

afzettingen. De fauna's uit het Midden tot Laat-Pleistoceen vertonen dus een sterke fylogenetische continuïteit die het gevolg is van de geïsoleerde positie van het eiland. Flores is vulkanisch van oorsprong en nooit verbonden geweest met het continent (Sunda Shelf). Gelegen in een reeks van eilanden die worden gescheiden van elkaar door soms zeer diepe zeestraten, moesten soorten kunnen vliegen, zwemmen of drijven om Flores te bereiken. Dat deze oversteek voor sommige diersoorten zeer lastig was, en nog steeds is, blijkt wel uit het feit dat een aantal zeestraten deel uitmaken van de Lijn van Wallace, een denkbeeldige lijn die de scheidingslijn vormt tussen de zoögeografische regio's van Azië en Australazië (zie kader).

Hoewel we vanaf het Vroeg-Pleistoceen diverse nieuwe soorten zien opduiken, was de soortenrijkdom op het eiland ten alle tijden laag. Tangi Talo spant de kroon met slechts drie soorten. Na de fauna omslag van het Vroeg naar Midden-Pleistoceen vernieuwde de fauna door de komst van *Stegodon florensis* en *Hooijeromys nusatenggara*, maar het aantal taxa bleef steken op vier. In de Laat-Pleistocene afzettingen van Liang Bua zijn de resten van ten minste 17 gewervelde diersoorten opgeleverd. Echter, in vergelijking met continentale fauna's is dit getal nog steeds erg laag.

De mate van isolatie is een belangrijke factor die de soortenrijkdom van een eiland bepaalt. Over het algemeen neemt het aantal soorten af met toenemende afstand van het vasteland, dat wil zeggen, met toenemende isolatie (MacArthur & Wilson, 1967; Lomolino *et al.*, 2005). Het aantal soorten op Flores bleef lange tijd consequent laag. Dit doet sterk vermoeden dat de immigratie van nieuwe soorten een zeldzame gebeurtenis was. Zelfs in tijden van lage zeespiegel, wanneer de afstand tussen Flores en de nabijgelegen eilanden kleiner werd, vormden de sterke, noord/zuid gerichte stromingen in de tussenliggende zee-straten een grote barrière voor niet-vliegende diersoorten vanuit het oosten en westen.

Vrijwel alle soorten op Flores fauna zijn goede verspreiders die aanzienlijke afstanden over water af kunnen leggen, zij het zwemmend (slurfdragers, varanen), vliegend (vogels, vleermuizen), drijvend (schildpadden) of raftend (knaagdieren, hagedissen, mensachtigen). In deze tektonisch zeer actieve regio wordt het meegesleurd worden door tsunami's ook wel eens geopperd als verklaring voor de verspreiding van onder andere mensachtigen (van den Bergh *et al.*, 2009).

Noemenswaardig afwezig in de fossiele fauna's van Flores zijn de carnivoren (beren, leeuwen, wolven) en de onevenhoevigen (paarden, neushoorns). Zelfs na de Vroeg/Midden-Pleistocene fauna-omslag, zien we (met de mogelijke uitzondering van een aantal knaagdieren en *Varanus hooijeri*) geen nieuwe groepen arriveren. Het ontbreken van de carnivoren en onevenhoevigen is een veel voorkomend fenomeen in de insulaire wereld (de Vos *et al.*, 2007). De selectie voor zeebenen en zeevleugels die nodig is om eilanden te bereiken resulteert in een 'onevenwichtige' eilandfauna waarin niet alle diergroepen van het vasteland zijn vertegenwoordigd. Hierin verschillen eilandfauna's voorspelbaar van fauna's op het vasteland, en deze onevenwichtigheid in eilandfauna's neemt toe met toenemende isolatie. Zo zijn vleermuizen de enige zoogdieren die ooit op eigen kracht Nieuw-Zeeland, een van 's wereld meest geïsoleerde eilandengroepen, hebben bereikt. Dit patroon in faunasamenstelling beperkt zich niet tot Wallacea (Sulawesi, Flores, Timor, Sumba, de Filipijnen), maar wordt over de hele wereld waargenomen (de Vos *et al.*, 2007).

EILANDAANPASSINGEN IN DE FLORES FAUNA'S

De fossiele fauna's van Flores vertonen allemaal een lage soortenrijkdom, een onevenwichtige aard en fylogenetische

continuïteit. Deze kenmerken vormden het toneel waarop de evolutie van de gewervelde fauna van Flores zich voltrok. Het wegvallen van onder andere de predatiedruk door de afwezigheid van carnivoren resulteerde in veranderingen in de ecologie, reproductie, morfologie en verspreiding van de soorten die Flores gekoloniseerd hadden. Deze veranderingen worden vaak tezamen aangeduid als het insulaire syndroom (Blondel, 2000; Lomolino *et al.*, 2005) en zijn terug te voeren op de evolutionaire krachten die sterk verschillen van die op het vasteland.

Veranderingen in lichaamsgrootte

Een verandering in lichaamsgrootte is een van de meest fundamentele en in het oog springende veranderingen als respons op een eilandomgeving. Lichaamsgrootte heeft een effect op een groot aantal gebieden, zoals de energiehuishouding, de mogelijkheid tot verspreiding en ecologische interacties. Een algemene trend in lichaamsgrootte van recente insulaire zoogdieren werd voor het eerst opgemerkt door Foster (1964) en werd bekend als de 'Island Rule' (Van Valen, 1973). De 'Island Rule' stelt dat er binnen een eiland ecosysteem voor grote zoogdieren een tendens bestaat om kleiner te worden (dwerggroe) en voor kleine zoogdieren de tendens om groter te worden (gigantisme) (Lomolino, 2005; de Vos *et al.*, 2007 en referenties daarin). Deze veranderingen in lichaamsgrootte zijn waarschijnlijk het gevolg van een combinatie van factoren, die per soort kunnen variëren in belangrijkheid.

