

Op een (on)bewoond eiland: een overzicht van de echte en onechte dwergslurfdragers

Natasja den Ouden en Nike Liscaljet

Samenvatting

Een zoogdiergroep waarbij eilandevolucie goed waar te nemen is, is die van de slurfdragers. Olifanten, mammoeten en stegodonten kunnen verdwergen op eilanden todat zij schofthoogtes bereiken van 90cm. Slurfdragers kunnen zich heel goed over lange afstanden over land en zee verplaatsen en komen daardoor wijdverspreid op eilanden voor, van west Amerika en west Europa tot Azië. In het verleden en heden is al vaak onderzoek gedaan op deze eilanden en wij geven hieronder een overzicht van de verspreiding van deze dwergslurfdragers.

Abstract

If there is one group of mammals that displays remarkable island characteristics, it is the proboscideans. Elephants, mammoths and stegodonts show extreme examples of dwarfism with withers heights down to 90cm. Because they are excellent swimmers and can explore land over long distances, their occurrence on islands spreads from western America and western Europe to Asia. Research on these islands has been carried out for decades and is still ongoing. We give an overview of the global distribution of pygmy proboscideans.

Inleiding

Eilanden zijn gebieden met een duidelijke natuurlijke grens, namelijk zeewater, en dit zeewater zorgt voor het beste filtereffect waarneembaar. Het zorgt voor het ontstaan van specifieke ongebalan-ceerde endemische fauna's. Misschien wel de opvallendste grote zoogdieren binnen deze endemische fauna's zijn de slurfdragers.

In een aantal gebieden op het noordelijk halfrond komen fossiele resten van verdwergde slurfdragers

voor. In het Middellandse Zeegebied vinden we de dwergolifanten, in Zuidoost-Azië de dwergstegodonten en op de Kanaaleilanden voor de kust van Californië leefden ooit dwergmammoeten. Naast deze echte dwergen zijn er ook een aantal gebieden waar onechte dwergen voorkomen, dat wil zeggen dieren die gemiddeld iets kleiner zijn dan hun soortgenoten op het vasteland, maar niet tot een aparte (sub)soort gerekend mogen worden. Deze kleinere varianten vinden we op het Siberische eiland Wrangel, de Pribilof eilanden voor de kust van Alaska en in West-Europa.

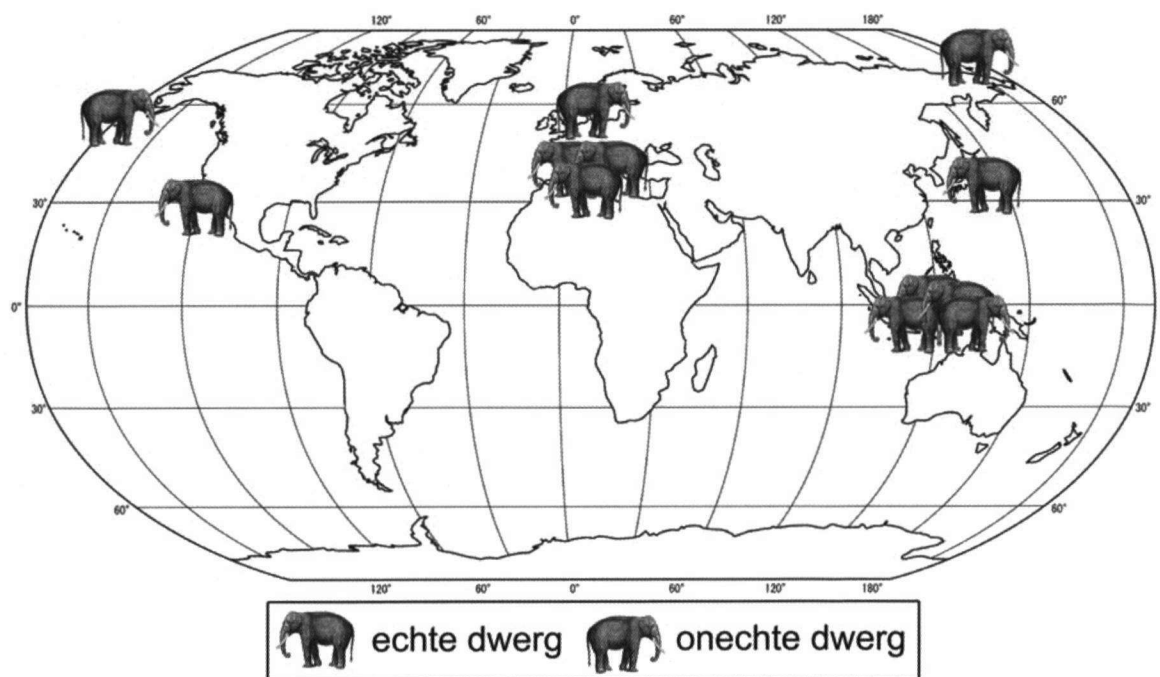


Fig. 1: Wereldkaart met daarop de locaties waar echte en onechte dwergslurfdragers voorkomen.

Fig. 1: World map indicating localities with true dwarfs and smaller representatives of larger species.

Dick Mol gaf in 1995, in *Cranium*, al een beknopt overzicht van de dwergslurfdragers. Het onderzoek heeft sindsdien uiteraard niet stilgestaan. Een overzichtswerk van eilandfauna's met de titel *Hoe dieren op eilanden evolueren* werd dit jaar gepubliceerd door Alexandra van der Geer, John de Vos, Michael Dermitzakis en George Lyras. De auteurs van dit artikel houden zich ook bezig met evolutie

van slurfdragers op eilanden. Zo schreef Nike Liscajlet in 2007 haar scriptie over de dwergolifanten van het Middellandse Zeegebied en houdt Natasja den Ouden zich bezig met continentale mammoeten die tekenen van verdwering vertonen. Goede aanleiding dus om alles in *Cranium* nog eens op een rijtje te zetten.

Eiland-evolutie

Eilandvormen worden al sinds lange tijd gevonden. De verklaring voor het voorkomen van deze dwergen komt pas halverwege de twintigste eeuw, wanneer J. Bristol Foster een artikel genaamd "The evolution of mammals on islands" publiceert in *Nature* (1964). Hierin beschrijft hij het onderzoek dat hij gedaan heeft aan 116 recente eilandsoorten en komt hij tot de conclusie dat over het algemeen grote dieren op eilanden kleiner worden en kleine dieren juist groter. Dit principe gaat sindsdien door het leven als de regel van Foster of de eiland-regel. MacArthur en Wilson (1967) gaan dieper op het idee van eiland-evolutie in, in hun klassieke boek "The theory of island biogeography", dat zich vooral richt op de immigratie en emigratie van recente soorten op eilanden en de levensvatbaarheid van populaties.

Inmiddels weten we dat dieren op eilanden niet alleen van grootte veranderen, maar dat bij zoogdieren bijvoorbeeld ook de verhoudingen in de poten veranderen en dat vogels hun vermogen tot vliegen verliezen. Ook krijgen eilandsoorten vaak minder jongen tegelijkertijd, maar wel op een vroegere leeftijd. Verklaringen voor deze veranderingen zijn o.a. afwezigheid van predatoren en een verarmde fauna in het algemeen en de mate van isolatie van het eiland. Daarnaast is het voor de energiebehoefte van een dier veel efficiënter om minder groot te zijn.

In Nederland is veel onderzoek gedaan naar het principe van eiland-evolutie. Paul Sondaar is heel belangrijk geweest bij de beschrijving van een groot aantal aan eilanden aangepaste dieren. Zo werkte hij veel in de Middellandse Zeegebied en in Indonesië. Een van zijn meest invloedrijke publicaties is "Insularity and its effect on mammal evolution" (1977). Het eilandonderzoek is voortgezet door John de Vos, die onderzoek deed naar bijvoorbeeld de herten op Kreta en veel in Indonesië gewerkt heeft. Op dit moment houdt een aantal Nederlanders zich bezig met eilandonderzoek, waaronder Gert van den Bergh (Aziatische dwergstegodonten), Lars van den Hoek Ostende (knaagdieren en kleine carnivoren van Indonesië en het Caribisch gebied), Alexandra van der Geer (*Hoplitomeryx* uit het Middellandse Zeegebied), Jelle Reumer (*Myotragus* op Mallorca) en Hanneke Meijer (vogels op eilanden).

Onderzoeksgeschiedenis

Beschrijvingen van dwergslurfdragers kennen we al sinds halverwege de negentiende eeuw. In het Middellandse zeegebied dateren de eerste beschrijvingen uit 1842. In Zuidoost-Azië waren ze iets later met bronnen uit 1887 voor de Filippijnen en 1949-1964 voor de eerste beschrijvingen van dwergstegodonten op Java, Flores, Timor en Sulawesi. In Japan worden de eerste dwergslurfdragers pas in 2008 als zodanig herkend. Voor de Kanaaleilanden van Amerika dateren de vroegste beschrijvingen uit 1873.

