

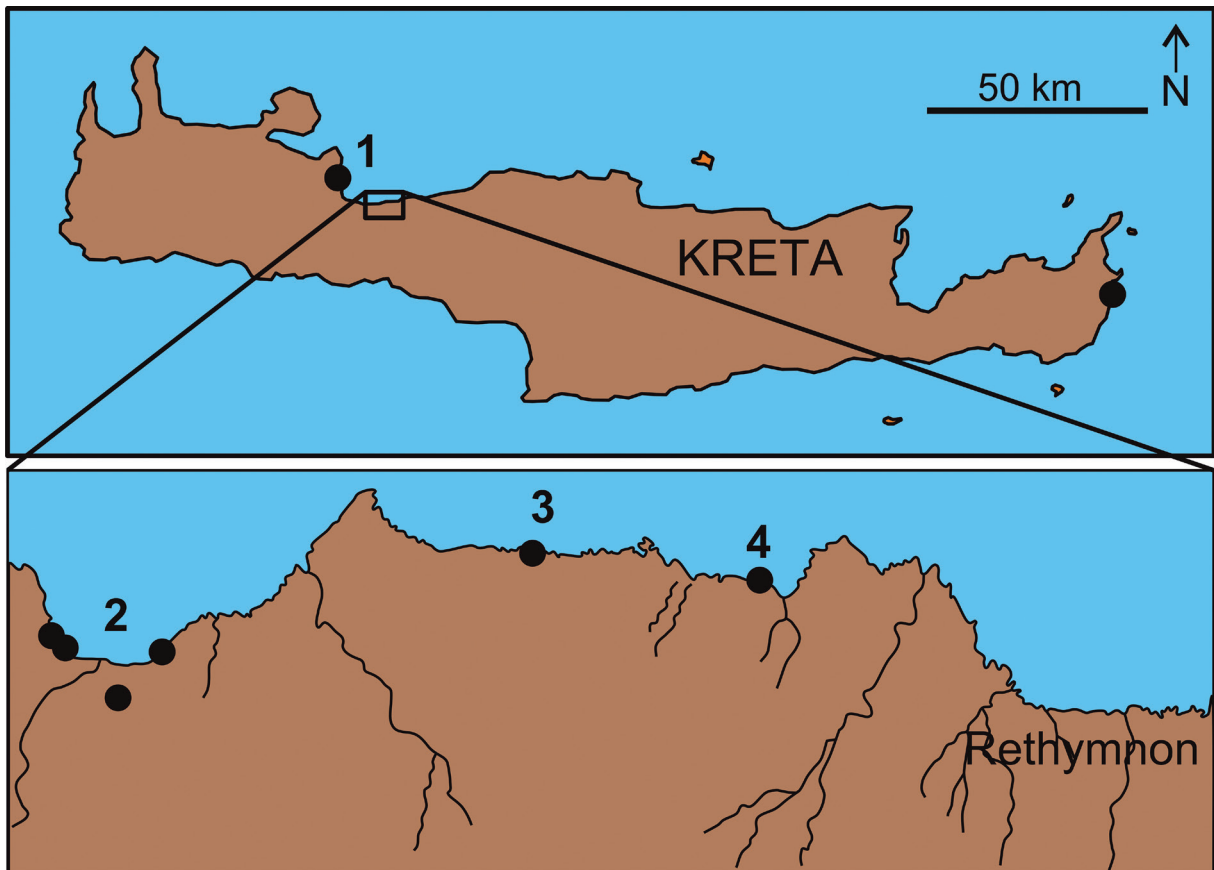
HET PLEISTOCENE DWERGHERT VAN KRETA. HET VERBAND TUSSEN DRIE NIEUWE SOORTEN EN DRIE WPZ-LEDEN

Samenvatting

Het pleistocene hert van Kreta vertoont een opvallende variatie in grootte en vorm. Op basis van de grootte werd het hert al eerder in zes verschillende grootteklassen verdeeld. Ook de gewei variëren en zijn in te delen in een aantal groepen. Op grond van karakteristieken van het gewei zijn er onlangs drie nieuwe soorten beschreven, vernoemd naar drie leden van het eerste uur van de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren.