Voor zoogdieren op het vasteland, fungeert groot formaat als een afweermecanisme tegen roofdieren, vergroot het de dominantie ten opzichte van voedselconcurrenten en is voordelig voor het afleggen van lange afstand migraties. In de afwezigheid van roofdieren is er niet langer een noodzaak voor deze eigenschappen. De beperkte hoeveelheid energie op een eiland stimuleert een efficiënter gebruik van energie en lange afstand migraties worden overbodig, of liever gezegd onmogelijk.

De bekendste voorbeelden van dwerggroe bij grote zoogdieren zijn in insulaire slurfdragers, die soms dramatische veranderingen in lichaamsgrootte laten zien. Dwergslurfdragers zijn bekend van eilanden over de hele wereld. In Noord-Amerika zijn dwergmammoeten gevonden op de Californische Kanaaleilanden (Agenbroad *et al.*, 1999). In Azië kwamen dwergslurfdragers voor in Japan, de Filipijnen, Sumba, Timor en Sulawesi. In de Middellandse Zee vindt men ze onder andere op Kreta, Malta, Rhodos, Tilos en Cyprus (Palombo, 2003, 2007). Het meest extreme geval van dwerggroe bij slurfdragers is te vinden op Sicilië: de laat-pleistocene *Elephas falconeri* heeft een schouderhoogte van slechts 0,9 m, slechts een kwart van die van de vasteland voorouder *Elephas antiquus* (Palombo, 2003). Dwerggroe bij nijlpaarden is bekend van Kreta, Sicilië en Malta, met de kleinste soort *Phanourios minor* van Cyprus. Ook eilandherten vertonen dwerggroe in het Pleistoceen op de Filipijnen (de Vos & Bautista, 2003) en op de Ryukyu-eilanden van Japan (de Vos, 2006). De kleinste hertensoort werd aangetroffen op Kreta; *Candiacervus* meet slechts 0,4 m hoog (de Vos, 2000). Opmerkelijk genoeg volgt de evolutie van herten op Kreta geen lineaire afname in formaat, maar een radiatie waar verschillende grootte klassen zijn gevonden (de Vos, 1984, 2000). Op de paleo-eilanden van Gargano en Scontrone (Italië) vertoont ook de hertachtige *Hoplitomeryx* een grote variatie in afmetingen (Van der Geer, 2008).

Aan het andere eind van het lichaamsgroottespectrum vertonen voornamelijk knaagdieren reuzengroe. Op het vasteland is een kleine lichaamsgrootte een pré voor kleine zoogdieren om aan roofdieren te ontsnappen. Daarnaast is een kleinere lichaamsgrootte voordelig wanneer concurrentie om voedsel hoog is. In een eilandomgeving waar roofdieren afwezig zijn en de concurrentie minder intens, vallen de selectiedrukken op een kleine lichaamsgrootte weg. De

