

Sulawesi (Celebes): faunistisch en geologisch ontmoetingspunt der aardschollen.

Gert van den Bergh
Instituut voor Aardwetenschappen, Utrecht

SAMENVATTING

De huidige fauna van het eiland Sulawesi (Celebes) vertoont een sterk endemisch karakter. Dit is het gevolg van de langdurige isolatie van het eiland zonder vastelandverbindingen. Ondanks zijn endemisch karakter is de fauna van Sulawesi relatief rijk aan soorten ten gevolge van het grote oppervlak van het eiland. Een fossiele fauna van Pliocene of Pleistocene ouderdom is bekend uit vindplaatsen op de zuidwestelijke arm van het eiland. Deze soortenarme endemische fauna, die sterk afwijkt van de recente fauna, heeft zich waarschijnlijk onder geïsoleerde omstandigheden ontwikkeld doordat de zuidwestelijke arm van Sulawesi destijds een apart eiland vormde. Van deze fossiele eilandfauna zijn slechts 4 zoogdiersoorten bekend: *Celebochoerus heekereni*, een endemisch varken en verder drie slurfdieren, *Elephas celebensis*, *Stegodon sompoensis* en *Stegodon cf. trigonocephalus*. *E. celebensis* en *S. sompoensis* zijn dwergvormen. Deze fossiele soorten zijn uitgestorven.

SUMMARY

The recent fauna of Sulawesi (Celebes) is strongly endemic. This is due to the long isolation of the island without the existence of landbridges. Despite its endemic character the fauna is relatively rich in species due to the large surface area of the island. A fossil Pliocene or Pleistocene fauna is known from a number of localities situated in the southwestern peninsula of the island. This endemic fauna is poor in species and differs much with regard to the recent fauna. This fossil fauna probably evolved under isolated circumstances, when the southwestern part of Sulawesi was separated from the remaining part of Sulawesi by a sea strait. Only four fossil mammals are known from this islandfauna: *Celebochoerus heekereni*, an endemic pig, and three proboscideans, *Elephas celebensis*, *Stegodon sompoensis* and *Stegodon cf. trigonocephalus*. *E. celebensis* and *S. sompoensis* are dwarfforms. All these fossil species have become extinct.

Inleiding

Sulawesi (het vroegere Celebes) is een tropisch eiland dat deel uit maakt van de geologisch zeer actieve Oost Indonesische Archipel. Oost Indonesië ligt precies op de plek waar drie schollen of platen van de aardkorst naar elkaar toe bewegen. Door de convergentie van deze drie platen - vanuit het noordwesten de Aziatische Plaat, vanuit het noordoosten de Pacifische Plaat en vanuit het zuiden de Australische Plaat - vindt er op het punt waar ze tegen elkaar botsen fragmentatie en deformatie plaats, met als resultaat een mozaïek van grotere en kleinere aardkorst-fragmenten (fig.1). Sommige van deze fragmenten zijn van de rand van het Australische Continent, waartoe ook Nieuw Guinea en het Sahul Plat behoren, afgebroken en noordoostwaarts gedreven. Deze continentale fragmenten worden gekenmerkt door een relatief dikke aardkorst en het oppervlak van deze aardkorstfragmenten ligt deels dicht onder, deels boven de zeespiegel zodat zij een eiland of eilandengroep vormen. Andere eilanden van de Oost-Indonesische Archipel zijn ontstaan door plooiing en opstuwning van oceanische korstfragmenten of door de opbouw van dikke pakketten vulkanische gesteentes. De complexe bewegingen van de aardkorst gaan nog steeds door.

Het enorme eilandrijk dat het gevolg is van deze aardkorst- bewegingen was en is een belangrijke barrière bij de verspreiding van landdieren en planten tus-

sen het Australische en Aziatische Continent. Komen de fauna's van Kalimantan (Borneo), Sumatra en Java in grote lijnen overeen met die van het zuidoost Aziatische vasteland, in Sulawesi en de Kleine Sunda Eilanden vinden we een sterke verarming van niet alleen de placentale zoogdieren (Eutheria) maar ook van andere diergroepen die hun oorsprongsgebied in zuidoost Azië hebben. Deze verarming neemt toe hoe verder oostelijk we kijken. Zo ontbreken in Nieuw-Guinea inheemse placentale zoogdieren behalve de knaagdieren. Kijken we naar de buideldieren (Marsupialia) dan valt op dat de meest oostelijk gelegen eilanden doorgaans nog wel een paar soorten rijk zijn, maar dat Sulawesi het meest westelijk gelegen eiland is dat nog door buideldieren bereikt is.

Alfred Russel Wallace, een verzamelaar van exotische diersoorten uit de vorige eeuw, was het op grond van zijn bevindingen in Indonesië reeds opgevallen dat er dwars door het Indonesische eilandrijk een belangrijke zoögeografische barrière liep en hij plaatste een grenslijn tussen wat hij als twee verschillende faunaeenheden beschouwde. Deze grens liep over zee tussen enerzijds de Filippijnen, Kalimantan (Borneo) en Bali in het westen en anderzijds Sulawesi en Lombok, en zou bekendheid krijgen als de Wallace Lijn. Later werd het verloop van deze zoögeografische grens in twijfel ge-