Abstract

The Pleistocene endemic deer of the island of Crete (*Candiacervus*) shows a remarkable variation in size and shape. Based on size alone, the fossils of this deer were attributed to six size classes. The antler morphology is very diverse as well. Antlers can be classified into distinct groups, based on which three new species have recently been described. These new species honour three long-standing members of the Werkgroep Pleistocene Zoogdieren: *Candiacervus devosi* (John de Vos), *C. listeri* (Adrian Lister) and *C. reumeri* (Jelle Reumer).



Figuur 1. Kaart van Kreta met de in de tekst genoemde plaatsen. 1: Liko grot; 2: Gerani grotten; 3: Simonelli grot; 4: Bate grot.

ACHTERGROND

Het fossiele, pleistocene hert van Kreta (*Candiacervus*) is al bekend sinds de Italiaan Vittorio Simonelli in 1907 een aantal hertenfossielen uit een grot bij Rethymnon (Fig. 1) beschreef als een nieuwe soort: *Anoglochis cretensis*. De eerste die daarna weer naar Kreta toog om fossielen te verzamelen was Sieg-

fried Kuss, die vele plekken langs de noordkust opgroef in de jaren zestig en enkele publicaties aan het hert wijdde. Omdat het hert er heel anders uitzag dan dat van het vasteland, beschreef Kuss in 1975 het nieuwe geslacht *Candiacervus*, letterlijk het hert (*cervus*) van Kreta (*Candia* is de Latijnse naam voor het eiland). In datzelfde artikel beschreef Kuss een iets grotere soort dan die

van Simonelli onder de nieuwe naam *C. rethymnensis*. Na Kuss kwam in 1971 het team van de Universiteit van Utrecht, onder leiding van Paul Sondaar, naar Kreta in samenwerking met de Universiteit van Athene, vertegenwoordigd door Michael Dermitzakis. John de Vos was één van de studenten van Paul en zou zijn proefschrift gaan wijden aan het hert van Kreta.

En zo geschiedde. Na twee campagnes intensief verzamelen in de grotten Liko en Gerani aan de noordkust was er voldoende materiaal vergaard: duizenden (fragmenten van) schedels, gewei- en botten, stuk voor stuk uitgerepareerd en vakkundig gerepareerd waar nodig door Hans Brinkerink (Fig. 2). Terug in Utrecht is John gaan meten, en wat bleek? De variatie in maat was enorm, en het langste middenvoetsbeen was ongeveer vier keer zo lang als het kleinste. John toonde aan dat er maar liefst zes verschillende groottes waren, die hij 1 tot en met 6 (van klein tot groot) nummerde (De Vos, 1979; 1984). De reeds bekende *C. cretensis* en *C. rethymnensis* kwamen overeen met grootte 3 respectievelijk 4. John de Vos (1984) beschreef de allerkleinste soort als *C. ropalophorus*. De twee allergrootste soorten waren inmiddels door Tassos Kotsakis (1976) van het Italiaanse team, dat eind jaren 70 naar Kreta toog, vaag aangeduid met ‘*Cervo taglia media*’ en ‘*Cervo taglia grande*’. Voor de Mediterrane vakantiegangers onder ons dus gewoon respectievelijk een hert van een middelgrote en van een grote maat.

Grootte 2, de op-één-na kleinste, was een lastig geval. De overgrote meerderheid van fossielen van de grot Liko

behoorde hiertoe, maar de variatie in geweien was zó groot dat het onwaarschijnlijk was dat dit echt allemaal tot een enkele soort zou behoren. Duidelijke groepen leken niet aanwezig te zijn, maar drie vrijwel complete schedels hadden wel echt ieder een ander type gewei en dus besloot John om die te onderscheiden als species Ila, species I Ib, en species I Ic, verwijzend naar grootte 2.

De twee grootste soorten, *Cervo taglia media* en *grande* dus, werden een paar jaar later door het Italiaanse team beschreven als *C. major* (Capasso Barbato & Petronio, 1986) en *C. dorothisensis* (Capasso Barbato, 1989) op grond van materiaal van de Bate grot. Echter, ze schreven deze toe aan het geslacht *Cervus*, geen rekening houdend met het endemische karakter van deze herten. Sinds die tijd is er nog veel onderzoek verricht aan de herten van Kreta, gericht op de afstamming ervan, de ecologie, het gebit, de hersengrootte, beschrijving van de elementen en pathologie (o.a. De Vos, 1996; 2000; 2006; Van der Geer *et al.*, 2006; 2014; Lyras *et al.*, 2016; en overzichten in Van der Geer *et al.*, 2009; 2010 voor eerdere studies).

