

Het onderzoek naar de bijzondere eilandbewoners

1. Degeneratie of aanpassing?

In het oostelijk deel van de Middellandse Zee dateren de meeste dwergvormen uit het Pleistoceen, de periode van 1,8 miljoen tot 10.000 jaar geleden, waarin er regelmatig ijstijden opdrachten, afgewisseld door warmere klimaatsomstandigheden. In het westelijk deel van het gebied kwamen de dwerg- en reuzenvormen al veel eerder voor.

Als we kijken wat er tot op heden bekend is van de dieren uit deze periode, dan vinden we op 8 eilanden olifanten, op 9 herten, op 4 nijlpaarden en op 2 antilope-achtigen. Alle vormen zijn endemisch (uniek voor het betreffende eiland) en meestal kleiner dan verwante soorten van het vasteland. De verscheidenheid aan fossiele vogels is vergelijkbaar met die op het vasteland, maar naar verhouding komen er vooral veel uilen en roofvogels voor. Behalve de grote zoogdieren worden er op de eilanden ook kleine zoogdieren gevonden, zoals insecteneters en knaagdieren. Deze zijn vaak juist groter dan hun voorouders van het vasteland. Ook hier betreft het endemische vormen en vinden we slechts enkele soorten.

Kort samengevat heeft ieder eiland zijn eigen diersoorten, het soortenaantal is klein, grote roofdieren ontbreken en de grote zoogdieren zijn in het algemeen verdwergd, terwijl kleine zoogdieren juist in reuzenvormen voorkomen. Hetzelfde geval doet zich voor op andere eilanden buiten het Middellandse Zeegebied, zoals op de eilanden van Japan, de Filippijnen, Indonesië etc.

Tot in deze eeuw bleef de opvatting bestaan, dat de merkwaardige, soortenarme eilandfauna's een gevolg waren van inteelt; een degeneratie-proces binnen een kleine geïsoleerde diergroep. De fossiele dwergzoogdieren, maar ook de reuzenvormen, die er van knaagdieren en insecteneters bekend waren, werden meer gezien als een rariteit, dan als dieren die juist goed waren aangepast aan het eilandleven. De dieren zouden via een vroegere landverbinding op het eiland terecht zijn gekomen en na het verdwijnen van de landbrug geïsoleerd zijn geraakt. Dit model was voornamelijk gebaseerd op het idee dat een zeestraat een onoverkomelijke barrière is voor landzoogdieren.

Als we naar de samenstelling van de fauna's kijken wordt het landbrug-degeneratie-model onwaarschijnlijk. Het zijn altijd dezelfde groepen die op een eiland terecht komen: olifanten, herten en nijlpaarden. De veranderingen die zij ondergaan zijn voor de verschillende groepen op de verschillende eilanden overeenkomstig (parallele evolutie). Bij een degeneratieproces valt niet te verwachten dat de dieren op verschillende eilanden op dezelfde manier veranderen. De parallele veranderingen suggereren eerder een parallel evolutionair proces, een aanpassing aan het eilandmilieu.

2. Hoe komen de dieren op eilanden terecht?

Als we aannemen, dat de voorouders van de eilandzoogdieren via een landbrug het eiland koloniseerden, moeten we voor twee feiten een verklaring trachten te vinden. Ten eerste moeten er geologische aanwijzingen worden gevonden voor het bestaan van landbruggen met alle eilanden in het Middellandse Zeegebied waarop fossielen van dwergsoorten zijn gevonden. Een aantal kustnabij gelegen eilanden hebben wel regelmatig een landverbinding gehad, maar voor een groot aantal eilanden gaat dit zeker niet op.

Ten tweede moeten we een verklaring zien te vinden voor het feit dat er steeds een beperkte groep diersoorten op eilanden terecht komt, die zeker geen afspiegeling is van de meer gevarieerde vastelandfauna. De fossielen die gevonden worden, zijn altijd van olifanten, nijlpaarden, herten en antilope-achtigen en nooit van paarden, neushoorns en grote roofdieren. De dieren die op een eiland terecht komen hebben allemaal een ding gemeen: het zijn allemaal goede zwemmers. Van nijlpaarden en herten is dit wel bekend, maar ook olifanten zijn verzot op het nemen van een bad en zijn vaak zwemmend in open zee gesignaleerd. Van Aziatische olifanten is bekend dat ze naar eilandjes voor de kust zwemmen om er voedsel te verzamelen. Ze blijven in contact met hun soortgenoten op het vasteland. In sommige gevallen kunnen de dieren als gevolg van sterke stromingen of andere bijzondere situaties verder uit de kust raken. Op deze manier kunnen ze een afgelegen eiland bereiken en zich daar vestigen.

