

|                                   |               |             |        |        |            |
|-----------------------------------|---------------|-------------|--------|--------|------------|
| Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol. | vol. 15 nr. 1 | pp. 19 - 34 | 7 fig. | Leiden | maart 1978 |
|-----------------------------------|---------------|-------------|--------|--------|------------|

## ZOOGDIERFAUNA'S VAN HET MIOCENE EILAND GARGANO, ITALIË

door

M. Freudenthal,  
Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie,  
Leiden.

Freudenthal, M. Zoogdierfauna's van het Miocene eiland Gargano, Italië (Mammal fauna's from the Miocene island Gargano, Italy). - Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 15 (1): 19-34, 7 figs. Leiden, March 1978.

During Miocene time Gargano was an island, where the fauna underwent enormous changes, due to its isolation. The evolution of the Muridae (Mammalia, Rodentia) from Gargano is discussed.

Dr. M. Freudenthal, Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Hooglandse Kerkgracht 17, Leiden, The Netherlands.

|         |                                                |
|---------|------------------------------------------------|
| Inhoud: | Inleiding, p. 20                               |
|         | Eilandfauna's, p. 20                           |
|         | Het miocene eiland Gargano, p. 21              |
|         | Stratigrafie in karstopvullingen, p. 23        |
|         | Evolutie van <i>Microtia</i> op Gargano, p. 25 |
|         | Overige merkwaardige dieren van Gargano, p. 30 |
|         | Ouderdom van de fauna's, p. 32                 |
|         | Literatuur, p. 34                              |

## INLEIDING

Velen van U zijn waarschijnlijk wel min of meer vertrouwd met de onderzoeken die Darwin tijdens zijn reis met de Beagle uitvoerde op de Galapagos (= schildpad) eilanden, en die een belangrijk aandeel vormden in de ontwikkeling van de theorie van de evolutie van het leven. De dingen, die Darwin het meest opvielen waren, dat vrijwel alle soorten hagedissen en vogels, die de eilanden bewoonden, uniek waren, d.w.z. dat ze nergens anders op aarde voorkwamen. Sterker nog, elk eiland van de Galapagos-archipel was gekenmerkt door zijn eigen typische soorten, die zelfs op naburige eilanden niet voorkwamen.

Darwin concludeerde hieruit, dat de soorten niet geschapen waren, maar dat op elk eiland de dieren zich zo ontwikkeld hadden, dat ze het best aan de plaatselijke omstandigheden waren aangepast.

We kennen echter wel meer eilanden(groepen) waar dit verschijnsel van typisch inheemse diersoorten (endemisme) voorkomt, zoals b.v. Madagascarië en Nieuw-Zeeland, en zelfs een heel continent als Australië (dat men zou kunnen beschouwen als een bijzonder groot eiland) is gekenmerkt door zijn geheel eigen fauna van buideldieren. Buideldieren hebben in het begin van het Tertiair de hele wereld bevolkt, maar zijn nu beperkt tot Australië en Zuid-Amerika (plus één soort in Noord-Amerika), en de Australische en Zuid-Amerikaanse buideldieren zijn volledig van elkaar verschillend.

## EILANDFAUNA'S

Hoe komt het nu, dat we op een eiland soms andere soorten aantreffen dan op het vasteland? In sommige gevallen moeten we uitgaan van een eiland, dat met het vasteland verbonden was, en een normale fauna herbergde. Als de verbinding met het vasteland verbroken raakt, is het mogelijk, dat, mits de isolatie lang genoeg duurt, de fauna op het eiland zich in een andere richting ontwikkelt, dan die op het vasteland. De dieren nemen verschillende gewoonten aan, gaan zich aanpassen aan klimaatverschillen, verschillen in voedsel, enz. De best aangepaste dieren hebben de beste overlevingskansen, en zullen dus de meeste nakomelingen voortbrengen. Deze nakomelingen zijn gemiddeld weer iets beter aangepast, hebben dus weer een betere kans in de strijd om het bestaan, en zo verandert geleidelijk de samenstelling van de populatie.

Het is denkbaar, dat zich ondertussen op het vasteland geheel nieuwe diergroepen beginnen te ontwikkelen, die de oudere zoveel concurrentie aandoen, dat deze het afleggen en uitsterven. De nieuwe groepen kunnen echter het afgescheiden eiland niet bereiken, en daar blijft de oorspronkelijke fauna voortbestaan en zich ontwikkelen. Zo kunnen we de buideldieren van Australië verklaren.

Alles draait hierbij dus om isolatie. De isolatie kan echter ook van het begin af aanwezig zijn: een eiland kan midden in zee ontstaan, b.v. door tectonische gebeurtenissen of vulkanische uitbarstingen (zoals b.v. een aantal jaren geleden ten zuiden van IJsland). Zo een eiland is aanvankelijk volslagen onbewoond, maar ook daar dringt het leven door. Planten kunnen zich verspreiden door zaden in de maag of aan de poten van vogels, en vogels kunnen vliegen. Maar zoogdieren?

Reeds lang is bekend, dat men in sommige grotten op Sicilië en Malta resten vindt van uitgestorven zoogdieren. Het gaat hierbij vrijwel uitsluitend om slaapmuizen en olifanten. Slaapmuizen komen ook tegenwoordig nog voor, voornamelijk in Europa (één soort wordt nog aangetroffen in Zuid-Limburg), en dit zijn altijd zeer kleine diertjes. De slaapmuizen van Malta echter waren dieren, die een lichaamslengte van wel 50 cm konden bereiken. Samen met deze reuzen-muizen vindt men dwergolifanten. Er zijn wel mensen geweest, die zeiden dat vroeger op Malta de muizen en de olifanten even groot waren. Dat is weliswaar overdreven, maar een feit blijft, dat de muizen erg groot en de olifanten erg klein waren, en dan vraagt men zich af hoe zo iets komt: gigantisme bij de slaapmuizen, nanisme bij de olifanten, en – misschien wel als belangrijkste

punt – waarom vinden we alleen maar slaapmuizen en olifanten, en geen andere dieren ?

We moeten ons dan afvragen hoe deze dieren op het eiland terecht gekomen zijn. Voor de slaapmuizen neemt men aan, dat deze op drijvende boomstammen van het vasteland gekomen zijn. Dit is natuurlijk niet iets wat regelmatig gebeurt, maar één enkele maal is al voldoende als het b.v. om een zwanger wijfje gaat. Als het eiland reeds met andere dieren bevolkt is, die hetzelfde voedsel eten, heeft zo een enkel dier tje geen schijn van kans, maar als het goede omstandigheden en geen concurrentie aantreft, kan een heel eiland in korte tijd bevolkt raken (als voorbeeld kan ik geven, dat alle tegenwoordig in gevangenschap levende goudhamsters afstammen van één wijfje met 12 jongen, dat in 1930 in Syrië gevonden is).

Waren de slaapmuizen slechts toevallige passagiers op drijfhout, de olifanten konden zwemmend een eiland bereiken. Weliswaar kan een olifant niet goed zwemmen, maar hij kan ook niet verdrinken. De enorme schedel van een olifant bestaat voor een groot deel uit sponsweefsel met luchtblazen, en fungeert zo als drijver. Bovendien kan hij met zijn slurf "snorkelen", en zo kan een olifant zeker een zeestraat oversteken.

