

FAUNA-OPEENVOLGING EN RADIATIE VAN DE ENDEMISCHE HERTEN IN HET PLEISTOCEN VAN KRETA

John de Vos & Michael Dermitzakis

Samenvatting van de op 26 april voor de W.P.Z. te Utrecht gehouden lezing

INLEIDING

Pleistocene zoogdieren van Kreta zijn al bekend sinds de 18e eeuw. De beschrijving van deze fossielen begon in het begin van deze eeuw, maar vooral de laatste twintig jaar is een groot aantal vindplaatsen bekend geworden, die een groot aantal publicaties tot gevolg hadden. Het is merkwaardig dat die vindplaatsen niet verspreid liggen over Kreta, maar vooral pal aan de noord- en oostkust geconcentreerd zijn (fig. 1)

Het was Paul SONDAAR (1971, 1977) die de aandacht vestigde op het ongebalanceerde karakter van endemische eilandfauna's, waaronder die van Kreta (zie ook SONDAAR, 1985). Ongebalanceerd betekent in dit geval dat bepaalde groepen zoogdieren, zoals bijvoorbeeld herten, nijlpaarden, olifanten en muizen aanwezig kunnen zijn, terwijl andere groepen, zoals carnivoren (met uitzondering van otters), afwezig zijn. 'Endemisch' betekent, dat de dieren tot een bepaald gebied, in dit geval Kreta, beperkt zijn. In de meeste gevallen vinden we in zulke ongebalanceerde fauna's

een beperkt aantal geslachten, maar binnen één geslacht kunnen we een extreme radiatie aan soorten vinden. De Darwinvinken van de Galápagos-eilanden zijn daar een klassiek voorbeeld van.

Aan het begin van het Pleistoceen waren er geen zoogdieren op Kreta aanwezig, omdat Kreta onder water lag, c.q. bezig was boven water te komen. Volgens SONDAAR & BOEKSCHOTEN (1967) bereikten de zoogdieren het eiland zwemmend of op natuurlijke vlotten. Eénmaal gearriveerd op het eiland, ondergingen ze veranderingen, doordat ze zich aan het eilandmilieu aanpasten en zich specialiseerden. Dit fenomeen van aanpassingen en specialisaties vinden we niet alleen op Kreta, maar ook op andere eilanden in de Middellandse Zee, in de Indonesische Archipel en op de eilanden van Japan. Een voorwaarde is, dat de eilanden gedurende een lange periode geïsoleerd zijn geweest.

Volgens AZZAROLI (1977) levert een analyse van eilandfauna's bewijzen voor een onafhankelijke paleogeografische geschiedenis

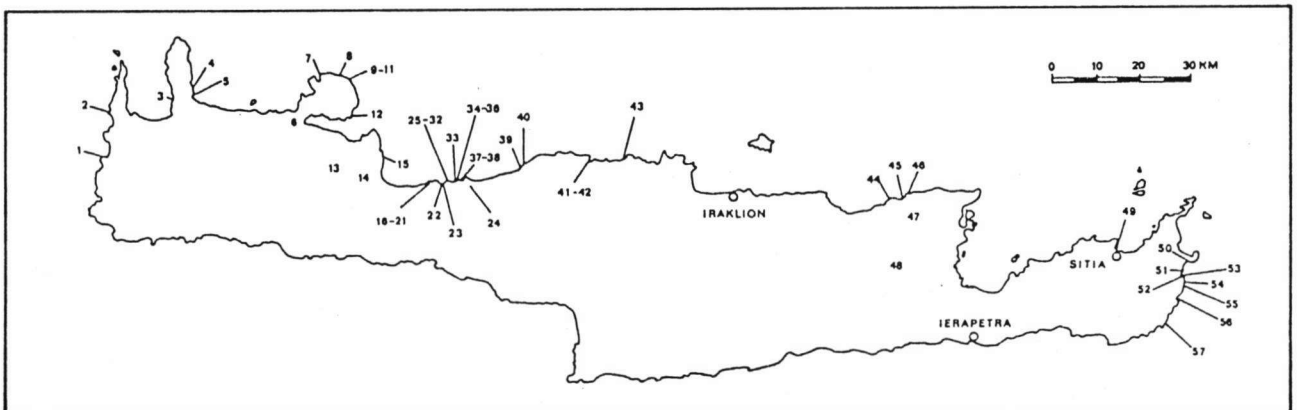


Fig. 1 Kaartje van Kreta met vindplaatsen.

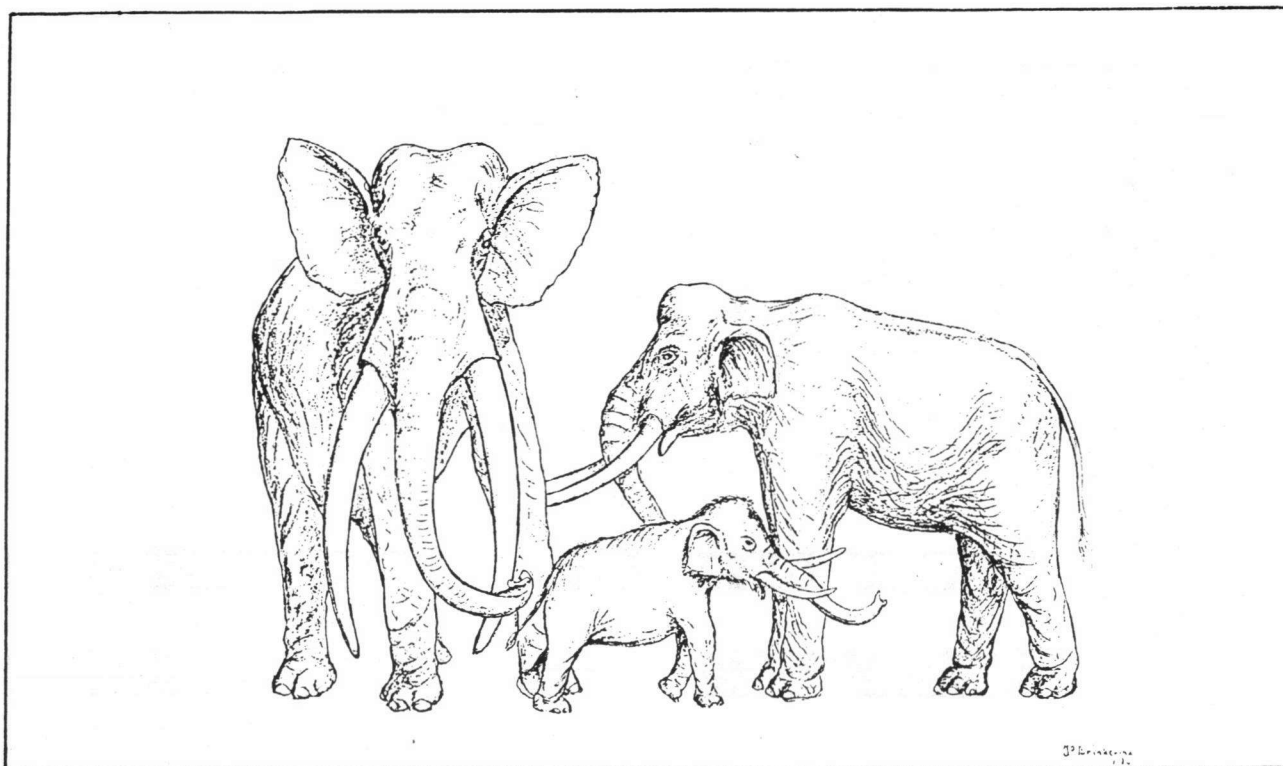


Fig. 2 Reconstructie van de drie olifantsoorten van Kreta; v.l.n.r.: *Elephas antiquus*, *Elephas creticus* en *Elephas creutzburgi*. (Tekening: J.P. Brinkerink).

voor elk eiland. Omdat er veel van de fossiele zoogdieren van Kreta bekend is, kan Kreta dienen als een 'case-study' voor de faunaopeenvolging en kan op basis hiervan gespeculeerd worden over de zoogdier-evolutie gedurende het Pleistoceen.