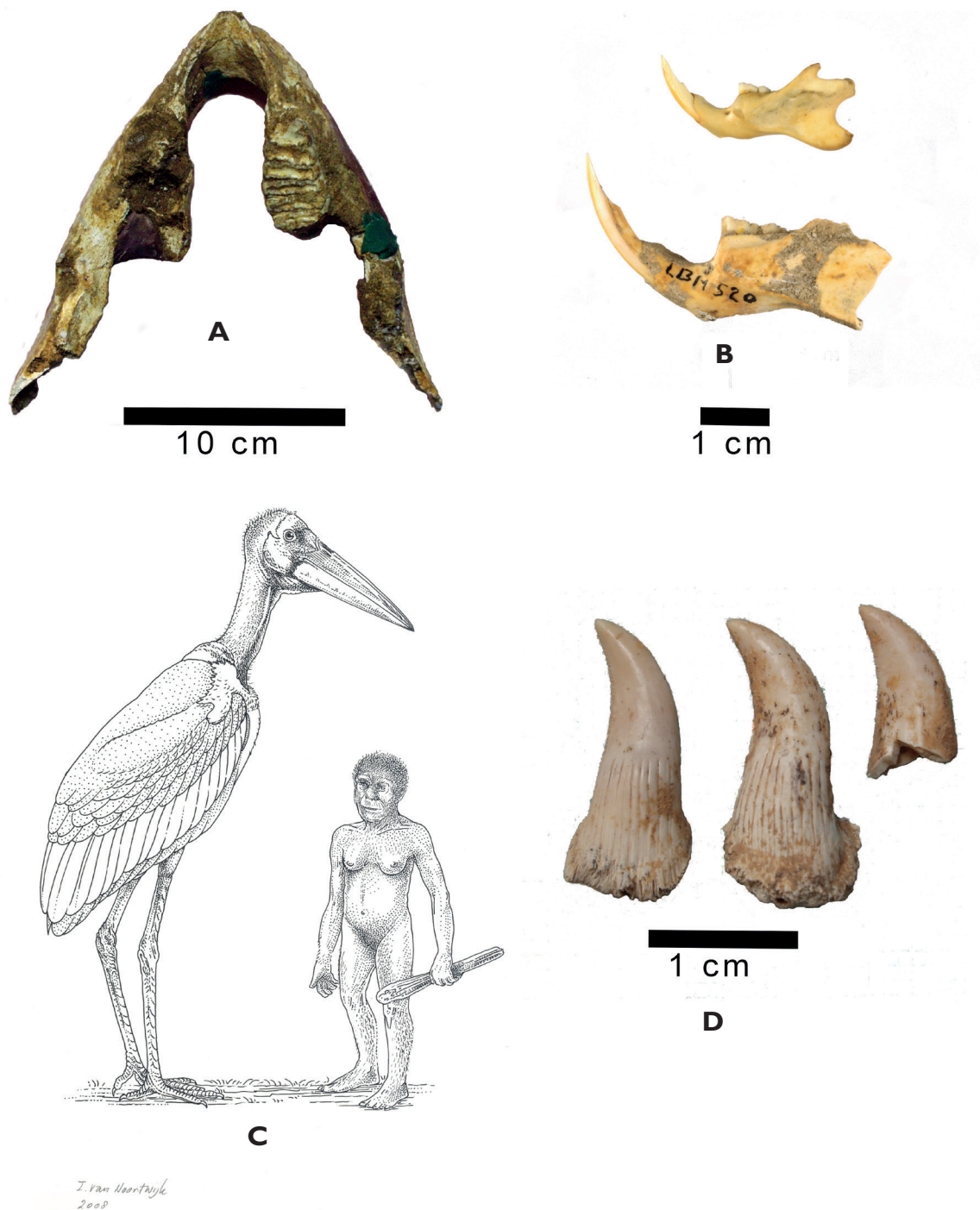


Fig. 2 De laat-pleistocene fauna van Liang Bua (A) onderkaak van *Stegodon florensis insularis*, (B) onderkaak van *Papagomys armandvillei* (onder) en recente *Rattus rattus* (boven), (C) reconstructie van de reuzenmarabou *Leptoptilos robustus* (lengte geschat op 1.8 m) naast *Homo floresiensis* (geschatte lengte van 1.0 m), illustratie door I. van Noortwijk, (D) tanden van *Varanus komodoensis*.

fossiele overblijfselen van reusachtige ratten zijn gevonden op een aantal eilanden in Zuidoost-Azië, met inbegrip van Timor, Flores, Sulawesi en de Filipijnen, maar ook op diverse eilanden in de Middellandse Zee (De Vos *et al.*, 2007), de Canarische eilanden (Crusafont-Pairo & Petter, 1964) en het Caribisch gebied (Biknevicius *et al.*, 1993). Een opmerkelijk voorbeeld van insulaire reuzengroei is afkomstig uit het Mioceen van Gargano waar de reusachtige egel *Deinogalerix koenigswaldi* de grootste insecteneter vormde met een schedellengte van ca. 20 cm (Butler, 1980). Maar in deze fauna zijn naast de reuzen ook kleinere soorten aanwezig (Van den Hoek Ostende, 2001). Deze combinatie van reuzengroei in sommige knaagdieren maar niet in andere wordt ook weerspiegeld in de muriden van Flores. De twee soorten *Papagomys* en *Spelaeomys* zijn reuzen, terwijl *Komodomys* en *Paulamys* respectievelijk een middelgrote en kleine soort zijn.

Op Flores zijn zowel dwerggroei als reuzengroei evident in de fossiele fauna's. De Flores knaagdieren fauna bevat zeven soorten ratten binnen de geslachten *Paulamys*, *Papagomys*, *Hooijeromys*, *Komodomys* en *Spelaeomys*. Vier soorten, *Papagomys armandvillei*, *P. theodorverhoeveni*, *H. nusatenggara* en *S. florensis* zijn endemische reuzen (Hooijer, 1957; Musser, 1981). De grootste, *Papagomys armandvillei*, is de enige nog bestaande soort van dat geslacht (Nowak, 1991; Zijlstra *et al.*, 2008). Het oudste fossiele knaagdier van Flores is *H. nusatenggara*, alleen bekend uit de Midden-Pleistocene vindplaatsen Ola Bula en Mata Menge. De overeenkomsten tussen *Hooijeromys* en *Papagomys* werden al waargenomen door Musser (1981) die suggereerde dat *Hooijeromys* wel eens de voorouder kon zijn geweest van *Papagomys*. Volgens Musser & Carleton (2005), zijn *Paulamys*, *Papagomys* en *Komodomys* nauwer aan elkaar verwant dan aan andere soorten uit de regio.

Species Stratigraphy			<i>Stegodon sondaani</i>	<i>Stegodon florensis</i>	<i>Stegodon f. insularis</i>	<i>Hooijermys nusatenggara</i>	<i>Papagomys</i>	<i>Paulamys</i>	<i>Komodomys</i>	<i>Spelaeomys</i>	<i>Homo erectus</i>	<i>Homo floresiensis</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Macaca</i>	<i>Hystrix javanica</i>	<i>Sus</i>	Bovidae	Cervidae	<i>Varanus komodoensis</i>	<i>Varanus hooijeri</i>	<i>Geochelone</i>
			Age	Formation	Locality																
H	Cave	Liang Bua																			
LP	Cave	Liang Bua																			
MP																					
	Ola Bula	Mata Menge, Ola Bula, Boa Leza, Dhozo Dhalu																			
EP			Tangi Talo																		

Fig. 3 De biostratigrafie en fauna omslagen op Flores gedurende het Pleistoceen (uit: Meijer et al., 2010).

Spelaeomys is een buitenbeentje en vertegenwoordigt mogelijk een oude immigrant (Musser, 1981). Dwerggroei is duidelijk zichtbaar in de *Stegodon* resten uit het Vroeg-, Midden- en Laat-Pleistoceen, en *Stegodon sondaari* uit de Vroeg-Pleistocene vindplaats Tangi Talo is de kleinste bekende soort van dit geslacht (Van den Bergh, 1999). Gebaseerd op regressie van een volwassen femur had deze dwerg een geschat lichaamsgewicht van 300 kg. *Stegodon sondaari* stierf uit rond de Vroeg/Midden-Pleistocene fauna omslag en werd vervangen door de grotere *S. Florensis* (geschat lichaamsgewicht 850 kg; van den Bergh et al., 2008). Helaas zijn geen volgroeide beenderen bekend van *S. florensis insularis* van Liang Bua, maar de vergelijkingen van de molaren en melkkiezen duidt op een lineaire verkleining van 30% ten opzichte van de directe voorouder, maar niet zo klein als *S. sondaari*. Deze mindere mate van verdwerging zou veroorzaakt kunnen zijn door een gebrek aan concurrentie van andere grote herbivoren op Flores (Van den Bergh et al., 2008). Volgens Palombo (2007) remt de aanwezigheid van interspecifieke concurrenten, zoals hertachtigen, de dwerggroei in slurfdragers. Echter, herten ontbreken op Flores en de grotere omvang van *S. florensis* lijkt eerder gerelateerd te zijn aan de aanwezigheid van roofdieren zoals Komodovaranen op het eiland (Van den Bergh et al., 2008).

