

De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). II. De subfamilies Crocidosoricinae, Allosoricinae, Limnoecinae en Crocidurinae.

Jelle W.F. Reumer

SAMENVATTING

Dit artikel is het tweede in een serie van drie artikelen, gewijd aan de evolutiebiologie van spitsmuizen (Insectivora, Soricidae). In het eerste deel zijn de algemene onderwerpen behandeld: anatomie, evolutie en biogeografie van de spitsmuizen. In dit tweede deel worden vier van de vijf subfamilies behandeld: de uitgestorven Crocidosoricinae, Allosoricinae en Limnoecinae, en de levende subfamilie Crocidurinae.

SUMMARY

This article is the second of a series of three papers on the evolutionary biology of the shrews (Insectivora, Soricidae). The first paper dealt with the general aspects of the subject: anatomy, evolution and biogeography of the Soricidae. In this second part, four of the five subfamilies are presented, viz. the extinct Crocidosoricinae, Allosoricinae, and Limnoecinae, and the extant subfamily Crocidurinae.

INHOUD DEEL II

- 10. Korte introductie
- 11. De subfamilie Crocidosoricinae Reumer, 1987
- 12. De subfamilie Allosoricinae Fejfar, 1966
- 13. De subfamilie Limnoecinae Repenning, 1967
- 14. De subfamilie Crocidurinae Milne Edwards, 1872

10. KORTE INTRODUCTIE

In het vorige deel van dit artikel (Cranium 11 (1): pag. 9-35, maart 1994) is uitvoerig stilgestaan bij de algemene aspecten van de spitsmuispaleontologie: anatomie en morfologie (met name van het gebit en de kaken), evolutie, onderlinge evolutionaire samenhang, biogeografie, en paleoecologie. Daarmee hoop ik een beeld geschetst te hebben van wat spitsmuizen zijn, hoe ze ontstaan zijn en wat hun ecologische betekenis is voor de paleontoloog. Er kwam al ter sprake dat de spitsmuizen onderverdeeld kunnen worden in meerdere taxonomische eenheden: subfamilies en tribus (stammen), zonder echter daarover in detail te zijn getreden. Het is de bedoeling van het tweede en het derde deel van het artikel om deze verschillende groepen afzonderlijk te behandelen. Daarbij wil ik me niet beperken tot de alleen in Nederland of Europa voorkomende groepen en ook niet tot het Pleistoceen, maar een zo compleet mogelijk overzicht geven. Voor termen die in dit deel gebruikt worden verwijs ik de lezer naar het eerste deel. Het was aanvankelijk de bedoeling om alle soorten in één keer in het tweede deel te behandelen. Om twee redenen is hiervan afgezien. De belangrijkste reden is dat er bin-

nen de subfamilie Soricinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817 enkele belangrijke systematische veranderingen "in druk" zijn. In dit overzicht in Cranium kan daar nog niet op worden ingegaan, omdat dan publicatie-prioriteit bij dit artikel zou komen te liggen. Het niet noemen van de wijzigingen zou echter betekenen dat volgend jaar al dit overzicht verouderd zou zijn. Bovendien zou een probleem ontstaan met de lengte van het artikel. De subfamilie Soricinae en de afsluitende literatuurlijst worden daarom in één van de volgende Cranium-afleveringen in een derde deel gepubliceerd.

Hoofdstukken en figuren nummeren door. De figuren 1 t/m 21 zijn in het eerste deel afgebeeld, maar er wordt hier wel af en toe naar verwezen. In dit deel nummeren de figuren vanaf no. 22.

11. DE SUBFAMILIE CROCIDOSORICINAE REUMER, 1987

De oudste spitsmuizen die we kennen, behoren tot de subfamilie Crocidosoricinae, genoemd naar het genus *Crocidosorex*. Hoewel dit genus en vele andere geslachten en soorten Crocidosoricinae al lang bekend en beschreven zijn, is deze subfamilie pas onlangs, in 1987, opgesteld.

Tot dan toe was de spitsmuistaxonomie tamelijk simpel voor wat betreft soorten uit Pliocene en Pleistocene vindplaatsen, maar bij ouder materiaal, dus uit het Oligoceen en het Mioceen, was de taxonomie altijd een beetje onduidelijk. In de literatuur waren al veel Oligocene en Miocene spitsmuizen beschreven met een relatief kleine afmeting en voorzien van een aantal primitieve kenmerken. Soms werden deze vormen toegerekend aan de nog levende subfamilie Soricinae, soms aan de eveneens nog bestaande Crocidurinae, soms ook werden ze als Crocidurinae *incertae sedis* of als Soricini (Soricinae) *incertae sedis* beschreven. Ook was vaak de



Fig. 22: Linker onderkaakssnijtand van *Soricella discrepans* (naar Ziegler, 1989)

Fig. 22: Left lower incisor of *Soricella discrepans* (after Ziegler, 1989)

genus-determinatie onduidelijk en volstond men met de naam *Sorex*, al of niet voorzien van een vraagteken of van aanhalingstekens (*Sorex?* of "*Sorex*").

Af en toe rezen er twijfels over de subfamiliaire classificatie van zulke oude en primitieve spitsmuisjes. Deze twijfels werden het best onder woorden gebracht door CROCHET, die in 1975 schreef: (vertaald uit het Frans):

"De geslachten *Crocidosorex* LAVOCAT, 1951 en *Clapasorex* n. gen. vertonen een p4 waarvan de structuur hun afscheiding in een nieuwe subfamilie zou kunnen rechtvaardigen". (CROCHET, 1975, p. 650).

In mijn artikel uit 1987 is deze nieuwe subfamilie ook daadwerkelijk opgericht. De originele diagnose luidt als volgt:

"The lower incisor is cuspluate and relatively small; the posterior extension of its buccal face is not, or only slightly developed. The p4 is tetrahedron-shaped; its wear surface is V-shaped; there is a (sometimes only weakly defined) posterior groove or sulcus. Sometimes 2, but usually 3-5 lower antemolars. Upper incisor not fissident. Condyle *Crocidura*-like, small, with articular facets that are only slightly separate."

REUMER (1994) publiceerde differentiaal-diagnoses om de Crocidosoricinae te onderscheiden van de andere subfamilies. De Crocidosoricinae verschillen van de andere subfamilies van de Soricidae doordat ze normaliter 3-5 onder-antemolaren bezitten en door de kleine onderkaakssnijtand die geen sterke buccale uitbreiding heeft. De p4 heeft twee wortels. Ze verschillen van de Soricinae, de Limnecinae en de Allosoricinae door het bezit van een driehoekige p4 met een V- of Y-vormig slijtvlak, in plaats van een krommavormig slijtvlak of één met een postero-linguaal bekkentje (zie figuur 12 en verderop). Ze verschillen van de Soricinae en de Allosoricinae bovendien doordat de facetten van het kaakgewricht (zie figuur 5) minder duidelijk zijn gescheiden.

Een aantal van de genoemde morfologische kenmerken dient hier kort te worden besproken. Daaraan voorafgaand kan worden opgemerkt dat enkele jaren geleden ZIEGLER (1989) een uitgebreide revisie heeft gepubliceerd van de Soricidae en de Heterosoricidae van Zuid-



Figuur 23: Schematische weergave van het kauwvlak van de linker onderkaaks p4 van een Crocidosoricinae. Voorkant boven, buccale zijde links. Let op het V-vormige slijtvlak, de beide kleine knobbeltjes links en rechts onder, en de groeve ertussenin.

Figure 23: Schematic representation of the left lower fourth premolar (p4) of a Crocidosoricinae. The anterior side is up, the buccal side is left. Note the V-shaped wear-surface, the little cusplules in the buccal and lingual posterior corners, and the groove in between them.

Duitsland, waarbij sterk de nadruk lag op Crocidosoricinae. ZIEGLER erkende het bestaan van deze kort daarvoor opgerichte subfamilie en beschreef een aantal nieuwe geslachten en soorten. Om al te veel illustratiewerk te vermijden wil ik hier naar de uitstekende illustraties in ZIEGLER's artikel verwijzen.