DE PLEISTOCENE FAUNA-ELEMENTEN VAN KRETA

Muizen

David MAYHEW (1977) bestudeerde de endemische muizen uit verschillende grotten op Kreta. Volgens hem zijn er twee geslachten met een totaal aantal van vijf soorten. De soorten van het geslacht *Kritimys* (*Kritimys* aff. *kiridus*, *Kritimys kiridus* en *Kritimys catreus*) zijn wat grootte betreft te vergelijken met grote ratten. De soorten van het geslacht *Mus* (*Mus bateae* en *Mus minotaurus*) zijn qua grootte te vergelijken met de huismuis. De soorten binnen zowel het geslacht *Kritimys* als *Mus* zouden volgens MAYHEW (1977) groter worden met het vorderen van de tijd.

Nijlpaarden

Wat de nijlpaarden betreft, is er volgens KUSS (1975a) één soort (*Hippopotamus creutzburgi*) met twee ondersoorten (*Hippopotamus creutzburgi creutzburgi* en zijn kleinere af-

stammeling *H. creutzburgi parvus*). De dwergnijlpaarden vertonen speciale aanpassingen aan de bergachtige streken van Kreta (zie ook SONDAAR, 1985). Mogelijk is er nog een derde ondersoort, omdat KUSS (1975a) nog een M_3 vermeldde, die groter is dan die van *H. creutzburgi creutzburgi*, maar kleiner dan die van de tegenwoordig nog levende soort *Hippopotamus amphibius* (zie ook VAN KOLFSCHOTEN, 1985, en SONDAAR, 1985, fig. 9).

Olifanten

KUSS (1973) onderscheidde drie soorten olifanten op Kreta, nl. *Elephas antiquus*, de grote vasteland-soort met een schouderhoogte van ong. 4 m, zijn afstammeling *Elephas creutzburgi*, die een beetje kleiner was, en de dwergvorm *Elephas creticus*, die een schouderhoogte van ong. 1.50 m gehad moet hebben (fig.2).

Herten

Binnen het hertenmateriaal (geslacht *Candiacervus*) onderscheidde John DE VOS (1979) zes grootte-klassen in de postcraniale skelet-elementen (fig.3) en in 1984 nog eens vier typen schedels (plaat I), drie grootte-klassen in tanden, drie typen in de P2's, twee typen afslijtingspatronen van de kiezen.

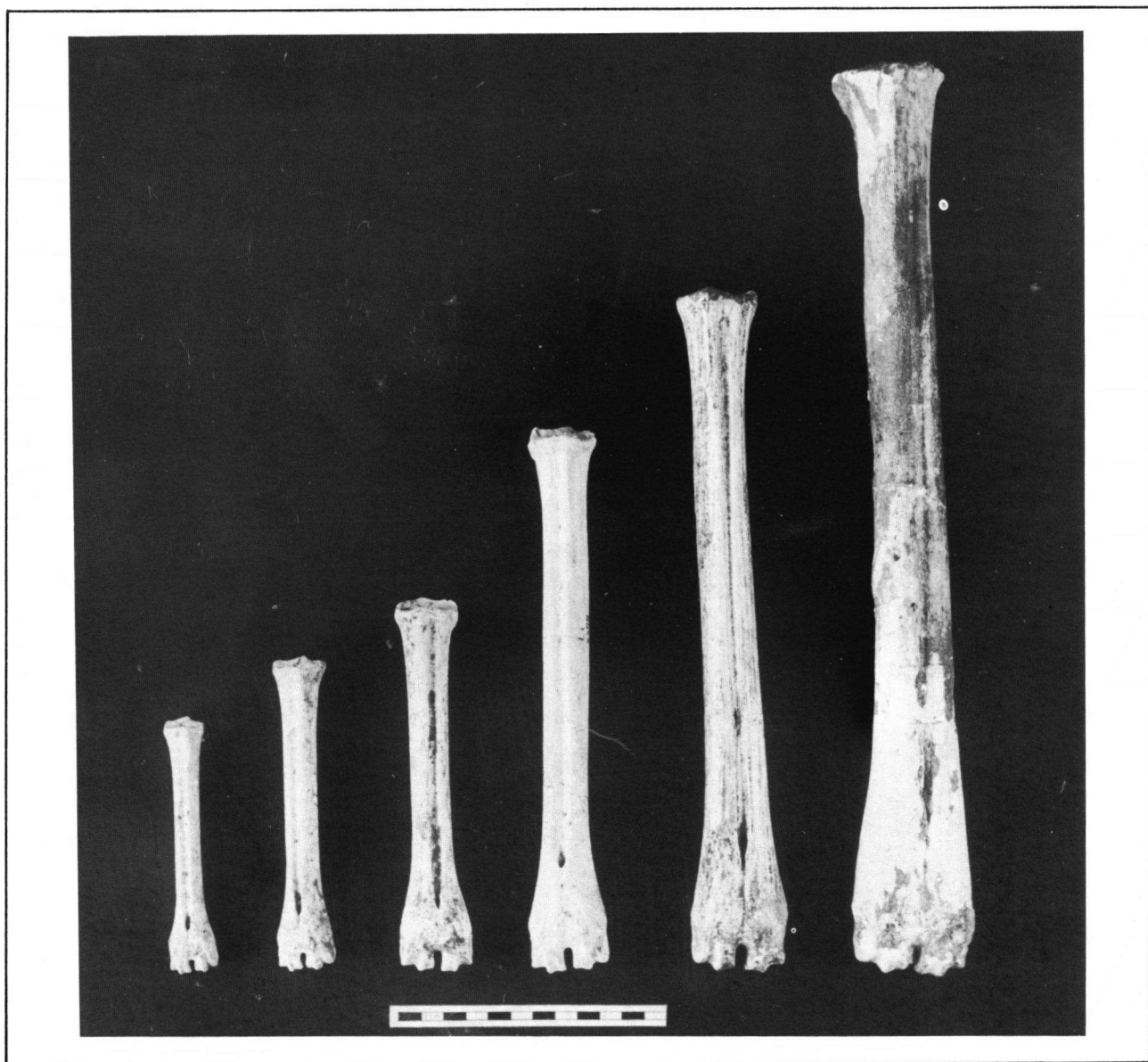


Fig. 3 Foto van de zes grootte-klassen in postcraniale skelet-elementen (metatarsalia).