Verschuivingen in lichaamsproporties

De veranderingen in lichaamsgrootte die zich voordoen bij eilandzoogdieren gaan vaak gepaard met veranderingen in de ledematen die van invloed zijn op de motoriek en voortbeweging. Over het algemeen wordt aangenomen dat bij het ontbreken van roofdieren de snelheid van voortbewegen minder belangrijk wordt. In combinatie met de grotere hoogteverschillen en een rotsachtige ondergrond van eilanden, verdient stabiliteit de voorkeur boven snelheid. De ledematen van veel insulaire herbivoren vertonen aanpassingen voor voortbeweging in een lagere versnelling ('low gear locomotion', Leinders & Sondaar, 1974; Bover et al., 2005). Kenmerkend zijn relatief kortere ledematen en fusie van sommige botten, wat resulteert in kortere en meer robuuste poten. Een verkorting en fusie van de distale ledematen leidt tot een grotere stabiliteit en een verlaging van de energiekosten. Dergelijke aanpassingen werden waargenomen bij *Myotragus*, de muis-geit van de

Balearen (Köhler & Moyà-Solà, 2001; Bover et al., 2005) en in de herten van de Filipijnen en Kreta (Van der Geer, 2005). De hertachtige *Hoplitomeryx* van Gargano heeft een navicocuboid dat volledig vergroeid is met de middenvoetsbeenderen (Leinders, 1984; Van der Geer, 2008). In zowel de Siciliaanse dwergolifant *Elephas falconeri* als het Cypriotische dwergnijlpaard *Phanouris minor* zijn de ulna/radius en tibia/fibula gefuseerd. Een soortgelijke aanpassing is ook waargenomen bij *S. florensis insularis*; Van den Bergh et al. (2008) beschreef een gefuseerde ulna/radius wat overeenkomt met de kenmerken van dwergolifanten van andere eilanden (Van den Bergh, 1999).

Veranderingen in de zintuigen en identiteiten

Naast veranderingen in lichaamsgrootte en het bewegingsapparaat, treden er bij eilandsoorten ook veranderingen in het gebit en de zintuigen op. Een hoge mate van hypsodontie, het hebben van hooggekroonde tanden, wordt vaak waargenomen bij eilandherbivoren. Zo vertoont *Myotragus* hypsodonte kiezen en continu groeiende snijtanden in de onderkaak (Köhler & Moyà-Solà, 2004). Ook de dwergolifanten *Stegodon sompoensis* (Sulawesi), *S. sondaari* en *S. florensis insularis* (Flores) hebben hypsodonte kiezen. Naast hypsodontie, neemt bij kleine zoogdieren ook het aantal ribbels op de eerste onderste en de laatste bovenste molaar toe (Freudenthal, 1976). Deze veranderingen in het gebit zijn aanpassingen aan het eten van meer schurend voedsel dat silica bevat, zoals grassen (Van den Bergh, 1999).

De hersenen en zintuigen van eilandsoorten ondergaan ook veranderingen die te verklaren zijn vanuit het ontbreken van roofdieren. Herbivoren op het vasteland hebben hun ogen aan weerszijden van de schedel met een zicht van bijna 180° voor elk oog. In de afwezigheid van roofdieren, verandert de oriëntatie van de ogen naar een meer voorwaarts gericht zicht met beter stereoscopisch zicht (niet onbelangrijk op eilanden met grote hoogteverschillen). Dit is duidelijk zichtbaar bij *Myotragus* in vergelijking met moderne geiten (Köhler & Moyà-Solà, 2004). De gewijzigde oriëntatie van de ogen in *Myotragus* ging gepaard met een afname in de hersengrootte van bijna 50% ten opzichte van

moderne geiten (Köhler & Moyà-Solà, 2004). Een kleinere herseninhoud werd ook gevonden in de recent uitgestorven dwergnijlpaarden van Madagascar (Weston & Lister, 2009). De herseninhoud bleek zelfs kleiner dan dat gedacht werd op basis van de schaling van lichaamsgrootte en herseninhoud. Zenuwweefsel is een van de meest 'dure' weefsels als het gaat om energieverbruik, en een daling in de hersengrootte vermindert het energieverbruik dan ook sterk (Kaas, 2000; Isler & van Schaik, 2006).