De artikelen uit de beginperiode bevatten vooral uitgebreide beschrijvingen van de vondstlocatie aan de hand van geografische kenmerken en sommige worden aangevuld met mooie gedetailleerde tekeningen van het vondstmateriaal. Er werd geen rekening gehouden met een vondstcomplex en

stratigrafie of het intekenen van vondstlocaties op kaarten. Vondsten werden behandeld als los staande, of liever gezegd, los liggende, voorwerpen die mogelijk bij elkaar kunnen horen als de soort, vorm en grootte overeen lijken te komen. Hierbij was nog onvoldoende kennis en vaardigheid aanwezig om soorten te vergelijken voor determinatie en chemische analyses uit te voeren zoals tegenwoordig. Zo werd vaak bij ieder nieuw gevonden stuk een nieuwe soort beschreven, waarbij bijvoorbeeld een slagtrandfragment van onbekend klein formaat als holotype werd aangewezen. Met de komst van nieuwe technologieën verschijnen ook nieuwe vormen van materiaalanalyse, zoals koolstofdateringen en DNA-onderzoek. Met koolstofdateringen kunnen chronostratigrafieën worden uitgezet en kan worden aangetoond dat de bedachte opvolging, alias verdwering, van grote olifanten naar kleine dwergolifanten met de tijd niet zo logisch in elkaar zit. Met DNA-onderzoek wordt nu een

begin gemaakt om de evolutionaire herkomst van dwergslurfdragers vast te leggen op genusniveau, behoren ze bijvoorbeeld tot het genus *Elephas*, *Mammuthus* of *Stegodon*? Op soortniveau wordt er ook nog steeds veel over gediscussieerd. Moet niet elk eiland zijn eigen dwergsoort krijgen of komt één soort op meerdere eilanden voor en in hoeverre kunnen er op een eiland meerdere dwergsoorten naast elkaar leven?

Met het verstrijken van de jaren en het terugvallen op oud onderzoek, wil men ook de holotypen opnieuw bekijken en waar nodig herdefiniëren. Een groot probleem hierbij is dat veel holotypen in de loop der jaren zijn verdwenen, kwijtgeraakt of ontoegankelijk zijn geworden. De beschrijvingen die in het verleden zijn gemaakt, zijn echter niet altijd gedetailleerd genoeg en vaak zijn ook geen metingen gedaan, waardoor het originele materiaal toch onontbeerlijk is.

Echte dwergen

Mediterraan gebied

Op achttien eilanden in het Middellandse Zeegebied zijn botten en molaren gevonden van Pleistocene slurfdragers. De gemeenschappelijke voorouder van deze Mediterrane soorten werd lang gehouden op de continentale *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus*, maar de laatste decennia loopt de discussie over een mogelijke origine van een aantal verdwergde soorten vanuit *Mammuthus* hoog op.

Over elf Mediterrane eilanden is zeer weinig geschreven (Liscaljet 2007). Het vondstmateriaal bestaat uit niet meer dan enkele resten van botten of molaren, zonder materiaalbeschrijving. In de meeste gevallen, zijn het soorten van het vaste land. Alleen over Milos, Naxos en Serifos wordt, helaas zonder bewijs, geschreven dat het om dwergolifanten gaat.

Bij Kythera wordt de melding gemaakt van het duidelijk niet-endemische karakter van de naast *Elephas antiquus* gevonden overige Pleistocene fauna, wat doet vermoeden dat Kythera geen eiland was. Als men kijkt naar de biogeografische geschiedenis van het Middellandse zeegebied geldt voor meer eilanden dat ze in het Plio- en/of Pleistoceen door een lagere zeespiegelstand aan het vasteland verbonden waren.

Van de overige zeven Mediterrane eilanden van deze groep van achttien, is er een uitgebreide literatuurlijst met relevante en bruikbare informatie (Liscaljet 2007). Deze eilanden zijn Cyprus, Kreta, Malta, Rhodos, Sardinië, Sicilië en Tilos. Hiervan kennen Cyprus, Rhodos en Sardinië elk één soort dwergslurfdrager op het eiland, terwijl op Kreta Malta, Sicilië en Tilos meerdere naast elkaar voorkomende soorten worden beschreven.

Cyprus

Elephas cypriotes (in de literatuur komen we voor dit genus ook wel de naam *Palaeoloxodon* tegen) van Cyprus is maximaal verdwergd, maar meet-

Eiland	Soort	Datering
Chios	<i>Mastodon augustidens</i> Cuvier 1817	Pliocene
Delos	<i>Elephas antiquus</i> Falconer & Cautley 1847	Midden - Laat-Pleistoceen
Euboea	<i>Elephas meridionalis</i> Nesti 1825	Midden - Laat-Pleistoceen
Giglio	<i>Elephas antiquus</i> Falconer & Cautley 1847	Midden - Laat-Pleistoceen
Imbros	<i>Elephas meridionalis</i> Nesti 1825 <i>Mastodon arvernensis</i> Croizet & Jobert 1828	Vroeg-Pleistoceen
Kos	<i>Elephas meridionalis</i> Nesti 1825	Vroeg-Pleistoceen
Kythera	<i>Elephas antiquus</i> Falconer & Cautley 1847	Midden-Pleistoceen
Kythnos	<i>Elephas</i> sp.	14C 9160 + 240BP (Reese 1996)
Milos	onbekend	onbekend
Naxos	<i>Palaeoloxodon antiquus melitensis</i> Falconer 1862	Midden-Pleistoceen
Serifos	<i>Elephas (Palaeoloxodon) cf. melitensis</i> Falconer 1862	onbekend

Tabel 1: Elf Mediterrane eilanden waarvan het vondstmateriaal niet beschreven is. De originele naamgeving, zoals in de literaire bronnen, is aangehouden.

Table 1: Eleven Mediterranean island of which the material has not been properly described. The original names, as given in the literature, have been used.

gegevens en een precieze schofthoogte zijn niet bekend. Een holotype voor deze soort wordt beschreven door Dorothea Bate in 1904. Het vondstmateriaal, bestaand uit botten en molaren, wordt op verschillende sites verspreid over het eiland gevonden. Het voorkomen van slechts één soort dwergslurfdragers op Cyprus wordt met deze verspreiding aannemelijk gemaakt.

Rhodos

Van Rhodos wordt *Elephas* (ook hier weer *Palaeoloxodon* in de literatuur) *antiquus mnaidriensis* beschreven als gelijkend op *Elephas mnaidriensis* van Malta en Sicilië. Een aantal beschreven skeletelementen en bijbehorende meetgegevens geven een goed beeld van de mate van verdwerging. De vondsten werden gedaan in een grot in de buurt van Ladiko, in het noorden van Rhodos.

Sardinië

Van Sardinië wordt *Mammuthus lamarmorae* beschreven, hoewel de eerste onderzoekers deze soort nog in het genus *Elephas* plaatsten. In 1883 beschreef Major het holotype, bestaand uit enkele carpalen en tarsalen, en noemde *Elephas lamarmorae* als synoniem (volgens Malatesta 1954 & Melis et al. 2001). Daarna worden ook de soortnamen *Elephas melitensis* en *Elephas mnaidriensis* genoemd. De morfologie van de molaren suggereert dat deze soort binnen het genus *Mammuthus* behoort. Hoewel een indicatie van de schofthoogte niet wordt gegeven in de literatuur, is aan de hand van het gevonden materiaal wel duidelijk geworden dat het hier om een dwergmammoet gaat.

Kreta

Kreta telt in de literatuur twee soorten slurfdragers. *Mammuthus creticus* is de dwergmammoet met een schofthoogte van 150 cm. Poulakakis et al. (2006) bevestigen met DNA onderzoek dat deze kleine soort behoort tot het genus *Mammuthus* en geven de fossielen een ouderdom van zo'n 800.000 jaar BP op basis van de biostratigrafische ligging onder het dwergnijlpaard van Kreta. Na een tweede migratiestroom ontstaat rond 50.000 jaar geleden (Reese 1996) *Elephas antiquus creutzburgi*, een afstammeling van *Elephas antiquus* van het vasteland. Deze minimaal verdwergde soort weet te overleven naast de al gevestigde dwergmammoet en de met hem verschenen andere soorten herbivoren.