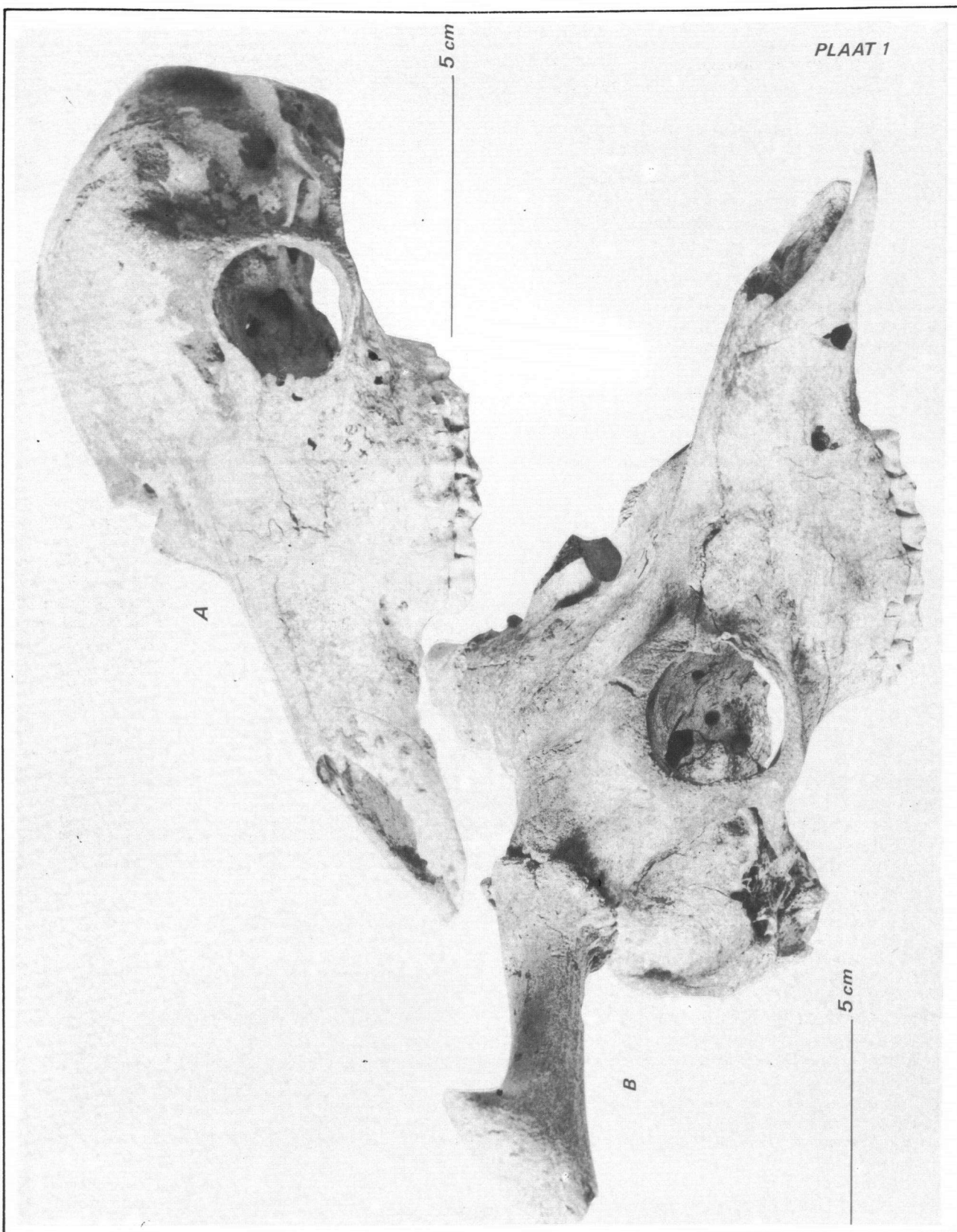
kiezen met en zonder cingulum en verder vijf geweytypen (plaat II). DE VOS (1984) concludeerde op grond van het postcraniale en craniale materiaal, dat er tenminste acht soorten herten op Kreta zijn geweest (zie ook SONDAAR, 1985, fig.10).

Deze soorten zijn: *Candiacervus ropalophorus* met een schouderhoogte van zo'n 40 cm. Van deze soort zijn vooral de geweien merkwaardig; ze zijn tamelijk lang voor zulke kleine dieren (zo'n 77 cm).

Candiacervus-soorten II. Op grond van de schedels worden in deze herten, met een schouderhoogte van ± 50 cm, drie soorten onderscheiden (*Candiacervus* sp. IIa, IIb en IIc).

Candiacervus cretensis; deze had een schouderhoogte van ± 65 cm; *Candiacervus rethymnensis* met een schouderhoogte van ± 90 cm en *Candiacervus* sp.V en sp. VI, met respectievelijk een schouderhoogte van ± 120 en ± 165 cm. De laatste soort is onlangs beschreven als *Cervus major* door BARBATO & PETRONIO (1986).

Opvallend is, dat van *Candiacervus ropalophorus* en *Candiacervus* spp. II het distale gedeelte van de poot verkort is. Ook van *Candiacervus cretensis* is het distale gedeelte verkort, maar iets minder dan in de voorgaande soorten. *Candiacervus rethymnensis* heeft een poot, die wat proporties be-



PLAAT I

A. Vrouwelijke schedel van *Candiacervus ropalophorus*;
 B. Mannelijke schedel van *Candiacervus species IIa*.

treft met vasteland-vormen overeenkomt, terwijl *Candiacervus* sp. V en *C. sp. VI* (= *Cervus major*) distale pootgedeelten hebben, die verlengd zijn. De metapoden van laatstgenoemde soorten zijn slanker dan elke vorm die zowel recent als fossiel op het vasteland gevonden wordt.

De otter

De otter van Kreta werd door SYMEONIDIS & SONDAAR in 1975, op basis van een schedel, beschreven als een nieuwe soort (*Isolalutra cretensis*). Gerard WILLEMSSEN (1980) gaf enige suggesties omtrent zijn leefwijze. Op basis van het postcraniale skelet veronderstelde hij (evenals SYMEONIDIS & SONDAAR in 1975), dat de otter in vergelijking met de recente *Lutra lutra* meer aangepast was aan het landleven, maar dat het nog steeds een goede zwemmer was. Verder was volgens WILLEMSSEN (1980) *Isolalutra* een schelpeter, maar het was niet geheel onmogelijk dat deze otter ook muizen at.

De spitsmuis

Jelle Reumer heeft onlangs in twee artikelen (REUMER, 1986 en REUMER & PAYNE, 1986) de spitsmuizen van Kreta beschreven. Al het fossiele materiaal behoort tot de soort *Crociodura zimmermanni*. Tijdens het Pleistoceen leefde deze soort over heel Kreta verspreid; we kennen resten uit maar liefst 14 vindplaatsen. Veel evolutie is er niet opgetreden: in tegenstelling tot het normale patroon bij kleine zoogdieren is de spitsmuis niet groter geworden gedurende het Pleistoceen. Toen de mens rond 1700-1500 v. Chr. een andere *Crociodura*-soort op Kreta introduceerde (*C. suaveolens*), is de pleistocene soort (en dat is ook uitzonderlijk) niet uitgestorven, maar heeft zich teruggetrokken in een ander milieu, nl. het gebergte, en is uit de lagere gedeelten van Kreta verdwenen. De nog levende *C. zimmermanni* is de enige overlevende soort van de endemische pleistocene fauna van Kreta.

Fig. 4 Range chart van de endemische pleistocene zoogdieren van Kreta.