HOMO FLORESIENSIS

Gezien de diverse morfologische aanpassingen van vele eilandzoogdieren, o.a. veranderingen in lichaamsgrootte, verschuivingen in lichaamproporties en veranderingen in het gebit en de zintuigen, is het moeilijk voor te stellen dat mensachtigen op een of andere manier niet door dezelfde evolutionaire krachten beïnvloed zouden worden. *Homo floresiensis* voorziet ons van een zeldzaam geval van eiland-endemisme in mensachtigen, waarvan slechts een paar voorbeelden bekend zijn. Spoor & Sondaar (1986) maken melding van hominine fossielen uit het Laat-Paleolithicum van Sardinië met een ongebruikelijke morfologie. De robuustheid van het jukbeen en de grote omvang van de alveoli in de kaak werden geïnterpreteerd als bewijs voor endemie. De menselijke overblijfselen uit het Neolithicum van de Palau eilanden (Berger *et al.*, 2008) en van het Laat-Paleolithicum van Okinawa Island in Japan (Suzuki & Hanihara, 1982) vertonen een morfologie, waaronder een kleine gestalte, die verschilt van de bevolking van het vasteland. *Homo floresiensis* heeft een extreem kleine lengte, geschat op 1,06 m (Brown *et al.*, 2004), die ongekend is voor het geslacht *Homo* en meer overeenkomt met schattingen voor de Afrikaanse soorten *Australopithecus afarensis* en *A. africanus* (McHenry, 1991). Op basis van de schedel en de post-craniale morfologie wordt gesteld dat *H. floresiensis* als gevolg van langdurige isolatie evolueerde door middel van insulaire dwerggroei uit een grotere voorouder (Brown *et al.*, 2004; Morwood *et al.*, 2004, 2005; Van Heteren & De Vos, 2007; Lyras *et al.*, 2008). De beste kandidaat voor de rol van voorouder is *Homo erectus*. *Homo erectus* bereikt Java in het Vroeg-Pleistoceen (Swisher *et al.*, 1994; Van den Bergh *et al.*, 1996) en lijkt daarna al snel Flores bereikt te hebben afgaande op *in situ* artefacten uit het Soa Bekken (Sondaar *et al.*, 1994; Morwood *et al.*, 1998; Brumm *et al.*, 2010). Bromham & Cardillo (2007) toonden aan dat insulaire primaten ook de 'Island Rule' ondergaan en een kleinere lichaamsgrootte ontwikkelen in een insulaire omgeving. Meijer *et al.* (2010) stelde dan ook dat na aankomst op Flores, *H. erectus*, net als andere grote zoogdieren, de evolutionaire weg naar dwerggroei volgde en een kleinere lichaamsgrootte ontwikkelde als een reactie op het ontbreken van zoogdiervoren en de beperkte beschikbare energie. De afname in lichaamsgrootte van *H. erectus* naar *H. floresiensis* is ca. 52% en valt binnen de range van andere insulaire primaten (Bromham & Cardillo, 2007). De evolutie van *H. floresiensis* kan daarom worden verklaard door insulaire dwerggroei van *H. erectus*, en een dergelijk scenario is parallel aan de evolutionaire response van andere grote zoogdieren op eilanden, met inbegrip van primaten (Lomolino, 2005; Bromham & Cardillo, 2007; De Vos *et al.*, 2007).

Een belangrijk argument tegen de hypothese dat insulaire dwerggroei verantwoordelijk is voor de evolutie van *H. floresiensis* is dat de kleine herseninhoud niet zou overeenkomen met voorspellingen op basis van schalingsmodellen die uitgaan van een lineaire afname in hersengrootte met een afname in lichaamsgrootte (Martin *et al.*, 2006). De geschatte hersengrootte van 417 cc (Falk *et al.*, 2005) is kleiner dan voorspeld op basis van zijn lichaamsgrootte en valt ver buiten het bereik van het geslacht *Homo* (Falk *et al.*, 2005, 2009). Echter, zoals we al eerder zagen lijken de hersenen van eilandzoogdieren zich niet te houden aan de schalingsmodellen. Zowel in

Myotragus (Mallorca) als de Malagasi dwergnijlpaarden ondergingen de hersenen een afname die groter was dan schalingsmodellen voorspelden. Deze veranderingen worden geïnterpreteerd als aanpassingen aan het leven in een eilandomgeving met een beperkte hoeveelheid energie (Köhler & Moyà-Solà, 2004). De kleine hersengrootte van *H. floresiensis* kan op een zelfde wijze worden verklaard door het proces van insulaire dwerggroei als een aanpassing aan een omgeving met beperkte energiebronnen (zie ook Niven, 2007). Dat daling van de hersenomvang bij primaten daadwerkelijk kan optreden als gevolg van beperkte middelen wordt ondersteund door het werk van Taylor & van Schaik (2007), die verschillen in omvang in hersengrootte waarnamen in populaties van orang-oetans met verschillende voedselkwaliteiten. *H. floresiensis* vertoont een ongewone mengeling van lichaamsverhoudingen, met lange armen, relatief korte benen, robuuste botten en (geheel in hobbit-stijl) grote voeten (Brown *et al.*, 2004; Morwood *et al.*, 2005; Jungers *et al.*, 2009a, b). Sommige wetenschappers interpreteren deze kenmerken als bewijs voor een nauwe relatie met *Australopithecus* (Jungers *et al.*, 2009a, b). Echter, hier wordt voorbij gegaan aan het feit dat vergelijkbare patronen in de ledematen zijn waargenomen bij andere insulaire zoogdieren. Een verkorting van het onderbeen in combinatie met robuuste voeten werd ook gevonden in de Laat-Pleistocene Minatogawa mensen van Okinawa Island in Japan (Baba & Endo, 1982). Ook de uitgestorven dwergnijlpaarden van Kreta en Cyprus (Spaan *et al.*, 1994), de dwerggherten *Candiacervus* uit Kreta, de endemische hertachtige van Gargano, *Hoplitomeryx* (Van der Geer, 2005) en de muis-geit van de Balearen, *Myotragus* (Köhler & Moyà-Solà, 2001) vertonen allemaal een verkorting van en robuustere botten in de distale ledematen en soms zelfs fusie van botten. Dergelijke aanpassingen in het bewegingsapparaat verhogen de stabiliteit van het dier tijdens voortbeweging en worden geïnterpreteerd als aanpassingen aan de 'low gear locomotion', een gunstige strategie in een energie-beperkt en predator-vrij ecosysteem. De uitzonderlijk lange voeten van *H. floresiensis* waren niet geschikt voor sprinten of lange-afstand rennen (Jungers *et al.*, 2009a), maar de robuuste ledematen zorgden voor een stabielere gang.