HET GEWEI

En zo kwam het dat de soorten *Candiacervus* sp. Ila, I Ib en I Ic onvoldoende beschreven bleven. In het voorjaar van 2017 besloot ik er eens voor te gaan zitten. Ik heb alle geweien en geweifragmenten uit de verzamelingen van Athene (Museum van Paleontologie en Geologie, Universiteit van Athene), Heraklion (Natuurhistorisch Museum van Kreta) en Leiden (Naturalis) gemeten, beschreven en vooral, vergeleken. Inderdaad, de variatie was overweldigend groot, niet zozeer in de maat als wel in het aantal en de positie van de takken en de vorm van de stang. Toch kun je wel degelijk een patroon hierin herkennen. Als je alle stukken naast elkaar legt, dan kun je ze in een serie leggen van stapsgewijs kleine verschillen. Net zoiets als in het geval van de Darwinvinken; ze verschillen allemaal maar een heel klein beetje van elkaar in snavelvorm en -grootte, maar de twee uiterste van de reeks verschillen enorm van elkaar. Zo ook met de geweien van het Kretenzer hert. Je kunt je voorstellen hoe het ene type uit het andere type geëvolueerd kan zijn middels kleine stapjes. Twee ontwikkelingspatronen zijn te reconstrueren. Bij het ene patroon zien we het geleidelijke kleiner worden en verlies van individuele takken en de gelijktijdige verlen-



Figuur 2. Hans Brinkerink tijdens het veldwerk op Kreta begin jaren 70 van de vorige eeuw.

AUTEUR
ALEXANDRA VAN
DER GEER



Figuur 3. Drie nieuwe soorten van het pleistocene hert van Kreta. A: *Candiacerus reumeri*. B: *Candiacerus devosi*. C: *Candiacerus listeri*. De schedels en geweien zijn gescand met een NextEngine HD laser scanner en gemodelleerd en gecompleteerd met Blender 3D (BLENDER.ORG, Amsterdam).

ging van de stang, totdat uiteindelijk een opvallend lang gewei ontstond met slechts een korte oogtak en verder helemaal niets. Het andere patroon is minder duidelijk, maar daarin zien we het verlies van de oogtak en het ontstaan van juist extra takken. Dit geweitype is kort en krachtig en met relatief veel takken voor zijn maat.

Het oorspronkelijke, voorouderlijke gewei was waarschijnlijk een schoffelgewei (een gewei waarvan de takken met elkaar verbonden zijn door platen), zoals we dat tegenwoordig bij het damhert (*Dama dama*) zien. Want sommige geweien hebben een gekartelde rand, wat ik interpreteer als een rudimentaire vorm van zo'n schoffel (*palmination* in het Engels). Datzelfde voorouderlijke gewei had waarschijnlijk een oogtak net boven de rozenkrans. Alleen geweien uit de onderste en oudste lagen van de grot Liko en een paar spitsen van onvolwassen mannetjes uit jongere lagen hebben zo'n tak, soms maar minuscuul ontwikkeld. Een derde element dat gedurende deze evolutie van vorm verdween is een tak die naar achteren is gericht bij het damhert en verwante fossiele herten.

DRIE NIEUWE SOORTEN, DRIE WPZ LEDEN

De drie nieuwe soorten (Fig. 3) vertegenwoordigen ieder een andere stap in de evolutiepatronen van het Kretahert (Van der Geer, 2018). Eén soort (*C. reumeri*; Fig. 3A) past binnen het patroon van steeds kleiner maar ingewikkelder gewei, twee soorten (*C. devosi*, Fig. 3B; *C. listeri*, Fig. 3C) horen juist bij het patroon van evolutie richting een vereenvoudigd, extreem verlengd gewei.