Een ander gemeenschappelijk kenmerk van de eilandbewoners is dat deze dieren in kuddes leven. Daardoor is de kans dat er een groep dieren tegelijk op het eiland aan komt groter. Dit van groot belang voor het opbouwen van een nieuwe populatie en succesvolle kolonisatie. De knaagdieren en insecteneters zouden op natuurlijk vloten het eiland hebben kunnen bereiken.

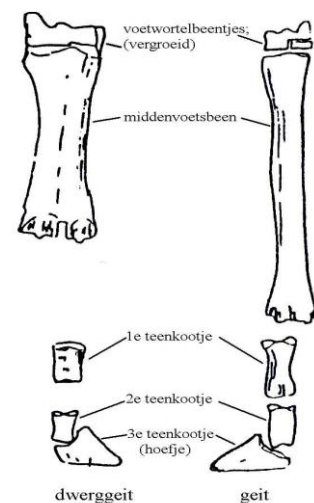
Het blijft echter altijd een gok of de dieren het eiland zullen bereiken. De paleontoloog Simpson noemde dit dan ook de "sweepstake dispersal", waarmee hij bedoelde dat de door de zee gevormde barrière voor de meeste dieren onoverkomelijk is, maar in speciale gevallen door sommigen kan worden overgestoken.

Waarschijnlijk zijn veel eilanden in de Middellandse Zee op deze manier gekoloniseerd. Dit is tevens een verklaring voor het feit dat er geen grote roofdieren op eiland voorkomen. De solitaire leefwijze van deze dieren heeft tot gevolg, dat bij een mogelijke oversteek naar een eiland het aantal dieren te gering is voor een succesvolle kolonisatie.

Als gevolg van de waterbarrière was de verscheidenheid aan soorten op een eiland veel kleiner dan op het vasteland. Veel ecologische niches bleven onbezet en concurrenten en roofdieren ontbraken. Voor de nieuwe eilandbewoners was dit dus een heel ander milieu dan waarin de dieren op het vasteland leefden. De fossielen die we op de eilanden vinden tonen ons welk effect deze nieuwe omstandigheden op de evolutie van de overgestoken dieren hebben gehad.

3. Aanpassing aan het eilandmilieu.

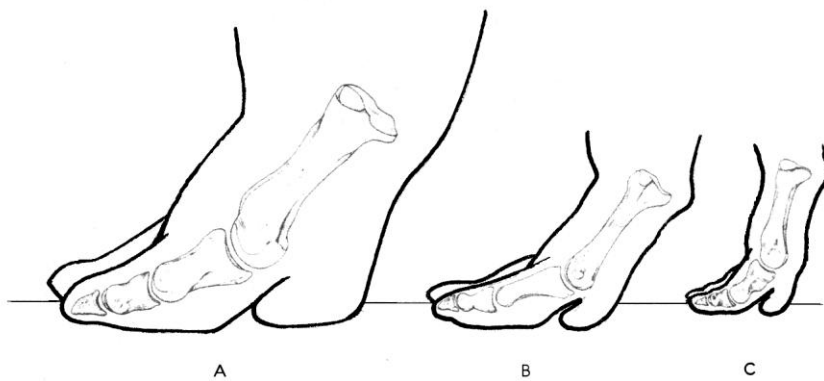
De meest opvallende verandering die de grotere zoogdieren op de eilanden ondergingen was de verkleining. De Pleistocene dwergolifanten waren zo groot als een varken. Op het vasteland hadden olifanten en nijlpaarden nauwelijks natuurlijke vijanden vanwege hun grootte. Antilopen en herten hadden lange, slanke poten, waarmee ze een grote snelheid konden ontwikkelen om aan roofdieren te ontsnappen. Op de eilanden, waar grote roofdieren ontbraken, hadden grote afmetingen en lange poten geen betekenis meer. Kleine afmetingen en korte, stevige poten waren juist voordeliger. Een klein dier heeft minder voedsel nodig, de beweeglijkheid is groter en het territorium is kleiner. Met korte, stevige poten konden de dieren zich gemakkelijker in het ruige,



De verkorting van de poot van Myotrangus, dwergantilope van Mallorca (links), vergeleken met de poot van een recente geit (rechts)

bergachtige terrein voortbewegen. Het vergroot de stabiliteit. De poten zijn zwaar gebouwd en het onderste gedeelte ervan, de middenvoetsbeenderen en de teenkootjes, zijn verkort. Dit is vooral duidelijk bij de herkauwers. Een voorbeeld hiervan is de kleine geit-achtige *Myotragus* van de Balearen, waarbij de poten extreem verkort zijn.