Een uil

Een uil is beschreven door Peter WEESIE (1982) als nieuwe soort: *Athene cretensis*. Volgens hem heeft deze endemische vogel relatief verlengde poten gehad, waardoor hij beter aangepast zou zijn aan het leven op de grond (zie SONDAAR, 1985, fig.3). *Athene cretensis* zou zich gevoeld hebben met muizen, en dan speciaal de kleine muis *Mus minotaurus*, die in de vindplaatsen tezamen met de uil voorkomt.

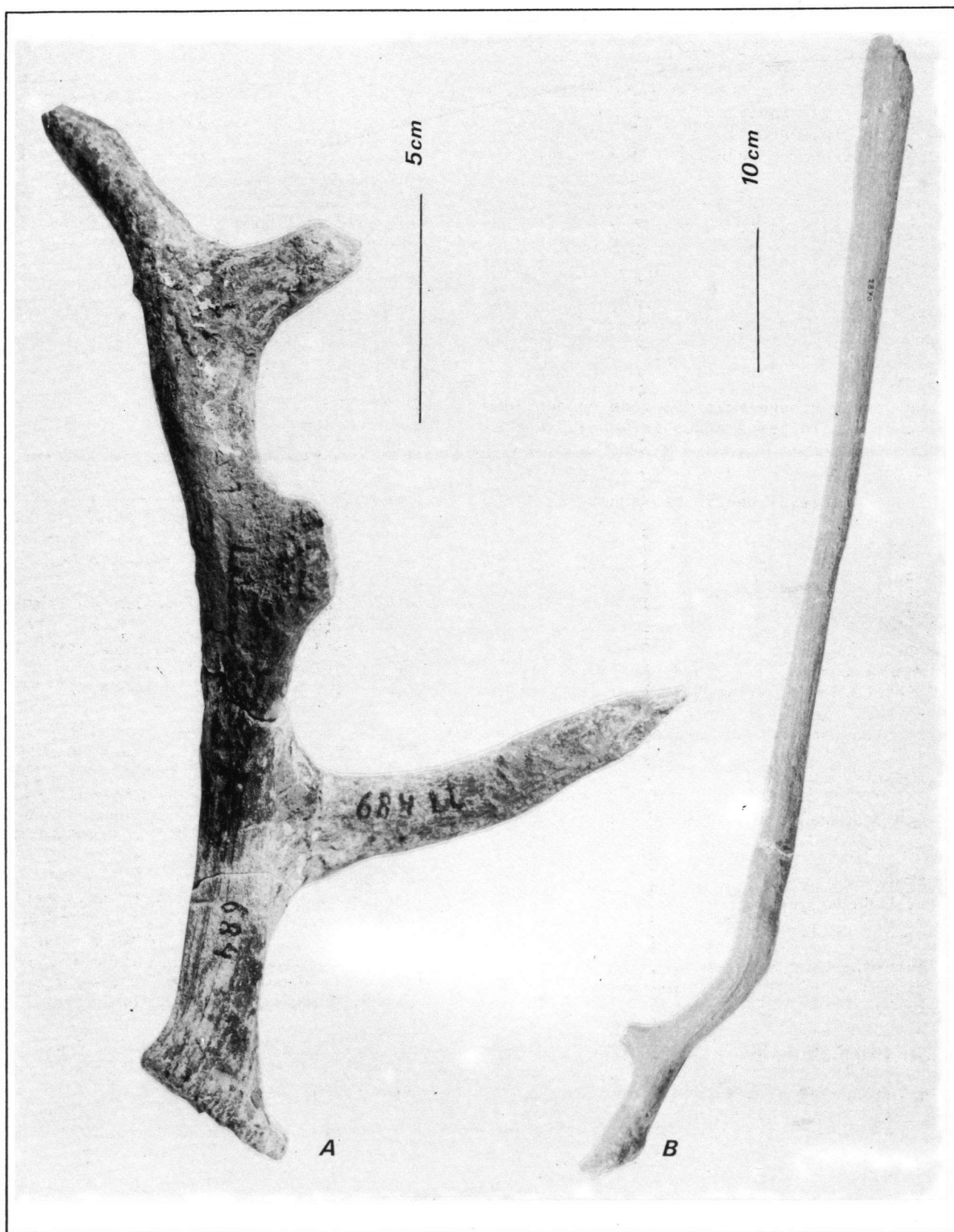
Andere fauna-elementen

Verder zijn er nog andere vogels (*Columba* sp., *Anser albifrons* en *Sula bussana*), een endemische schildpad (*Testudo marginata cretensis*) en een pad (*Bufo* cf. *viridis*) beschreven.

BIOSTRATIGRAFIE

Niet alle hertensoorten zijn tezamen in één vindplaats gevonden, soms één, soms twee en soms meer. Slechts in een paar vindplaatsen vinden we meer dan één lithostratigrafische éénheid. Deze vindplaatsen geven echter geen uitsluitsel omtrent de biostratigrafie binnen één grot. Een uitzondering hierop vormt Milatos 3, waar twee niveau's met ver-

Zones	Sub-zones	Range-zones	Deer species	Localities
			Localities	
Mus	<i>Mus minotaurus</i>		Gerani 2, Gerani 5, Gerani 6, Gerani 23, Gerani 4, Gerani 24, Bale Cave Like	
		<i>Elephas creutzburgi</i>	Mavro Mourli 4c Zourida Rethymnon fissure Kalo Chorafi Simonelli Cave	
		<i>Elephas antiquus</i>	Charoumbes 3	
			Charoumbes 2 Milatos 2 and 4 Milatos 3 upper Stavros Cave inside	
		<i>Mus batesi</i>	Stavros micro	
Kritimys	<i>Kritimys cretensis</i>		Milatos 3 lower Milatos 3 stalagmitic column	
		<i>Hippopotamus creutzburgi parvus</i>	Stavros macro Stavros Cave outside Kato Zakros	
		<i>Hippopotamus creutzburgi creutzburgi</i>	Charoumbes 5 Charoumbes 4 Katharo	
			Charoumbes A Xeros Milatos 1 Bali 2	
		<i>Elephas creticus</i>	Cape Melaka 1 Cape Melaka 3 Sitia 1	
	<i>Kritimys kiridus</i>			



PLAAT II Twee van de vijf geweitypen; B. Het gewei van *Candiacervus ropalophorus*.

schillende endemische muizen aanwezig zijn. In het onderste niveau worden de fossiele overblijfselen van het geslacht *Kritimys* aangetroffen, terwijl in het bovenste niveau kiezen van *Mus minotaurus* aanwezig zijn. MAYHEW (1977) concludeerde op grond hiervan dat de lagen met *Kritimys* ouder zijn dan die met *Mus minotaurus*.