Malta

Op Malta worden drie dwergolifanten beschreven waarvan wordt gedacht dat zij naast elkaar geleefd zouden hebben. *Elephas mnaidriensis* is met 190cm schofthoogte de grootste van de drie. Het holotype, afkomstig uit de Mnaidra kloof aan de zuidkust van het eiland, wordt beschreven door Leith Adams in 1870 (Osborn 1942). Acht jaar eerder beschreef Falconer het holotype van *Elephas melitensis* afkomstig uit de Zebbug grot, landinwaarts ten noorden van de Mnaidra kloof (Osborn 1942). *Elephas melitensis* wordt een schofthoogte toegeschreven van 140cm. De kleinste Mediterrane dwergolifant is *Elephas falconeri* met een schofthoogte van 90cm. Deze soort is ook gevonden in de Zebbug grot en het holotype werd in 1867 beschreven door Busk. De vraag is of het op Malta wel om drie aparte soorten gaat, of dat de grootteverschillen te verklaren zijn door sexueel dimorfisme.

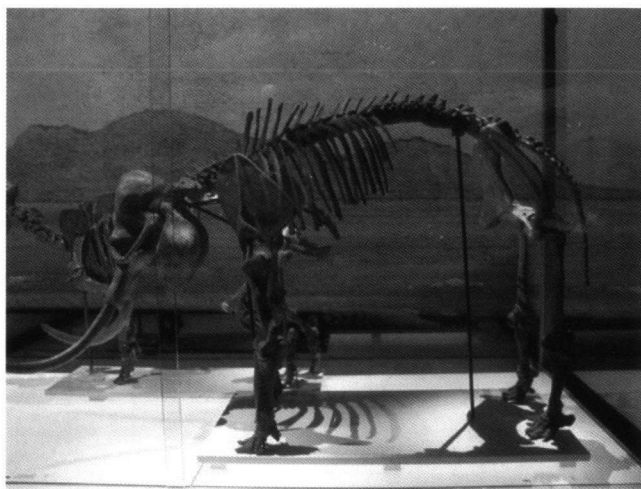


Fig. 2: Compleet skelet van *Elephas falconeri*, bekend van Malta en Sicilië, in de tentoonstelling Expeditie Darwin in Naturalis (foto: N. Liscaljet).

Fig. 2: Complete skeleton of *Elephas falconeri*, known from Malta and Sicily, as exhibited in Expedition Darwin at Naturalis (photo: N. Liscaljet).

Sicilië

Sicilië wordt in de literatuur vaak samen met Malta genoemd. Voor de dwergolifanten die hier voorkomen worden de soortnamen van de Maltese dwergolifanten gebruikt; *Elephas mnaidriensis*, *Elephas melitensis* en *Elephas falconeri* met de respectievelijke schofthoogtes van 190, 140 en 90cm. Heel even werd in de literatuur ook subsoort *Elephas antiquus leonardii* genoemd, maar deze soort blijkt geen tekenen van verdwerging te tonen en behoort gewoon tot de *Elephas antiquus* van het vasteland. Sicilië is daarmee het enige eiland met dwergolifanten zonder eigen holotypen. Een geologische onderbouwing voor de overeenkomsten tussen

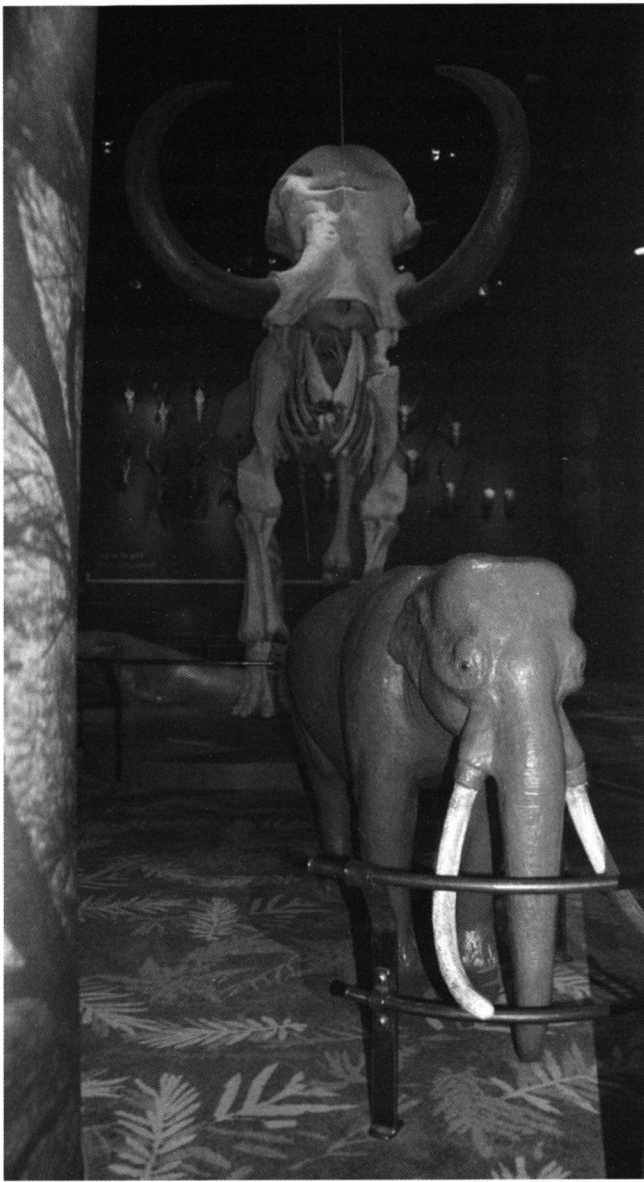


Fig. 3: Reconstructie van *Elephas falconeri*, met op de achtergrond een skelet van *Mammuthus meridionalis*, genomen in het Natuurhistorisch Museum in Stockholm (Foto: N. den ouden).

Fig. 3: Reconstruction of *Elephas falconeri*, with a skeleton of *Mammuthus meridionalis* in the background, taken at the Natural History Museum in Stockholm (Photo: N. den Ouden).

Malta en Sicilië zou kunnen zijn dat ze zo dichtbij elkaar liggen, maar helaas ontbreekt een duidelijke correlatie tussen de eilandfauna's van beide eilanden op dit punt nog. Ook voor Sicilië geldt dat de maximale draagkracht van een eiland geen al te grote soortendiversiteit aan kan. Aannemelijker is het daarom dat op beide eilanden slechts één, hooguit twee, soorten voor kwamen.

Tilos

Op Tilos werden aanvankelijk twee soorten dwergslurfdragers beschreven als minimaal en maximaal verdwergd. Ze werden gevonden in

twee verschillende vondstlagen in de Charkadio grot. Naar aanleiding van de vondsten van Malta en Sicilië werden ze *Elephas* (*Palaeoloxodon* in de literatuur) *antiquus mnaidriensis* en *Elephas* (wederom *Palaeoloxodon* in de literatuur) *antiquus falconeri* genoemd. Later werd echter duidelijk dat het hier gaat om één soort met sexueel dimorfisme, genaamd *Elephas tiliensis* (Theodorou et al. 2007). De vondstcollectie bestaat inmiddels uit meer dan 15.000 botten van meer dan 45 individuen. Schoft-hoogtes zijn vastgesteld op 180-190cm, berekend aan de hand van maten die eerder al werden verzameld door Theodorou in 1983. Koolstofdateringen van omstreeks 7100 BP en 4400 BP, een datering die overeenkomt met de periode van het Neolithicum, bevestigen hier het jongste voorkomen van een Mediterrane dwergslurfdragers.

Azië

In Azië komen in het Pleistoceen meerdere genera voor. Zo zijn er vertegenwoordigers van het genus *Stegolophodon*, *Stegodon*, *Mammuthus* en *Elephas*, waarvan we nu nog de Indische olifant kennen. *Stegolophodon* is de waarschijnlijke voorouder van de stegodonten die wel gezien worden als de zustergroep van zowel de mammoeten (*Mammuthus*) als de olifanten (*Elephas* en *Loxodonta*). Sommige soorten binnen dit genus behoren tot de grootste slurfdragers die ooit geleefd hebben. Er zijn echter ook verdwergde soorten gevonden. Dat de dwergstegodonten een moeilijke groep zijn, zullen we hieronder zien.

Java

Van Java zijn verschillende verdwergde olifantachtigen bekend. Een deel van het materiaal is verzameld door Eugene Dubois, die nooit de gelegenheid heeft gehad het goed uit te werken. Hooijer nam in 1955 deze taak op zich en publiceerde een 150 pagina's tellende monografie over de slurfdragers van de Maleisische Archipel en de Punjab.