Onder normale omstandigheden op het vasteland zou een slaapmuis nooit erg groot kunnen worden, omdat hij zich niet meer voldoende voor zijn vijanden zou kunnen verbergen. Maar de slaapmuizen op de eilanden hadden daar helemaal geen vijanden; er waren geen roofdieren, en er was een overvloed aan voedsel. En hierop reageerden ze in een snelle evolutie met een ongelooflijke toename in grootte. De olifanten daarentegen werden steeds kleiner, ten dele misschien omdat een klein eiland toch te weinig voedsel biedt, ten dele misschien omdat een olifant geen felle zonneschijn kan verdragen, en kleine dieren zich beter konden beschermen. Hier hadden juist de kleinere dieren betere overlevingskansen en dus meer –gemiddeld kleinere– nakomelingen.

Er zijn nog veel meer voorbeelden van eilandfauna's met bijzondere kenmerken in het Middellandse-zeegebied. Op Majorca heeft een merkwaardig soort geit of antilope geleefd, die zeer bijzondere aanpassingen in het skelet van de poot vertoonde. Op Corsica is een dergelijk soort geit gevonden. Van Corsica en Sardinië kent men een zeer grote "fluithaas", die daar pas in de loop van de 18e eeuw is uitgestorven door toedoen van de mens.

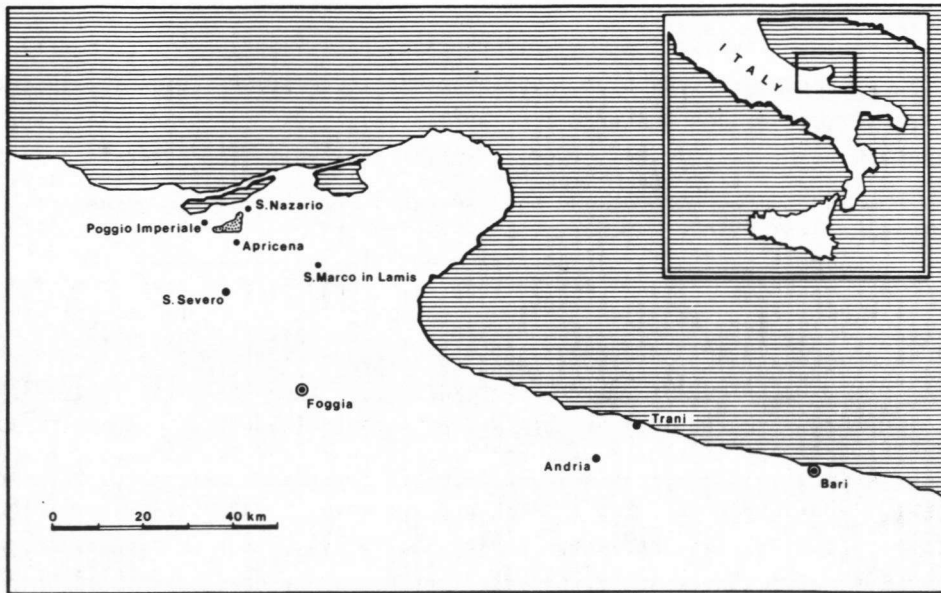
Van Kreta en Cyprus kennen we hertachtige dieren, die merkwaardigerwijze dezelfde kenmerken in het pootskelet vertoonden, die we bij de geit van Majorca aantreffen, en bovendien verschillende vormen van dwergnijlpaarden.

Eén ding is duidelijk: in alle gevallen waarin we zo een typische eilandfauna aantreffen is er sprake van een verarmde fauna: er komen slechts enkele soorten voor, en roofdieren ontbreken altijd. Dit leidt tot de conclusie, dat het waarschijnlijk geen bewoonde gebieden geweest zijn, die geïsoleerd geraakt zijn, maar nieuw ontstane, onbewoonde eilanden, die slechts door enkele toevallige immigranten bereikt zijn. Als bij deze immigranten geen roofdieren waren, konden de andere diersoorten zich op de meest bizarre wijze ontwikkelen.

In alle tot nu toe genoemde gevallen gaat het om pleistocene fauna's, en ook in andere delen van de wereld geldt, dat typische eilandfauna's steeds van pleistocene ouderdom zijn (de pleistocene zeespiegelrijzingen en -dalingen kunnen een verklaring hiervoor zijn).

## HET MIOCENE EILAND GARGANO

Het mag dan ook geen verwondering wekken, dat ik, toen ik in 1969 reuzenslaapmuizen vond in Gargano, aanvankelijk meende met een pleistocene fauna te doen te hebben.



Figuur 1. Kaart van Zuid-Italië waarop het onderzochte gebied aangegeven is, tussen Poggio Imperiale, S. Nazario en Apricena.

Al spoedig werd echter duidelijk, dat de fauna van Gargano in vele opzichten iets geheel nieuws betekende. De ouderdom is Jong-Mioceen, in plaats van Pleistoceen, en bovendien is de fauna lang niet zo sterk verarmd als die van andere eilanden. Naast reuzenslaapmuizen, hertachtigen (vergelijkbaar met die van Kreta) en fluithazen van het Corsicaanse type, vinden we reuzenhamsters, reuzenratten, reuzenegels, en verder muizen, spitsmuizen, egels, vleermuizen, mollen, hamsters en slaapmuizen van normale afmetingen. Olifanten, roofdieren, onevenhoevigen en primaten ontbreken, maar verder zijn de belangrijkste groepen van een normale vastelandsfauna vertegenwoordigd. Regelmatig worden resten van amfibieën gevonden, en reptielen zijn vertegenwoordigd door krokodillen en schildpadden.

Vogels zijn volop aanwezig, voornamelijk roofvogels en hoenders, en het merkwaardige verschijnsel doet zich voor, dat bij de roofvogels gigantisme optreedt; ze zijn als het ware met de grootte van hun prooidieren, de hamsters, muizen en slaapmuizen, meegegroeid.

Zoals reeds gezegd ontbreken roof-zoogdieren. Slechts één maal hebben we enkele overblijfselen van een otter gevonden, maar een otter is natuurlijk geen dier dat een gevaar vormt voor hazen, muizen en hamsters. De theorie, dat gigantisme bij knaagdieren slechts ontstaat indien roofdieren ontbreken, kan dus gehandhaafd blijven. Merkwaardig genoeg is deze otter trouwens ook een reus, vergeleken met alle andere op aarde bekende soorten.

Een grote bijzonderheid van de Gargano-fauna is wel, dat we niet, zoals op andere eilanden in het Middellandsezegebied het geval is, met slechts een enkele vindplaats te doen hebben, maar dat het om een 75 verschillende vindplaatsen gaat, een aantal, dat in de toekomst zeker nog uitgebreid zal worden.

Al snel kreeg ik de indruk, dat deze vindplaatsen nogal in ouderdom verschillen, en dat Gargano wellicht de mogelijkheid zou bieden de evolutie van een eilandfauna stap voor stap te volgen. Op andere eilanden kenden we alleen de eindstadia van de evolutie, hier konden we ook de tussenstadia bestuderen.

Maar, om de evolutie van een fauna werkelijk te kunnen volgen, is het noodzakelijk dat men de stratigrafische opeenvolging van de vindplaatsen kent, en dat is in Gargano helaas onmogelijk, omdat het

uitsluitend spleetopvullingen zijn, waarin de fossielen gevonden worden.