CONCLUSIES

De fossiele fauna's van Flores vertonen door de tijd een hoge mate van endemie, een lage soortenrijkdom, een onevenwichtigheid in faunasamenstelling en fylogenetische continuïteit. Dit is sterk van invloed geweest op de evolutie van de diersoorten op het eiland: de fauna vertoont diverse voorbeelden van reuzen- en dwerggroei en adaptieve radiatie. Flores is daarmee niet anders dan andere eilanden en de morfologische kenmerken van *H. floresiensis* moeten dan ook in dat licht gezien worden. *H. floresiensis* is niet pathologisch, afwijkend of exclusief, maar was onderdeel van een eilandecosysteem. Veel van de kenmerken, o.a. kleine lengte, robuuste onderste ledematen, grote voeten en kleine hersenen, zijn niet uniek maar zijn onderdeel van een patroon dat wordt gedeeld met andere eilandzoogdieren op Flores en andere eilanden. Ze zijn het resultaat van evolutionaire krachten die op insulaire soorten inwerken als gevolg van de geïsoleerde positie van het eiland en de onevenwichtige samenstelling van de fauna.

LITERATUUR

- Agenbroad, L.D., Morris, D. & Roth, L. (1999) Pygmy mammoths *Mammuthus exilis* from Channel Islands National Park, California (USA). *Deinsea* 6, 89-102.
- Argue, D., Morwood, M., Sutikna, T., Jatmiko & Saptomo, W. (2009) *Homo floresiensis*: a cladistic analysis. *Journal of Human Evolution* 57, 623-639.
- Baba, H. & Endo, B. (1982) Postcranial skeleton of the Minatogawa Man. The Minatogawa Man. The Upper Pleistocene