De fauna-evolutie op Java is gecompliceerd omdat het eiland bij tijd en wijle aan het vasteland verbonden was. Hierdoor was er een opeenvolging van immigratiegolven, die zich vermengden met de al op het eiland aanwezige fauna. Java kent meerdere dwergstegodonten, die zich in tijden dat het eiland geïsoleerd lag konden ontwikkelen. De primitiefste hiervan is afkomstig uit het Cirebon District, maar heeft geen datering. Een wat verder ontwikkelde vorm uit het Laat-Pliocene of Vroeg-Pleistoceen is bekend van Sambungmacan, Midden Java. Van Oost Java is er de ongedateerde



Fig. 4: metapoden van *Elephas tiliensis* van Tilos (foto: J. de Vos).

Fig. 4: metapodials of *Elephas tiliensis* of Tilos (photo: J. de Vos).

Stegodon hypsilophus, die zich kenmerkt door erg hoogkronige molaren. Naast dwergstegodonten heeft Java ook dwergolifanten gehad. Uit de periode van 2 tot 1,5 miljoen jaar geleden hebben we *Elephas indonesicus*, die gelijkenissen vertoont met *Elephas celebensis*, van Sulawesi. Het verdwijnen van de stegodonten aan het eind van het Pleistoceen komt overeen met een verandering van de vegetatie van een open bosland naar regenwoud en de komst van *Elephas maximus*, de Indische olifant, naar het eiland.

Flores

Flores is een eiland dat de laatste jaren veelvuldig in het nieuws is geweest door de ontdekking van een kleine mensensoort, die in het Laat-Pleistoceen op het eiland leefde. De ontdekking van deze *Homo floresiensis* was aanleiding tot meer gedetailleerde opgravingen in de grot Liang Bua, waar de botten waren gevonden. Tussen de dierlijke resten die bij deze opgravingen werden gevonden, bevonden zich de botten van een endemische dwergsubsoort, *Stegodon florensis insularis*. Samen met zijn collega's beschreef Gert van den Bergh (2008), die al bij het project betrokken was, deze soort. Zij komen tot de conclusie dat de soort afstamt van de grotere *Stegodon florensis florensis*, die al uit het Vroeg en Midden-Pleistoceen van Flores bekend was. De subsoort *Stegodon florensis insularis* wijkt af van de voorouder door een verhoogd aantal emailribbels op de molaren en een kleiner formaat ervan. Gemiddeld zijn de molaren 30% kleiner dan die van de voorouderssoort.

Uit het Vroeg-Pleistoceen zijn nog andere dwergstegodonten bekend. Zo beschreef Gert van den Bergh in zijn proefschrift uit 1999 de dwergstegodont *Stegodon sondaari*. Deze soort komt samen voor met een reeks andere eilandvormen, zoals een reuzenschildpad, de komodoavaan en een kleine krokodil. Rond 840.000 jaar geleden wordt deze kleine *Stegodon sondaari* vervangen door een olifantachtige van middelgroot formaat, *Stegodon florensis florensis*, die nauw verwant is aan *Stegodon trigonocephalus* van Java en de Wallacea eilanden.

Timor

In 1969 beschrijft Sartono een in 1964 door pater Theodoor Verhoeven gevonden molaar van een Pleistocene stegodont. Hij komt tot de conclusie dat de molaar zo anders is dan die van de andere stegodonten van Zuidoost-Azië, dat hij er een aparte naam aan verbindt, *Stegodon timorensis*. Deze soort, die kleiner is dan de dwergstegodonten van Java en Flores, is waarschijnlijk ergens in het Pleistoceen vanaf Java via de kleine Sunda eilanden en Flores op Timor terecht gekomen. Dat geldt ook voor een tweede stegodont die op Timor is gevonden, *Stegodon cf. trigonocephalus florensis*. Deze stegodont is bekend van een DM3 die gevonden is in Sadilaun op Timor. Hoewel op Flores, waar deze soort ook voorkwam, geen DM3 gevonden is, lijkt de molaar zoveel op het Floresmateriaal dat met enige vorm van zekerheid gesteld kan worden dat het om dezelfde soort gaat. Hieruit blijkt ook weer dat er regelmatig uitwisseling tussen de verschillende eilanden heeft plaatsgevonden.



Fig. 5: Afgietsel van een kaak van *Stegodon timorensis*, naast een onderkaakhelft van *Stegodon trigonocephalus* (Foto: N. den Ouden).

Fig. 5: Cast of the jaw of *Stegodon timorensis*, next to half a mandible of *Stegodon trigonocephalus* (Photo: N. den Ouden).

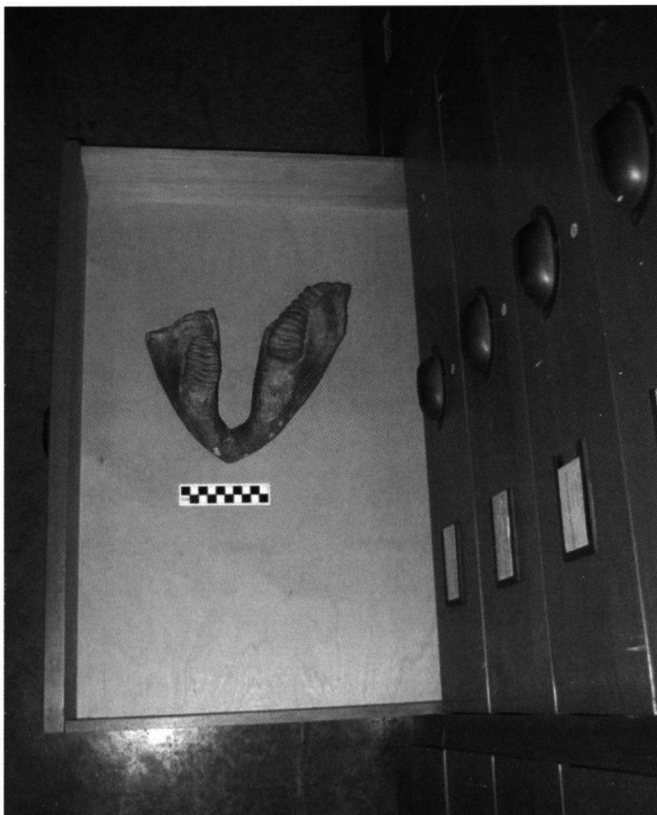


Fig. 6: Afgietsel van een onderkaak van *Stegodon timorensis*, in de collectie van Naturalis (Foto: N. den Ouden).

Fig. 6: Cast of the mandible of *Stegodon timorensis*, in the collection of Naturalis (Photo: N. den Ouden).

Sulawesi

Vanaf 2,5 miljoen jaar geleden kunnen er drie opeenvolgende terrestrische fauna's worden herkend op Sulawesi. Allen zijn ze endemisch, ongebalanceerd en vertonen ze eilandkenmerken. Dwergslurfdragers die hier voorkomen zijn *Elephas celebensis* en *Stegodon sompoensis*. De schofthoogte van *Stegodon sompoensis* was zo'n 150 cm. De grootte van beide soorten is vergelijkbaar, met een massa tussen 350 en 950 kilo. *Elephas celebensis* heeft een relatief korte en hoge schedel, met relatief hoogkronige kiezen. De korte en hoge schedel worden gezien als een pedomorfe eigenschap, iets dat vaker voorkomt bij eilandvormen. *Elephas celebensis* heeft nog een andere eigenschap die opvalt, namelijk slagstanden in de onderkaak. Dit soort onderkaaksslagstanden kwam voor bij vroege slurfdragerssoorten, zoals *Primelephas* en *Stegotetrabelodon*, maar ook bij de vroege *Elephas planifrons*. Deze laatste wordt dan ook als voorouder van *Elephas celebensis* gezien. Naast de al genoemde soorten kent Sulawesi ook nog twee dwergvormen waarvan de soort en de afstamming niet zo duidelijk vaststaan. *Stegodon* cf. *sompoensis* lijkt op *Stegodon sompoensis*, maar de afmetingen vallen net binnen of net buiten die van deze soort. *Stegodon* sp. B komt naast Sulawesi ook op Sangihe voor en dit materiaal laat zich ook niet duidelijk determineren. In morfologie lijkt het ma-

teriaal op dat van *Stegodon trigonocephalus*, maar het is duidelijk kleiner. Ook heeft het overeenkomsten met het materiaal dat toegeschreven kan worden aan *Stegodon florensis* en *Stegodon ngandongensis*.

In het Midden-Pleistoceen werden de kleine dwergolifanten vervangen door nieuwe immigranten, die groter waren dan de al aanwezige dwergen, maar wel kleiner dan de olifanten van het vasteland.