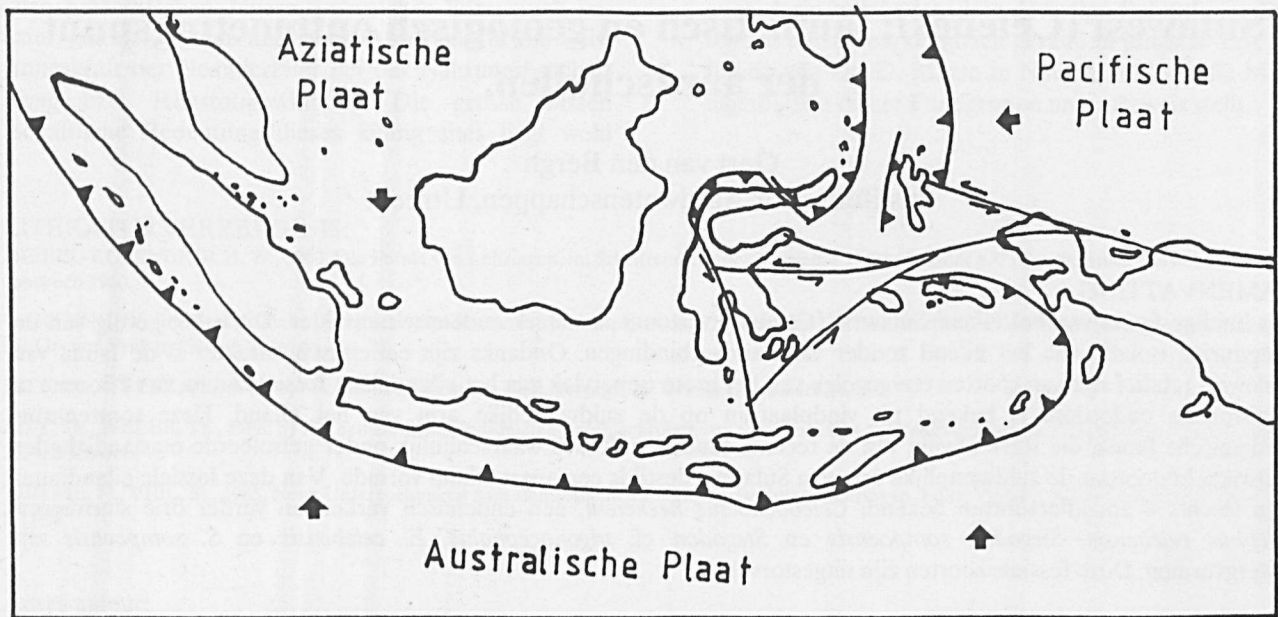


Fig. 1. Kaartje waarop de bewegingsrichtingen van de diverse aardplaten in de Indonesische regio zijn aangegeven. De getande lijnen geven de plaatsen aan waar de ene aardplaat onder de andere schuift (subductiezones). Ook zijn belangrijke breuken aangegeven waarlangs diverse aardkorstfragmenten langs elkaar heen schuiven. De snelheden waarmee de platen onder - en langs elkaar schuiven zijn vergelijkbaar met de groeijsnelheid van een vingernagel.

Fig. 1 Map showing movements in the Indonesian regio. The lines are indicating subductionzones. The speed of the movements are comparable to the growth of a fingernail.

trokken, met name wat betreft de vraag of de Filipijnen nu ten oosten of ten westen van deze lijn zou moeten liggen. Er werden nog meer grenslijnen getrokken waarbij elke onderzoeker die een verschillende diergroep bestudeerde een andere voorkeur voor het verloop van de zoögeografische scheidslijn bleek te hebben. Waar men de grens of grenzen echter ook legt, belangrijk is dat er in oostelijke richting steeds minder soorten van zuidoost Aziatische oorsprong voorkomen en in westelijke richting steeds minder soorten van Australische origine.

In het nu volgende stuk zal aandacht worden besteed aan de recente en fossiele inheemse zoogdierfauna's van het eiland Sulawesi. Vervolgens zal het ontstaan van deze fauna's aan bod komen, waarbij de geologische geschiedenis van Sulawesi een belangrijke rol blijkt te hebben gespeeld. Een en ander is naar aanleiding van recente onderzoeken op Sulawesi naar de fauna evolutie op het eiland, uitgevoerd door een groep van geologen en paleontologen van de Geologische Dienst van Indonesië, het Instituut voor Aardwetenschappen te Utrecht en het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden.

Recente fauna

De samenstelling van de recent op het eiland voorkomende zoogdierfauna (maar ook van andere vertebraten en de flora en insectenwereld) is sterk verarmd ten opzichte van die van het Aziatische vasteland. Momenteel zijn er 122 zoogdiersoorten bekend van Sulawesi. De voorouders van deze soorten hebben allemaal een

oorsprongsgebied in Azië gehad, behalve 3 buideldiersoorten van het genus *Phalanger* (kuskus), die van Australische origine zijn. Een relatief groot aantal (ongeveer zeventig procent) van de zoogdiersoorten op Sulawesi is endemisch (MUSSEY, 1987), d.w.z. dat ze geen verspreidingsgebied buiten het eiland hebben. Zo komen er diverse soorten ratten en muizen voor die grotendeels het gevolg moeten zijn van een radiatie op het eiland zelf. Op grond van deze gegevens lijkt het zeer waarschijnlijk dat het eiland reeds lang geïsoleerd is geweest van het vasteland.

Van de niet-vliegende endemische zoogdieren vertonen velen in vergelijking met verwante soorten van het vasteland meestal nog oorspronkelijke kenmerken. Een mooi voorbeeld hiervan is de babirusa (*Babyrousa babyrussa*), oftewel het "hert-varken". Deze varkensachtige, die als enige bekende soort binnen een aparte subfamilie, de Babyrousinae, wordt geklassificeerd, dankt zijn naam aan het feit dat bij de mannetjes de bovenkaakshoektanden niet omlaag maar omhoog gericht zijn. De hoektanden groeien door de huid heen omhoog en zijn naar achteren gekromd, zodat het lijkt alsof er kleine geweitjes op de snuit staan. Ook de lange slanke poten van de babirusa doen meer aan herten dan aan varkens denken. De babirusa vertoont enkele oorspronkelijke kenmerken, zoals een relatief klein hersenvolume en een primitieve structuur van de kiezen. Daarnaast bezit hij een aantal gespecialiseerde kenmerken zoals de reeds vermelde stand van de bovenste hoektanden en een gecompliceerde maag, die erop duiden dat deze vorm al vroeg van de overige varkensachtige

gen is afgescheiden, volgens THENIUS (1970) mogelijk al tijdens het Oligoceen. Van de tussenliggende periode is niets bekend en het is zeer goed mogelijk dat de voorouders van de babirusa al zeer lange tijd geïsoleerd op Sulawesi hebben geleefd. De opmerkelijke slagstanden, die alleen bij de mannetjes ontwikkeld zijn, worden gebruikt in de strijd tussen rivalen onderling (WHITTEN *et al.*, 1987; zie fig.2).

Een andere opmerkelijke zoogdiersoort van Sulawesi is de anoa, een dwergbuffel waarvan maar relatief weinig



Fig. 2. Twee babirusa mannetjes in gevecht. Met de gekromde bovenkaaks hoektanden wordt bij confrontaties getracht om de tegenstander vast te haken bij zijn onderkaaks hoektanden en hem zo te ontwapenen. Het bevooroordeelde mannetje kan nu de tegenstander in de hals porren (naar WHITTEN *et al.*, 1987).

Fig. 2 Two fighting barbusa males. The bended upper canines are used to disarm the opponent (from WHITTEN *et al.*, 1987).

bekend is. Er zijn twee aparte soorten binnen het subgenus *Anoa* te onderscheiden, namelijk een laagland variant met een schouderhoogte van één meter en een driehoekige hoornpitdoorsnede (*Bubalus (Anoa) depressicornis*, tevens de grootste zoogdiersoort van het eiland), en een bergvariant die iets kleiner is en waarbij de hoornpitten een ronde omtrek vertonen (*Bubalus (Anoa) quarlesi*). Door sommigen worden beide typen echter als twee ondersoorten beschouwd. De anoa is nauw verwant aan de fossiele waterbuffel van Java, *Bubalus paleokerabau*, en de recente gedomesticeerde waterbuffel, *Bubalus bubalis* (dit is de bekende soort die bij de rijstbouw ingezet wordt). In vergelijking met de waterbuffels hebben de anoa's relatief kleine hoorntjes, die niet zijwaarts gericht zijn zoals bij de waterbuffels, maar achterwaarts. Dit is geheel anders dan bij de dwerg waterbuffel van het Philippijnse eiland Mindoro, *Bubalus mindorensis*, die morfologisch op een miniatuur waterbuffel lijkt en zich dus later lijkt te hebben afgesplitst van de tak die voert naar de recente waterbuffel. De jongste gemeenschappelijke voorouder van de anoa en de waterbuffel is volgens PILGRIM (1937)

Proamphibos, bekend uit Plio- en Onder-Pleistocene afzettingen van de Siwaliks.