Het is onmogelijk de vindplaatsen te correleren op grond van lithostratigrafie, omdat we te maken hebben met grottopvullingen, ingestorte grotten en een enkele spleetopvulling. Gebaseerd op de phylogenie van de muizen (MAYHEW, 1977), de nijlpaarden (KUSS, 1975a) en de olifanten (KUSS, 1973), kwam DE VOS (1984) tot de in fig.4 weergegeven biostratigrafie:

1. Er is een vroege *Kritimys*-zone en een late *Mus*-zone. In beide zones is *Crocidura zimmermanni* aanwezig. De *Kritimys*-zone eindigt als *Mus* binnenkomt.
2. In de *Kritimys*-zone is een oudere *Kritimys kiridus* sub-zone en een jongere *Kritimys catreus* sub-zone.
3. In de *Mus*-zone is een *Mus bateae* sub-zone en een *Mus minotaurus* sub-zone. De *Mus minotaurus* sub-zone is het jongst.
4. In de *Kritimys catreus* sub-zone kan een onderverdeling gemaakt worden, gebaseerd op het voorkomen van *Hippopotamus*. In het vroegste gedeelte van deze sub-zone ontbreekt *Hippopotamus*; dit hiaat wordt gevolgd door een *Hippopotamus creutzburgi* range-zone, een *Hippopotamus creutzburgi parvus* range-zone en tenslotte weer een gedeelte zonder *Hippopotamus*.
5. Er zijn drie soorten olifanten: *Elephas creticus* in de *Kritimys kiridus* sub-zone, *Elephas antiquus* en zijn kleinere afstamming *Elephas creutzburgi* in de *Mus minotaurus* sub-zone.
6. Overblijfselen van *Candiacervus* zijn aanwezig in zowel de *Kritimys*- als in de *Mus*-zone.

FAUNA-OPEENVOLGING

Op het vasteland is de fauna-opeenvolging een complex geheel, omdat ze van vele factoren afhankelijk is. De opeenvolging op eilanden is ogenschijnlijk minder complex, daar de factoren die een rol spelen overzichtelijker lijken te zijn. De belangrijkste factoren die de fauna-opeenvolging op eilanden beïnvloeden, zijn: 1) de geografie (de afstand tot het vasteland en de grootte van het eiland) en

het milieu; 2) de immigratie van nieuwe taxa en het uitsterven van reeds aanwezige taxa.

Veranderingen in de geografie moeten gedurende het Pleistoceen vaak plaatsgevonden hebben, met name veranderingen in het zeeniveau ten gevolge van de ijstijden. Dit kan op Kreta eenvoudig geconstateerd worden aan de hand van de vele terrassen (fig.5). Als het eiland te klein wordt ten gevolge van een hoog zeeniveau, kunnen taxa uitsterven; dit is misschien het geval geweest bij *Elephas creticus*. Aan de andere kant kan een daling van het zeeniveau vrijwel zeker geresulteerd hebben in een groter eiland, dat dicht bij het vasteland kwam te liggen; dit kon nieuwe invasies tot gevolg hebben.

Gebaseerd op de range-chart (fig.4) geeft DE VOS (1984) het volgende beeld van de fauna-opeenvolging op Kreta:

Waarschijnlijk één van de eerste zoogdieren die Kreta in het Pleistoceen bereikten, was de voorouder van *Kritimys* aff. *kiridus*. De volgende was de voorouder van het dwergolifantje *Elephas creticus*. Over wie de voorouder was, zijn de meningen verdeeld; sommigen noemen *Archidiskodon meridionalis*, terwijl anderen de voorkeur geven aan *Elephas antiquus* (zie voor de problematiek omtrent de naamgeving de boekbespreking van Dick Mol in *Cranium* 3,1 (1986), p.69). Gedurende de range van *Kritimys catreus* arriveerden het nijlpaard, de spitsmuis en het hert op het eiland. *Elephas creticus* is niet tezamen met *Hippopotamus* of het hert gevonden. Dus is het mogelijk dat de komst van het nijlpaard en het hert het uitsterven van *Elephas creticus* veroorzaakte, maar ook is het mogelijk dat dit veroorzaakt werd door een hoog zeeniveau gedurende een periode die correspondeert met een interglaciaal, waardoor het eiland te klein werd voor een populatie dwergolifanten. Waarschijnlijk zal de immigratie van het hert en het nijlpaard gedurende een met een glaciaal corresponderende periode hebben plaatsgevonden, toen het zeeniveau laag was. Het nijlpaard werd in de loop van de tijd kleiner. Latere invasies brachten *Mus* en de grote olifant, de laatste waarschijnlijk begeleid door andere hertensoorten. Binnen de herten vond een extreme radiatie plaats, die zich uitte in tenminste acht soorten. Het uitsterven van de unieke endemische fauna van Kreta is waarschijnlijk veroorzaakt door de mens, die zich ± 8000 v.Chr. op Kreta vestigde en een scala aan zoogdieren introduceerde. Dit leidde tot een geleidelijk verdwijnen van de oorspronkelijke fauna ten gevolge van jacht, concurrentie

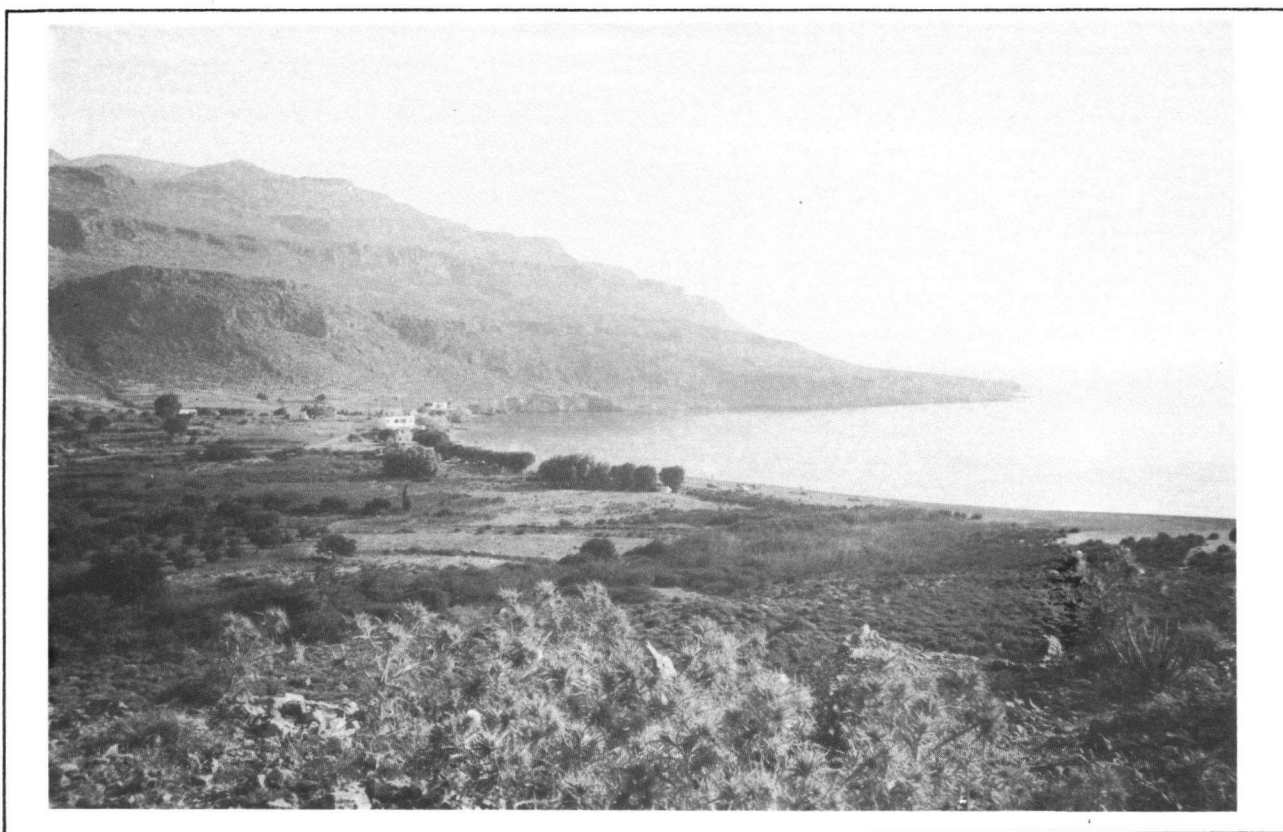


Fig. 5 De kust bij Kato-Zakros met terrassen.

tie, vernietiging van habitats, predatie, etc. Alleen de spitsmuis *Crocidura zimmermanni* heeft tot op heden weten te overleven.