De onderkaakssnijtand (i) is over het algemeen kort. In de normale situatie voor Crocidosoricinae, is deze tand bicusplaat en de assen van de kroon en de wortel liggen dikwijls niet in elkaars verlengde maar vormen dan een flauwe hoek (figuur 22, zie ook figuur 14). Doordat de kroon kort is, vertoont de snijtand niet of nauwelijks een buccale voortzetting onder de andere gebitselementen. (In de meer afgeleide toestand zet i zich buccaal soms voort tot onder halverwege m1, o.a. in de Pliocene Soricinae *Blarinoides mariae* zie REUMER, 1984, plate 26).

De p4 heeft een driehoekige vorm (of tetrahedron-vorm in driedimensionale termen). De archetypische p4 van een Crocidosoricinae heeft een slijtvlak dat een V- of Y-vorm bezit (met de punt van de V of het steeltje van de Y naar voren wijzend). Vanaf het topje lopen twee richels naar de beide posterieure hoeken van de tand; beide richels omsluiten een groefje of sulcus. Soms is aan het eind van beide posterieure richels een knobbel-tje aanwezig. Figuur 23 geeft schematisch de vorm van de p4 weer.

Dit type p4 is door JAMMOT (1983) aangeduid met de term "type *Myosorex* p4", genoemd naar de recent in zuidelijk Afrika levende Crocidurinae *Myosorex*. Op de vraag of *Myosorex* wel een Crocidurinae is, kom ik nog terug, maar het is beter om het type p4 van fig. 23 aan te duiden als Crocidosoricinae-type p4.

Een ander typerend kenmerk voor de Crocidosoricinae is de twee-worteligheid van de p4, een kenmerk wat we

al tegenkwamen bij de Nyctitheriidae. Er is één uitzondering: *Florinia stehlini* (DOBEN-FLORIN, 1964) heeft maar één wortel onder de p4 (ZIEGLER, 1989). Ook is er één Crocidurinae met twee wortels (het recente genus *Surdisororex*); enkele Allosoricinae (nl. *Paenelimnocus micromorphus* [DOBEN-FLORIN, 1964] en *P. cronzei* BAUDELLOT, 1972) en één Soricinae (de uitgestorven Amerikaanse soort *Antesorex compressus* [WILSON, 1960]; zie REPENNING, 1967 en REUMER, 1994).

Een ander belangrijk kenmerk van de Crocidosoricinae is het bezit van meer dan twee onderkaaks-antemolaren. Het aantal kan variëren van drie tot vijf. Op deze regel is ook weer een klein aantal uitzonderingen. Er is één Crocidosoricinae bekend met maar twee antemolaren: de Vroeg Mioceen *Miosorex pusilliformis* (DOBEN-FLORIN, 1964). Volgens ZIEGLER (1989) is dit een vroeg "Reduktionsstadium". Ook het omgekeerde komt voor. Er zijn niet-Crocidosoricinae bekend met drie onderantemolaren: de uitgestorven Soricinae *Alluvisorex arcadentes* uit de U.S.A., een aantal Limnecinae (ook uitgestorven en uit de U.S.A.) en het recente genus *Myosorex* (Crocidurinae) uit zuidelijk Afrika.

De condylus, het kaakgewricht, van de Crocidosoricinae is relatief klein en de beide gewrichtsfacetten zijn niet zeer extreem gescheiden. Het tussengewrichtsveld is daardoor relatief bescheiden.

De snijtand in de bovenkaak is altijd één-puntig, dus met een enkele apex zonder extra (mediane) knobeltjes. De ontwikkeling van een fissidente snijtand

treedt pas later in de evolutie op en kan dus worden beschouwd als een afgeleid kenmerk.

Tabel 1 (ontleend aan REUMER, 1994) geeft een overzicht over de soorten en geslachten die tot de Crocidosoricinae worden gerekend. Met zo'n limitatieve opsomming als basis, kan aan de hand van de literatuur worden nagegaan waar en wanneer Crocidosoricinae voorkwamen. Deze gegevens zijn samengevat in een aantal verspreidingskaartjes, voor respectievelijk het Oligoceen, het Vroeg Mioceen, het Midden Mioceen, en het Laet Mioceen + Pliocene (figuur 24).

Tabel 1 is een compilatie van alle geslachten en soorten die tot nu toe bekend zijn. Een aantal keren staat een naam tussen aanhalingstekentjes. Dat betekent dat de gebruikte genusnaam weliswaar door de oorspronkelijke auteur is gebezigd, maar dat die naam eigenlijk niet goed is. In deze gevallen zou een nieuwe studie van het materiaal de juiste geslachtsnaam (al of niet een reeds bestaande) moeten opleveren. Voor het maken van de verspreidingskaartjes van figuur 24 heb ik gebruik gemaakt van alle gepubliceerde gegevens van de soorten uit tabel 1. Er zullen ongetwijfeld meer gegevens zijn, maar die zijn niet ondubbelzinnig uit de literatuur te destilleren. Het komt nl. vaak voor dat auteurs, wanneer zij een fossiele fauna beschrijven, de spitsmuizen aanduiden als "Soricidae indet.", "Soricidae species A en B", of iets dergelijks. Zulke vage gegevens zijn uiteraard niet in de verspreidingskaartjes verwerkt.

Waar we bij het bekijken van zulke verspreidingskaartjes ook nog rekening mee moeten houden, is het gegeven dat ze dikwijls een betere indruk geven van de geografische verspreiding van zoogdierpaleontologen en hun veldwerkgebieden, dan van de diergroep in kwestie!

Figuur 24a geeft een indruk van de verspreiding in het Oligoceen, onder verdeeld in Vroeg Oligoceen (zones MP 18 - MP 22), het Midden Oligoceen (zones MP 23 - MP 27) en het Laet Oligoceen (zones MP 28 - MP 30). De zone indeling is een biostratigrafische indeling, MP betekent "Mammalian Paleogene"; zie SCHMIDT-KITTLER, 1987.

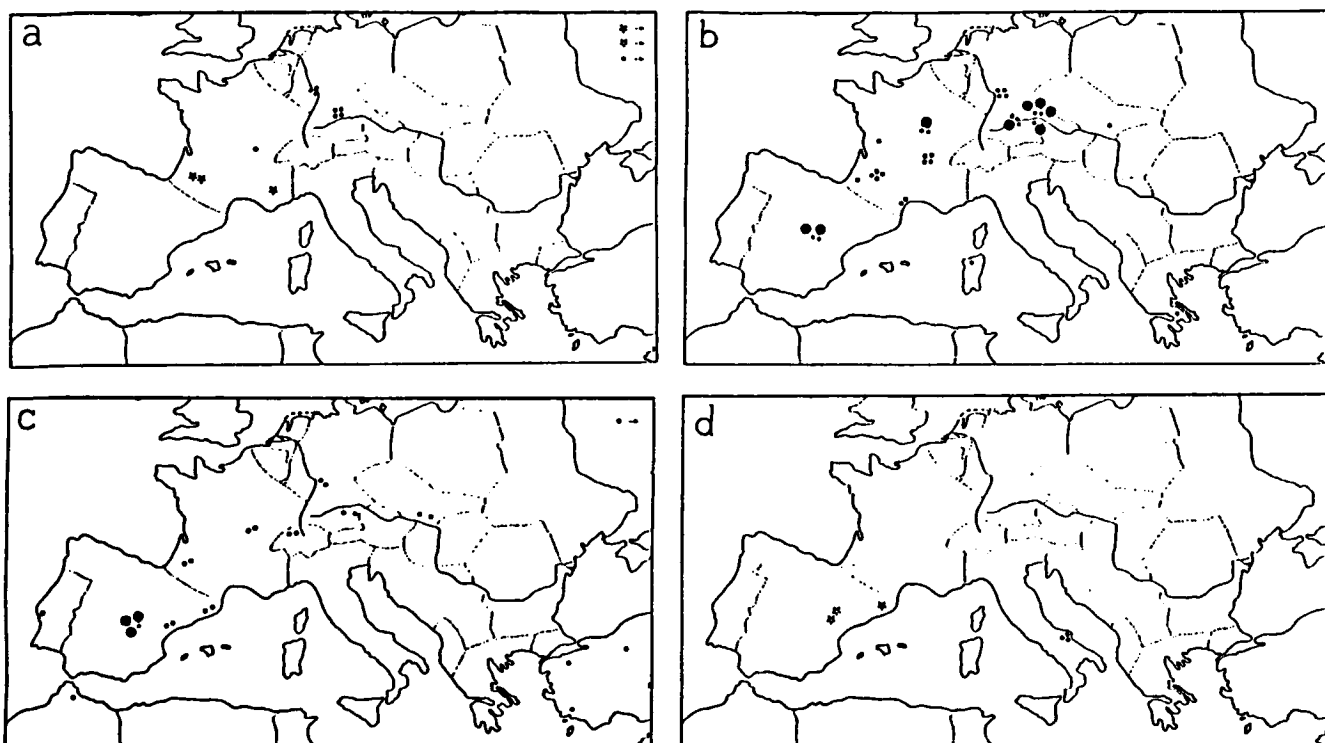
De tot nu toe oudste spitsmuis is gevonden in het Vroeg Oligoceen van Mongolië, het is een nog ongedetermineerde vondst (YANOVSKAYA, 1977; RUSSELL & ZHAI, 1987), die echter wel de hypothese over de Aziatische oorsprong van de Soricidae ondersteunt. SULIMSKI (1969) beschreef *Gobisorex kingae* uit een andere vindplaats in Mongolië (Shand-Gol Svita), het is van Midden Oligocene ouderdom (RUSSELL & ZHAI, 1987).