Candiacerus reumeri

Het gewei van deze soort heeft twee takken en een vaak forse achtertak. De hoofdstang heeft een rechte achterrand, maakt een knik ter hoogte van de achtertak en eindigt in een kort, opgaand deel. De eerste drie segmenten liggen op één lijn.

Deze *Candiacerus* soort is vernoemd naar Jelle Reumer (Fig. 4) als blijk van waardering voor zijn werk op het gebied van eilandpaleontologie, vooral van de Balearen (o.a.

Reumer, 1979; 1980; 2009). Jelle, gepromoveerd op fossiele spitsmuizen in 1983, heeft ook pleistocene eilandspitsmuizen bestudeerd (Reumer, 1981; 1986; 1999), zoals die van Kreta (*Crocidura zimmermanni*) en Mallorca (*Nesiotites*). Zijn interesse is breed, en gaat van fossiele drollen van de muisgeit *Myotragus* (Welker *et al.*, 2014) tot tafonomische eigenaardigheden (Reumer & Roberts, 2005).



Figuur 4. Prof. Dr. Jelle Reumer (Faculteit Aardwetenschappen, Universiteit van Utrecht).

Candiacervus devosi

Het gewei van deze soort heeft een dubbele eerste tak, die over een paar centimeter benign met elkaar verbonden zijn. De stang maakt een knik ongeveer ter hoogte van de heel kleine achtertak en eindigt in een lang, puntig opwaartsgaand segment. Dit type gewei heeft geen oogtak meer direct na de rozenkrans, nog maar een heel kleine achtertak zonder verdere takken en een reeds sterk verlengde stang.

Ik heb deze soort vernoemd naar John de Vos (Fig. 5) voor zijn uitgebreide, monografische werken over de morfologie en systematiek van *Candiacervus* (De Vos, 1979; 1984). John, gepromoveerd op dit onderwerp in 1978, heeft na die eerste twee publicaties nog tal van artikelen geschreven over diverse aspecten van dit intrigerende hert. De enorme variatie in maat, bijvoorbeeld, binnen *Candiacervus* is door John vergeleken met de adaptieve radiatie die we zien bij de Darwinvinken van de Galápagos (De Vos, 1996), en hetzelfde, maar dan op kleinere schaal nam hij ook waar bij de herten van de Japanse Ryukyu eilanden (De Vos, 2000) en de Filippijnen (De Vos, 2006). Dat dergelijke adaptieve radiaties in een geïsoleerd gebied kunnen plaatsvinden wordt redelijk algemeen geaccepteerd in het geval van vogels, vissen en insecten, maar niet voor zoogdieren (De Vos & Van der Geer, 2002). Toch is er voor deze herten geen alternatief: Kreta was echt geen archipel met op ieder eilandje een eigen soort.



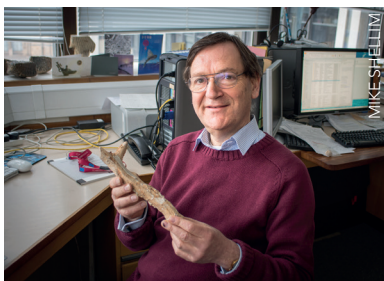
Figuur 5. Dr. John de Vos (Naturalis Biodiversity Center, Leiden).

Candiacervus listeri

Het gewei van deze soort is heel lang (tot 60 of 70 cm) vergeleken met de schouderhoogte en heeft maar één tak. Dit type gewei is dus verder vereenvoudigd, heeft maar zelden een achtertak en tegelijkertijd een zeer

sterk verlengde stang. De grootste verschillen met het gewei van *C. ropalophorus* zijn dat het gewei van *C. listeri* geen knotsvormig uiteinde heeft, relatief korter is en een duidelijker knik vertoont ter hoogte van waar soms een achtertak aanwezig is.