DE RADIATIE VAN DE HERTEN

Nadat de olifanten, nijlpaarden en muizen op Kreta angekommen waren, begonnen ze te veranderen. Dit resulteerde in het kleiner worden van de grote zoogdieren en het groter worden van de muizen. Dit algemene patroon is waarschijnlijk ook geldig voor de herten, maar binnen deze groep vinden we een grotere variatie in grootte. Acht verschillende soorten kunnen worden herkend.

Het is nu verleidelijk om over de mogelijke manieren, waarop die acht soorten ontstaan zijn, te speculeren. Maar we moeten voorzichtig zijn, conclusies te trekken uit het beschikbare materiaal, omdat we fossielen van verschillende immigraties zouden kunnen vergelijken, die niets met elkaar te maken hebben, maar een overeenkomst vertonen in morfologie, veroorzaakt door parallele evolutie. Helaas is het materiaal vooral in de oudere vindplaatsen schaars.

Gebaseerd op het idee van SONDAAR & BOEK-SCHOTEN (1967), behandelden DE VOS & DERMITZAKIS (1985) een aantal alternatieve model-

len omtrent de evolutie van de herten. Hier zullen we vijf modellen behandelen.

1. Het model van één invasie gevolgd door één ontwikkeling (fig.6).

Sommige onderzoekers, bijv. MALATESTA (1980), veronderstelden dat er maar één invasie had plaatsgevonden en dat alle taxa afstamden van één enkele beginpopulatie. Na de aankomst van deze populatie begint een trend naar kleinere vormen, terwijl er tegelijkertijd veranderingen optreden in de morfologie van de postcraniale skelet-elementen en van de schedel.

We hebben moeite dit model te accepteren, omdat het inhoudt dat de grootste vormen het oudst zouden moeten zijn. Dit wordt weerlegd door het feit, dat in Bate-cave, een vindplaats die relatief jong is, de grootste vormen samen met de kleinste gevonden worden. MALATESTA (1980) verklaarde dergelijke vormen in jongere lagen als een genetische terugslag. Omdat dan de nakomelingen van een klein hert vier keer zo groot zouden moeten zijn als hun moeder, is deze verklaring onwaarschijnlijk. Verder - als dit model correct zou zijn - zou men per niveau, per vindplaats maar één vorm mogen aantreffen.

Dit wordt eveneens weerlegd door vondsten in de Bate-cave.

2. Het model van twee invasies gevolgd door twee ontwikkelingen (fig.7).

KUSS (1975b) veronderstelde dat er twee invasies hadden plaatsgevonden. De eerste invasie zou geleid hebben tot de dwergvorm *Candiacervus cretensis* en een tweede invasie tot een grotere soort, *Candiacervus rethymnensis*. Om de variatie in grootte binnen beide soorten te verklaren, veronderstelde KUSS (1975b) dat er binnen iedere soort een trend was tot kleiner worden. Ook dit model verklaart niet de aanwezigheid van drie of meer soorten per niveau per vindplaats.

3. Het model van één invasie gevolgd door één radiatie (fig.8).

Er zijn geen aanwijzingen dat de lagen van de vindplaatsen omgewoeld zijn. Daarom gaan we er van uit dat de verschillende taxa, die per laag samen gevonden worden, ook tezamen in dezelfde tijd hebben geleefd. Als de herten van één beginpopulatie afstammen, dan moet er één of andere radiatie hebben plaatsgevonden. Laten we veronderstellen, dat de directe voorouder van *Candiacervus rethymnensis*, die wat de proporties van het postcraniale skelet betreft nog het meest op de vormen van het vasteland lijkt, de eerste was die op Kreta aankwam. Dan moeten er twee groepen uit ontstaan zijn, te weten: een groep met zeer slanke metapoden (*Candiacervus* sp. V en sp. VI) en een groep met verkorte, massieve metapoden (*Candiacervus ropalophorus*, *Candiacervus* spp. II en *Candiacervus cretensis*). Binnen *Candiacervus* spp. II moeten we dan een verdere radiatie veronderstellen.

Dit model heeft een kans realistisch te zijn. We weten niet of de soortvorming is opgetreden ten gevolge van een zekere mate van isolatie van de verschillende populaties (zgn. allopatrische soortvorming), of dat er een me-

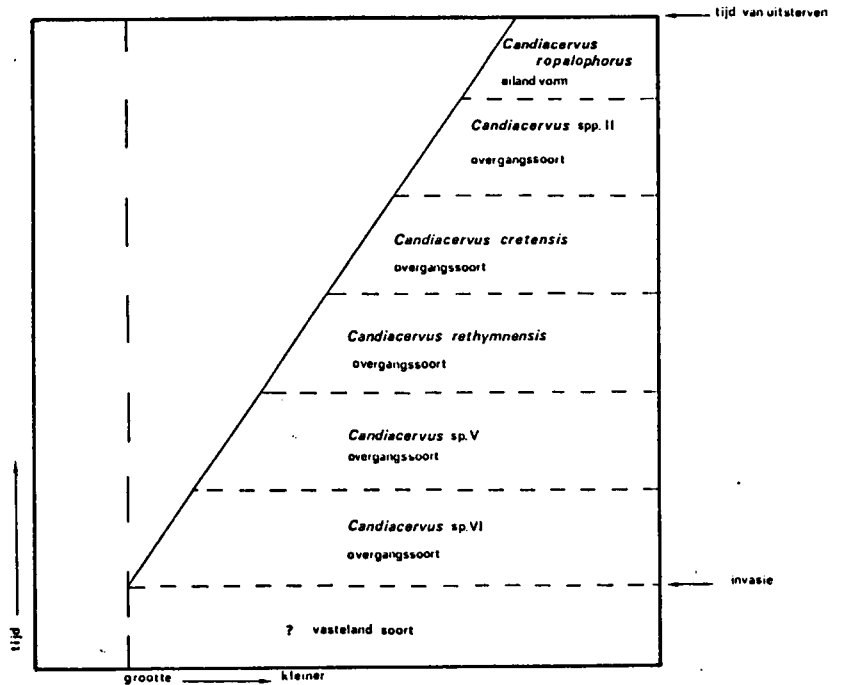
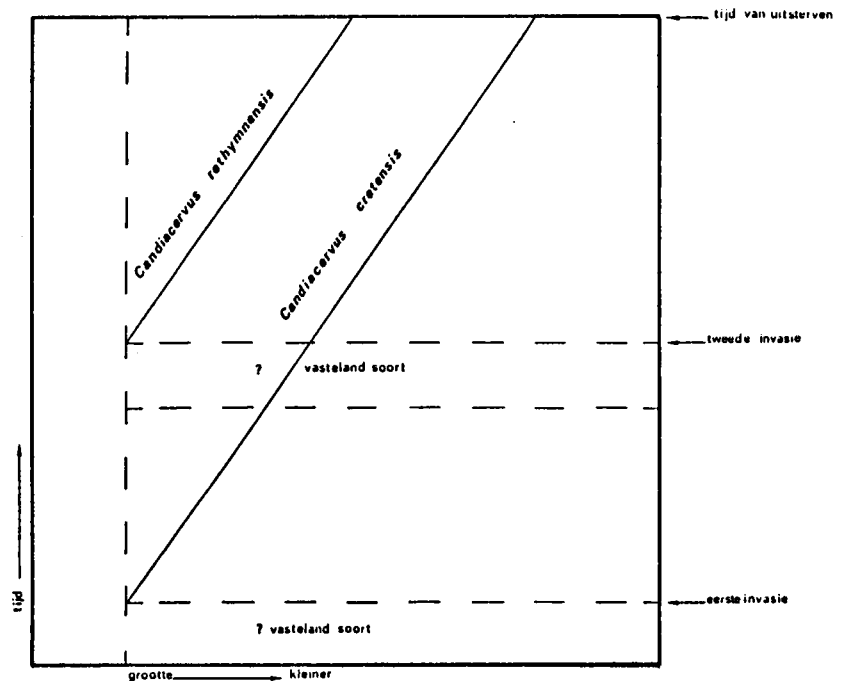