- Man from the Island of Okinawa (ed. by H. Suzuki and K. Hanihara), pp. 61-159. The University Museum *The University of Tokyo Bulletin* 19, Tokyo.
- Berger, L., Churchill, S., De Klerk, B. & Quinn, R. (2008) Small-bodied humans from Palau, Micronesia. *PLoS ONE* 3, e1780.
- van den Bergh, G.D. (1999) The late Neogene elephantoid-bearing faunas of Indonesia and their palaeozoogeographic implications: a study of the terrestrial faunal succession of Sulawesi, Flores and Java, including evidence for early hominid dispersal east of Wallace's Line. *Scripta Geologica* 117, 1-419.
- van den Bergh, G.D., de Vos, J., Sondaar, P.Y. & Aziz, F. (1996) Pleistocene zoogeographic evolution of Java (Indonesia) and glacio-eustatic sea level fluctuations: a background for the presence of Homo. *Bulletin of the Indo-Pacific Prehistory Association* 14, 7-21.
- van den Bergh, G.D., Rokhus, Due Awe., Morwood, M.J., Sutikna, T., Jatmiko, P. & Wahyu Saptomo, E. (2008) The youngest Stegodon remains in south-east Asia from the Late Pleistocene archaeological site Liang Bua, Flores, Indonesia. *Quaternary International* 182, 16-48.
- van den Bergh, G.D., Meijer, H.J.M., Rokus Awe Due, R., Szabó, K., van den Hoek Ostende, L.W., Sutikna, T., Saptomo, E.W., Piper, P., Dobney, K.M. & Morwood, M.J. (2009) The Liang Bua faunal remains: a 95 k.yr. sequence from Flores, East Indonesia. *Journal of Human Evolution* 57, 527-537.
- Biknevicius, A.R., McFarlane, D.A. & MacPhee, R.D.E (1993) Body size in Amblyrhiza inundata (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: Estimates and implications. *American Museum Novitates* 3079, 1-25.
- Blondel, J. (2000) Evolution and ecology of birds on islands: trends and prospects. *Vie et Milieu* 50, 205-220.
- Bover, P., Fornós, J.J., & Alcover, J. A. (2005) Carpal bones, carpal fusions and footprints of Myotragus: clues for locomotion and behavior. *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears* 12, 325-336.
- Bromham, L. & Cardillo, M. (2007) Primates follow the 'island rule': implications for interpreting Homo floresiensis. *Biology Letters* 3, 398-400.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Saptomo, W.E. & Due, R.A. (2004) A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 403, 1055-1061.
- Brumm, A., Aziz, F., van den Bergh, G.D., Morwood, M.J., Moore, M.W., Kurniawan, I., Hobbs, D.R. & Fullagar, R. (2006) Early stone technology and its implications for Homo floresiensis. *Nature* 441, 624-628.
- Brumm, A., Jensen, G.M., van den Bergh, G.D. Morwood, M.J., Kurniawan, I., Aziz, F. & Storey, M., 2010. Hominins on Flores, Indonesia, by one million years ago. *Nature* 464, 748-752
- Butler, M. (1980) The giant erinaceid insectivore, Deinogalerix Freudenthal, from the Upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta Geologica* 57, 1-72.
- Censky, E.J., Hodge, K. & Dudley, J. (1998) Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature* 395, 556.
- Crusafont-Pairo, M. & Petter, F. (1964) Un Muriné géant fossile des îles Canaries Canariomys bravoii gen. nov., sp. nov. *Mammalia* 28, 607-612.
- Cucchi, T., Orth, A., Auffray, J.-C., Renaud, S., Fabre, L., Catalan, J., Hadjisterkotis, E., Bonhomme, F. & Vigne, J.-D. (2006) A new endemic species of the subgenus Mus (Rodentia, Mammalia) on the island of Cyprus. *Zootaxa* 1241, 1-36.
- Dowler, R. C., Carroll, D. S. & Edwards, C.W. (2000) Rediscovery of rodents (genus Nesoryzomys) considered to be extinct in the Galapagos Islands. *Oryx* 34, 109-117.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M., Sutikna, T., Brown, P., Jatmiko, E., Saptomo, W., Brunnsden, B., & Prior, F. (2005) The brain of LB1, Homo floresiensis. *Science* 308, 242-245.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M.J., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, W.E., Imhof, H., Seidler, H. & Prior, F. (2007) Brain shape in human microcephalics and Homo floresiensis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 2513-2518.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M.J., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, W.E. & Prior, F. (2009) LB1's virtual endocast, microcephaly and hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 57, 597-607.
- Foster, J.B. (1964) The evolution of mammals on islands. *Nature* 202, 234-235.
- Freudenthal, M. (1976) Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). *Scripta Geologica* 37, 1-23.
- Heaney, L.R. (1978) Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (Callosciurus prevosti) of Southeast Asia. *Evolution* 32, 29-44.
- Henneberg, M. & Thorne, A. (2004) Flores human may be a pathological Homo sapiens. *Before Farming* 4, 2-4.
- Hershkovitz, I., Kornreich, L. & Laron, Z. (2007) Comparative skeletal features between Homo floresiensis and patients with primary growth hormone insensitivity (Laron syndrome). *American Journal of Physical Anthropology* 134, 198-208.
- van Heteren, A.H. & de Vos, J. (2007) Heterochrony as a typical island adaptation in Homo floresiensis. In: E. Indriati (Eds.) *Proceedings of the International Seminar on Southeast Asian Paleoanthropology: Recent advances on Southeast Asian Paleoanthropology and Archaeology* 95-106.
- van den Hoek Ostende, L.W. (2001) A revised generic classification of the Galericiini (Insectivora, Mammalia) with some remarks on their palaeobiogeography and phylogeny. *Geobios* 34, 681-695.
- Hooijer, D.A. (1957) Three new giant prehistoric rats from Flores, Lesser Sunda Islands. *Zoologische Mededelingen* 35, 299-314.
- Isler, K. & van Schaik, C. (2006) Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution* 51, 228 - 243
- Jacob, T., Soejono, R.P., Hsü, K., Frayer, D.W., Eckhardt, R.B., Kuperavaga, A.J., Thorne, A. & Henneberg, M. (2006) Pygmoid Australomelanesian Homo sapiens skeletal remains from Liang Bua, Flores: population affinities and pathological abnormalities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 13421-13426.
- Jungers, W.L., Harcourt-Smith, W.E.H., Tocheri, M.W., Larson, S.G., Sutikna, T., Due, R.A. & Morwood, M.J. (2009a) The foot of Homo floresiensis. *Nature* 459, 81-84.
- Jungers, W.L., Larson, S.G., Harcourt-Smith, W., Morwood, M.J. Sutikna, T., Due, R.A. & Djubiantono, T. (2009b) Descriptions of the lower limb skeleton of Homo floresiensis. *Journal of Human Evolution* 57, 538 - 554
- Kaas, J.H. (2000) Why is brain size so important: design problems and solutions as neocortex gets bigger or smaller. *Brain and Mind* 1, 7-23.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2001) Phalangeal adaptations in the fossil insular goat Myotragus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 621-624.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2004) Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid Myotragus. *Brain, Behavior and Evolution* 63, 125-140.
- Larson, S.G., Jungers, W.L., Tocheri, M.W., Orr, C.M., Morwood, M.J., Sutikna, T., Due, R.A. & Djubiantono, T. (2009) Descriptions of the upper limb skeleton of Homo floresiensis. *Journal of Human Evolution* 57, 555 - 570.
- 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, 1-68.
- Leinders, J.J.M. & Sondaar, P.Y. (1974) On functional fusions in footbones of ungulates. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 39, 109-115.
- Lomolino, M.V. (1985) Body size of mammals on islands: the island rule re-examined. *The American Naturalist* 125, 310-316.
- Lomolino, M.V. (2005) Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32, 1683-1699.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2005) *Biogeography* 3rd edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de Léon, M.S., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agusti, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martinez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Noiradze, M. & Rook, L. (2007) Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449, 305-310.
- Lytras, G.A., Dermitzakis, M.D., Van der Geer, A.A.E., Van der Geer, S.B. & De Vos, J. (2008) The origin of Homo floresiensis and its relation to evolutionary processes under isolation.

Anthropological Science 117, 33-43

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Maringer, J. & Verhoeven, T.H. (1970) Die Steinartefacte aus der Stegodon-Fossil-Schicht von Mengeruda auf Flores, Indonesien. *Anthropos* 65, 229-247.

Martin, R.D., MacLarnon, A.M., Philips, J.L. & Dobyns W.B. (2006) Flores hominid: new species or microcephalic dwarf? *The Anatomical Record A* 288A, 1123-1145.

McHenry, H.M. (1991) Femoral lengths and stature in Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 85, 149-158.

Meijer, H.J.M. & Due, R.A. (2010) A new species of giant marabou stork (Aves: Ciconiiformes) from the Pleistocene of Liang Bua, Flores (Indonesia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 160, 707-724

Meijer, H.J.M., van den Hoek Ostende, L.W., van den Bergh, G.D. & de Vos, J. (2010) The fellowship of the hobbit: the fauna surrounding Homo floresiensis. *Journal of Biogeography* 37, 995-1006

Meiri, S., Cooper, N. & Purvis, A. (2008) The island rule: made to be broken? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 141-148.

Monecke, K., Finger, W., Klarer, D., Kongko, W., McAdoo, B.G., Moore, A.L. & Sudrajat, S.U. (2008) A 1,000-year sediment record of tsunami recurrence in northern Sumatra. *Nature* 455, 1232-1234.

Morwood, M.J., O'Sullivan, P.B., Aziz F. & Raza A. (1998) Fission-track ages of stone tools and fossils on the east Indonesian island of Flores. *Nature* 392, 173-176.