## STRATIGRAFIE IN KARSTOPVULLINGEN

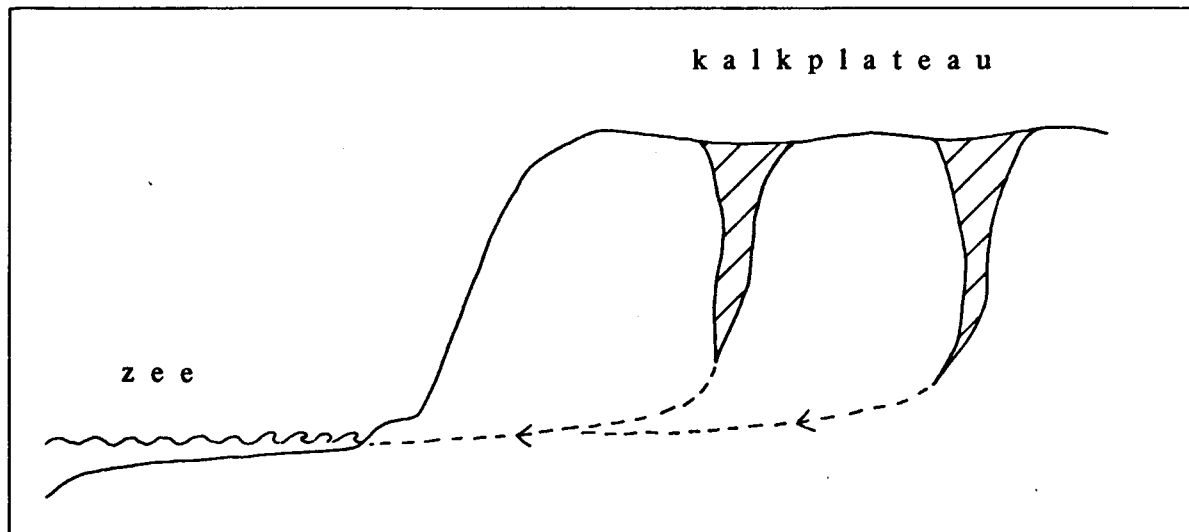
Ik moet hier even afwijken van de paleontologische lijn in mijn verhaal en U iets vertellen over de geografische en geologische positie van Gargano.

Zuidelijk Italië bestond in het Mioceen nog niet in de vorm zoals wij het nu kennen. Een groot deel van Zuid-Italië bestaat uit mariene, tertiaire afzettingen, die ten tijde van het bestaan van de Gargano-fauna nog onder de zeespiegel lagen. Er waren hooguit enkele eilanden, bestaande uit mesozoïsche kalksteen of oudere vulkanische gesteenten. Gargano was zo een eiland, hoofdzakelijk bestaande uit Jura- en Krijtkalk. Als we een dieptekaart van de Adriatische Zee bekijken, zien we een drempel van Gargano naar de omgeving van Split in Joegoslavië lopen. Deze drempel kan in het Mioceen een los-vaste verbinding tussen Gargano en de Balkan gevormd hebben. Misschien moeten we denken aan een reeks van eilanden, die een gevarieerde fauna doorliet, maar toch een filterende werking had. Dit zou kunnen verklaren, waarom de Gargano-fauna in vergelijking met andere eilandfauna's soortenrijk is, en tevens waarom enkele belangrijke groepen ontbreken.

Waarschijnlijk kunnen we ons Gargano in het Mioceen voorstellen als een kalkplateau van 30 x 20 km, omringd door de zee. Belangrijke rivieren zullen op een dergelijk eiland wel ontbreken, en zoetwater- of andere continentale sedimenten zullen dus van zeer weinig belang zijn. Maar, in dit soort gebieden kan een heel speciale vorm van erosie optreden, namelijk karst. Karstvorming treedt het sterkste op in kalkgebieden met een grote topografische energie (= hoogteverschil), veel neerslag, en geringe drainage aan de oppervlakte. In dit soort gebieden dringt het regenwater in de bodem, veelal langs reeds bestaande breukzônes, en kan daar grote hoeveelheden kalksteen oplossen. Dit regenwater zoekt dan ondergronds zijn weg naar een lager gelegen rivier, of – in het geval van Gargano – direct naar zee. Op dit moment zijn er nog verschillende plaatsen in Gargano, waar ondergrondse riviertjes geweldige hoeveelheden zoet water op het strand of onderzees lozen. Door de oplossing van de kalk ontstaan holtes en spleten in het kalkplateau. Of, en hoe snel deze uitholling plaats vindt, wordt bepaald door twee factoren: de hoeveelheid regenval, en de topografische energie. De hoeveelheid regenval bepaalt de snelheid, het al of niet ontstaan van karst hangt af van de topografische energie, d.w.z. het hoogteverschil tussen het topografisch oppervlak en het erosieniveau (verg. fig. 2).

In het geval van Gargano betekent dit, dat de karstvorming groter is naarmate het eiland hoger boven het zeeniveau ligt. Aangezien er geen rivieren van betekenis zijn, is het erosieniveau gelijk aan het zeeniveau. Het ziet er echter naar uit, dat de karstvorming in Gargano geen continu verloopend proces is geweest. Periodes van karstvorming werden afgewisseld met periodes waarin dit proces bijna of helemaal tot staan gebracht was. Als oorzaak hiervoor moeten we waarschijnlijk denken aan verschillen t.o.v. het zeeniveau. Ten eerste moeten we in het Laat-Mioceen rekening houden met vrij aanzienlijke wisselingen in het zeeniveau in het Middellandsezegebied, ten tweede kan Gargano zelf ook belangrijke verticale tectonische bewegingen ondergaan hebben. In periodes waarin Gargano hoog boven zeeniveau lag, was de karsterosie sterk, in periodes waarin het verschil met het zeeniveau gering was verminderde de karsterosie, of kwam deze zelfs helemaal tot staan.

Wat gebeurt er nu in een karstgebied, als de topografische energie te gering is voor actieve karstvorming? Het regenwater dringt niet meer zo snel en zo diep in de grond (de grondwaterspiegel ligt immers vlak onder het oppervlak), en het regenwater vloeit dus bovengronds af. De losse verweringsgrond, die boven op het kalkplateau ligt, wordt dan al snel door het regenwater meegenomen, en spoelt



Figuur 2. Karstvorming wordt bepaald door het hoogteverschil tussen het kalkplateau en de erosiebasis, in dit geval de zeespiegel.

 spleet      - - < - - ondergrondse waterafvoer

in de openstaande karstspleten, die zo opgevuld worden. Hierna kan een nieuwe fase van actieve karstvorming optreden, waarin het in de spleten gespoelde materiaal grotendeels oplost en ondergronds afgevoerd wordt, en de spleet zelf nog weer verder vergroot kan worden. Dit proces herhaalt zich steeds weer, totdat de huidige situatie bereikt is (en die hoeft geologisch gezien natuurlijk geen eindstadium te zijn). In ieder geval mogen we aannemen, dat een openstaande spleet aan het landoppervlak, zodra de actieve erosie stopt in een geologisch gesproken zeer korte tijd opgevuld zal worden.