Vermeldenswaard is verder het voorkomen van vier verschillende soorten makaken en nog eens drie subsoorten op Sulawesi, waarbij de soort die op de zuidwestelijke arm voorkomt, *Macacus maura*, in meerdere mate afwijkt van de drie overige soorten op het eiland, die nauw met elkaar verwant zijn. *Macacus maura* heeft een kortere snuit dan de overige drie soorten en komt qua bouwplan meer overeen met de typische makaakvormen. Volgens GROVES (1980) zou *M. maura* het dichtst bij de voorouderlijke populatie op Sulawesi staan. Uit recente waarnemingen is gebleken dat *M. maura* onder natuurlijke omstandigheden hybridiseert (= kruising van twee soorten) met *M. tonkeana*, die in Centraal Sulawesi voorkomt. Op het mogelijke ontstaan van de radiatie binnen de makaken op Sulawesi zal later worden teruggekomen.

Laat Pleistocene fauna

Subfossiele zoogdierresten uit Sulawesi zijn bekend van verscheidene grotten op een tiental kilometer ten noordoosten van Ujung Pandang (fig.3). In deze grotten zijn faunaresten gevonden in associatie met werktuigen en menselijke resten, bekend als de Toalische Cultuur. In de meest nauwkeurig opgegraven grot, de Vogelgrot oftewel Leang Burung, wezen dateringen op onverwacht hoge ouderdommen, namelijk tussen 19000 en 31000 jaar geleden (GLOVER, 1981). De zoogdierresten afkomstig uit de diverse grotten komen overeen met recente faunaelementen, zoals verscheidene soorten ratten, twee van de drie recent op het eiland voorkomende *Phalanger* soorten, anoa's, de sulawesische civetkat *Macrogalidia musschenbroekii*, *Macacus maura*, *Babyrousa babyrussa* en een ander nog niet eerder vermeld endemisch varken, *Sus celebensis* (HOOIJER, 1950).

Plio-Pleistocene fauna

Op Sulawesi zijn fossiele zoogdieren gevonden die waarschijnlijk al tijdens het Laat Pliocene leefden en ergens in het Pleistoceen zijn uitgestorven. De betreffende fossiele fauna is alleen bekend van vindplaatsen in de zuidwestelijke arm van het eiland op ongeveer honderd kilometer ten noordoosten van de hoofdstad Ujung Pandang. De fossielen zijn afkomstig uit scheefgestelde rivierafzettingen van de Wallanae Formatie, die aan de oppervlakte treden in de vallei van de Wallanae Rivier (fig.3). Aanvankelijk werden ze in verband gebracht met in hetzelfde gebied gevonden stenen werktuigen, bekend als de Tjabenge Industrie. Later is echter gesuggereerd door BARTSTRA (1977) en bevestigd tijdens onderzoeken begin dit jaar, dat deze stenen werktuigen afkomstig zijn uit jongere rivierterrassen, die de scheefgestelde fossielhoudende lagen hoekdiscordant bedekken (d.w.z. dat de lagen van beide formaties een hoek met elkaar maken en er dus tussen de afzetting van de Wallanae Formatie en de rivierterrassen een deformatiefase moet hebben plaatsgevon-

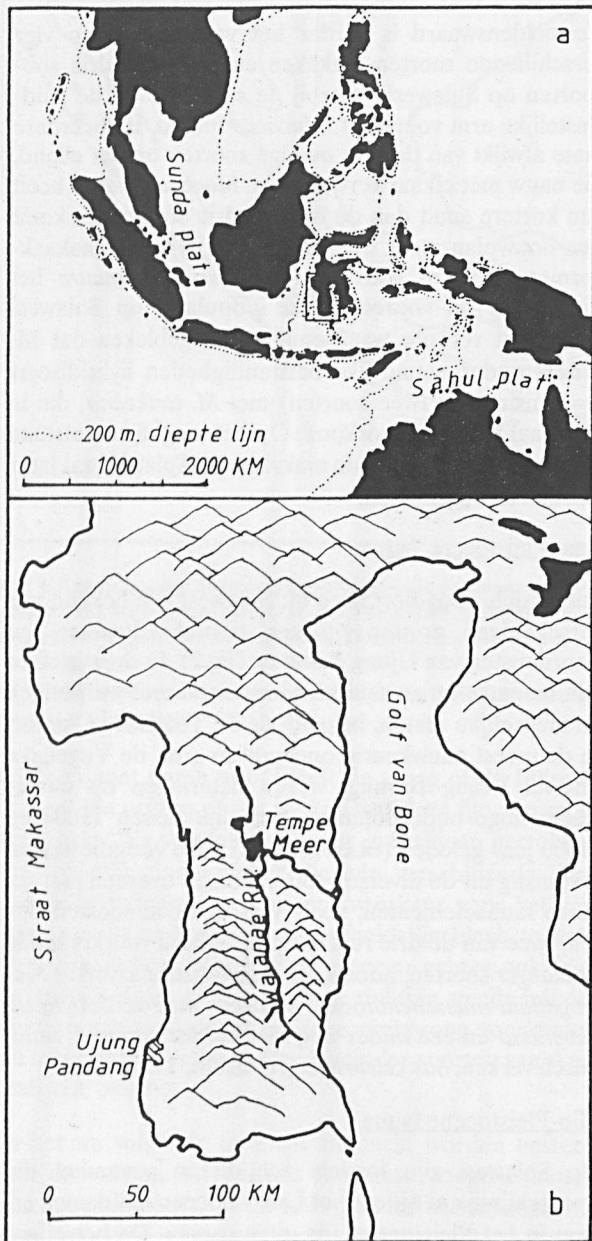


Fig. 3a Kaartje waarop de 200 meter dieptelijn is aangegeven. Tijdens de laagste zeespiegelstanden gedurende het Pleistoceen waren Java, Sumatra en Kalimantan verbonden met de rest van zuidoost Azië tot een grote landmassa. Ook Australië en Irian Jaya vormden een landmassa, terwijl Sulawesi een eiland bleef.

Fig. 3b Detailkaartje van de zuidwestelijke arm van het eiland Sulawesi.

Fig. 3a Map showing the line of 200 m. depth. During the lowest surface of the sea of the Pleistocene Java, Sumatra and Kalimantan were connected to South East Asia. Sulawesi was an island.