Deze soort is vernoemd naar Adrian Lister (Fig. 6) ter ere van zijn kennis van megacerine herten (e.g. Lister, 1987; 1994; Lister *et al.*, 2005). Belangrijk voor paleontologen en verzamelaars is onder andere zijn lijst met verschillen tussen het damhert (*Dama*) en zijn nauwste verwant, het reuzenhert (*Megaloceros giganteus*) (Lister *et al.*, 2005), die beide in het Pleistoceen voorkomen. Adrian, gepromoveerd op onderzoek naar de evolutie van pleistocene herten in 1981, heeft ook geschreven over fossiele eilandherten (Lister, 1989; 1995; 1996; Lister & Breda, 2013). Zo toonde hij aan dat het pleistocene dwerghert van Jersey (*Cervus elaphus jerseyensis*) maar zo'n zesduizend jaar van evolutie nodig heeft gehad voor een halvering in lichaamsgewicht (Lister, 1989; 1995). Deze 'halflingen' hadden bovendien een vereenvoudigd gewei, waarin de allereerste tak ontbrak, iets wat we bij *Candiacervus* ook zien.



Figuur 6. Prof. Dr. Adrian Lister (Natural History Museum, Londen) met een gewei van het hert van Malta.

DANKWOORD

Allereerst wil ik hier John de Vos bedanken, omdat hij mijn interesse in de endemische fauna van Kreta niet alleen heeft gewekt, maar ook flink heeft aangewakkerd. Verder dank ik Adrian Lister, Jelle Reumer, George Lyras, George Iliopoulos, Thomas Strasser, Sarah Murray, Lou Ruprecht en Maria Rita Palombo voor de discussies die we gehad hebben gedurende de laatste jaren over dit intrigerende hert met zijn bizarre gewei. Ik dank Velitzelos

Karakitsios (Museum of Palaeontology and Geology, Universiteit van Athene), Charalambos Fassoulas (Natural History Museum of Crete, Heraklion) en Natasja den Ouden (Naturalis) voor de toestemming om de geweien van *Candiacervus* in hun collectie te mogen bekijken. Tenslotte, zonder het werk ter plekke en de intensieve preparatie thuis van Hans Brinkerink (Vista Natura, Baarn) zou deze studie onmogelijk geweest zijn.

LITERATUUR

- Capasso Barbato, L. (1989) *Cervidi endemici del Pleistocene di Creta*. Proefschrift, Università Consorziata, Modena.
- Capasso Barbato, L., C. Petronio (1986) *Cervus major* n. sp. of Bate Cave (Rethymnon, Crete). *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, Memorie, classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali (Serie 8, 2a) 18*, 59-100.
- Van der Geer, A.A.E. (2018) Uniformity in variety: antler morphology and evolution in a predator-free environment. *Palaeontologia Electronica 21.1.9A*. <http://palaeo-electronica.org/content/in-press/2159-uniformity-in-variety>.
- Van der Geer, A.A.E., J. de Vos, G. Lyras, M. Dermitzakis (2006) New data on the Pleistocene Cretan deer *Candiacervus* sp. II (Mammalia, Cervinae). in: Kahlke, R.-D., L.C. Maul, P. Mazza (red.) *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations. Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference. Deel 2*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 256, 131-137.
- Van der Geer, A.A.E., J. de Vos, M. Dermitzakis, G. Lyras (2009) *Hoe dieren op eilanden evolueren. Majorca, Ibiza, Kreta, Sardinië, Sicilië, Japan, Madagaskar, Malta*. Veen Magazines, Utrecht.
- Van der Geer, A.A.E., J. de Vos, M. Dermitzakis, G. Lyras (2010) *Evolution of island mammals: Adaptation and extinction of placental mammals on islands*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Van der Geer, A.A.E., G. Lyras, R.D.E. MacPhee, M. Lomolino, H. Drinia (2014) Mortality in a predator-free insular environment: the extinct dwarf deer from Crete. *American Museum Novitates 3807*, 1-29.
- Kotsakis, T., J. Melentis, C. Petronio, G. Sirna (1976) Seconda spedizione paleontologica Lincea nell'Isola di Creta (1975). *Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei 223*, 1-10.