Waarmee wordt nu zo een spleet opgevuld? Zoals gezegd is er in een typisch karstgebied nauwelijks sprake van sedimenttransport aan het oppervlak. De sedimentaanvoer is verticaal, d.w.z. dat het sediment in de spleten bestaat uit de onoplosbare ijzer- en aluminiumverbindingen, die van oorsprong in de wel oplosbare kalksteen aanwezig waren, vergelijkbaar dus met de vorming van bauxiet. Het materiaal, dat we in een spleetopvulling aantreffen is voornamelijk het oplossingsresidu van een vele tientallen (of misschien wel honderden) meters dik kalksteenpakket, dat in een klein gebied rond de huidige vindplaats bovenop het tegenwoordige oppervlak heeft gelegen.

Nu weer terug naar ons eiland Gargano. Waarschijnlijk een regenrijk gebied, met een flinke vegetatie, en dicht bevolkt met de al eerder genoemde diersoorten. Beenderen en kiezen van dode dieren konden gemakkelijk in de karstspleten terecht komen, en hadden daar een goede kans op fossilisatie, omdat ze voor een belangrijk deel uit apatiet bestaan, dat in water veel slechter oplosbaar is dan kalk. Daarnaast zullen de steile wanden van de karstspleten vaak een ideale biotoop gevormd hebben voor roofvogels, die de resten van elders gevangen dieren daar uitbraakten. Naast andere oorzaken zijn dit twee van de redenen waarom we in spleetopvullingen vaak resten van gewervelde dieren vinden.

Maar, elke fossielhoudende spleetopvulling is een geïsoleerd voorkomen. Normale stratigrafische correlatie is onmogelijk, tenzij men (wat nog nooit is gevonden en ook door het mechanisme van karstvorming en -opvulling onwaarschijnlijk is) binnen één spleet een gelaagde opeenvolging zou vinden. De enige mogelijkheid om in een dergelijk gebied ouderdomsverschillen vast te stellen (van stratigrafie mag

men eigenlijk helemaal niet spreken) is het evolutieniveau van de fauna. Dit is eigenlijk een omkering van de normale gang van zaken: gewoonlijk gaat men uit van de verticale opeenvolging van de lagen en reconstrueert men daaruit de gang van de evolutie. In dit geval moet het evolutiestadium dienen, om de relatieve ouderdom van elke vindplaats vast te stellen.

Een dergelijke omkering is in een normale situatie volslagen onverantwoord en onaanvaardbaar, omdat het in feite de theorie als bewezen accepteert, en vervolgens de theorie hiermee bewezen wordt. Maar we hebben niet met een normale fauna te maken, het gaat hier om een eilandfauna, en in plaats van de gewoonlijk gehanteerde parameter van de stratigrafie (een stratigrafisch hogere laag moet jonger zijn), kunnen we gelukkig een andere parameter hanteren: hoe meer de fauna van een normale vastlandsfauna afwijkt, hoe jonger hij is.

Om met een dergelijk systeem te werken, moet men definiëren welk criterium men gebruikt om dit verschil met een normale fauna te meten, en bij een eilandfauna waar gigantisme een belangrijke rol speelt, ligt het voor de hand, de absolute grootte van de dieren te gebruiken: hoe groter de dieren zijn, hoe verder zij van het uitgangsstadium verwijderd zijn. De grootste zijn dus de jongste. Helaas is dit beeld iets te simpel. Het is immers mogelijk, dat zich op een eiland verschillende evolutielijnen ontwikkelen: bij de ene treedt een sterke groottoename op, maar verandert de morfologie nauwelijks, bij een andere verandert de morfologie zeer sterk, maar de afmetingen veel minder. Naast absolute grootte en ontwikkelingsniveau kunnen verder de frequentie van bepaalde soorten, en het aan- of afwezig zijn van bepaalde soorten een rol spelen bij het schatten van de relatieve ouderdom van een vindplaats. En als men al deze gegevens voorzichtig hanteert kan geleidelijk een schema ontstaan, dat een logische verklaring biedt voor alle gevonden verschillen. Men kan zo de relatieve ouderdom van de vindplaatsen vaststellen, en het bereikte resultaat mag betrouwbaarder worden geacht, naarmate men op grond van meer diergroepen en evolutielijnen tot hetzelfde resultaat komt.

In de meeste gevallen van eilandfauna's kent men op een eiland maar zo weinig vindplaatsen, en zijn de fauna's zo soortenarm, dat een dergelijke aanpak al bij voorbaat tot mislukken gedoemd is. In Gargano viel er echter voortreffelijk mee te werken.

## EVOLUTIE VAN *MICROTIA* OP GARGANO

San Giovannino was de eerste vindplaats, die we in 1969 ontdekten, en het was tevens één van de rijkste. De fauna bestaat uit amfibieën, slangen, hagedissen, krokodillen, schildpadden, een tiental soorten vogels, twee soorten egels, een spitsmuis, een mol, vier soorten echte muizen, twee soorten slaapmuizen, een fluithaas en drie soorten hertachtigen.

De echte muizen (Muridae), waartoe o.a. de recente bruine en zwarte rat, huismuis en bosmuis behoren, vormen waarschijnlijk wel het belangrijkste element van de Gargano-fauna's. Ze zijn in alle vindplaatsen rijkelijk aanwezig, en vertonen zeer grote evolutionaire verschillen, althans één van de twee aanwezige genera. Dit genus vertoont veranderingen in het bouwplan van de kiezen, die overigens bij geen enkel ander fossiel of recent genus van Muriden bekend zijn. Wel echter vindt men vergelijkbare verschijnselen bij de Microtidae (woelmuizen, met als één van de bekendste genera *Microtus*, de aardmuis en de veldmuis), hetgeen geleid heeft tot de keuze van de naam *Microtia* voor dit zeer bijzondere genus.

In de vindplaats San Giovannino vinden we drie soorten *Microtia*, die sterk van elkaar verschillen in grootte. De grootste van de drie is ongeveer twee en een half maal zo groot als de recente rat ! De kleinste is nog altijd iets groter dan de rat. De middelste ligt hiertussen in, en als men een aantal exem-