Fig. 3b Detailed map of the southwest part of the island Sulawesi.

den). De typologie van de oudste werktuigen uit het hoogste rivierterras is nog zeer ruw en komt niet overeen met die van Leang Burung en heeft derhalve een grotere ouderdom dan 30.000 jaar (GLOVER, 1981).

Ook lijkt het er op dat er fossielen aanwezig zijn in de rivierterrassen die de scheefgestelde Wallanae Formatie lokaal afdekken en waarin de stenen werktuigen van de Tjabenge Industrie gevonden zijn. Dit zijn echter ofwel geërodeerde en verspoelde fossielen, oorspronkelijk afkomstig uit de onderliggende lagen van de Wallanae Formatie, ofwel subfossiele resten van recent nog voorkomende dieren, zoals anoa. Deze laatstgenoemde subfossielen hebben een heel andere fossilisatietype dan de zwaar gesilificeerde fossielen afkomstig uit de Wallanae Formatie, die nu besproken zullen worden.

In een serie artikelen heeft Hooijer sinds 1948 de fossiele diersoorten afkomstig uit dit gebied beschreven. Onder de niet-zoogdieren treffen we een reuzeland-schildpad, *Geochelone atlas*, aan, die bijna twee meter lang werd. Dergelijke reuzen van schildpadden treffen we vaker aan op eilanden (denk maar aan de reuzeschildpadden van de Galapagos Eilanden). Verder zijn resten van een kleinere waterschildpad en van een krokodil beschreven. Van de vier fossiele zoogdieren van Sulawesi behoren er drie tot de orde der slurfdieren (Proboscidea) en één tot de varkens (Suidae).

Het fossiele varken, *Celebochoerus heekereni*, was zeer groot. Dit varken wordt wel tot de subfamilie van de Suinae gerekend, maar geldt als enige bekende soort binnen zijn genus. *Celebochoerus* was niet de directe voorouder van de babirusa. Als voorouder wordt wel *Propotamochoerus* verondersteld, bekend uit de Siwaliks van het Indiaas-Pakistaanse subcontinent (THENIUS, 1970). Vooral de mannetjes van *Celebochoerus* hadden in de bovenkaken enorme gekromde slagstanden met een driehoekige doorsnede, die zijwaarts uit de bovenkaken staken. De molaren vertonen een simpele structuur met relatief weinig knobbels, meer lijkend op het lophodonte kiestype met dwarsrichels dan op het voor varkens kenmerkende bunodont- of knobbelkiestype.

De drie fossiele slurfdieren zijn een dwergolifant ("*Elephas*" *celebensis*), een dwergstegodont (*Stegodon sompoensis*) en een grote stegodont. De laatste vertoont gelijkenis met *Stegodon trigonocephalus*, die van diverse Pleistocene vindplaatsen op Java bekend is en waarvan verwante vormen zich ook op de eilanden Flores en Timor ontwikkeld hebben. De stegodonten behoren tot een tamelijk conservatieve groep van laagkronige slurfdieren met wigvormige kieslamellen. Zij hebben hun ontwikkeling gedurende het Plio-Pleistoceen voornamelijk in Azië doorgemaakt, terwijl de echte olifanten zich zowel in Afrika als in Eurazië hebben ontwikkeld, waarbij ze in de loop der evolutie steeds hoogkronigere kiezen hebben ontwikkeld.

De grote rijkdom aan fossiele olifantachtigen op een eiland als Sulawesi is niet verwonderlijk gezien het feit dat olifanten zeer goede zwemmers zijn. Het is trouwens ook waargenomen dat babirusa's zeer goede zwemmers zijn en soms zeeëngtes tussen Sulawesi en de

kleinere eilanden voor de kust overzwemmen. Ook de aan de anoa's verwante waterbuffels zijn zoals de naam al aangeeft grote waterliefhebbers, en het is dan ook waarschijnlijk geen toeval dat juist deze groepen grote zoogdieren het eiland Sulawesi bereikt kunnen hebben.

De dwergolifant van Sulawesi, "*Elephas celebensis*" heeft relatief hoogkronige kiezen (de kieslamellen zijn hoger dan breed) en is in dit opzicht dus tamelijk geavanceerd. Hij vertoont echter ook een aantal oorspronkelijke kenmerken. Zo is er een onderkaak bekend waarin een alveole voor een stoottand aanwezig is (fig.4). Ook zijn er losse fragmenten van deze onderkaaksstoottanden gevonden, die zich onderscheiden van de ronde bovenkaaksstoottanden doordat ze zijn afgeplat met een groeve aan de bovenkant. Ze doen enigszins denken aan de platte onderkaaksstoottanden van de Amybelodonten, een groep van Mastodonten die in het Mioceen leefden. Onderkaaksstoottanden bestaan bij de orde van de slurfdieren net als de bovenkaaksstoottanden uit

verlengde snijtanden. In de onderkaak zijn ze een algemeen verschijnsel bij de familie van de Mastodonten maar ontbreken bij de geavanceerde echte olifanten, zoals bij de twee recent nog levende olifantensoorten en de mammoet. Er zijn echter ook onderkaken van "*Elephas celebensis*" zonder stoottanden gevonden, en de vraag is of dit verklaard moet worden als een sexueel dimorfisme (een verschil tussen mannetjes en vrouwtjes) of dat het bezit van onderkaaksstoottanden in de loop der tijd verloren is gegaan bij deze olifanten. Dit zou nader uitgezocht moeten worden door meer materiaal te verzamelen waarvan dan precies de stratigrafische positie bepaald zou moeten worden. Het fossielhoudende pakket is 200 meter dik en representeert vele tienduizenden jaren waarin evolutionaire trends zich kunnen hebben afgespeeld.

Van "*Elephas celebensis*" zijn ook premolaren beschreven (HOOLJER, 1953). De aanwezigheid van premolaren is een ander oorspronkelijk kenmerk. Ze ontbreken bij