- Kuss, S.E. (1975) Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpatos und Rhodos (Griechenland). *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* 65, 25-79.
- Lister, A.M. (1987) Giant deer and giant red deer from Kent's Cavern, and the status of *Strongyloceros spelaeus* Owen. *Transactions and Proceedings of the Torquay Natural History Society* 19, 189-198.
- Lister, A.M. (1989) Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the Last Interglacial. *Nature* 342, 539-542.
- Lister, A.M. (1994) The evolution of the giant deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach). *Zoological Journal of the Linnean Society* 112, 65-100.
- Lister, A.M. (1995) Sea-levels and the evolution of island endemics: the dwarf red deer of Jersey. *Geological Society Special Publication* 96, 151-172.
- Lister, A.M. (1996) Dwarfing in island elephants and deer: processes in relation to time in isolation. *Zoological Society of London Symposium Series* 69, 277-292.
- Lister, A., M. Breda (2013) Systematics of the endemic Pleistocene deer of Mediterranean islands. *Zitteliana* 31(B), 27-28.
- Lister, A.M., C.J. Edwards, D.A.W. Nock, M. Bunce, I.A. van Pijlen, D.G. Bradley, M.G. Thomas, I. Barnes (2005) The phylogenetic position of the 'giant deer' *Megaloceros giganteus*. *Nature* 438, 850-853.
- Lyras, G.A., A. Giannakopoulou, T. Lillis, A. Veis, G. Papadopoulos (2016) Bone lesions in a Late Pleistocene assemblage of the insular deer *Candiacervus* sp. II from Liko cave (Crete, Greece). *International Journal of Paleopathology* 14, 36-45.
- Reumer, J.W.F. (1979) On two new micromammals from the Pleistocene of Mallorca. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 82, 473-4829.
- Reumer, J.W.F. (1980) Micromammals from the Holocene of Canet Cave (Majorca) and their biostratigraphical implication. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 83, 355-360.
- Reumer, J.W.F. (1981) The Pleistocene small mammals from Sa Pedrera de S'Onix, Majorca (Gliridae, Soricidae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 84, 3-11.
- Reumer, J.W.F. (1986) Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species *Crocidura zimmermanni*. *Bonner zoologische Beiträge* 37, 161-171.
- Reumer, J.W.F. (1999) The Pleistocene shrew from Crete (*Crocidura zimmermanni*) in a broader evolutionary context. *Bulletin de la Société Spéléologique de Grèce* 21, 330-338.
- Reumer, J.W.F. (2009) Een eeuw *Myotragus*. *Straatgras* 21, 58-59.
- Reumer, J.W.F., I. Robert (2005) Two interesting taphonomical phenomena in remains of Artiodactyla (Mammalia: Cervidae, Bovidae). in: Gruber, G., N. Micklich, O. Sandrock, T. Wappler (red.) *Current research in vertebrate paleontology, 3rd annual meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EAVP), Darmstadt, 18th-23rd July 2005. Kaupia* 14, 53-57.
- Simonelli, V. (1907) Mammiferi quaternari dell'isola di Candia I. *Memorie, Accademia delle Scienze. Istituto di Bologna, Classe di Scienze Fisiche (Serie 6)* 4, 455-471.
- De Vos, J. (1979) The endemic Pleistocene deer of Crete. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 82, 59-90.
- De Vos, J. (1984) The endemic Pleistocene deer of Crete. *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, afd. Natuurkunde, Eerste Reeks* 31, 1-100.
- De Vos, J. (1996) Taxonomy, ancestry and speciation of the endemic Pleistocene deer of crete compared with the taxonomy, ancestry and speciation of Darwin's finches. in: Reese, D. (red.) *Pleistocene and Holocene fauna of Crete and its first settlers. Monographs in World Archaeology* 28, 111-124.
- De Vos, J. (2000) Pleistocene deer fauna in Crete: its adaptation, radiation and extinction. *Tropics* 10, 125-134.
- De Vos, J. (2006) Notes about parallels in the 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., A.A.E. van der Geer (2002) Major patterns and processes in biodiversity: taxonomic diversity on islands explained in terms of sympatric speciation. in: Waldren, W., J. Ensensyat (red.) *World islands in prehistory, international insular investigations, V Deia International Conference of Prehistory. Bar International Series* 1095, 395-405.
- Welker, F., E. Duijm, K.J. van der Gaag, B. van Geel, P. de Knijff, J. van Leeuwen, D. Mol, J. van der Plicht, N. Raes, B. Gravendeel (2014) Analysis of coprolites from the extinct mountain goat *Myotragus balaericus*. *Quaternary Research* 81, 106-116.