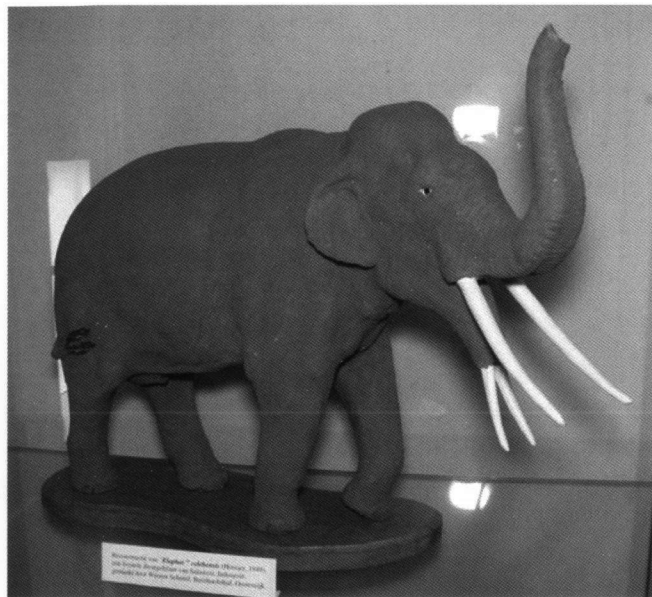


Fig. 7: Reconstructie van *Elephas celebensis*, in de collectie van Naturalis (Foto: N. Liscaljet).

Fig. 7: Reconstruction of *Elephas celebensis*, in the collection of Naturalis (Photo: N. Liscaljet).



Fig. 8: Het holotype van *Stegodon sompoensis*, in de collectie van Naturalis (Foto: N. den Ouden).

Fig. 8: The holotype of *Stegodon sompoensis*, in the collectie of Naturalis (Photo: N. den Ouden).

Sangihe

Sangihe is een klein eiland, dat tussen Sulawesi en het Filippijnse eiland Mindanao ligt. In 1989 werd er een veldverkenning uitgevoerd, waarbij molaarfragmenten, een deel van een slagtaand en een fragment van een kaak van een slurfdruager gevonden werden. De vondsten zijn waarschijnlijk afkomstig van één enkel individu. Na een korte beschrijving van Aziz, in 1990, zijn ze nog eens in detail beschreven door van den Bergh (1999), die ze toeschrijft aan *Stegodon* species B. Deze soort is ook bekend van Sulawesi, maar het materiaal van Sangihe is iets groter. De datering van de Pintareng-formatie, waar het materiaal uit afkomstig is, is Pleistoceen.

Filippijnen

De eerste bronvermeldingen van fossiele stegodonten op de Filippijnen zijn van Naumann en dateren uit 1887. Von Koenigswald (1956) noemt deze soort *Stegodon* cf. *trigonocephalus* en ziet een relatie met de Javaanse soort. Een tweede stegodont vondst, een fragment van een onderkaak met molaar, werd gedaan in een Midden Pleistocene laag in de buurt van Fort McKinley en toegeschreven aan *Stegodon luzonensis*, een dwergstegodont. Over het algemeen werden Filippijnse vondsten gedaan tijdens bouwwerkzaamheden, zodat een gedetailleerde stratigrafie en context niet kon worden onderzocht.

Ook in Luzon en Mindanao werden naast gewone stegodonten dwergsoorten gevonden. In Luzon is een dwergolifant bekend onder de naam *Elephas beyer* (Von Koenigswald 1956) en als het klopt dat het hier om een m1 gaat, dan heeft deze dwergolifant een schofthoogte van 120 cm. Het onderkaakmolaarfragment gevonden in Mindanao wordt door Von Koenigswald (1956) toegeschreven aan *Stegodon mindanensis*. Een vergelijking van de molaar met een molaar van een dwergstegodont uit Sangiran, Java, toont aan dat het ook hier om een dwergstegodont gaat.

Tijdens een opgraving door Angel Bautista en John de Vos in 2001 in de Cagayan vallei kwamen zeven carpalen en metacarpalen van een rechter voorpoot van één individu tevoorschijn. Deze botten, die te dateren zijn in het Pleistoceen, zijn gemeten en vergeleken met dezelfde exemplaren van enkele Mediterrane dwergslurfdragers. Uit dit biometrisch onderzoek kon worden geconcludeerd dat deze slurfdragers van de Filippijnen ook een verdwergde soort is, hoewel niet zo klein als *Elephas falconeri*. De schofthoogte wordt geschat rond de 190-200cm (Liscaljet 2007). Vervolgonderzoek moet nog uitwijzen om welk genus het hier gaat, maar geografisch gezien ligt het genus *Stegodon* voor de hand.

Japan

De oudste dwergslurfdragers vinden we in het Mioceen van Japan. Voor een goede interpretatie van de vondsten is het nodig een goede datering te hebben. Het Mioceen is voor olifantachtigen namelijk een belangrijke periode, waarin niet alleen het aantal soorten drastisch toeneemt, maar de dieren ook in grootte enorm groeien. Dit is de periode waarin de olifantachtigen olifantengroottes bereiken. Japanse dwergen behoren tot het genus *Stegolophodon*. Sae-gusa (2008) komt tot de conclusie dat de enorme variatie in grootte van de gevonden molaren alleen valt te verklaren door een serie van eiland-fases in de vorming van de Japanse eilanden. Hij noemt de soort *Stegolophodon pseudolatidens* en geeft niet iedere grootte-categorie een andere naam, maar schaaft ze allemaal onder dezelfde soort met een fase-aanduiding. Dit benadrukt ook het idee van evolutie op de eilanden zelf, in plaats van een serie migraties vanaf het vasteland.

Tussen 17 en 16 miljoen jaar geleden was er een zeespiegelstijging, waardoor gedeeltes van de proto-Japanse eilanden onder water kwamen te liggen en het leefgebied dus kleiner werd. Deze periode komt overeen met een verkleining in de *Stegolophodons*. De kleinste vormen, van de Asakawa Formatie, bedragen slechts 60% van de molaarbreedte van de grootste molaren die uit de Misawa en Honya Formaties afkomstig zijn.



Fig. 9: De zeven botten van een rechter voorpoot van de Filippijnse dwergslurfdragers in anatomische positie (foto: N. Liscaljet).

Fig. 9: The seven right carpals and metacarpals of the Philippine pygmy proboscidae in anatomical position (photo: N. Liscaljet).

Ook na het Mioceen komen dwergslurfdragers voor op de Japanse eilanden. Alexandra van der Geer en haar mede-auteurs noemen voor het Laat-Pliocene en Vroeg-Pleistoceen de kleine *Stegodon akashiensis*, die een schofthoogte had van ongeveer 200 cm. In het Pliocene is daar tevens de kleine *Stegodon aurorae*. Uit het Vroeg en Midden-Pleistoceen zijn fossielen gevonden van een mammoet die iets kleiner was dan zijn tijdgenoten van het vasteland, *Mammuthus protomammonteus*. Dat Japan in het Midden-Pleistoceen weer een verbinding heeft met het vasteland uit zich in het voorkomen van een grote vasteland-fauna. De grote *Stegodon orientalis* maakte hier deel van uit. In het Laat-Pleistoceen steeg de zeespiegel weer, wat resulteerde in de kleine *Elephas naumanni*, die uiteindelijk rond 16.000 jaar geleden uitstierf.

Californische Kanaaleilanden

Voor de kust van Californië ligt een eilandengroep die de Kanaaleilanden wordt genoemd. Op drie van deze eilanden (Santa Rosa, Santa Cruz en San



Fig. 10: Bijna compleet skelet van *Mammuthus exilis*, opegegraven in 1994. Foto genomen in het Natuurhistorisch Museum van Santa Barbara door Travis Shinabarger.

Fig. 10: Near complete skeleton of *Mammuthus exilis*, excavated in 1994. Photo taken at the Santa Barbara Museum of Natural History by Travis Shinabarger.

Miguel) zijn resten aangetroffen van een verdwergde mammoet. In het Pleistoceen lag de zeespiegel een stuk lager, en maakten deze eilanden - samen met het eiland Anacape, waar geen mammoeten zijn gevonden - deel uit van een groter supereiland, dat *Santarosae* wordt genoemd. Ten tijde van de laatste ijstijd lag het op ongeveer 7,5 km van het vasteland. Het supereiland was niet door mensen bewoond, totdat de Chumash er tussen 11.300 en 10.800 jaar geleden voet aan wal zetten.

Al in 1873 schrijft Stearns over mammoetbotten die gevonden zijn op de Kanaaleilanden. In 1928 worden de botten door Stock en Furlong beschreven en krijgen ze de naam *Elephas exilis*, de verbannen olifant. De genusnaam *Elephas* werd later vervangen door *Mammuthus*. De voorouder van *Mammuthus exilis* is de Columbiaanse mammoet (*Mammuthus columbi*).