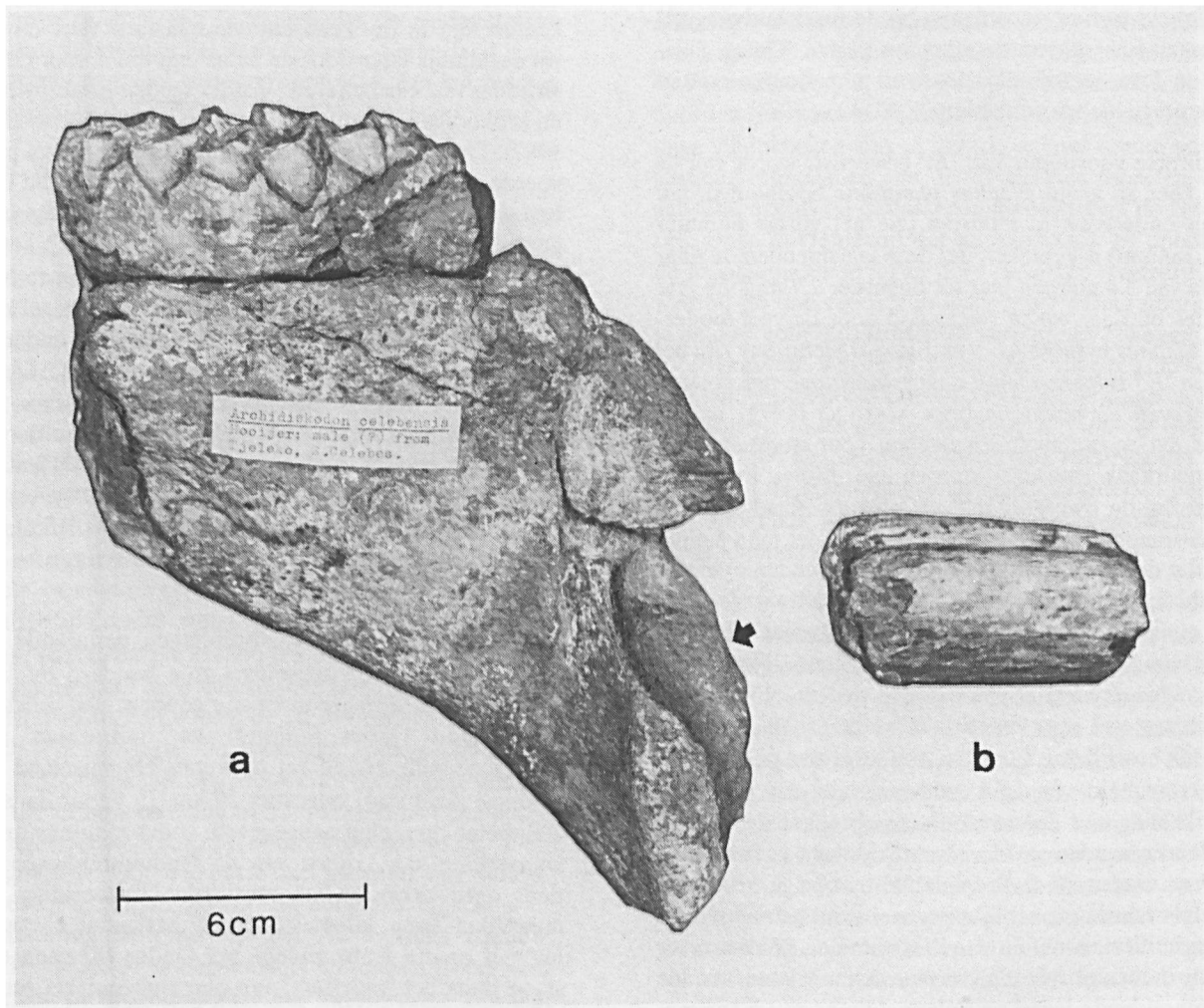


Fig. 4. *Elephas celebensis*: a) Linker onderkaak met m2 en alveole (pijl) voor functionele stoottanden. b) Fragment van een afgeplatte onderkaaks stoottand. Aan de bovenzijde loopt een groeve in de lengterichting van de stoottand.

Fig. 4 *Elephas celebensis*: a) Left mandibula with m2 and alveole (arrow) of canine. b) Fragment of a flattened lower canine. The upperside showing a longitudinal groove.

de geavanceerde olifanten. Zo wordt bij de "horizontale" tandwisseling van de recent levende olifanten elke melkkies geleidelijk opgevolgd door de volgende melkkies, die naar voren schuift en de voorgaande melkkies wanneer deze vrijwel geheel is afgesleten uit de kaak duwt. Op dezelfde manier wordt de vierde melkkies door de eerste ware kies vervangen enzovoort. Bij de geavanceerde olifanten wordt de derde of vierde melkkies echter niet meer "verticaal" gewisseld door premolaren zoals bij "*E. celebensis*" het geval was. Morphologisch vertonen de premolaren en de melkmolaren van "*E. celebensis*" doorgaans een duidelijk te onderscheiden mediane snede die de kies in de lengterichting in tweeën deelt. Dit doet enigszins denken aan mastodont kiezen, hoewel de pre- en melkmolaren van "*E. celebensis*" veel hoogkroniger zijn dan de mastodont kiezen. Ook de ware molaren zijn zoals reeds opgemerkt tamelijk hoogkronig. Deze hoogkronigheid is in dit geval waarschijnlijk een aanpassing aan het eilandbestaan, waar door de omstandigheden gedwongen relatief veel hard voedsel werd gegeten. Dezelfde trend naar hoogkronigheid treffen we ook aan bij de fossiele dwergstegodonten bekend van de eilanden Flores, Timor, Sulawesi en Java, terwijl alle vasteland stegodonten relatief laagkronig kiezen behielden (SONDAAR, 1984).

Als directe voorouder van "*E. celebensis*" wordt wel de twee keer zo grote *Elephas planifrons* beschouwd. Uit recent onderzoek in Pakistan (zie het vorige nummer van Cranium) is gebleken dat deze laatstgenoemde daar leefde van 3.4 miljoen jaar tot ongeveer 2.7 miljoen jaar geleden en daar wordt opgevolgd door de veel modernere *Elephas hysudricus*. Van *Elephas planifrons* zijn net als van "*E. celebensis*" ook enkele zeldzame premolaren beschreven en tevens is door MAGLIO (1973) aangetoond dat er rudimentaire alveoles voor stoottanden in de onderkaak aanwezig kunnen zijn. Indien men aanneemt dat de dwergolifant van Sulawesi daadwerkelijk af zou stammen van *E. planifrons* dan moet men aannemen dat de verdwenen onderkaaksstoottanden opnieuw verschenen zouden zijn bij de ervan afstammende soort (het opnieuw verschijnen van een verdwenen kenmerk wordt atavisme genoemd). Veel waarschijnlijker is dat "*E. celebensis*" afstamt van een nog oudere olifantachtige die nog wel over functionele stoottanden in de onderkaak beschikten. In dit laatste geval zou de relatieve hoogkronigheid van "*E. celebensis*" als een parallelle ontwikkeling met de ware olifanten beschouwd moeten worden en zouden we deze soort dus niet in het genus *Elephas* mogen onderbrengen. Uit onlangs gevonden schedels van de soort blijkt eveneens dat *celebensis* van een primitievere olifant moet afstammen. Wanneer er betere dateringen beschikbaar zouden komen van de fossielhoudende lagen op Sulawesi en er zou meer materiaal beschikbaar komen in stratigrafisch opeenvolgende posities, dan zouden er beter gefundeerde uitspraken gedaan kunnen worden omtrent de afstamming van "*E. celebensis*".