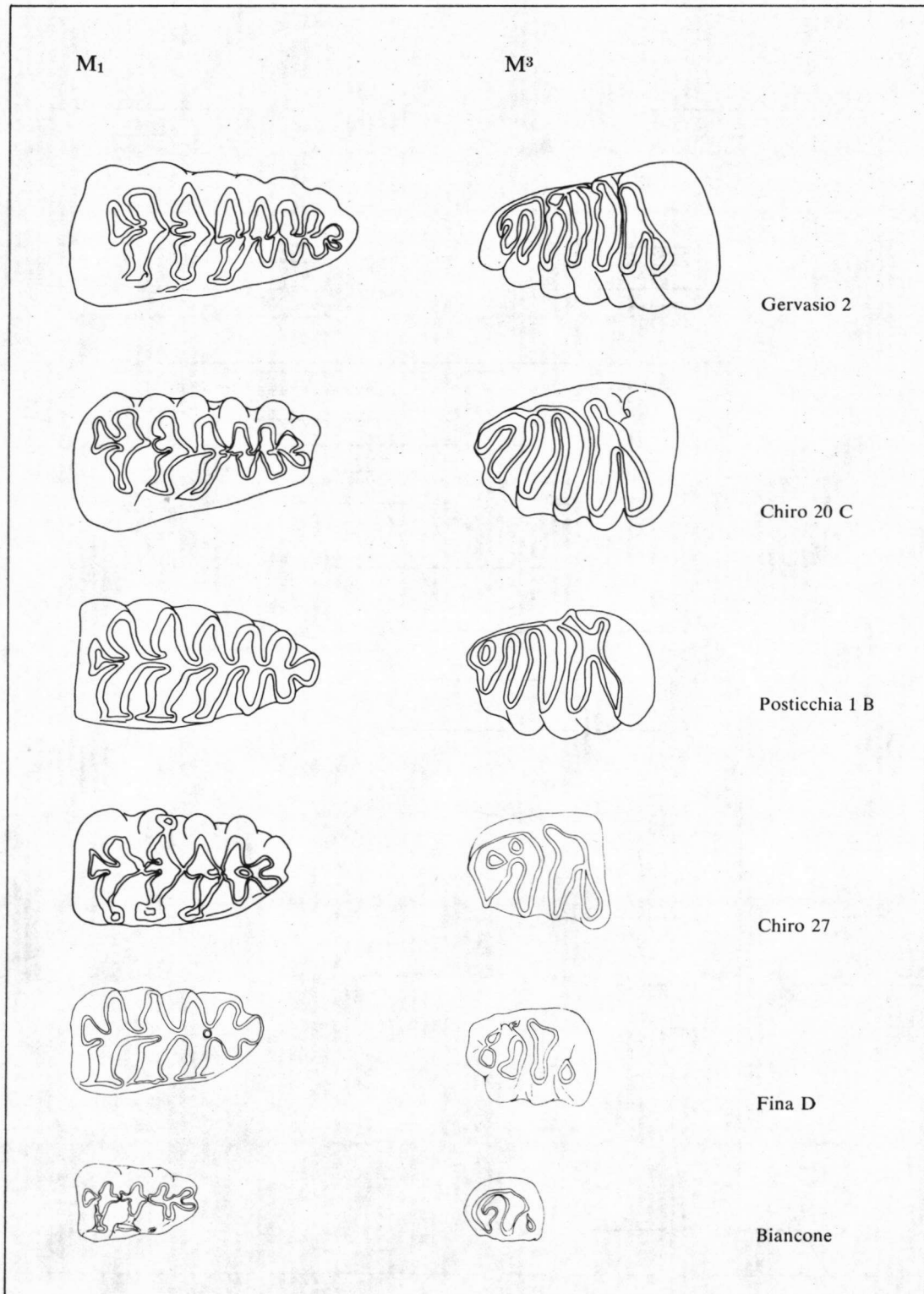
plaren meet, blijkt dat de drie soorten op grond van hun afmetingen duidelijk gescheiden zijn; er is geen enkel exemplaar waarvan men zou kunnen twifelen tot welke van de drie soorten het behoort. Drie soorten in één vindplaats betekent, dat er ook drie evolutielijnen moeten zijn. Er zijn ook vindplaatsen waar slechts één of twee evolutielijnen optreden, en de nieuwste onderzoeken met behulp van gecompliceerde statistische methoden hebben aangetoond, dat in enkele vindplaatsen vier of misschien zelfs vijf evolutielijnen aanwezig zijn. Als we dit laatste even buiten beschouwing laten, kunnen we vaststellen, dat de drie meest voorkomende evolutielijnen ook morphologisch redelijk makkelijk van elkaar onderscheiden kunnen worden. Als uitgangspunt heb ik de middelste van de drie gekozen, omdat deze in alle vindplaatsen aanwezig is. De morphologische ontwikkeling is aangegeven in fig. 3.

Uitgaande van het principe, dat de oudste vormen het minst en de jongste het meest verschillen van de oorspronkelijke vormen op het vasteland zien we onder aan deze tekening de meest primitieve en dus oudste vorm, terwijl de jongste bovenin te zien is; links is de voorste kies uit de onderkaak afgebeeld ( $M_1$ ), rechts de achterste kies uit de bovenkaak ( $M^3$ ). Van onder naar boven zien we een regelmatige toename in grootte (lengte) van de kiezen, en parallel hiermee een toename van het aantal richels. Zolang we werken met materiaal, dat tot één evolutielijn behoort, kunnen we op deze manier de relatieve ouderdom van de vindplaatsen nauwkeurig vaststellen. Dit is te zien in fig. 4 a-b. De schaalverdeling onder geeft de lengte van de  $M_1$  aan, gemeten in tienden van mm. De horizontale lijnen in de figuur geven de range (kleinste en grootste exemplaar per populatie) weer, de verondersteld oudste populaties staan onder in de figuur, de jongste bovenin. De letters, zoals B, R1, T1, C3A enz. zijn afkortingen van vindplaatsnamen (SG, helemaal bovenin is de reeds genoemde vindplaats San Giovannino).

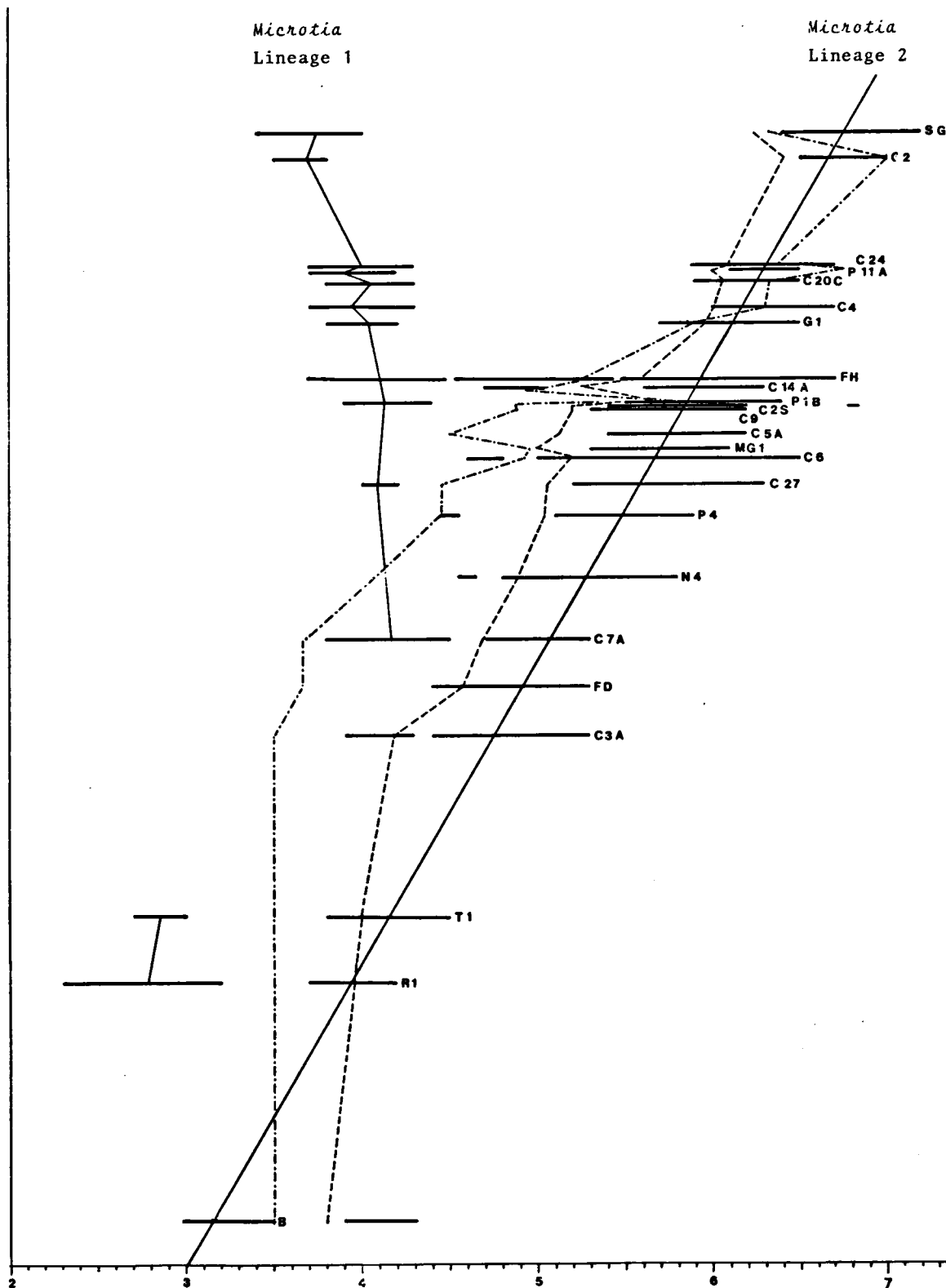
*Microtia* lineage 2 is de reeds genoemde middelste evolutielijn, die gediend heeft als uitgangspunt bij het opbouwen van de stratigrafie. De schuine lijn, die van de 3 onderaan naar boven loopt is willekeurig gekozen (ik had hem vlakker of steiler kunnen kiezen; dat betekent niets anders, dan dat de verticale schaal van de figuur ingekrompen of uitgerekt zou zijn; de verticale schaal is eigenlijk niets anders dan een niet gedimensioneerde maatstaf voor de tijd). Alle populaties, die geacht worden tot de middelste evolutielijn te behoren zijn vervolgens ingetekend op een zodanige hoogte, dat de schuine lijn precies door het rekenkundig gemiddelde van de lengte der  $M_1$  gaat: de kleinste gemiddelden liggen meer naar links en komen dus automatisch verder naar onder in de figuur te liggen, de grootste komen juist bovenin. Hiermee wordt niet alleen een opeenvolging der vindplaatsen gesuggereerd, maar, uitgaande van de veronderstelling dat de evolutie regelmatig verlopen is, ook een indruk gegeven van de tijdsverschillen (deze laatste veronderstelling behoeft natuurlijk niet juist te zijn).