In 1994 werd een bijna compleet skelet van een Kanaaleiland-mammoet opegegraven, onder leiding van Larry Agenbroad. Dit gaf een unieke kans om de eilandmammoet met zijn continentale tegenhangers te vergelijken. Hieruit bleek dat de dijbeenderen van de eilandmammoeten relatief langer waren, en de doorsnede ronder. Het opperarmbeen vertoont rotaties van een aantal spieraanhechtingen. Dit zou verklaard kunnen worden door de krachten die toenemen op het opperarmbeen en de voordelen van relatief kortere onderpoten in heuvelachtige gebieden. Deze aanpassing aan heuvelachtige gebieden werd ook al door Paul Sondaar opgemerkt voor de dwergstegodonten.



Fig. 11: Opperarmbeenderen van *Mammuthus exilis* in verschillende leeftijdscategorieën vergeleken met die van *Mammuthus columbi* (uiteraars links). Foto genomen in het Natuurhistorisch Museum van Santa Barbara door Travis Shinabarger.

Fig. 11: Humeri of *Mammuthus exilis*, of various ages, compared to that of *Mammuthus columbi* (on the far left). Photo taken at the Santa Barbara Museum of Natural History by Travis Shinabarger.

Wanneer *Mammuthus exilis* op Santarosae is aangekomen is niet bekend. Koolstofdatering geeft aan dat de soort er rond 47.000 jaar geleden al voorkomt, maar omdat dit tegen de grens van de mogelijkheden van deze dateringsmethode aanzit, moet er rekening mee gehouden worden dat de datering ouder uit kan vallen. Over hoe de mammoeten op de eilanden terecht zijn gekomen zijn wel wat ideeën. Zo was er het idee van een landbrug tussen de eilanden en het vasteland. Na bathymetrisch onderzoek is echter vast komen te staan dat ten



Fig. 12: Skelet van *Mammuthus exilis*, met op de achtergrond *Mammuthus americanum* en *Mammuthus imperator*. Foto genomen in het Natuurhistorisch Museum van Santa Barbara door Travis Shinabarger.

Fig. 12: Skeleton of *Mammuthus exilis* with *Mammuthus americanum* and *Mammuthus imperator* in the background. Photo taken at the Santa Barbara Museum of Natural History by Travis Shinabarger.

tijde van de laatste ijstijd, toen de zeespiegel een stuk lager was dan heden ten dage, de Kanaaleilanden aan elkaar verbonden waren tot een super-eiland. De eilanden zaten toen echter niet vast aan het vasteland, er moest nog steeds 6,5 tot 8 km zee overgestoken worden. Van nu levende olifanten weten we dat ze uitstekende zwemmers zijn. Indiische olifanten op de Andaman eilanden zwemmen gemakkelijk 30 km als ze ruiken dat op een verder gelegen eiland de vruchten rijp zijn. Het is dan ook het idee dat de voorouder van *Mammuthus exilis*, de Columbiaanse mammoet, de oversteek naar Santarosae zwemmend gemaakt heeft.

Onechte dwergen: kleinere varianten van grote soorten

Wrangel

In 1993 werden de mammoeten van het eiland Wrangel in het prestigieuze tijdschrift *Nature* gepubliceerd (Vartanyan et al. 1993). Wrangel is een

eiland voor de kust van Oost-Siberie in de Noordelijke IJszee. Ten tijde van de laatste ijstijd was het via een landbrug verbonden met het vasteland. Zo'n 11.000 jaar geleden liep deze landbrug door het stijgende water van de dooiende gletsjers en ijskappen onder water. Sporen van menselijke bewoning op het eiland, in de vorm van stenen en ivoren werktuigen, zijn gedateerd rond 1700 voor Christus, een datering die min of meer overeen komt met het uitsterven van de mammoeten op het eiland. Aanwijzingen dat de mens hier ook daadwerkelijk op mammoeten heeft gejaagd zijn niet gevonden.

Het bijzondere aan de mammoeten van Wrangel is dat ze de jongste ter wereld zijn. Het eerste artikel over de vondsten vermeldde een datering van 3700 BP. Inmiddels is er een reeks van ruim honderd koolstofdateringen uitgevoerd en die lopen uiteen van 12.000 tot 3700 BP. De mammoeten van Wrangel vielen niet alleen op door hun jonge leeftijd, ook hun grootte was iets afwijkend.

Op het eiland zijn ook mammoeten van normale grootte aanwezig, maar is er een meerderheid aan mammoeten die een stuk kleiner zijn. Het materiaal bestaat vooral uit molaren en slagstanden, maar inmiddels zijn er ook postcraniale skeletdelen gevonden. Naast de kleinere afmetingen worden de molaren van de Wrangel mammoeten gekenmerkt door een hoge lamelfrequentie (het aantal lamellen per 10 cm) en een dunne email-laag op de lamellen. Dit was de aanleiding om ze te beschrijven als een aparte verdwergde subsoort van de wolharige mammoet. Sinds het mammoetcongres in 1999 is echter vast komen te staan dat de Wrangel mammoeten inderdaad aan de kleine kant zijn, maar aangezien ze nog binnen de variatiebreedte van de wolharige mammoet passen, zijn het geen echte dwergen (Mol et al. 1999, Tikhonov et al. 2003).

De grote vraag bij de mammoeten van Wrangel is hoe ze klein zijn geworden. Is dat een gevolg geweest van hun isolatie op een eiland, of was de voorouderpopulatie in Siberie al klein aan het worden voordat de Wrangel mammoeten op het eiland vast kwamen te zitten? Er zijn aanwijzingen dat aan het eind van het Pleistoceen de mammoeten niet het jaar rond het eiland bewoonden. Ze trokken dus heen en weer tussen het eiland en het vasteland via de landbrug die toen nog bestond. Dit is aangetoond met isotopenonderzoek (Arppe et al. 2009). De isotopensamenstelling van de mammoeten die op het eiland leefden toen de landbrug nog bestond is duidelijk anders dan die van de mammoeten die er leefden nadat de landbrug onder water was verdwenen.

Ook op het vasteland zelf zijn aanwijzingen gevonden dat de populaties aldaar aan het eind van het Pleistoceen al kleiner aan het worden waren. In 1999 werd op het Taimyr schiereiland een kaak gevonden van een zeer kleine mammoet. De kaak werd door de heer Karbainov, de directeur van het natuurreservaat waar de kaak gevonden werd, geschonken aan het Natuurhistorisch Museum te Rotterdam ter ere van het mammoetcongres dat daar in 1999 georganiseerd werd. De kaak is gedateerd op 9.920 +/- 60 BP. De afmetingen van de kaak en de molaren komen overeen met die van Wrangel. De in de kaak nog aanwezige molaren zijn de m3's en de slijting aan de molaren heeft al aangevangen, waardoor we er zeker van zijn dat het een volwassen individu is, en niet een jong exemplaar. Het dier had dus ten tijde van zijn of haar dood al de maximale afmetingen bereikt.

Pribilof eilanden

In 2004 werden de vondsten van mammoeten en ijsberen gepubliceerd uit de Qacnax Cave op St.

Paul Island (Guthrie 2004). St. Paul Island maakt deel uit van de Pribilof eilanden, een reeks van vier vulkanische eilanden voor de kust van Alaska. Voor de komst van de Russen en Amerikanen waren deze eilanden bewoond door de Aleuten en Inuit, die hier op zeehonden jaagden.



Fig. 13: De kaak die door de heer Karbainov aan het Natuurhistorisch Museum Rotterdam is geschonken (Foto: N. den Ouden).

Fig. 13: The mandible that was donated to the Natural History Museum in Rotterdam by Mr. Karbainov (Photo: N. den Ouden).

In 2004 werden de vondsten van mammoeten en ijsberen gepubliceerd uit de Qacnax Cave op St. Paul Island (Guthrie 2004). St. Paul Island maakt deel uit van de Pribilof eilanden, een reeks van vier vulkanische eilanden voor de kust van Alaska. Voor de komst van de Russen en Amerikanen waren deze eilanden bewoond door de Aleuten en Inuit, die hier op zeehonden jaagden.

Dat er ooit mammoeten voorkwamen op het eiland was bekend. De afgelopen 175 jaar zijn met enige regelmaat mammoetbotten gevonden. In 1999 werd een holle lavagang gevonden, die de Qagnax grot werd gedoopt. Qagnax betekent in de taal van de Aleuten namelijk "bot". Het botmateriaal dat gevonden werd bestond voornamelijk uit mammoetbotten en ijsbeertanden, maar ook rendier en poolvos waren vertegenwoordigd. Het plafond van de gang was ingestort, waardoor de grot een natuurlijke val voor dieren werd.

De mammoeten van de Pribilof-eilanden laten, net als de mammoeten van Wrangel, in de molaren een afname van de emaildikte en een verhoging van de lamelfrequentie zien. Ook zijn ze over het algemeen kleiner dan de mammoeten van het vasteland.