Fig. 6 Het model van één invasie gevolgd door één ontwikkeling.

Fig. 7 Het model van twee invasies gevolgd door twee radiaties.



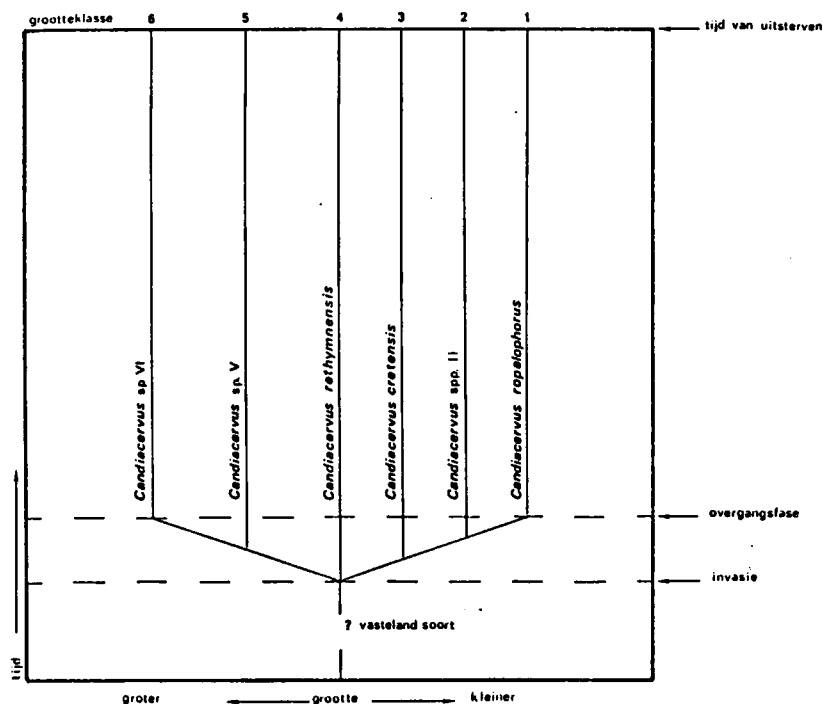
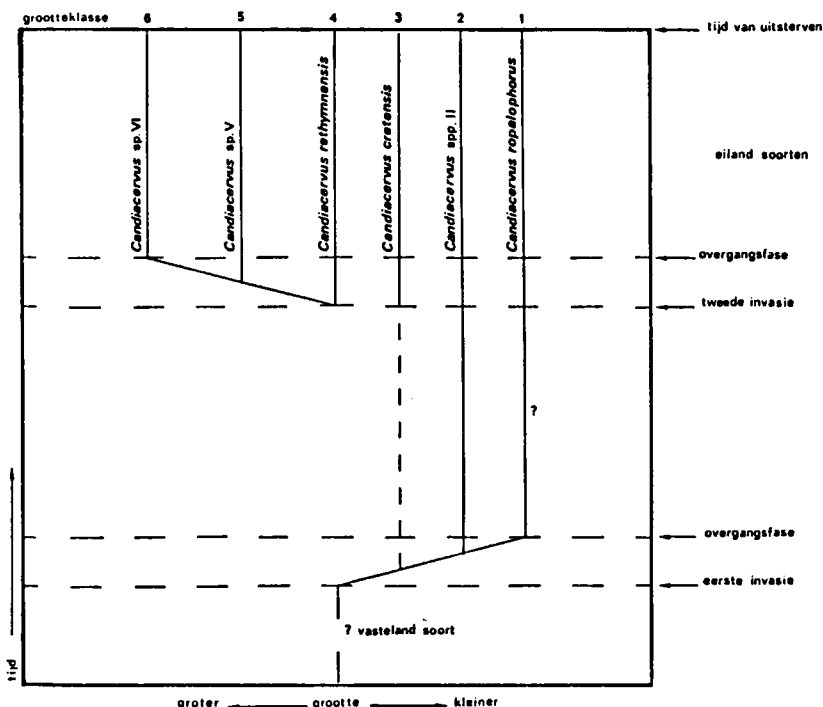


Fig. 8 Het model van één invasie gevolgd door één radiatie.

Fig. 9 Het model van twee invasies gevolgd door twee radiaties.



chanisme een rol speelde waarbij geen isolatie nodig was (zgn. sympatrische soortvorming). Een ander probleem is dat *Candiacervus rethymnensis*, de soort die nog het meest op een vorm van het vasteland lijkt, niet de eerste soort is die in onze biostratigrafische kolom verschijnt.

4. Het model van twee invasies gevolgd door twee radiaties (fig.9).

Na de eerste invasie van een algemene vasteland-vorm, treedt er evolutie op in de richting van kleinere worden. De range-chart fig.4 geeft geen duidelijke aanwijzingen voor een dergelijke radiatie gedurende deze periode, hoewel er wel kleinere vormen (*Candiacervus* sp. indet. en *Candiacervus* spp. II) aanwezig zijn. Een tweede invasie begint met vormen, die waarschijnlijk op *Candiacervus rethymnensis* lijken. Vanuit deze voorouder ontwikkelde zich de soort *Candiacervus rethymnensis*, waarbij het postcraniale skelet niet zoveel veranderde. Tevens kwamen uit deze hypothetische voorouder de soorten *Candiacervus* sp. V en VI voort, die metapoden kregen die veel slanker waren dan die van de vasteland-voorouder. Deze drie soorten leefden tezamen met de afstammelingen van de eerste invasie. Of *Candiacervus cretensis* zich vanuit de eerste of vanuit de tweede invasie ontwikkelde, is nog niet helemaal duidelijk. Ook dit model ziet er zeer realistisch uit.

5. Het model van meerdere invasies (fig.10).

Tenslotte kunnen we veronderstellen, dat er meer dan twee invasies hebben plaatsgevonden. Fig. 10 geeft het meest extreme geval weer, waarin zes invasies verondersteld worden. Voor dit model hebben we geen paleontologische en morfologische onderbouwing.