Uit het Midden Oligoceen zijn ook drie vondsten in Europa bekend, alle drie uit Frankrijk. Het betreft *Srinitium marteli* uit Saint-Martin-de-Castillon in de Vaucluse (HUGUENEY, 1976), *Srinitium* sp. en een ongedetermineerde spitsmuis, beide uit vindplaatsen in de Quercy (REMY et al., 1987). Helaas is de biostratigrafische cor-

<i>Carposorex sylviae</i> CROCHET, 1975
<i>Clapasorex bonisi</i> CROCHET, 1975
<i>C. sigei</i> CROCHET, 1975
<i>Crocidosorex antiquus</i> (POMEL, 1853)
<i>C. piveteaui</i> LAVOCAT, 1951
<i>C. thauensis</i> CROCHET, 1975
<i>Florinia stehlini</i> (DOBEN-FLORIN, 1964)
<i>Gobisorex kingae</i> SULIMSKI, 1970
<i>Lartetium dehmi</i> (VIRET & ZAPFE, 1951)
<i>L. petersbuchense</i> ZIEGLER, 1989
<i>L. prevostianum</i> (LARTET, 1851)
<i>"Limnocerus" truyolsi</i> GIBERT, 1975
<i>Miosorex desnoyersianus</i> (LARTET, 1851)
<i>M. grivensis</i> (DEPÉRET, 1892)
<i>M. pusilliformis</i> (DOBEN-FLORIN, 1964)
<i>"Oligosorex" bruijini</i> GIBERT, 1975
<i>"Sorex" collongensis</i> MEIN, 1958
<i>"Sorex" gracilidens</i> VIRET & ZAPFE, 1951
<i>Soricella discrepans</i> DOBEN-FLORIN, 1964
<i>Srinitium marteli</i> HUGUENEY, 1976
<i>Ulmensia ehrensteinensis</i> ZIEGLER, 1989

Tabel 1. Alfabetische lijst van de taxa die worden toegerekend aan de subfamilie Crocidosoricinae REUMER, 1987

Table 1. Alphabetical list of the taxa included in the subfamily Crocidosoricinae REUMER, 1987



Figuur 24: Kaarten van Europa met de verspreiding van de Crocidosoricinae. 24 a: Oligocene vondsten, incl. drie uit Azië. Zwarte ster: Vroeg Oligoceen, open sterren: Midden Oligoceen, stippen: Laat Oligoceen. 24 b: Vroeg Mioceen vondsten. Kleine stip: 1 vondst, grote stippen: 5 vondsten. 24 c: Midden Mioceen vondsten. 24 d: Laat Mioceen vondsten (sterren) en Pliocene vondsten (stippen).

Fig. 24: Maps of Europe showing records of Crocidosoricinae. 24 a: Oligocene records, including three records from Asia. Closed star: Early Oligocene, open stars: Middle Oligocene, dots: Late Oligocene. 24 b: Early Miocene records, small dots: one record, large dots: five records. 24 c: Middle Miocene records. 24 d: Late Miocene records (stars) and Pliocene records (dots).

relatie tussen de Midden Oligocene vondst in Mongolië en de drie Franse vondsten niet duidelijk.

Het Laat Oligoceen heeft meer vondsten opgeleverd: weer één uit Azië, nl. een ongedetermineerde soort uit Yindirte in China, en acht vondsten in Frankrijk en Duitsland. Nu komen de geslachten *Crocidosorex* en *Ulmensia* voor, waaruit een morfologische diversificatie van de subfamilie blijkt. Het late Oligoceen markeert het begin van het succes van de spitsmuizen: meerdere taxa en een grotere verspreiding.

In mijn artikel uit 1989 uitte ik de hypothese dat de Soricidae in Azië waren ontstaan, en naar Europa migreerden ten tijde van de zogenaamde "Grande Coupure", een immigratiegolf vanuit Azië, ongeveer 33 miljoen jaar geleden en biostratigrafisch gesitueerd tussen MP 20 en MP 21 (TOBIEN, 1987). De vondst van *Srinitium marteli* uit Frankrijk is van MP 23. Het zou interessant zijn te onderzoeken of er wellicht spitsmuisresten te vinden zijn in vindplaatsen met een MP 21 of MP 22 ouderdom; tot nu toe zijn die nooit ontdekt.

Het Vroeg Mioceen (figuur 24b) vertoont de grote bloeiperiode van de Crocidosoricinae. De periode, met MN (= Mammalian Neogene) zones 1 t/m 4 laat een enorme proliferatie zien van spitsmuizen, zowel wat betreft de geografische verspreiding als wat betreft de taxonomische diversiteit. We kennen uit het Vroeg

Mioceen maar liefst acht geslachten met minstens totaal zestien soorten, en een totaal van ruim zestig vondsten. Het zwaartepunt van de verspreiding bevindt zich in Midden Europa en Frankrijk, met losse vondsten in Griekenland, Sardinië en ook een redelijk aantal in Spanje.

Het Midden Mioceen (MN zones 5-8) vertoont daarentegen weer een geringere diversiteit: twee geslachten met minstens vier soorten. De geografische verspreiding is wat groter geworden, met vondstmeldingen uit o.a. Turkije, Portugal en Marokko, maar figuur 24c laat zien dat het zwaartepunt van de verspreiding zich eerder in Spanje bevindt dan in Centraal Europa. De meest succesvolle soort is *Miosorex grivensis*; het geslacht *Crocidosorex*, dat in het Vroeg Mioceen ruimschoots voorkwam, is echter geheel verdwenen, op één melding in Xiacaowan (China) na.

Dan, met het begin van het Laat Mioceen (MN zones 9-13), is de subfamilie Crocidosoricinae vrijwel geheel verdwenen: figuur 24d. Er zijn drie vondstmeldingen uit Spanje bekend, alle van *Miosorex grivensis*, en bovendien alle uit vindplaatsen met een MN 9 ouderdom, dus het vroegste Laat Mioceen. De zones MN 10 t/m 13 zijn geheel "Crocidosoricinae-loos" (maar uiteraard niet spitsmuisloos, zoals we hierna zullen zien).

Tot slot zijn er drie meldingen die wellicht van Pliocene

ouderdom kunnen zijn: het gaat om een op een eiland levende relictvorm, gevonden in drie plekken bij Apricena op het Italiaanse schiereiland Gargano. In het Mioceen was Gargano een eiland. Deze vondst is nog niet gedetermineerd (DE GIULI et al., 1987).