De datering van de mammoeten van St. Paul is erg jong. De jongste dateringen liggen tussen 5500 en 6000 jaar geleden. De reden dat mammoeten hier nog lange tijd konden overleven ligt mogelijk in de samenstelling van de vegetatie. Uit pollen- en isotopendata weten we dat de vegetatie op het eiland nog lange tijd heeft bestaan uit hoogwaardige grassen en dat pas veel later dan op het vasteland de vegetatie een echt Holoceen karakter kreeg. Het uitsterven van de mammoeten komt in tijd overeen met de komst van ijsberen op het eiland. Door de introductie van dit nieuwe roofdier en ook een verslechtering van de vegetatie werd de druk op de mammoetpopulatie uiteindelijk te groot.

Borneo

Op Borneo, het op twee na grootste eiland van de wereld, werd door het Wereld NatuurFonds melding gedaan van een nog levende dwergolifant, *Elephas maximus borneensis*. Het WNF doet in het noorden van Sabah, Maleisisch Borneo, onderzoek naar het leefgebied van de olifanten in relatie tot de huidige houtkap en letten daarbij op de groepsamenstelling, gezondheid en voortplanting. Zij maken daarbij gebruik van GPS systemen die om de hals van de matriarch van een groep olifanten wordt gehangen.

Helaas voor ons paleontologisch onderzoek betreft het ook hier geen dwergolifant. Adrian Lister is mee geweest op een tocht om deze olifanten te zoeken en heeft daarbij pootafdrukken onderzocht en foto's gemaakt. Zichtbare kenmerken zoals de oortvorm zijn gelijk aan die van *Elephas maximus* en de pootafdrukken zijn even groot als die van *Elephas maximus* van het vaste land. Een stier kon worden opgemeten met een schofthoogte van 265cm, wat ook een bekende maat is op het vaste land.

West-Europa

Dat kleine mammoeten niet alleen op duidelijk afgebakende eilanden voorkomen, blijkt uit de vondsten van zeer kleine mammoeten uit de Noordzee en Duitsland. In 1967 werd in Rottweil in Duitsland het post-craniale skelet van een zeer kleine mammoet ontdekt. Ziegler (2001) heeft het skelet beschreven en de schofthoogte gereconstrueerd op ongeveer 250 cm. Uit vergelijkingen met andere mammoetskeletten blijkt dat dit een van de kleinste mammoeten van Europa moet zijn geweest. In Rusland komen dit soort kleine mammoeten echter vaker voor, zoals in Sevsk, waar de kleinste stier een schofthoogte van 240 cm moet hebben gehad.

Ook in de Noordzee komen we kleine mammoeten tegen. In de collectie van Naturalis bevinden zich twee mogelijke sets derde molaren, die qua

afmetingen binnen de maten van het eiland Wrangel vallen. Dit soort kleine molaren komt ook in de collecties van Dick Mol en Hans van Essen voor. Deze laatste heeft in 1986 in *Cranium* al eens gepubliceerd over deze, wat hij noemt, diminutieve molaar. Maar gaat het inderdaad om dieren die door slechte omstandigheden klein zijn gebleven, of gaat het om kleine vrouwtjes en een verhoogd sexueel dimorfisme binnen de mammoeten aan het eind van de ijstijd, of is de individuele variatie binnen de soort gewoonweg erg groot?

Conclusie

Zoals we hierboven kunnen zien zijn dwergslurfdragers een wereldwijd fenomeen. Dit heeft ongetwijfeld te maken met hun vermogen zich aan te passen aan diverse omgevingen en zowel lopend als zwemmend lange afstanden te overbruggen. Als oorzaak voor hun uitsterven wordt vaak de mens genoemd, maar concreet bewijs hiervoor is er nog niet. Het bestuderen van dwergslurfdragers is erg belangrijk omdat zij ons niet alleen iets kunnen vertellen over het aanpassingsvermogen van slurfdragers, maar ons ook een hoop kunnen leren over de evolutie van dieren op eilanden.

Dankwoord

De auteurs bedanken John de Vos voor het aandachtig doorlezen van het manuscript en Adrian Lister voor het persoonlijk commentaar. Wouter Wildenberg van Naturalis gaf ons toegang tot de vitrine voor het fotograferen van de reconstructie van *Elephas celebensis* en Travis Shinabarger stelde zijn foto's van *Mammuthus exilis* ter beschikking.

Adressen van de auteurs

Natasja den Ouden
Mondriaanweg 14
1328 ES Almere
n.denouden@gmail.com

Nike Liscaljet
Jan Luykenlaan 135
2332 DA Leiden
nike.liscaljet@gmail.com

Hoe bereken je de grootte van een olifant?

Fossielen worden in allerlei vormen gevonden. Soms een heel skelet maar veel vaker slechts een onderdeel van het skelet of zelfs maar een onderdeel van het onderdeel. Als je geen compleet dier hebt, hoe bereken je dan toch de grootte? Dat kan op verschillende manieren, afhankelijk van het materiaal dat je tot je beschikking hebt en afhankelijk van of je de massa van het dier wilt berekenen of de schofthoogte.

Soms lijkt de vorm van een uitgestorven dier erg veel op een dier dat nu nog leeft. Om dan grofweg een idee te krijgen van de grootte van het uitgestorven dier, kun je hem vergelijken met de nu nog levende dieren. Dit levert echter alleen een grove indicatie op.

Een wat nauwkeurigere methode is het maken van een model op schaal. Dit model kan ondergedompeld worden in water en op deze manier is de massa van het model gemeten. Deze massa kan dan weer opgeschaald worden naar de juiste grootte van het dier. Hierbij moet wel rekening gehouden worden met de ruimte die de longen innemen. Vaak wordt hiervoor 10 % gebruikt. Hoewel dit een mooie methode is, zitten er ook wat haken en ogen aan. Het is een zeer arbeidsintensieve methode. Bovendien moet het model heel precies gemaakt zijn. Een kleine afwijking in het model kan bij opschaling naar de juiste grootte een veel grotere afwijking geven.

Een andere methode is om lange beenderen of molaren te meten van dieren waarvan de massa bekend is. Deze maten kunnen dan uitgezet worden in een tabel. Hierin kan vervolgens een trendlijn gezet worden. Deze trendlijn heeft de vorm $y=ax+b$, waarbij y de massa is, en x de lengte van het gemeten bot. A en b zijn constanten die door de trendlijn gegeven worden. Vervolgens kun je de massa van je dier berekenen door de lengte van bijvoorbeeld het dijbeen in te vullen in de formule. Er moet wel voor ieder skeletdeel een aparte formule berekend worden, de lengte van een opperarmbeen kan bijvoorbeeld niet ingevuld worden in de formule van het dijbeen. Bij de berekening van formules gebaseerd op kiezen wordt vaak uitgegaan van de onderkaaks $m1$. Bij olifantachtigen kan men echter beter uitgaan van de $m3$, omdat olifanten en olifantachtigen een unieke manier hebben van het wisselen van de molaren. Zij wisselen niet verticaal, zoals de meeste zoogdieren, waarbij de melkmolaren verticaal vervangen worden door de volwassen molaren, maar horizontaal, waarbij steeds een molaar naar voren schuift en er maximaal twee molaren tegelijk in gebruik zijn. Wanneer de laatste molaar, de $m3$ in gebruik is, is het dier volwassen en heeft zijn maximale grootte bereikt. Door deze unieke manier van molaren wisselen is het bij olifantachtigen dan ook vrij gemakkelijk te zien of je met een jong danwel volwassen dier van doen hebt. Er hoeven niet eerst slijtage-analyses gedaan te worden om grofweg de leeftijd en dus het ontwikkelingsstadium vast te stellen. Bij eilandsoorten moet wel rekening worden gehouden met het feit dat zij vaak relatief grotere molaren hebben dan continentale soorten. Dit kan een vertekening geven bij het vaststellen van de lichaamsgrootte.

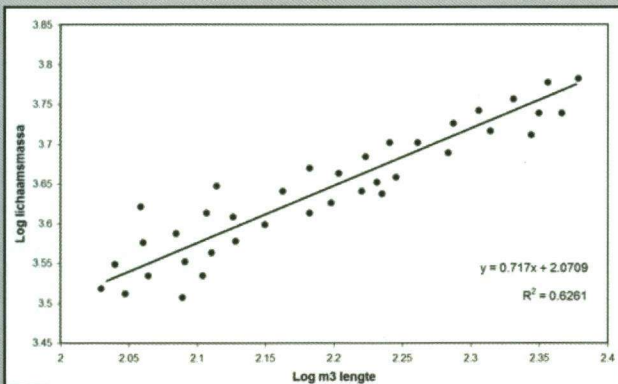


Fig. 14: Voorbeeld van een grafiek waarin de bekende molaargrootten zijn uitgezet tegen de massa van het dier. Alle waarden zijn gelogd, waardoor er een normale verdeling wordt benaderd. Hierdoor wordt het mogelijk statistische methoden toe te passen, bijvoorbeeld het berekenen van de correlatie-coëfficiënt (R^2 in de grafiek). De correlatie-coëfficiënt geeft de mate aan waarin verandering van de waarde op de X-as de waarde op de Y-as beïnvloedt. Hoe hoger de correlatiecoëfficiënt, hoe beter de molaargrootte een afspiegeling is van de lichaamsmassa.