Vervolgens heb ik voor elke vindplaats ook de populaties ingetekend, die tot andere evolutielijnen behoren, en tevens de Cricetidae (hamsters). Zo ontstaat een totaalpatroon, dat de uitgangspunten redelijk goed ondersteunt, hoewel er natuurlijk wel wat afwijkingen van het ideale verloop bestaan (vooral in het traject tussen C 27 en FH).

Naast de afmetingen van de kiezen kunnen we nog een andere kwantitatieve benadering toepassen. Zoals gezegd bestaan de kiezen uit transversale richels (of paren van knobbels), die gemakkelijk te tellen zijn, en uit te drukken in waardes, die lopen van 3,5 tot 7 (als de voorste richel slechts uit één knobbel bestaat, of als die voorste knobbel alleen maar een begin van tweedeling vertoont, wordt hij geteld als een halve richel; is hij duidelijk gespleten, dan wordt hij geteld als een hele richel; waar men de grens tussen een hele en een halve richel legt is een kwestie van definitie, en op zich niet zo belangrijk, mits men maar steeds dezelfde definitie hanteert). Voor elke populatie heb ik het gemiddelde richelaantal uitgerekend (zowel voor  $M_1$  als  $M^3$ ) en deze waarden zijn in de figuur aangegeven met resp. ----- en ------. Dit is alleen voor de middelste evolutielijn gedaan. Voor de meeste vindplaatsen blijkt dit tot een regelmatig verloop te leiden, dat de veronderstelde opeenvolging van de vindplaatsen



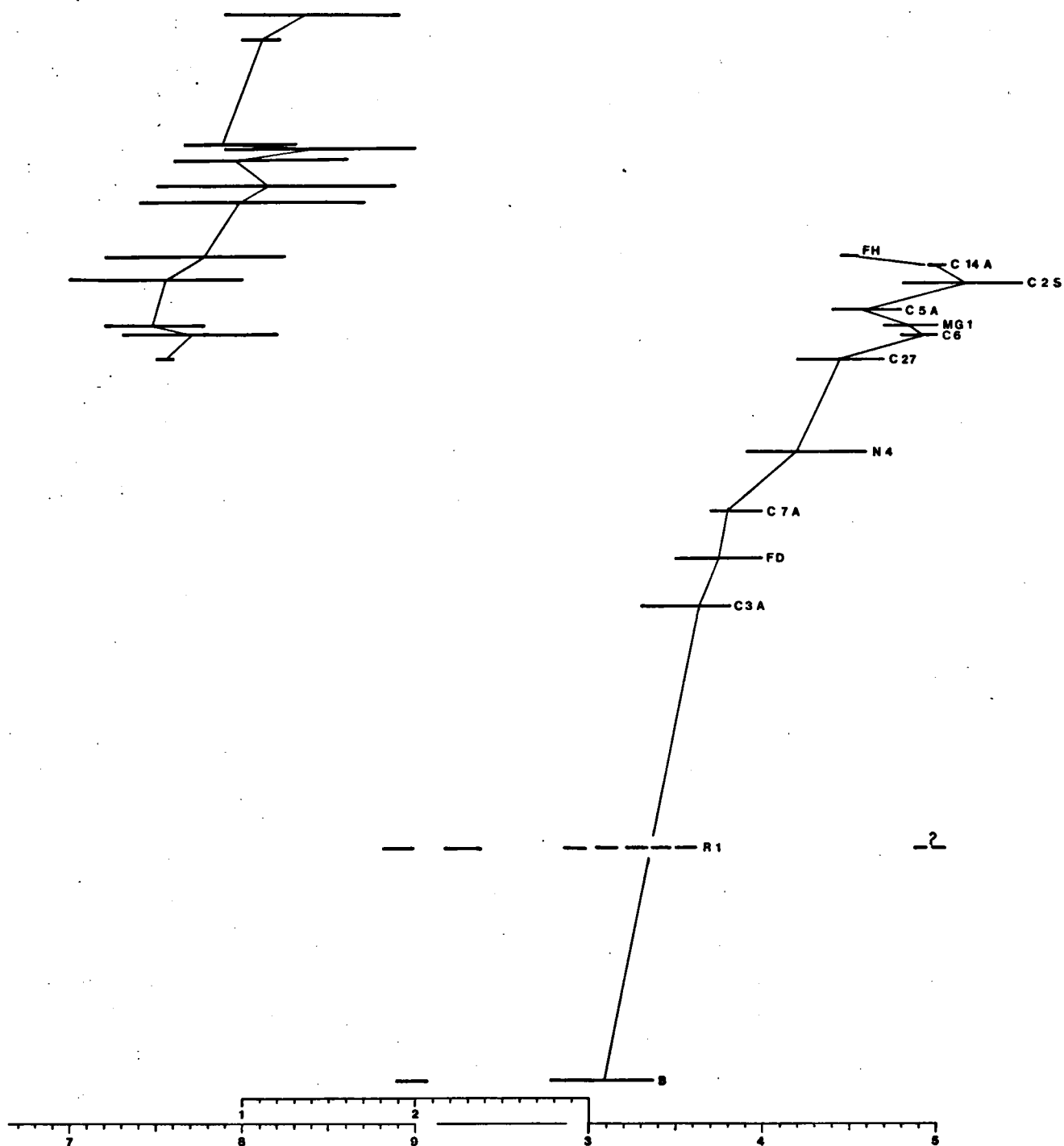
Figuur 3. De morphologische evolutie van de kiezen van *Microtia*. De linker rij toont de ontwikkeling van het kauwvlak van de voorste kies in de linker onderkaak; de rechter rij die van de achterste kies uit de linker bovenkaak. De primitiefste stadia staan onder in de figuur, de meest ontwikkelde bovenin. Duidelijk ziet men de toename van het aantal richels, en van de lengte der kiezen (naar Freudenthal, 1976).