De vraag doet zich nu voor, hoe het komt dat de Crocidosoricinae na hun bloeiperiode in het Vroeg Mioceen in belangrijkheid zijn afgenomen en uiteindelijk uitgestorven. Tegen het begin van het Laat Mioceen (MN 9) waren ze praktisch verdwenen. In een eerder artikel (REUMER, 1989) heb ik de hypothese geopperd dat de klimaat verslechtingen die plaatsvonden op de Mioceen/Pliocene grens verantwoordelijk waren voor dit verdwijnen van de Crocidosoricinae. Thans heeft echter de genoemde literatuurstudie (REUMER, 1994) uitgewezen dat in vrijwel het gehele Laat Mioceen (nl. de zones MN 10 t/m 13) geen Crocidosoricinae meer voorkwamen op het Europese continent. De genoemde klimaatverslechting kan daarom onmogelijk verantwoordelijk zijn voor het verdwijnen, waarmee deze hypothese is verworpen.

VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) bestudeerden de paleo-ecologische situatie van het Vroeg en Midden Mioceen, voornamelijk gebaseerd op de samenstelling van knaagdierassociaties uit Spaanse vindplaatsen. Hun onderzoek resulteerde in een relatieve vochtigheidscurve en een relatieve temperatuurcurve voor het bestudeerde interval (de zones MN 3 t/m MN 9).

In MN 4 trad een daling op in de relatieve vochtigheid; gevolgd door een behoorlijke temperaturedaling vanaf MN 5. Beide gebeurtenissen, maar vooral de afkoeling, vallen samen met de grens tussen Vroeg en Midden Mioceen zoals die hier wordt gehanteerd. Het ligt daarom voor de hand te veronderstellen dat de verarming van Crocidurinae-fauna rond deze grens ten minste voor een deel veroorzaakt is door deze klimaatveranderingen (zie ook REUMER, 1994).

Een tweede periode van afkoeling trad op aan het begin van MN 9, en leidde tot temperaturen die koeler waren dan tot dan toe hadden bestaan. Deze afkoeling viel samen met een toename van de relatieve vochtigheid. Zoals boven opgemerkt, zijn de Crocidosoricinae vrijwel geheel verdwenen in MN 9. Ook hier kan worden verondersteld dat dit uitsterven in elk geval voor een deel werd veroorzaakt door de genoemde afkoeling.

Tegelijkertijd echter deed zich een andere ontwikkeling voor, die zeker ook een rol gespeeld zal hebben: het verschijnen van meer geavanceerde typen spitsmuizen. In Amerika verschijnen de Limnoecinae en de Soricinae al in het Vroeg Mioceen. In Europa zijn Allosoricinae en de eerste ondubbelzinnig herkenbare Soricinae ook in het Vroeg Mioceen aanwezig. Dergelijke meer geëvolueerde en geavanceerdere vormen moeten in een competitie met Crocidosoricinae geleefd hebben. Het ligt daarom voor de hand te veronderstellen dat de Cro-

cidurinae uiteindelijk zijn verdwenen door een combinatie van klimatologische verslechtering én toenemende competitiedruk van meer geavanceerde vormen.

Dat het klimaat een rol speelde blijkt ook uit het bestuderen van figuren 24b en 24c. In het Vroeg Mioceen (24b) komen de meeste Crocidosoricinae in Centraal Europa en Frankrijk voor; in het Midden Mioceen (figuur 24c) in Spanje. Kennelijk is de "kern" van het verspreidingsgebied zuidwaarts verplaatst. Dat is exact wat je verwacht bij klimatologische (temperatuurs) verslechting. (Over de relatie tussen klimaat en spitsmuisverspreiding is al in deel I geschreven.)

Nog één ding verdient vermelding in dit hoofdstuk over de Crocidosoricinae. Er is namelijk de laatste jaren wat twijfel ontstaan of de Crocidosoricinae wel werkelijk zijn uitgestorven.

Ik gaf al eerder aan dat het Crocidurinae-type p4, dus met een V- of Y-vormig slijtvlak en twee posterieure kleine knobbeltjes, in 1983 door JAMMOT werd aangeduid als "type-*Myosorex*". JAMMOT noemde dit type p4 naar het nog levende spitsmuisgenus *Myosorex* (niet te verwarren met de Mioceen *Miosorex*) uit zuidelijk Afrika. *Myosorex* is bovendien de enige nog levende spitsmuis met drie i.p.v. twee onderkaaks-antemolaren. Ook verder doet het *Myosorex* gebit sterk denken aan een Crocidosoricinae. Vandaar de suggestie dat *Myosorex* wellicht een levend relict van de Crocidosoricinae zou kunnen zijn, en geen Crocidurinae, zoals algemeen aangenomen (REUMER, 1987). Tot nu toe kon deze wat wilde gedachte niet worden bevestigd door gegevens uit andere disciplines, zoals de genetica of de moleculaire biologie. Echter, recent onderzoek van de Zwitser MADDALENA c.s. (MADDALENA & BONNER, in druk) aan de hand van moleculair-biologische technieken (nl. enzym-electroforese) lijkt een bevestiging op te leveren. De conclusie van dit onderzoek luidde dat *Myosorex* ongeveer even lang geleden van de Crocidurinae aftakte, als dat de subfamilie Soricinae van de Crocidurinae aftakte: "Therefore, it may represent a survivor of the subfamily Crocidosoricinae (..)".

Uiteindelijk zullen in het Mioceen vier subfamilies, elk met eigen kenmerken, ontstaan uit de Crocidosoricinae. Het zijn de Allosoricinae, de Limnoecinae, de Crocidurinae en de Soricinae.

12. DE SUBFAMILIE ALLOSORICINAE FEJFAR, 1966

De Allosoricinae kenmerken zich ten opzichte van alle andere spitsmuizen doordat het entoconid en de entoconid crest sterk reduceren of zelfs geheel verdwijnen. Aangezien echter het entoconid wel degelijk een functie heeft in de occlusie met de bovenkaaksmolaren, wordt dit gemis opgevangen doordat het linguale einde van het hypolophid zich tot een klein knobbeltje ontwikkelt, het entostylid.

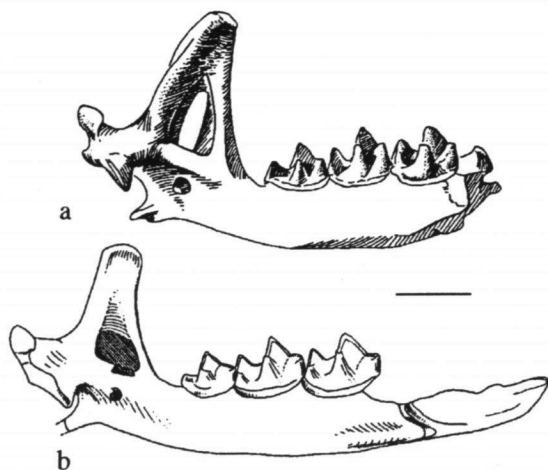


Fig. 25a: *Paenelimnoecus crouzeli*, linker onderkaak met p4-m3, uit Sansan, Frankrijk (naar BAUDELLOT, 1972). b: *P. pannonicus*, linker onderkaak met snijtand en m1-p-m3, uit Osztramos 9, Hongarije (naar REUMER, 1984). Let op de afwezigheid van entoconiden en entoconid crests. Streepje = 1 mm.

Fig. 25a: *Paenelimnoecus crouzeli*, left ramus with p4-m1, from Sansan, France (after BAUDELLOT, 1972). b: *P. pannonicus*, left ramus with incisor and m1-m3, from Osztramos 9, Hungary (after REUMER, 1984). Note the characteristic absence of entoconids and entoconid crests. Bar = 1 mm.

De volgende diagnose kan aan de Allosoricinae worden gegeven (REUMER, 1984, 1992):

De bovenkaakssnijtand kan fissident zijn; entoconid en entoconid crest vrijwel of geheel afwezig; derhalve eindigt het hypolophid in het entostylid, welke knobbel het entoconid van andere Insectivora in plaats en functie parallelliseert; het paralophid is lang en bijna evenwijdig aan de lengte-as van de kaak, het lijkt op een knipvlak als bij roofdieren, vooral in de m1. De p4 heeft, net als in Soricinae, een postero-linguaal bekkentje. De condylus (het kaakgewricht) heeft een kort tussengewrichtsveld en een driehoekig bovenste gewrichtsvlak.