Fig.14: Example of a graph in which the known molar sizes are plotted against the animal's mass. All values are logged to approach a normal distribution. This enables us to carry out statistical analyses, such as the calculation of a correlation coefficient (R^2 in the graph). The correlation coefficient measures the amount of change in the value of the Y-axis that is influenced by a change in the value on the X-axis. With a higher correlation coefficient, the molar size is a better indicator for body mass.

Voor het berekenen van de schofthoogte van een dier kan uitgegaan worden van een vrijwel compleet skelet. De lengte van de lange beenderen en het schouderblad kunnen bij elkaar opgeteld worden, waarbij rekeninggehouden moet worden met de stand van de botten, kraakbeenlagen tussen de botten, een vetlaag en de huid. Ook kan de schofthoogte berekend worden aan de hand van een formule, zoals bij de massa. Men kan dan uitgaan van de lengte van een van de lange beenderen, bijvoorbeeld het opperarmbeen of het dijbeen.

Literatuur

- Agenbroad, LD. (2002) 'New localities, chronology, and comparisons for the pygmy mammoth (*Mammuthus exilis*): 1994-1998.' Proceedings of the Fifth California Islands Symposium 2002, 518-524.
- Arppe, L., Karhu, JA. en SL. Vartanyan (2009) 'Bioapatite $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ of the last woolly mammoths - Implications for the isolation of Wrangle Island.' *Geology* 37(4), 347-350.
- Aziz, F. (1990) 'Pleistocene mammal faunas of Sulawesi and their bearings to paleozoography.' PhD thesis, Kyoto University.
- Bate, DMA. (1904) 'Further note on the remains of *Elephas cyrpiotes* Bate, from a cave-deposit in Cyprus.' *Geol. Mag.* Dec V, I: 325-326.
- Bergh, GD. van den (1999) 'The late neogene elephantoid-bearing faunas of Indonesia and their palaeozoogeographic distribution. A study of the terrestrial faunal succession of Sulawesi, Flores and Java, including evidence for early hominid dispersal east of Wallace's Line.' *Scripta Geologica* 117, Leiden.
- Bergh, GD. van den, Due Awe, R., Morwood, MJ., Sutikna, T., Jatmiko en E. Wahyu Saptomo (2008) 'The youngest stegodon remains in Southeast Asia from the Late Pleistocene archaeological site Liang Bua, Flores, Indonesia.' *Quaternary International* 182, 16-48.
- Busk, G. (1867) 'Description of the remains of three extinct species of elephant, collected by Capt. Spratt, C.B.R.N., in the ossiferous cavern of Zebbug, in the island of Malta.' *Transactions of the Zoological Society of London* 6: 227-306.
- Essen, H. van (1986) 'Signalement van een diminutieve M3 sup. van een wolharige mammoet.' *Cranium* 3 (1), 6-7.
- Foster, JB. (1964) 'Evolution of Mammals on Islands.' *Nature* 202, 234-235
- Guthrie, RD. 'Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering Sea island.' *Nature* 429, 746-9.
- Geer, A. van der, Vos, J. de, Dermitzakis, M. en G. Lyras (2009) 'Hoe dieren op eilanden evolueren.' *Veen Magazines*.
- Hooijer, DA. (1955) 'Fossil Proboscidea from the Malay Archipelago and the Punjab.' *Zoologische Verhandelingen* 28, 1-146.
- Koenigswald, GHR. von (1956) 'Fossil mammals from the Philippines.' *Proc. fourth far-eastern Prehistory congress, Quezon city*, 1: 339-362.
- Liscaljet, N. (2007) 'A pygmy elephant's shadow is greater with the setting sun. A survey of the Mediterranean insular elephants and a biometrical comparison of the Philippine elephant material.' *Afstudeerscriptie Univ. Leiden*.
- MacArthur, RH. en EO. Wilson (1967) 'The theory of island biogeography.' *Princeton University Press, New Jersey*.
- Malatesta, A. (1954) 'Primo dente di elefante fossile rinvenuto in Sardegna.' *Quaternaria* 1: 97-105.
- Melis, R., Palombo, MR. en M. Mussi (2001) 'Mammuthus lamarmorae (Major, 1883) remains in the pre-Tyrrhenian deposits of San Giovanni in Sinis (Western Sardinia, Italy).' in: Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M. en MR. Palombo (eds.) 'The World of Elephants: Proceedings of the 1st International Congress, Rome, 16-20 October 2001.'
- Mol, D. (1995) 'Over dwergolifanten en dwergmammoeten.' *Cranium* 12 (1), 38-42.
- Mol, D., J.W.F. Reumer, J. de Vos and P. Cleveringa (1999) 'On remains of a very small (female) woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*, from Western Europe.', in: Reumer, J.W.F. And J. de Vos (eds.), 'Official Conference Papers 2nd International Mammoth Conference, May 16-20, 1999, Abstracts': 42-44.
- Osborn, HF. (1942) 'Proboscidea: a monograph of the discovery, evolution, immigration and extinction of the mastodonts and elephants of the world.' *American Museum Press, New York*.
- Poulakakis, N., Parmakelis, A., Lymberakis, P., Mylonas, M., Zouros, E., Reese, DS., Glaberman, S. en A. Caccone (2006) 'Ancient DNA forces reconsideration of evolutionary history of Mediterranean pygmy elephantids.' *Biology Letters* 2006-2: 451-454.
- Reese, DS. (1996) 'Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its first Settlers.' *Monographs in World Archaeology* 28, Prehistory Press.
- Saegusa, H. (2008) 'Dwarf Stegolophodon from the Miocene of Japan: Passengers on sinking boats.' *Quaternary International* 182, 49-62.

Sartono, S. (1969) 'Stegodon timorensis: A pygmy species from Timor (Indonesia).' Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series B 72, 192-202.

Sondaar, PY. (1977) 'Insularity and its effects on mammal evolution.' in: Hecht, MK., Goody, PC. en Hecht, BM. (red.): Major patterns in vertebrate evolution, 671-707, Plenum Publishing Corporation, New York.

Stearns, REC. (1873) 'No title.' Proceedings of the California Academy of Sciences 5, 152.

Stock, C. en EL. Furlong (1928) 'The Pleistocene elephants of Santa Rosa Island, California.' Science LXVIII, 140-141.

Theodorou, GE. (1983) 'Die Fossilen Zwergel-fanten der Hohle Charkadio auf der Insel Tilos.' Dissertation Univ. Athens.

Theodorou, GE. Symeonides, NK. en E. Statho-poulou, (2007) 'Elephas tiliensis n. sp. From Tilos island (Dodecanese, Greece).' Hellenic Journal of Geosciences, vol. 42: 19-32.

Tikhonov, A., Agenbroad, L. en S. Vartanyan (2003) 'Comparative analysis of the mammoth populations on Wrangel Island and the Channel Islands.' in: JWF. Reumer, J. De Vos en D. Mol (red.): Advances in mammoth research. Pro-ceedings of the second international mammoth conference rotterdam, 16-20 may 1999, 415-420, Natural History Museum Rotterdam, Rotterdam.

Vartanyan, SL., Garutt, VE. en AV. Sher (1993) 'Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic, Nature 362, 337-340.

Ziegler, R. (2001) 'An extraordinary small mam-moth (Mammuthus primigenius) from SW Ger-many, Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde Serie B 300, 1-41.

Boskalis bv sponsort de WPZ voor 3 jaar!

Het project De Groote Wielen is door een goede samenwerking met Boskalis bv tot stand gekomen. De mooie vondsten, de thema-bijeenkomst op 27 juni 2009 en het boek De Groote Wielen - Er was eens... (door Anton Verhagen en Dick Mol) zijn het resultaat van deze goede samenwerking.

Boskalis bv heeft aangegeven zich goed te kunnen vinden in de doelstellingen en activiteiten van de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren, wat heeft geresulteerd in een sponsorbijdrage voor 3 jaar (met ingang van 2009). Deze financiële impuls kunnen we goed gebruiken en wij zijn Boskalis bv hier dan ook zeer erkentelijk voor!



Boskalis bv

Natte en droge infrastructuur