Vergelijking met de rendieren van Spitsbergen geeft nog een ander mogelijk voordeel. Deze rendieren zijn vrij klein en hebben relatief korte poten. Natuurlijke vijanden ontbreken op Spitsbergen. De zomers zijn er kort en de rendieren zijn voor hun voedsel voornamelijk afhankelijk van dit korte seizoen. Na de zomer zijn de rendieren uitzonderlijk dik en zwaar. Ze slaan dus voedsel op voor de winter in de vorm van vet en spieren en de korte poten kunnen dan ook worden gezien als een aanpassing aan de voortbeweging van een zwaar dier in ruig terrein. Deze voedingsstrategie is alleen mogelijk als er geen grote roofdieren zijn, want een log, traag dier zou een al te makkelijke prooi zijn. Misschien is deze verklaring ook van toepassing op de dwergvormen van de Middellandse Zee-eilanden. In het natte seizoen was ervoor de dieren voldoende voedsel om een reservevoorraad in het lichaam op te kunnen bouwen voor het droge voedselarme seizoen.



De poten van verschillende nijlpaarden met elkaar vergeleken. Het grote nijlpaard (A) heeft een zoolkussen, evenals het Liberiaanse nijlpaard (B); een aanpassing aan een zachte, vochtige bodem. Het dwergnijlpaard van Cyprus (C) had een meer opgerichte poot, zonder zoolkussen, waardoor hij een betere klimmer in bergachtig terrein werd.

Als we de voetbeenderen van het Kretenzische en Cypriotische dwergnijlpaard bekijken, blijkt dat de zijdelingse beweging in het voetgewricht beperkter was dan bij hun voorouders van het vasteland. Een opvallend verschil is de verkorting en het afwijkende gewrichtsvlak van de teenkootjes. De teenkootjes van het grote nijlpaard worden ondersteund door een groot zoolkussen. De verkorting en stand van de kootjes wijst erop dat het dwergnijlpaard het zoolkussen had verloren en op de toppen van zijn tenen liep, meer als een geit dan als een nijlpaard. Deze wijze van voortbewegen is uniek in de nijlpaardenfamilie en kan worden gezien als een aanpassing aan het eilandmilieu. Deze dieren konden zich zeer goed in bergachtig terrein bewegen en de fossielenvindplaats in het gebergte van Kreta toont aan dat ze dat inderdaad deden.

De veranderingen in het skelet van de eilandzoogdieren kunnen worden verklaard als aanpassingen aan het eilandmilieu. De dwergolifanten, -nijlpaarden, -antilopen en -herten waren een onafhankelijk product van een parallelle evolutie die op verschillende eilanden in vergelijkbare milieus optrad.

4. Model voor het eilandevolutiveproces.

Een succesvolle kolonisatie van een eiland is op zichzelf wel een bijzonderheid. Er zullen niet vaak grote aantallen dieren tegelijk op een eiland aankomen. De eerste populatie zal daardoor slechts een kleine fractie van de genetische variatie bezitten van de ouderpopulatie op het vasteland. De genetische samenstelling van de eerste populaties zal van eiland tot eiland verschillen, waardoor men zou verwachten, dat de dieren in willekeurige richtingen zouden evolueren. Dit is echter niet het geval, de veranderingen zijn duidelijk gericht. Dat betekent, dat er een sterke selectieve druk op de populaties heeft bestaan. Dit zou kunnen zijn het voorkomen van overbevolking, gevolgd door voedseltekorten en massale sterfte, waardoor alleen die varianten overleefden, die het best waren aangepast.

In een kleine grot op Kreta zijn bewijsmaterialen gevonden van een drama dat zich daar lang geleden afspeelde. Het waren fossielen van meer dan honderd individuen van een kleine hertensoort. Het materiaal was voornamelijk samengesteld uit de resten van jonge, pasgeboren en zeer oude dieren. Het feit dat de zwaksten uit de populatie massaal zijn omgekomen wijst misschien op een slecht seizoen wat betreft de voedselvoorziening, waarin alleen de sterke volwassen dieren de beste overlevingskansen hadden. Botten van een andere vindplaats op Kreta vertoonden een slecht opgebouwde botstructuur, mogelijk ontstaan door langdurige ondervoeding. Ook de bottenlaag van dwergnijlpaarden op Cyprus wekt de indruk dat de dieren tijdens een eenmalige gebeurtenis stierven, misschien ook aan een massale hongersterfte.

Door het ontbreken van roofdieren werden de populaties op de eilanden niet in evenwicht gehouden, waardoor overbevolking en overbegrazing veroorzaakt zou kunnen zijn. Individuen die minder voedsel nodig hadden en/of verschillende voedselbronnen konden bereiken, waren in het voordeel en hadden dus de beste overlevingskansen.

Overbevolking kwam niet alleen in de eerste eilandpopulaties voor. De vindplaatsen van de fossielen die op mogelijk voedseltekorten duiden, bevatten fossielen van reeds verdwergde soorten. Overbevolking moet vaker voorgekomen zijn en dus zal de bevolkingsdichtheid aanzien hebben geschommeld.