Van deze diagnose is het verdwijnen van entoconid + entoconid crest verreweg het belangrijkste kenmerk. In figuur 25 is dit duidelijk te zien, vooral wanneer men deze figuur vergelijkt met de kies die in figuur 13 is getekend. Ook te zien in figuur 25 is het korte tussenge-

Allosorex stenodus FEJFAR, 1966

Paenelimnoecus crouzeli BAUDELLOT, 1972

P. micromorphus (DOBEN-FLORIN, 1964)

P. pannonicus (KORMOS, 1934)

P. repenningi (BACHMAYER & WILSON, 1970)

Tabel 2. Alfabetische lijst van de soorten die worden toegerekend aan de subfamilie Allosoricinae FEJFAR, 1966.

Table 2. Alphabetical list of the species included in the subfamily Allosoricinae FEJFAR, 1966

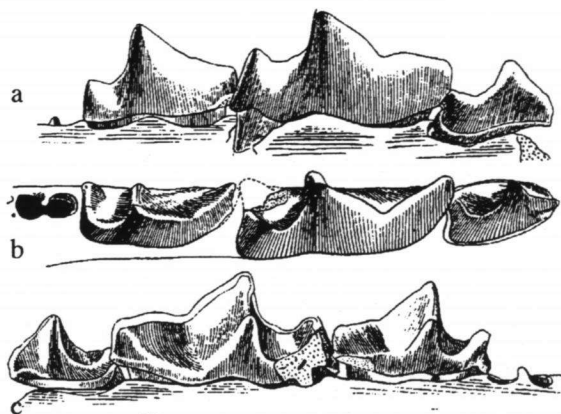


Fig. 26: Paratype van *Allosorex stenodus*, uit FEJFAR, 1966. Onderkaaksgebit, p4-m2 in buccaal, occlusaal en linguaal aanzicht.

Fig. 26: Paratype of *Allosorex stenodus*, after FEJFAR, 1966. Lower dentition, p4-m2, in buccal, occlusal and lingual views.

wrichtsveld. Eveneens typerend voor de Allosoricinae is het feit dat de knipfunctie van P4 - m1 zodanig wordt benadrukt, dat het paralophid van m1 zich verlengt, waardoor deze kies gaat lijken op de scheurkies van een roofdier. Deze ontwikkeling is het sterkst voortgeschreden in *Allosorex stenodus*. Figuur 26 laat het onderkaaksgebit van deze soort zien, ontleend aan de oorspronkelijke publicatie van FEJFAR (1966).

De subfamilie Allosoricinae is genoemd naar het genus *Allosorex* FEJFAR, 1966, waartoe maar één soort behoort, *Allosorex stenodus* FEJFAR, 1966. Verder behoort nog één ander geslacht tot de Allosoricinae, nl. *Paenelimnoecus* BAUDELLOT, 1972. Tabel 2 geeft een overzicht over alle taxa.

De oudste soort is *Paenelimnoecus micromorphus*, die al in het Vroeg Mioceen (MN 3-4) voorkwam. Gedurende het gehele Mioceen en Pliocene kwam het genus vervolgens voor in vooral Centraal Europa (Duitsland, Polen, Hongarije, Oostenrijk), maar er zijn ook vondsten uit Turkije bekend. De laatste *Paenelimnoecus* komt uit Betfia 13 in Transsylvanië (ouderdom MN 16, figuur 27 en zie ook figuur 18).

Allosorex stenodus komt uit het Laat Pliocene van het Tjechische Ivanovce. Zoals gezegd, markeert deze soort het eindpunt in de evolutionaire ontwikkeling.

Nadat FEJFAR in 1966 bij de beschrijving van *Allosorex stenodus* deze subfamilie oprichtte, heeft ook REPENNING (1967) de subfamilie erkend, en er de soort "*Sorex*" *gracilidens* VIRET & ZAPFE, 1951 aan toegevoegd. Deze laatste soort is echter een onmiskenbare Crocidossoricinae. Het genus *Paenelimnoecus* heeft een

MN zone		m i c r p					localities
17	Pleistocene						
16					*	*	Betfia 13 Csarnóta 2 Osztramos 7 Weze 1 Beremend (124?) Maia Podlesice Osztramos 9
15	Pliocene				*	*	
14					*	*	
13	Late Miocene						
12							
11					*		Kohfidisch
10							
9	Middle Miocene				*		Eskihisar
8							
7					*		Sansan Puttenhausen Forsthart Erkertshofen 2 Petersbuch 2 Wintershof-West
6					*		
5	Early Miocene	*	*				
4		*	*				
3		*	*				
2							
1							

Fig. 27: Stratigrafische verspreiding van de verschillende soorten van het geslacht *Paenelimoecus*. m = *P. micromorphus*, i = indet., c = *P. crouzeli*, r = *P. repenningi*, p = *P. pannonicus*.

Fig. 27: Stratigraphical distribution of the various species of the genus *Paenelimoecus*. See above for legend.

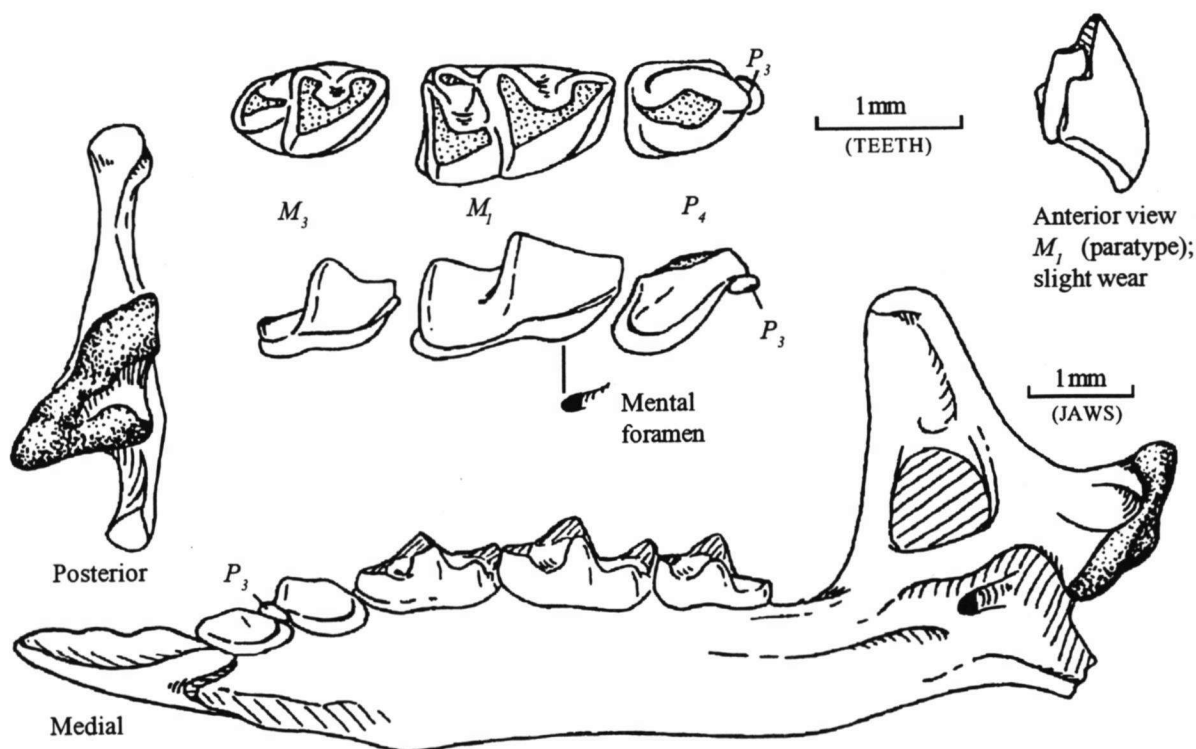


Fig. 28: *Limnoecus niobrarensis*, Nebraska, USA, afbeelding van typemateriaal uit REPENNING, 1967. Let op het komvormige slijtvlak van de p4 en de er vlak voor geplaatste rudimentaire p3.