Morwood, M.J., Soejono, R.P., Roberts, R.G., Sutikna, T., Turney, C.S.M., Westaway, K.E., Rink, W.J., Zhao, J.-X., van den Bergh, G.D., Rokus Awe Due, Hobbs, D.R., Moore, M.W., Bird, M.I. & Fifield, L.K. (2004) Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature* 431, 1087-1091.

Morwood, M.J., Brown, P., Jatmiko, Sutikna, T., Wahyu Saptomo, E., Westaway, K.E., Rokus Awe Due, Roberts, R.G., Maeda, T., Wasisto, S. & Djubiantono, T. (2005) Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 437, 1012-1017.

Musser, G.G. (1981) The giant rat of Flores and its relatives east of Borneo and Bali. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 169, 67-176.

Musser, G.G. & Carleton, M.D. (2005) Superfamily Muroidea. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 894-1531. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Nowak, R.M. (1991) *Walker's mammals of the world*, 5th edn. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Niven, J.E. (2007) Brains, islands and evolution: breaking all the rules. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 57-59.

Obendorf, P.J., Oxnard, C.E. & Kefford, C.E. (2008) Are the small human-like fossils found on Flores human endemic cretins? *Proceedings of the Royal Society of London, B Biological Sciences* 275, 1287-1296.

van Oosterzee, P. (1997) *Where worlds collide: the Wallace Line*. Cornell University Press, Ithaca.

Palombo, M.R. (2003) Elephas? Mammuthus? Loxodonta? The question of the true ancestor of the smallest dwarfed elephant of Sicily. *Deinsea* 9, 273-291.

Palombo, M.R. (2007) How can endemic proboscideans help us understand the "island rule"? A case study of Mediterranean islands. *Quaternary International* 169-170, 105-124.

Raia, P. & Meiri, S. (2006) The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. *Evolution* 60, 1731-1742.

Richards, G. (2006) Genetic, physiologic and ecogeographic factors contributing to variation in Homo sapiens: Homo floresiensis reconsidered. *Journal of Evolutionary Biology* 19, 1744-1767.

Sondaar, P.Y. (1977) Insularity and its effect on mammal evolution. In: M.K. Hecht, C. Goody and B.M. Hecht (Eds.) *Major patterns in vertebrate evolution*, 671-707. New York, Plenum Press.

Sondaar, P.Y., van den Bergh, G.D., Mubroto, B., Aziz, F., de Vos, J. & Batu, U.L. (1994) Middle Pleistocene faunal turnover and colonization of Flores (Indonesia) by Homo erectus. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 319, 1255-1262.

Spaan, A., Sondaar, P.Y. & Hartman, W. (1994) The structure of the evolutionary process. *Geobios* 27, 385-390.

Spoor, F. & Sondaar, P.Y. (1986) Human fossils from the endemic island fauna from Sardinia. *Journal of Human Evolution* 15, 399-408.

Suzuki, H. & Hanihara, K. (eds) (1982) *The Minatogawa Man: the Upper Pleistocene man from the island of Okinawa*. The University of Tokyo, Tokyo.

Swisher, C.C., Curtis, G.H., Jacob, T., Getty, A.G., Suprijo, A. & Widiasmoro (1994) Age of the earliest known Hominids in Java, Indonesia. *Science* 263, 1118-1121.

Taylor, A.B. & van Schaik, C.P. (2007) Variation in brain size and ecology in Pongo. *Journal of Human Evolution* 52, 59-71.

Tocheri, M.W., Orr, C.M., Larson, S.G., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, W.E., Due, R.A., Djubiantono, Morwood, M.J. & Jungers, W.L. (2007) The primitive wrist of Homo floresiensis and its implications for hominin evolution. *Science* 317, 1743-1745.

Van der Geer, A.A.E. (2005) The postcranial of the deer Hoplitomeryx (Pliocene; Italy): another example of adaptive radiation on Eastern Mediterranean islands. *Monographies de la Societat d'Història Natural de les Balears* 12, 325-336.

Van der Geer, A.A.E. (2008) The effect of insularity on the Eastern Mediterranean early cervoid Hoplitomeryx: The study of the forelimb. *Quaternary International* 182, 145-159.

Van Valen, L. (1973) Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27, 27-35.

Verhoeven, T. (1972) Voorlopig overzicht van het prehistorisch onderzoek van de grot Liang Bua bij Teras, Noord-west van Ruteng, West-Flores, Nusa Tenggara Timur, Flores, Indonesia. Unpublished report (in Dutch).

de Vos, J. (1984) The endemic Pleistocene deer of Crete. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen., Afd. Natuurk, Eerste Reeks* 31, 1-100.

de Vos, J. (2000) Pleistocene deer fauna in Crete: its adaptive radiation and extinction. *Tropics* 10, 125-134.

de Vos, J. (2006) Notes about the parallels in evolution of the Pleistocene cervids from Greece (Crete, Kassos and Karpathos), Japan (the Ryukyu-islands) and Philippines (Masbate). *Hellenic Journal of Geosciences* 41, 127-140.

de Vos, J. & Bautista, A. (2003) Preliminary notes on the vertebrate fossils from the Philippines. *Proceedings of the Society of Philippine Archaeologists* 1, 42 - 62.

de Vos, J., van den Hoek Ostende, L.W. & van den Bergh, G.D. (2007) Patterns in insular evolution of mammals: a key to island palaeogeography. In: W. Renema (Ed.) *Biogeography, time, and place: distributions, barriers, and islands* pp. 315 - 345. Springer, Dordrecht.

Weston, E.M. & Lister, A.M. (2009) Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in Homo floresiensis. *Nature* 459, 85 - 89.

Zijlstra, J.S., van den Hoek Ostende, L.W. & Due, R.A. (2008) Verhoeven's giant rat of Flores (Papagomys theodorverhoeveni, Muridae) extinct after all? *Contributions to Zoology* 77, 25 - 31.