Wat betreft de andere fossiele slurfdieren van Sulawesi, de dwergvorm *Stegodon sompoensis* en de grote stegodont, dient nog veel te worden uitgezocht. Doordat de exacte stratigrafische positie van de tot nu toe beschreven fossielen niet bekend is, is het zeer moeilijk om te bepalen of er een continue reeks van steeds kleiner wordende stegodonten bestaat of dat er bijvoorbeeld meerdere migraties naar Sulawesi zijn geweest. Het is trouwens nog maar de vraag in hoeverre de diverse nu bekende fossiele diersoorten tegelijkertijd op het eiland geleefd hebben.

Karakter van de fauna's

Gesteld kan worden dat de huidige fauna een ongebalanceerde endemische eilandfauna is. Veertig procent van de oorspronkelijk op het eiland voorkomende zoogdiersoorten zijn vleermuizen en dertig procent zijn ratten en muizen. Verder zijn er geen grote carnivora op het eiland aanwezig. De enige endemische carnivoor is de Sulawesische civetkat (*Macrogalidia musschenbroeckii*). De twee andere op het eiland levende civetkatten komen niet in de Toalische vindplaatsen voor en zijn waarschijnlijk later door de mens ingevoerd voor de bestrijding van knaagdieren. Verder treden grote pythons en krokodillen als grote predatoren op (WHITTEN *et al.*, 1987). De voorouders van de niet door de mens ingevoerde soorten moeten het eiland over zee bereikt hebben, en zijn daarna onder geïsoleerde omstandigheden geëvolueerd en hebben zich aan een bestaan op het eiland aangepast. Het voor een eiland toch nog redelijk grote aantal zoogdierfamilies (inclusief primaten, eekhoorns, stekelvarkens, tarsiers, civetkatten, rundachtigen en varkensachtigen) is te danken aan de ligging dicht bij het vasteland, en het feit dat Sulawesi aan alle kanten omgeven wordt door andere eilanden, zodat van alle kanten migraties over zee konden plaatsvinden. Zo moeten de buideldieren van het genus *Phalanger* vanuit het Australische/Nieuw Guinese continent afkomstig zijn. De meeste groepen zijn echter van Aziatische origine.

Tijdens de maximale ijsuitbreidingen gedurende het Pleistoceen toen de zeespiegel zo'n honderd tot honderddertig meter lager moet zijn geweest, was de kleinste afstand tussen Sulawesi en Kalimantan (het laatstgenoemde eiland zat toen aan het vasteland van zuidoost Azië vast) ongeveer 50 km. In figuur 3a is de 200 meter dieptelijn aangegeven, zodat men een grove voorstelling kan krijgen van de landuitbreidingen tijdens deze periodes van maximale ijsuitbreiding. De meer dan twee kilometer diepe Makassar Straat is hooguit op z'n laatst tijdens het Onder Mioceen ontstaan door het "afdrijven" van een stuk van het Sunda plat. Dit blijkt uit seismische profielen door de aardlagen onder de zeebodem in deze zeestraat. Niet vliegende zoogdieren kunnen dus ofwel al in het Onder Mioceen met het "afdrijvende" Sulawesi zijn mee gereisd, ofwel moeten ze het eiland later over zee bereikt heb-

ben, en dan het meest waarschijnlijk gedurende de maximale landuitbreidingen van het Pleistoceen.

Het hoge aantal recente zoogdiersoorten op Sulawesi (122 in totaal) - deels als gevolg van diverse immigraties, deels door radiatie van immigrantensoorten - kan worden toegeschreven aan het relatief grote oppervlak van het eiland. Er is een grote verscheidenheid aan verschillende milieus op het eiland aanwezig, van tropisch regenwoud tot een meer open vegetatie en van bergachtig terrein tot uitgestrekte kustvlakten. Deze verscheidenheid aan biotopen kan de grote diversificatie aan soorten in de hand hebben gewerkt.

De Plio-Pleistocene fauna daarentegen is zeer arm aan soorten en hoewel bijvoorbeeld nooit knaagdieren verzameld zijn in de fossielhoudende afzettingen, ontbreken toch duidelijk de voorouders van de recent voorkomende grote zoogdieren stuk voor stuk in de fossiele fauna en zijn er aan de andere kant geen afstammelingen van de fossiele soorten overgebleven. Het geringe aantal soorten in de fossiele fauna zou verklaard kunnen worden door aan te nemen dat de zuidwestelijke arm van Sulawesi in het verleden een apart eiland is geweest met een veel geringer oppervlak dan het huidige Sulawesi.

Zuid-West Sulawesi een apart eiland?

Zoals bij de inleiding reeds vermeld is het grillig gevormde Sulawesi ontstaan ten gevolge van de convergerende bewegingen van drie aardschollen, waardoor delen langs de randen van deze aardschollen afbraken, geplooid werden en over elkaar schoven. Dit is mede gepaard gegaan met vulkanische activiteiten, waardoor grote delen van het eiland bedekt zijn met een dik pakket vulkanische gesteentes. Geologisch gezien is een duidelijke tweedeling van het eiland te maken, namelijk het zuidwestelijke en noordwestelijke schiereiland enerzijds en de twee oostelijke armen tezamen anderzijds. De eerstgenoemde westelijk gelegen "geologische provincie" bestaat uit een langgerekte vulkanische boog, die grotendeels onder water doorloopt tot aan het Filipijnse eiland Luzon. Heden ten dage is alleen het noordelijke deel van deze vulkanische boog nog actief, maar in het Pleistoceen is ook de zuidwestelijke arm vulkanisch actief geweest. De oostelijke "geologische provincie" is hoofdzakelijk opgebouwd uit metamorfe gesteentes, die in samenstelling overeenkomen met oceanische korstgesteentes (SUKAMTO & SIMANDJUNTAK, 1983). Mogelijk bestaat het oostelijke gedeelte van Sulawesi uit een aardkorstfragment dat oorspronkelijk deel uitmaakte van de rand van het Australische continent (waarvan ook New Guinea deel uitmaakt). In het verleden zou dit fragment naar het noordwesten zijn afgedreven en gedurende het Midden-Mioceen tegen het westelijk deel van Sulawesi zijn aangebotst. Door de hoge drukken die heersten in de botsingszone (het centrale deel van Sulawesi) zijn de gesteentes ter plaatse gemetamorfiseerd, d.w.z. dat ze onder invloed van de

hoge drukken veranderingen hebben ondergaan. Pas tijdens deze botsing is dit oostelijke gedeelte door opstuwning boven de zeespiegel uit gekomen. Het westelijke deel lag mogelijk al eerder gedeeltelijk boven water (AUDLEY-CHARLES, 1987).

De vulkanische boog van de westelijke "geologische provincie" is niet continu maar wordt onderbroken door een laagvlakte ter hoogte van het Tempe Meer (fig.3b). Ten noorden van het gebied waar de fossielen gevonden worden gaan de twee noord-zuid lopende gebergteketens van het zuidwestelijke schiereiland over in een laagvlakte die vrijwel op zeenivo ligt. Pas weer verder naar het noorden rijzen gebergtes op uit deze laagvlakte. Deze laagvlakte is in ieder geval gedurende hoge zeespiegelstanden herhaaldelijk een ondiepe zeestraat geweest, getuige o.a. het voorkomen van kwartaire koraalafzettingen in de omgeving van het Tempe Meer. Het Tempe Meer zelf is trouwens nog een laatste overblijfsel van deze zeestraat.