Figuur 4 (pag. 28 en 29). Evolutielijnen van *Microtia*. Op de horizontale schaal is de lengte der kiezen in tienden van mm aangegeven. De horizontale lijnen geven de "range" van de lengtes der M<sub>1</sub> (eerste kies in de onderkaak) per populatie aan. De schuine lijnen vormen de verbindingen tussen de rekenkundige gemiddelden van de lengtes der M<sub>1</sub> in de verschillende populaties. R1, C3A, P1B enz. zijn aanduidingen voor de verschillende vindplaatsen (naar Freudenthal, 1976).

*Microtia*  
Lineage 3

Cricetidae



ondersteunt. Maar opnieuw treden in het traject tussen C 27 en FH (en ook nog wel iets hoger) onregelmatigheden op. In C5A zien we de -----lijn een piek naar links vertonen (d.w.z. abnormaal klein richelaantal in verhouding tot de gemiddelde lengte van de kiezen, terwijl P1B juist een abnormaal hoge waarde voor de morfologie geeft.

Hier is blijkbaar iets aan de hand, dat het normale patroon verstoort, en deze indruk wordt versterkt, doordat blijkbaar juist in ditzelfde traject duidelijke veranderingen in de fauna optreden: de hamsters sterven uit; *Microtia* lineage 3 verschijnt; *Microtia* lineage 1 verschijnt (de figuur suggereert dat dit al eerder gebeurt, maar dat is waarschijnlijk niet juist); in C14A en FH treedt een nieuwe groep *Microtia*, in grootte tussen lineage 1 en 2, op.

De meest waarschijnlijke verklaring voor deze onregelmatigheden is de volgende: Gargano was geen opzichzelf staand eiland, maar een onderdeel van een archipel. Op de andere eilanden van de archipel leefden fauna's die globaal hetzelfde beeld vertoonden als die van Gargano; er waren echter lokale verschillen, met name in de verhouding tussen de morfologische waarden (aangegeven door de ----- en de -----lijn) enerzijds, en de absolute grootte anderzijds. De genoemde onregelmatigheden worden veroorzaakt, doordat in die periode fauna-uitwisseling tussen de eilanden heeft plaatsgevonden. Lineage 3 heeft zich op een ander eiland ontwikkeld, en migreert in deze periode naar Gargano. Hetzelfde geldt voor één of meer evolutielijnen die in grootte min of meer samenvallen met lineage 2. In enkele vindplaatsen hebben we dus geen homogene populatie, maar een vermenging van vormen, die niet gemakkelijk te onderscheiden zijn.

Een zeer gedetailleerd statistisch onderzoek, uitgevoerd door Drs. B. Kuhry (Amsterdam) heeft voor het merendeel van deze problemen een oplossing gegeven. De volgorde van enkele vindplaatsen is veranderd, de nieuwe immigranten zijn althans ten dele goed gedefinieerd, en de meeste onregelmatigheden zijn hiermee gladgestreken.

En op deze wijze ontstaat dan een totaalbeeld, dat een zeer gedetailleerde stratigrafische opeenvolging der vindplaatsen vertoont, hoewel in het veld geen enkel stratigrafisch gegeven vastgelegd kan worden. Maar alle bekende faunistische gegevens passen zo mooi in het geheel, dat het nauwelijks waarschijnlijk is, dat de oplossing niet deugt.

## OVERIGE MERKWAARDIGE DIEREN VAN GARGANO

Na dit verhaal over de merkwaardige muizen van Gargano ook nog enkele woorden over enkele andere bizarre dieren, die deel uitgemaakt hebben van de fauna. In vrijwel alle vindplaatsen zijn resten gevonden van een reuzen-egel. In de oudste vindplaatsen is dit al een dier, dat voor egels buitengewone afmetingen bereikt, maar in de jongste vindplaatsen is het een ware reus geworden, de grootste insecteter, die ooit ergens ter wereld geleefd heeft. In figuur 5 is het skelet van dit dier te zien, afgebeeld op 1/5 van zijn ware grootte. Vrijwel alle delen van het afgebeelde skelet zijn afkomstig van één individu, gevonden in de vindplaats San Giovannino. Dit skelet is afkomstig van een volwassen dier; er zijn echter resten gevonden van juveniele exemplaren, die aanzienlijk groter geweest moeten zijn dan het afgebeelde skelet. Dit heeft geleid tot de theorie, dat er bij dit dier sprake geweest is van seksuele dimorphie, m.a.w. dat de mannetjes aanzienlijk forser gebouwd waren dan de vrouwtjes. Gezien de grote afmetingen is het onwaarschijnlijk, dat *Deinogalerix* zich met insecten gevoed heeft; het meest waarschijnlijke is, dat het een aaseter was.

Een minstens even merkwaardig dier is een hertachtige, waarvan de schedel afgebeeld is in figuur 6. Dit hert had geen gewei, maar horens zoals bij geiten en antilopen gebruikelijk. Merkwaardig is, dat de



Figuur 5. *Deinogalerix koenigswaldi* Freudenthal, 1972.  
Reconstructie van het skelet op 1/5 van de  
ware grootte, voornamelijk gebaseerd op res-  
ten van één individu, gevonden in de vind-  
plaats San Giovannino.

Foto ter beschikking gesteld door het Rijks-  
museum van Geologie en Mineralogie, te  
Leiden.

horens gevorkt waren, maar het gekste is wel, dat dit dier behalve de gevorkte horens boven de oogkassen nog een extra horen op de neus had. Neushoorns hebben een horen op de neus, maar deze bestaat uit samengekleefd haar, er zit geen kern van been in. Het Gargano-hert heeft een benige hoornpit op het neusbeen, die tijdens het leven bedekt was met hoorn, zoals tegenwoordig het geval is bij de horens van koeien, geiten e.d. Dit verschijnsel is tot nu toe uniek in de dierenwereld. De afgebeelde schedel is niet als één geheel gevonden. Het is een reconstructie in plastic, gebaseerd op drie schedelfragmenten, die in verschillende vindplaatsen in Gargano gevonden zijn. De reconstructie is gemaakt door de heer H. Brinkerink (Geologisch Instituut, Utrecht). Een naam heeft dit merkwaardige hert uit Gargano nog niet gekregen.