Fig. 28: *Limnoecus niobrarensis*, Nebraska, USA, illustration of type material from REPENNING, 1967. Note the comma-shaped wear pattern on p4 and the rudimentary p3 placed immediately in front of the p4.

nogal verwarrende subfamilie-indeling achter de rug. Het is aanvankelijk beschreven door BAUDELLOT (1972) als een Limnoecinae; andere soorten werden ondergebracht in de Crocidurinae (? Incertae Sedis: REPENNING, 1967), in de Soricinae (REUMER, 1984) en in de Crocidosoricinae (ZIEGLER, 1989). Recent onderzoek (REUMER, 1992) heeft wat meer duidelijkheid in deze verwarring gebracht, door het (sinds REPENNING's publicatie wat "ondergesneeuwde") bestaan van de Allosoricinae nieuw leven in te blazen.

13. DE SUBFAMILIE LIMNOECINAE REPENNING, 1967

De Limnoecinae zijn de enige subfamilie waarover ik niet met enige ervaring kan schrijven. Het gaat hier nl. om een thans uitgestorven groep die uitsluitend endemisch in Noord-Amerika voorkwam. Het zijn tamelijk zeldzame fossielen die ik helaas alleen uit de literatuur ken. Dit korte hoofdstuk - dat bovendien alleen al door de herkomst van de fossielen voor Nederlandse paleontologen minder van belang lijkt - is daarom gebaseerd op de beschrijvingen van REPENNING (1967).

De Limnoecinae onderscheiden zich van andere spitsmuizen vooral door de ontwikkeling in het snijvlak van de p4.

Figuur 28 toont het resultaat van deze ontwikkeling. De posterolinguale tak van het oorspronkelijke V-figuurtje verdwijnt: de posterobuccale tak verlengt en kromt zich, zodat een komma-vormig snijvlak ontstaat.

De m3 heeft een gereduceerd talonid; in de meeste vormen is het talonid-bekkentje verdwenen en resteert slechts één knobbel. Dit lijkt sterk op de ontwikkeling die we in de Crocidurinae zullen aantreffen.

Ook het kaakgewricht van de Limnoecinae lijkt sterk op dat van de Crocidurinae. Beide gewrichtsvlakken zijn niet erg duidelijk van elkaar gescheiden en er bestaat een sterke inbocht van het tussengewrichtsveld aan de buccale (laterale) zijde.

Omdat de Limnoecinae endemisch zijn voor de U.S.A. en de Crocidurinae voor de Oude Wereld (Afrika en Eurazië) kunnen we stellen dat de Limnoecinae de Amerikaanse "counterpart" vormen voor de Crocidurinae. De morfologische gelijkenis is dan een voorbeeld van convergente evolutie.

Tot de Limnoecinae worden drie soorten uit twee genera gerekend:

Angustidens vireti (Wilson, 1960) uit het Vroeg Mioceen;

Limnoecus tricusps (Stirton, 1930) uit het Laat Mioceen tot Midden Pliocene (figuur 29), en *L. niobrarenensis* uit het Laat Mioceen (figuur 28).

Deze laatste soort heeft een klein extra antemolaartje in

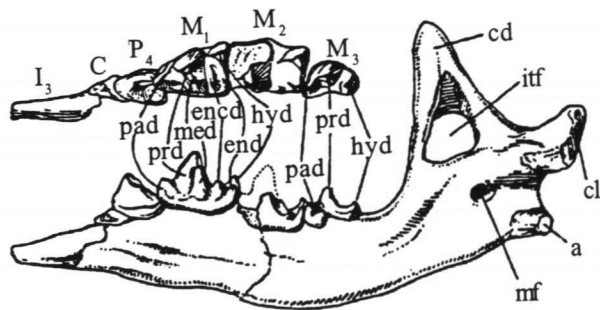


Fig. 29: Type materiaal van *Limnoecus tricusps*, Rodent Hill, Barstow, Californië. Illustratie uit STIRTON, 1930.

Fig. 29: Type material of *Limnoecus tricusps*, from Rodent Hill, Barstow, California. From STIRTON, 1930.

de onderkaak, vlak voor de p4, behouden. Dit is nog een overblijfsel van de Crocidosoricinae. Ook *Angustidens* heeft meer dan twee onderantemolaren.

Het is van belang er hier nog even op te wijzen dat in de literatuur een aantal gevallen bekend is, waarbij Europese spitsmuizen beschreven zijn als Limnoecinae.

Om te beginnen is de naam *Paenelimnoecus* BAUDELLOT, 1972 (Allosoricinae, zie hiervoor) daarom niet zo gelukkig gekozen. *P. micromorphus* werd oorspronkelijk door DOBEN-FLORIN (1964) beschreven als *Limnoecus micromorphus*. GIBERT (1975) beschreef een Crocidosoricinae uit Spanje onder de naam *Limnoecus tuyolsi* (zie tabel 1). ENGESSER (1979) toonde aan dat er geen Europese spitsmuizen zijn die tot de Limnoecinae behoren, zoals overigens ook REPENNING (1967) al had geschreven.

14. DE SUBFAMILIE CROCIDURINAE MILNE-EDWARDS, 1872

We komen nu toe aan de bespreking van één van de beide nog levende subfamilies, de Crocidurinae. En om maar met de deur in huis te vallen: van het ontstaan van de Crocidurinae weten we helemaal niets.

REPENNING (1967) heeft in zijn revisie een aantal Mioceene soorten onder de Crocidurinae gerangschikt, alle afkomstig uit Europa. Het gaat om "*Sorex*" *pusilliformis* DOBEN-FLORIN, 1964 (thans *Miosorex pusilliformis*); "*Sorex*" *dehmi* VIRET & ZAPFE, 1951 (thans *Lartetium dehmi*); *Miosorex grivensis* (Depéret, 1892); *Soricella discrepans* DOBEN-FLORIN, 1964; tot de Crocidurinae ? Incertae Sedis werden door REPENNING verder gerekend "*Limnoecus*" *micromorphus* DOBEN-FLORIN, 1964 (thans *Paenelimnoecus micromorphus*); "*Sorex*" *collongensis* MEIN, 1958 en *Crocidura* ? MEIN 1958.

Alle genoemde soorten behoren tot de hierboven besproken Crocidosoricinae (zie dan ook tabel 1), op *P. micromorphus* na, wat een Allosoricinae is (zie tabel 2).

Nog één Miocene *Crocidura* wordt genoemd door REPENNING: *Crocidura* sp., uit het Laat Mioceen van Kenya, beschreven door BUTLER & HOPWOOD, 1957. REPENNING (1967) merkt er zelf al over op dat het materiaal ontoereikend is om de genus-determinatie te rechtvaardigen. In 1985 echter herriep BUTLER de stratigrafische ouderdom en merkte hij op dat het materiaal vermoedelijk van Pleistocene ouderdom is. Daarmee is dus echter de laatste mogelijke record van een Miocene Crocidurinae onhoudbaar geworden!

Ook records van Miocene Crocidurinae uit andere literatuurbronnen, b.v. DOUKAS (1986), blijken alle tot de Crocidosoricinae te kunnen worden gerekend. Pas uit het Laat Pliocene is een *Crocidura* bekend. Het gaat hier om een geringe hoeveelheid materiaal uit de Apolakkia Formatie op Rhodos, met als ouderdom MN 15 (zie VAN DE WEERD et al., 1982). Dit materiaal is een onmiskenbare *Crocidura*, die zeker niet rechtstreeks uit de toen bovendien al ausgestorven Crocidosoricinae kan worden afgeleid.

De andere subfamilies ontstonden uit de Crocidosoricinae in het Vroeg of Midden Mioceen, en er zijn geen redenen om te veronderstellen dat de Crocidurinae zich daarvan uitzonderen. Dat houdt in, dat er zich een gat in onze kennis voordoet vanaf ergens in het Vroeg of Midden Mioceen tot ver in het Pliocene. Een uitdagende constatering.