Ook aan de hand van de bestudering van het soort afzettingsgesteentes, waarin de fossielen optreden kunnen gegevens worden afgeleid. Het blijkt namelijk dat de fossielhoudende rivierafzettingen lateraal naar het noorden overgaan in ondiepe zee-afzettingen. Op sommige vindplaatsen zijn er fossiele zeepokken en andere mariene organismen aan de vertebraten-fossielen vastgehecht, net als bij de fossielen afkomstig uit de Noordzee. Deze duiden erop dat na fossilisatie en opheffing de fossielhoudende lagen door de zee geïsoleerd zijn, waarbij de dan reeds gefossiliseerde vertebratenresten in de intergetijdzone moeten zijn terecht gekomen. Dit soort gegevens wijzen in de richting dat het zuidwestelijke schiereiland van Sulawesi in ieder geval gedurende sommige periodes een apart eiland vormde dat naar het noorden toe begrensd werd door een zeestraat ten tijde van en na de afzetting van het fossielhoudende pakket. Het oppervlak van dit eiland moet ruwweg 16000 vierkante kilometer geweest zijn.

Deze aparte eilandstatus van het zuidwestelijke schiereiland kan verklaren waarom de recente fauna van grote zoogdieren op Sulawesi totaal verschilt van de fossiele fauna: hoewel elementen uit de recente fauna waarschijnlijk toch ook al een lange onafhankelijke evolutieweg hebben afgelegd onder geïsoleerde omstandigheden, kan het zijn dat de voorouders van de recente grote zoogdieren grotendeels in het noordelijke deel geleefd hebben, terwijl de fossiele grote zoogdierfauna beperkt was tot het zuidelijke deel. Daardoor zou verklaard kunnen worden waarom de voorouders van de recente fauna niet optreden in de fossiele fauna. Het zou daarom zeer interessant zijn om fossielen uit het noordelijk deel te kunnen bestuderen, maar zoektochten naar fossiele zoogdieren ten noorden van het Tempe Meer hebben tot nu helaas niets opgeleverd.

Andere aanwijzingen voor het geïsoleerde karakter van de zuidwestelijke arm in het verleden, zijn te halen uit

de bestudering van de flora. Op Gunung Lompobatang op de zuidelijke punt van de zuidwestelijke arm komt lokaal nog een onverstoord flora voor (door de dichte bevolkingsgraad van het zuidwestelijke schiereiland is de oorspronkelijke vegetatie grotendeels aangetast), die een grotere overeenkomst met de kleine Sunda Eilanden lijkt te vertonen dan met de rest van Sulawesi! (WHITTEN *et al.*, 1987). De vulkanische boog waar Gunung Lompobatang deel van uitmaakt, gaat in het zuiden als een submariene rug door, en het is zeer goed mogelijk dat er in het verre verleden een landbrugverbinding is geweest met de kleine Sunda Eilanden, terwijl de vulkanische boog aan de noordkant onderbroken werd door een zeestraat ter hoogte van het huidige Tempe Meer. De paleogeografische situatie zou er dan ongeveer uitgezien kunnen hebben zoals aangegeven in figuur 5.

Het afwijkende karakter van *M. maura* ten opzichte van de overige drie makakensoorten op het eiland zou ook verklaard kunnen worden als gevolg van een isolatie van de makaken die de noordelijkere delen van Sulawesi koloniseerden en nog langer met elkaar in contact stonden. Deze isolatie zou dan opgetreden zijn nog na depositie van de fossielhoudende lagen, tijdens een hoge zeespiegelstand.

Uitgaande van de hypothese dat het zuidelijke schiereiland van Sulawesi pas in een later stadium met de rest van Sulawesi verbonden is geraakt, zou verklaard kunnen worden waarom de soorten bekend uit de veel ou-

dere scheefgestelde lagen van de Wallanae Formatie niet meer in de jongere grotafzettingen worden aangetroffen. Deze soorten zouden na versmelting van de twee eilanden door competitie van soorten afkomstig uit het noordelijke deel van Sulawesi uitgestorven kunnen zijn. Een alternatieve verklaring zou kunnen zijn dat de fossiel bekende soorten door toedoen van de mens zijn uitgestorven. De vraag blijft dan echter bestaan waarom de recent nog voorkomende grote zoogdieren dan niet zijn uitgestorven.

Toekomstig onderzoek

Om de diverse hypothesen te testen ligt het in de bedoeling om meer fossiel materiaal in het gebied te verzamelen, waarbij het stratigrafisch verband van de vindplaatsen nauwkeurig bepaald wordt. Op deze manier kan een beter inzicht verkregen worden in de faunaontwikkelingen op het eiland. Wat dit betreft is Sulawesi een uniek eiland omdat het het enige eiland is waar een continue reeks fossielhoudende sedimenten aanwezig is, in tegenstelling tot andere eilanden waar fossiele zoogdieren van bekend zijn. Hier zijn de fossielen vaak moeilijk te dateren omdat ze uit grotafzettingen afkomstig zijn. Een begin is reeds gemaakt met het verzamelen in stratigrafisch verband door een team van de Indonesische Geologische Dienst (AZIZ & SUSANTO, 1987). In de maanden mei en juni van dit jaar is verder een verkennend onderzoek uitgevoerd door een samenwerkingsverband van de Geologische Dienst van Indonesië, de Universiteit van Utrecht en het Natuurhisto-