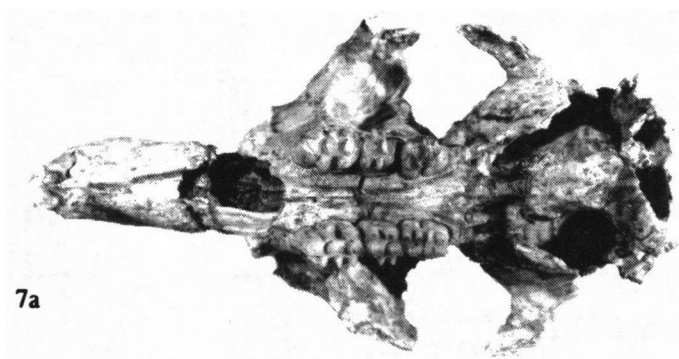
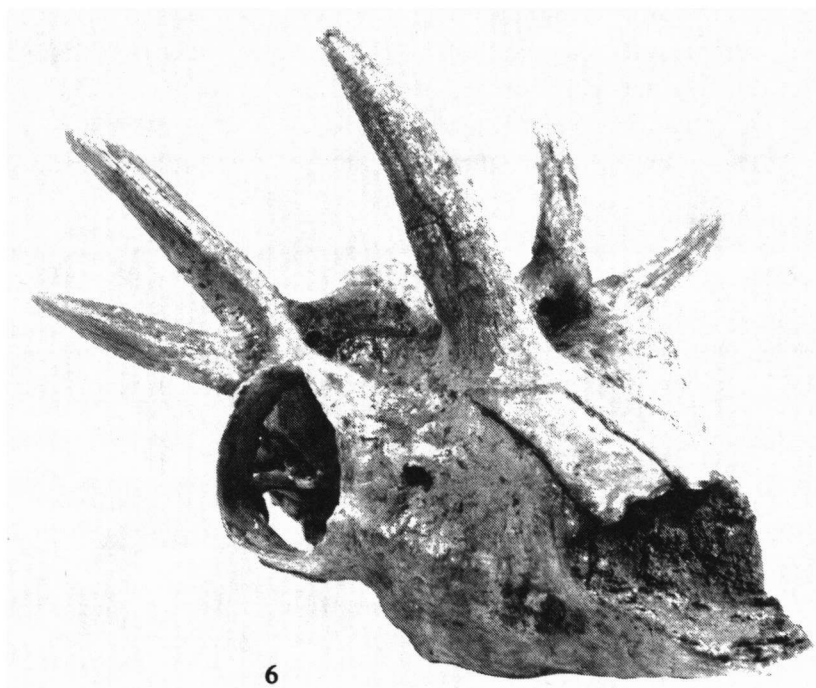
## OUDERDOM VAN DE FAUNA'S

Tenslotte iets over de ouderdom van de fauna's. Wanneer heeft de immigratie in Gargano plaatsgevonden? Om hier iets over te kunnen zeggen, moeten we weten wanneer de mogelijke voorouders van de Gargano-dieren geleefd hebben. Centraal stellen we hierbij een Franse vindplaats, La Grive-St. Alban (dép. Isère), die gedateerd is als Jong-Aragonien (Jongste Midden-Mioceen). De vogels van Gargano sluiten zonder meer bij de vogels van La Grive-St. Alban aan. Het is niet waarschijnlijk, dat zij afstammen van een fauna die jonger is dan La Grive-St. Alban. Hetzelfde geldt voor de insectivoren en de slaapmuizen; de hamsters sluiten aan bij de hamsterachtigen uit het Onder-Vallesien (Oudste Jong-Mioceen), dus iets jonger dan La Grive. De hertachtigen zijn zeer moeilijk, omdat we op dit moment nog steeds geen potentiële voorouders kennen; de gedachten gaan evenwel uit naar dieren, die in het niveau van La Grive al uitgestorven zijn. Ook de Muriden stellen ons voor grote problemen: er komt een genus voor, dat nauwelijks van de recente bosmuizen te onderscheiden is; dit is een type, dat elders in Europa niet voor het Jongste Laat-Mioceen optreedt. Het belangrijkste genus, *Microtia*, daarentegen, moeten we ons afgeleid denken van de meest primitieve Muriden, die bekend zijn, en dit geeft ons een datering van Oud-Vallesien. Hoewel een bevredigende datering dus (nog) niet mogelijk is, lijkt het op dit moment het meest waarschijnlijke, dat Gargano ongeveer aan de grens Midden/Jong-Mioceen bevolkt is.

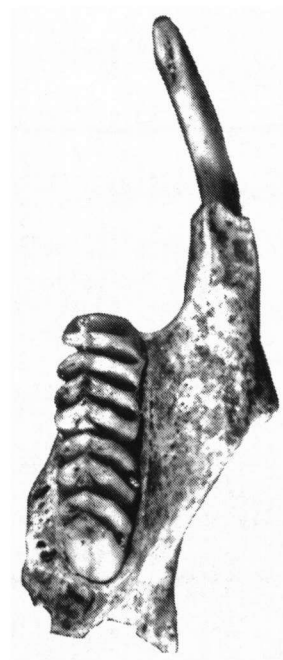
Hoe lang heeft de evolutie op Gargano geduurd? Hoewel de hoogst-ontwikkelde soorten op Gargano enorm van de vastelandsvormen verschillen lijkt mij toch dat we de tijdsduur, die hiermee gemoeid is, niet moeten overschatten. Zonder een exact argument te kunnen geven, meen ik dat een tijdsbestek van een half miljoen of miljoen jaar ruim voldoende is voor het ontstaan van deze merkwaardige dieren. Waarschijnlijk is de fauna uitgestorven, doordat Gargano weer onder de zeespiegel verdween. We zien, dat de spleten overdekt worden door een mariene calcareniet. Datering van deze afzetting zou een goede aanwijzing kunnen geven voor de ouderdom van de Gargano-fauna's.

Figuur 6. Reconstructie van de schedel van een hert, gebaseerd op vondsten uit diverse vindplaatsen in Gargano. De horen op de neus is bij geen enkel ander zoogdier bekend. 1/2 x ware grootte.

Figuur 7. *Microtia magna* Freudenthal, 1976.  
a. schedel, onderaanzicht, ware grootte (holotype), RGM 179 335  
b. idem, zij aanzicht.  
c. linker onderkaak, bovenaanzicht, 2 x (paratype), RGM 179 337



7b



In de calcareniet heeft, nadat Gargano opnieuw boven water gekomen was, weer karstvorming plaatsgevonden. In één van de aldus ontstane karstholen hebben we een schitterende fauna aangetroffen uit het Jongste Oud-Pleistoceen, of Oudste Midden-Pleistoceen. Deze fauna is volkomen vergelijkbaar met normale vastelandsfauna's, zodat we mogen aannemen, dat Gargano in die tijd al met het vasteland van Italië verbonden was, de verbinding met de Balkan was definitief verbroken, en de slenk van Foggia lag boven zeeniveau en zorgde voor een continue verbinding met het vasteland.

## LITERATUUR

- Ballmann, P., 1973. Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien). - Scripta Geol., 17: 1-75, 16 fig., 7 pl.
- Ballmann, P., 1976. Idem, zweiter Teil. - Scripta Geol., 38: 1-59, 16 fig., 7 pl.
- Freudenthal, M., 1971. Neogene vertebrates from the Gargano Peninsula, Italy. - Scripta Geol., 3: 1-10.
- Freudenthal, M., 1972. *Deinogalerix koenigswaldi* nov. gen., nov. spec., a giant insectivore from the Neogene of Italy. - Scripta Geol., 14: 1-19, 7 pl.
- Freudenthal, M., 1976. Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). - Scripta Geol., 37: 1-23, 5 fig., 2 pl.