Volgende vraag is dan: waar te zoeken? Tegenwoordig ligt het zwaartepunt in de verspreiding van de Crocidurinae in Afrika. CHURCHFIELD (1990) laat in haar tabel 1.2 zien dat verreweg de meeste spitsmuizen heden ten dage voorkomen in Afrika: 111 van de totaal 266 bekende soorten. Alle 111 behoren tot de Crocidurinae (hierbij is het genus *Myosorex* meegerekend dat, zoals hierboven opgemerkt, wellicht een relict van de Crocidosoricinae is). Maar liefst 83 soorten *Crocidura* zijn bekend uit Afrika, naast nog 28 soorten van vijf andere geslachten. Het ligt daarom voor de hand te veron-

derstellen dat we de oorsprong van deze subfamilie in Afrika moeten zoeken (niets menselijks is de spitsmuis vreemd).

De Crocidurinae worden gekenmerkt door het bezit van een p4 met een driehoekige vorm (tetrahedron-vorm), het slijtvlak ervan is driehoekig of enigszins V-vormig, er is een (soms ondiepe) sulcus (groeve) aanwezig op het achtervlak, er zijn over het algemeen geen extra kleine knobbeltjes zoals bij de Crocidosoricinae. Algemeen gesteld is deze vorm van de p4 een vereenvoudigde Crocidurinae-p4 (zie figuur 30).

Het gewricht van de onderkaak lijkt sterk op dat van de Crocidosoricinae en de Limnoecinae: beide facetten zijn met elkaar verbonden langs de linguale (mediale) kant, waardoor het tussengewrichtsveld een laterale inbochtiging vertoont.

De onderkaakssnijtand is vrijwel altijd acuspulaat of zwak monocuspulaat. De m3 heeft een gereduceerd talonid, waarvan het bekkentje meestal niet meer aanwezig is. De bovenkaakssnijtand is nooit fissident. En tenslotte - maar zie de opmerkingen hiervoor daarover - zijn de tanden van Crocidurinae nimmer gepigmenteerd.

Tabel 3 geeft een overzicht over de tot de Crocidurinae gerekende geslachten. Morfologisch gezien voldoen ze bijna alle aan de hierboven gegeven beschrijving. De twee uitgebreidste geslachten, *Suncus* en *Crocidura*, verschillen primair van elkaar in het aantal bovenkaaksantemolaren dat zich vóór de P4 bevindt: vier in *Suncus*, drie in *Crocidura*.

Zoals de tabel 3 laat zien, zijn de meeste geslachten uitsluitend recent bekend, alleen van *Crocidura*, *Diplomesodon*, *Myosorex* en *Suncus* zijn vondstmeldingen van



Fig. 30: Linker onderkaaks p4 van een recente *Crocidura russula*, oriëntatie als in figuur 23.

Fig. 30: Left lower p4 of a recent *Crocidura russula*, same orientation as in figure 23.

- Congosorex* HEIM DE BALSAC & LAMOTTE, 1956
- Crocidura* WAGLER, 1832
(125 levende soorten en ca. 10 fossiel)
- Diplomesodon* BRANDT, 1852
(1 recente en 1 Pleistocene soort)
- Feroculus* KELAART, 1852
- Myosorex* GRAY, 1838
(12 recente en 1 Pleistocene soort)
- Paracrocidura* HEIM DE BALSAC, 1956
- Ruwenzorisorex* HUTTERER, 1986
- Scutisorex* THOMAS, 1913
- Solisorex* THOMAS, 1924
- Suncus* EHRENBURG, 1832 (14 soorten en onbeschreven fossielen)
- Surdisorex* THOMAS, 1906
- Sylvisorex* THOMAS, 1905

Tabel 3. Alfabetische lijst van de geslachten die worden toegerekend aan de Crocidurinae.

Table 3. Alphabetical list of the genera included in the Crocidurinae.

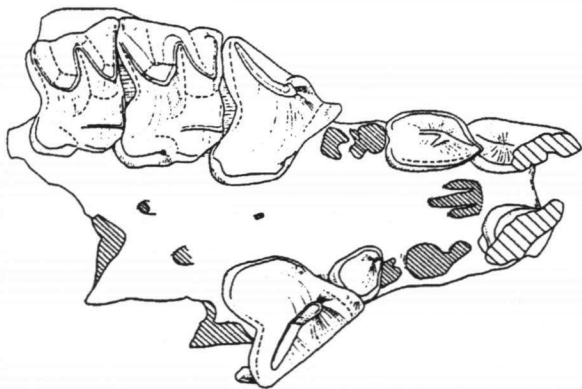


Fig. 31: Holotype van *Crocidura kornfeldi*, Villány 3, Hongarije. Een bovenkaak met gedeeltelijk aanwezig gebit. Uit REUMER, 1984.

Fig. 31: Holotype of *Crocidura kornfeldi*, Villány 3, Hungary, a maxilla with partial dentition. After REUMER, 1984.

fossiele vormen bekend, de meeste uit het Pleistoceen.

Slechts twee geslachten zijn uit Europa bekend, nl. *Crocidura* en *Suncus*, en van deze twee is alleen *Crocidura* ook als fossiel beschreven. *Suncus* is in Europa vermoedelijk een post-Pleistocene immigrant: één soort, *Sun-*

cus etruscus komt voor in het Middellandse Zeegebied, en reikt westelijk tot in midden Frankrijk. Er zijn geen fossiele vondsten van bekend, maar wel vondsten uit archeologische vindplaatsen (zie b.v. REUMER & PAYNE, 1986). Ik vermoed dat *Suncus etruscus* na de laatste ijstijd kans heeft gezien vanuit het Midden-Oosten in Europa door te dringen. Overigens: *Suncus etruscus* is het kleinste zoogdier ter wereld, met een lichaamsgewicht van 1 á 2 gram!

Blijft nog ter bespreking over de fossiele en recente verspreiding van *Crocidura* in Europa. Zoals al opgemerkt is de oudste in Europa gevonden *Crocidura*, beschreven als *Crocidura* sp., gevonden in Laat Pliocene afzettingen van de Apolakkia Formatie op het Griekse eiland Rhodos (VAN DE WEERD et al., 1982). Rhodos was overigens ten tijde van het late Pliocene met Turkije verbonden. Biogeografisch gezien is dit dus eigenlijk een vondst uit Klein-Azië.

Vervolgens treedt in het Vroeg Pleistoceen (Villányien en Biharien) de soort *Crocidura kornfeldi* KORMOS, 1934 op. Figuur 31 beeldt het holotype van deze soort af: een stuk schedel met fragmenten van de snijtanden, twee antemolaren, beide P4's en M1-M2, afkomstig uit de Hongaarse vindplaats Villány 3. Deze vondst, en an-