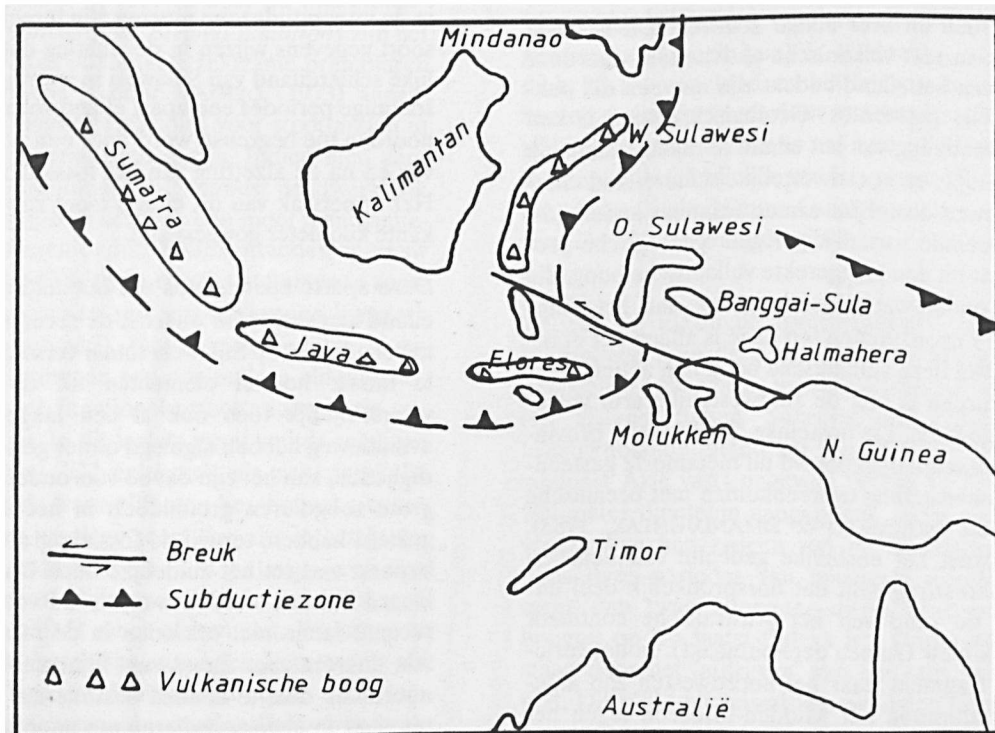


Fig. 5. Paleogeografische reconstructie van de Indonesische regio tijdens het Mioceen. Op de plaatsen waar subductiezones zijn aangegeven schuift de ene aardschol onder de andere (driehoekjes staan in de overschuivende aardschol aangegeven). Recente omlijnningen dienen alleen om de positie van de diverse aardkorstdelen aan te geven en geeft niet de land/zee verdeling tijdens het Vroeg-Mioceen weer. Zo lag Oost Sulawesi zeer waarschijnlijk nog onder de zeespiegel. (gedeeltelijk naar AUDLEY-CHARLES, 1987).

Fig. 5. Paleogeographic reconstruction of the Indonesian region during the Miocene.

risch Museum te Leiden, waarbij gekeken is naar de mogelijkheden voor een gecombineerd sedimentologisch/paleontologisch onderzoek en de mogelijkheden om de fossielhoudende lagen te dateren met bijvoorbeeld ouderdomsbepalingen aan vulkanische aslagen.

Het belang van dergelijke gecombineerde onderzoeken blijkt wel uit onderzoek in de Siwaliks (zie het vorige

nummer van Cranium), waar met behulp van de sedimentologie belangrijke gegevens konden worden afgeleid over het locale verdwijnen van de fossiele nijlpaarden en de aard van de fossiele vindplaatsen aldaar. De resultaten van het vooronderzoek op Sulawesi lijken alvast veelbelovend!

Met dank aan Karel Steensma en John de Vos voor het doornemen van het manuscript.

LITERATUUR

- AUDLEY-CHARLES, M.G., 1987. Dispersal of Gondwanaland: relevance to evolution of the angiosperms. In: Biogeographic Evolution of the Malay Archipelago (ed. T.C. Whitmore), Clarendon Press, Oxford, p.5-25.
- AZIZ, F. & E.E. SUSANTO, 1987. Fosil vertebrata dari Daerah Wallanae Sulawesi Selatan. Unpubl. Int. Report G.R.D.C., Bandung.
- BARTSTRA, G.J., 1977. Wallanae Formation and Wallanae terraces in the stratigraphy of South Sulawesi (Celebes, Indonesia). Quartar, 27/28, p.21-30.
- BUROLLET, P.F. & CL. SALLE, 1981. Seismic reflection profiles in the Makassar Strait. In: The Geology and Tectonics of Eastern Indonesia. G.R.D.C. Spec. Publ., 2, p.273-276.
- GROVES, C.P. 1976. The origin of the mammalian fauna of Sulawesi (Celebes). Z. Säugetierkunde, 41, p.201-216.
- HOOIJER, D.A., 1948a, b, c. Pleistocene vertebrates from Celebes., I. *Celebochoerus heekereni* nov. gen. nov. spec., II. *Testudo margae* nov. spec., III *Anoa depressicomis* (Smith) subsp., and *Babyrousa babirusa beruensis* nov.subsp. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., 51, p.1024-1032.
- HOOIJER, D.A., 1949. Pleistocene Vertebrates from Celebes. IV. *Archidiskodon celebensis* nov.spec. Zool. Meded. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden, 30, 205-226.
- HOOIJER, D.A., 1950. Man and other Mammals from Toalian sites in southwestern Celebes. Verh. kon. Nederl. Akad. Wetensch., afd. Natuurkunde, serie 2, deel XLVI, No. 2.
- HOOIJER, D.A., 1954. A Pygmy Stegodon from the Middle Pleistocene of Eastern Java. Zool. Med. Mus. Leiden, 33, 14, p.91-102.
- HOOIJER, D.A., 1955. Fossil Proboscidea from the Malay Archipelago and India. Zool. Med. Mus. Leiden, 28, 1-146.
- HOOIJER, D.A., 1972. Pleistocene vertebrates from Celebes. XIV. Additions to the Archidiskodon - Celebochoerus fauna. Zool. Med. Leiden, 46, 1-16.
- HOOIJER, D.A., 1974 b. *Elephas celebensis* (Hooijer) from the Pleistocene of Java. Zool. Med. Mus. Leiden, 48, p. 85-93.
- HOOIJER, D.A., 1975. Quaternary mammals west and east of Wallace's Line. Neth. Journ. of Zoology, 25, p46-56.
- MAGLIO, V.J., 1973. Origin and Evolution of the Elephantidae. Trans. Am. Phil. Soc., new series, 63, part 3.
- MUSSER, G.G., 1987. The Mammals of Sulawesi. In: Biogeographic Evolution of the Malay Archipelago (ed. T.C. Whitmore), Clarendon Press, Oxford, p.73-93.
- PILGRIM, G.E., 1937. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History. Bull. Am. Mus. nat. Hist., 72, p. 729-874.
- SONDAAR, P.Y., 1984. Faunal evolution and the mammalian biostratigraphy of Java. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, 69, 219-235.
- SONDAAR, P.Y., 1988. Het verdwijnen van zoogdiersoorten. Cranium 5, 2, p. 92-100.
- SUKAMTO, R. & T.O. SIMANDJUNTAK, 1983. Tectonic relationship between geologic provinces of western Sulawesi, eastern Sulawesi and Banggai-Sula in the light of sedimentological aspects. G.R.D.C. Bull., 7, 1-12.
- THENIUS, E., 1970. Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde, 35, p. 321-341.
- VAN HEEKEREN, H.R., 1972. The stone age of Indonesia. Verh. Kon. Inst. Taal-, Land-, Volk., 61, 1-230
- WHITTEN, A.J., M. MUSTAFA & G.S. HENDERSON, 1987. The Ecology of Sulawesi. Gajah Mada Univ. Press, 777 pp.

adres auteur:

Drs. G.D. van den Bergh
Instituut voor Aardwetenschappen
Budapestlaan 4, 3508 TA Utrecht