Zo blijft de keus tussen model 3 en 4. Omdat er aanwijzingen zijn dat er twee invasies hebben plaatsgevonden (resp. *Kritimys* en *Mus*, of resp. de dwergolifant en de grote olifant), lijkt ons model 4 het meest waarschijnlijke.

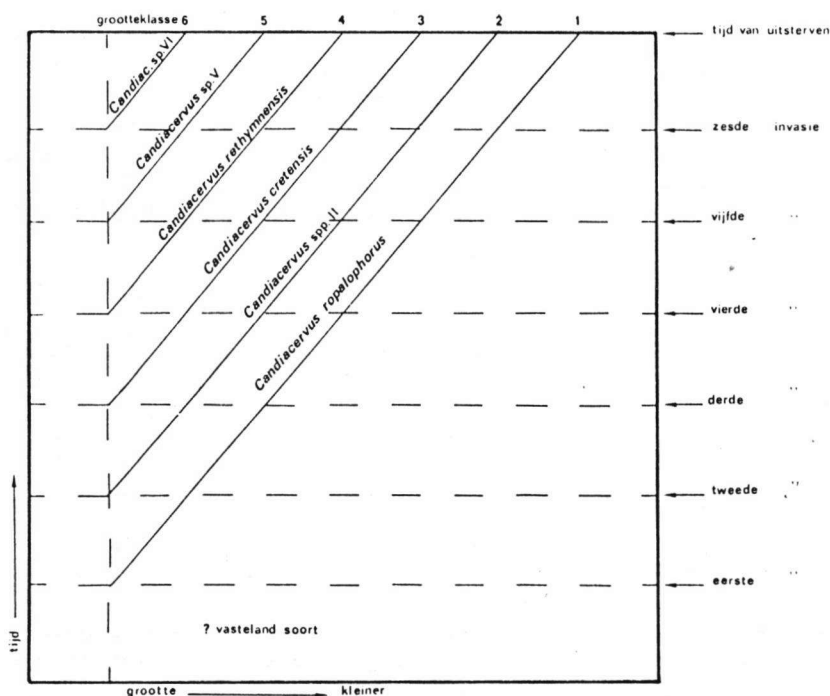


Fig. 10 Het model van meerdere invasies.

DANKWOORD

De schrijvers danken Dr. B. Theunissen en Dr. J.W.F. Reumer voor het kritisch doorlezen van het manuscript en hun commentaar. Jelle Reumer wordt bedankt voor het beschikbaar stellen van de gegevens betreffende de spitsmuizen. De Hr. R. van Zelst maakte de platen I en II, de Hr. W. Hartog maakte de foto fig. 3.

summary

Faunal evolution and radiation of the endemic deer of the Pleistocene of Crete.

The authors give a review of the Pleistocene fauna of Crete and its biostratigraphy. They present five possible models of the radiation of the many different forms of Cretan deer which are known:

1. One immigration and one evolutionary line. (fig.6)
2. Two immigrations and two evolutionary lines. (fig.7)
3. One immigration and one radiation. (fig.8)
4. Two immigrations and two radiations. (fig.9)
5. More than two immigrations. (fig.10)

It is concluded that model 4 is the most plausible.

LITERATUUR

- AZZAROLI, A., 1977: Considerazioni sui mammiferi delle isole Mediterranee. Boll. Zool. 44, 201-211, Padova
- BARBATO, L.C. & C. PETRONIO, 1986: *Cervus major* n. sp. of Bate (Rethymnon, Crete). Atti Acc. Lincei Mem. fis., S. VIII, vol. XVIII, fasc. 2, 59-100
- KOLFSCHOTEN, T. VAN & Y. VERVOORT-KERKHOFF, 1985: Nijlpaarden van Nederlandse bodem en uit de Noordzee. Cranium 2, 2, 36-44
- KUSS, S.E., 1973: Die pleistozänen Säugetierfaunen der ostmediterranen Inseln. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br. 93 (1-2), 49-71
- KUSS, S.E., 1975a: *Hippopotamus creutzburgi parvus* n. sp., ein pleistozanes Zwergflussspferd von der Insel Kreta. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br. 65 (1-2), 5-23
- KUSS, S.E., 1975b: Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpantos und Rhodos (Griechenland). Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br. 65 (1-2), 25-79
- MALATESTA, A., 1980: Dwarf deer and other late Pleistocene fauna of the "Simonelli" Cave in Crete. Quad. Accad. Naz. Lincei, Roma, 249, 1-128

- MAYHEW, D.F., 1977: The endemic Pleistocene murids of Crete I-II. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 80, 3, 182-214
- REUMER, J.W.F., 1986: Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species *Crocidura zimmermanni*. Bonner zoologische Beiträge 37, 3 (in druk)
- REUMER, J.W.F. & S. PAYNE, 1986: Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and Classical Kommos. Bonner zoologische Beiträge 37, 3 (in druk)
- SONDAAR, P.Y., 1971: Palaeozoogeography of the Pleistocene Mammals from the Aegean. In: A. STRID (ed.): Evolution in the Aegean. Opera Botanica 30, 60-70
- SONDAAR, P.Y., 1977: Insularity and its effect on mammal evolution. In: M.K. HECHT, P.C. GOODY & B.M. HECHT (eds.): Major patterns in vertebrate evolution, New York, 671-707
- SONDAAR, P.Y., 1985: Verdwenen leven van de Middellandse-Zeeëilanden. Cranium 2, 2, 44-56
- SONDAAR, P.Y. & G.J. BOEKSCHOTEN, 1967: Quaternary mammals in the South Aegean island arc with notes on other fossil mammals from the coastal regions of the Mediterranean. I-II. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, 7, 556-576 (Amsterdam)
- SYMEONIDIS, N. & P.Y. SONDAAR, 1975: A new otter from the Pleistocene of Crete. Ann. Geol. Pays Hellen. 27, 11-24
- VOS, J. DE, 1979: The endemic Pleistocene deer of Crete. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Amsterdam, B, 82, 1, 59-90
- VOS, J. DE, 1984: The endemic Pleistocene deer of Crete. Verh. der Kon. Ned. Akad. v. Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, 31, 1-100
- VOS, J. DE & M.D. DERMITZAKIS, 1985: Model proposals on the development of the Pleistocene deer of Crete. Abstracts E.U.G. Strassbourg, 1-4 April 1985, Terra Cognita 5, 2-3
- WEESIE, P.D.M., 1982: A Pleistocene endemic island form within the genus *Athene*: *Athene cretensis* s. dp. (Aves, Strigiformes) from Crete. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Amsterdam, B, 85, 323-336
- WILLEMSSEN, G.F., 1980: Comparative study of the functional morphology of some Lutrinae, especially *Lutra lutra*, *Lutrogale perspicillata* and the Pleistocene *Isolalutra cretensis*. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Amsterdam, B, 83, 289-326

ADRESSEN VAN DE AUTEURS

Dr. J. de Vos
Rijksmuseum van Natuurlijke Historie
Raamsteeg 2
Postbus 9517
2300 RA Leiden

Dr. M.D. Dermitzakis
University of Athens
Dept. of Geol. and Pal.
Panepistimiolis
Post-office Zografi
Athens (1760)
Greece