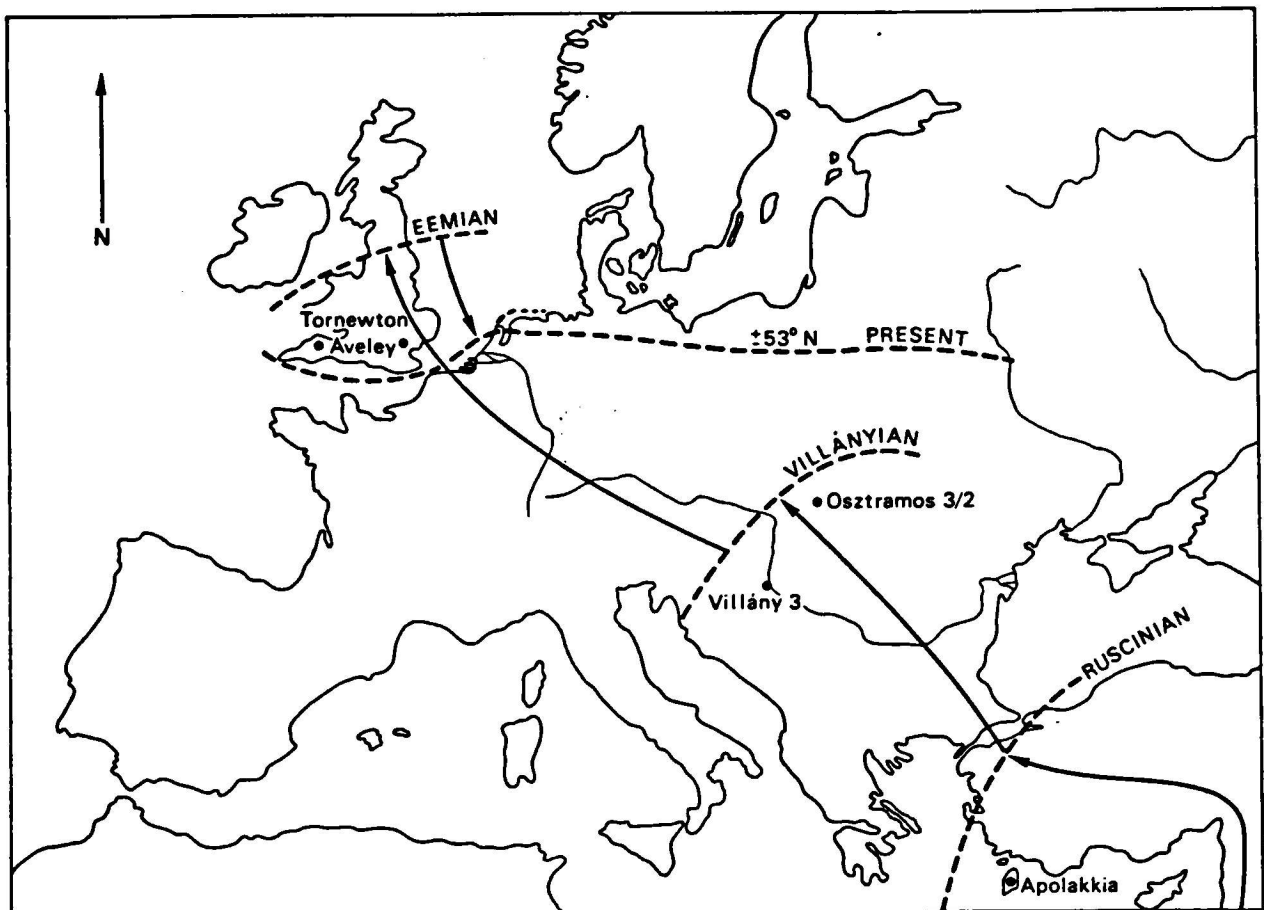


Fig. 32: Reconstructie van de migratiegeschiedenis van het geslacht *Crocidura* tijdens het Laat Pliocene en het Pleistoceen in Europa. Naar REUMER, 1984.

Fig. 32: Reconstruction of the migration of *Crocidura* through Europe during the Late Pliocene and the Pleistocene. After REUMER, 1984.

dere van *C. kornfeldi* uit het Villányien van Hongarije, tonen aan dat het genus *Crocidura* ten tijde van het Vroeg Pleistoceen in Europa was binnengedrongen. In figuur 30 (uit REUMER, 1984) is uitgebeeld hoe deze immigratie zich voltrok. In het Eemien (de warme periode tussen de Riss en Würm ijstijden ofwel Saalien en Weichselien, zie figuur 21) kwamen *Crocidura*-soorten voor tot in Engeland (RZEBIK, 1968; STUART, 1976). Als gevolg van de op het Eemien volgende koude periode van het Weichselien moest *Crocidura* zich weer zuidwaarts terugtrekken. Recent komt het geslacht voor tot ca. de 53e breedtegraad; weliswaar is tegenwoordig Zuid-Engeland qua klimaat zeer geschikt voor *Crocidura*, maar is een hernieuwd binnendringen in Engeland voorkomen door de vorming van het Kanaal en de Noordzee.

Van alle fossiele taxa is eigenlijk alleen *C. kornfeldi* een goed gedocumenteerde soort. Er zijn nog wel veel andere *Crocidura*-soorten beschreven uit Europese Pleistocene vindplaatsen, b.v. *C. robusta* HELLER, 1960 en *C. zorzii* PASA, 1948. Deze soorten zijn nooit echt uitputtend bestudeerd; het is zeker niet onmogelijk dat een aantal de toets der taxonomische kritiek niet zal kunnen doorstaan.

Op het Europese continent leven tegenwoordig drie soorten van het geslacht *Crocidura*: *C. russula*, *C. leucodon* en *C. suaveolens*. *C. russula* is tot Westelijk Europa beperkt en vermoedelijk vanuit Noord-Afrika via Spanje binnengekomen. *C. suaveolens* heeft zich tijdens de Pleistocene koude periodes (met name het Weichselien) moeten terugtrekken in gescheiden refugia in Zuid Europa (Italië, Balkan) en heeft als gevolg daarvan een aantal morfotypen ontwikkeld. *C. leucodon* heeft een vooral Centraaleuropese verspreiding en komt niet zozeer in Westelijke en Mediterrane streken voor als resp. *C. russula* en *C. suaveolens*.

De beide soorten *C. russula* en *C. suaveolens* hebben ook de grote eilanden van de Middellandse Zee bereikt, van Cyprus in het oosten tot Ibiza in het westen. Alleen Mallorca is na het uitsterven van het Pleistocene genus *Nesiotites* (zie deel III) altijd spitsmuis-loos gebleven. Meestal hebben zich op de eilanden ondersoorten ontwikkeld, die aanvankelijk als aparte soorten werden beschreven, maar die sinds de opkomst van het chromosoom-onderzoek stevast tot hetzij *C. russula*, hetzij *C. suaveolens* blijken te behoren.

Ik heb één interessante soort nog niet genoemd: *Crocidura zimmermanni* Wettstein, 1953 (figuur 33). Deze soort kwam en komt nog steeds voor als endemische vorm op het eiland Kreta. Gedurende het Pleistoceen was *C. zimmermanni* een vast element in de karakteristieke eilandfauna van muizen en dwerggherten (REUMER, in druk). Nu ongeveer tien jaar geleden is gebleken dat de bestaande soort *C. zimmermanni*, die al in 1953 is beschreven dezelfde is als de fossiele vorm uit de endemische faunas. *C. zimmermanni* is daarmee letterlijk de enige overlevende van de vele bizarre eilandfauna's uit het Pleistoceen van de Middellandse Zee. (VOGEL, 1986; REUMER, 1987 & in druk).

Adres van de auteur:

Jelle W.F. Reumer
Natuurmuseum Rotterdam
Postbus 23452
3001 KL Rotterdam

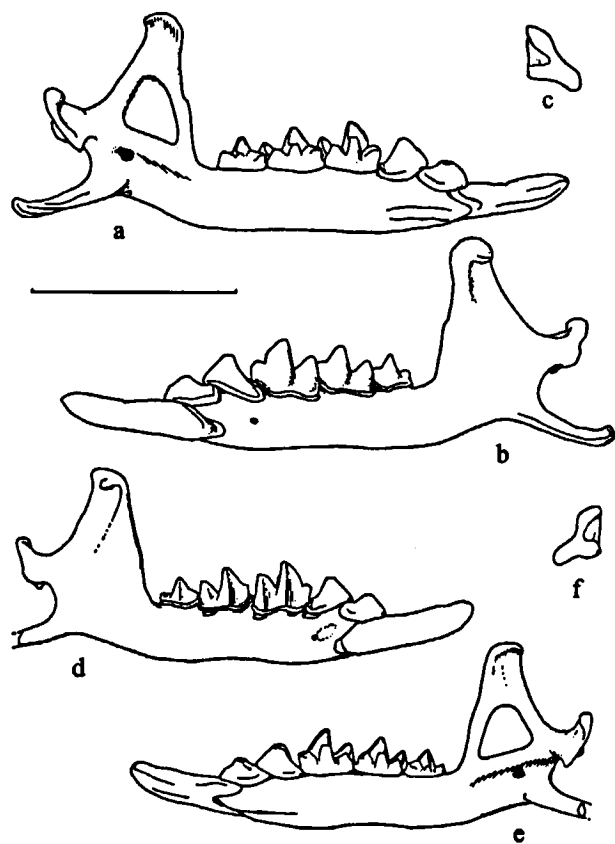


Fig. 33: Onderkaken van *Crocidura zimmermanni* van Kreta. Boven: een recent exemplaar uit het centrale hooggebergte, onder: een Pleistocene exemplaar uit Liko Cave. Streepje = 5 mm; uit REUMER, 1987.

Fig. 33: Two mandibles of *Crocidura zimmermanni* from Crete. Above: a recent specimen from the central mountains, below: a Pleistocene specimen from Liko Cave. Bar = 5 mm; from REUMER, 1987.