Het onderzoek aan de recente en fossiele stekelvarkens (Hystricidae) van de Oude Wereld

D.J. van Weers

Samenvatting

De oorsprong van het onderzoek naar stekelvarkens in het Zoölogisch Museum Amsterdam wordt geschetst. De onzekere relatie met stekelvarkens van de Nieuwe Wereld wordt uiteengezet. Er wordt een overzicht gegeven van de verspreiding, morfologie en biologie van de drie thans levende geslachten van de Hystricidae. De tendenzen in de evolutie van de schedel en kiesstructuur worden besproken. De thans bekende fossiele vormen komen aan de orde. De herkomst van deze familie ligt vóór het Laat Mioceen; de verwantschap met andere families ligt nog in het duister.

Summary

The origin of the study of the Hystricidae by the author is indicated. A review is given of the distribution, morphology and biology of the three recent genera of the family. The evolutionary development of the skull and the molar morphology are discussed. Some comments are given on the known fossil representatives. The origin of the family lies before the Late Miocene, and the relationship with other rodent families is uncertain.

Inleiding

Aanleiding en geschiedenis

Dit artikel geeft een weerslag van het onderzoek dat in 1964 begon als een stage aan het Zoölogisch Museum Amsterdam in het kader van de studie voor de MO-akte Biologie, en dat tot op heden wordt voortgezet in de functie van honorair medewerker. Op de vraag naar een zoogdieronderwerp antwoordde de toenmalige conservator Dr. P.J.H. van Bree indertijd dat hij alleen een veertigtal schedels van twee soorten stekelvarkens van Sumatra als onderzoeksobject kon aanbieden. Deze dieren waren omstreeks 1910 voor het museum verzameld, in z'n geheel in melkbussen met alcohol gestopt en naar Nederland verscheept. Helaas met te weinig alcohol, zodat men in Amsterdam met een klem op de neus en een lang pincet alleen de schedels er uit heeft kunnen vissen. Het relatief grote aantal schedels is van grote betekenis geweest voor het totale onderzoek. Dit onderwerp is trouwens op zich een gouden greep geweest voor iemand die daar gedurende een groot aantal jaren alleen maar in vrije tijd aan kon werken. Concurrentie was op dit onderwerp niet te duchten vanwege de specifieke problemen met deze dieren. De moeilijkheid om deze stekelige beesten in tropische omstandigheden te vangen en te prepareren maakt dat ze in de meeste museumcollecties zeer schaars vertegenwoordigd zijn. Daarbij vertonen ze een enorme individuele variatie, zowel in uiterlijke kenmerken als in de morfologie van de schedel en de structuur van de kiezen. Los van individuele variatie tussen dieren van gelijke leeftijd, treden er enorme veranderingen op in het kauwvlak van de kiezen in de loop van het afslijtingsproces. Stekelvarkens vormen daardoor een weinig aantrekkelijk onderzoeksobject, en een studie kan alleen ondernomen worden als er een groot aantal individuen beschikbaar is. Het aantal schedels van de in leeftijd variërende dieren in de

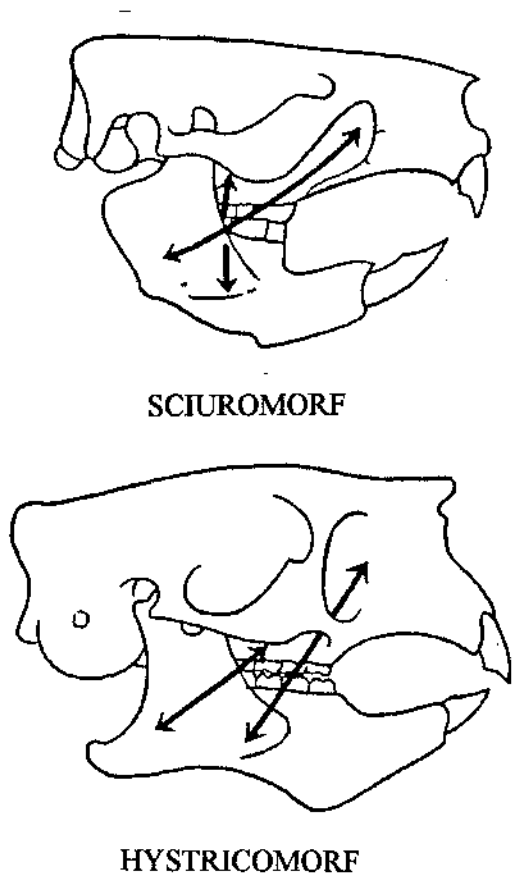
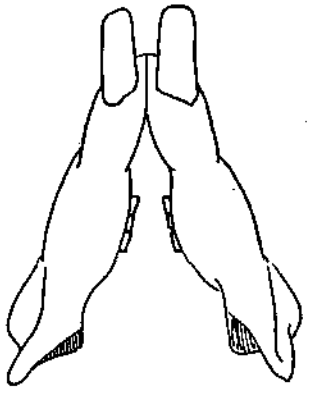
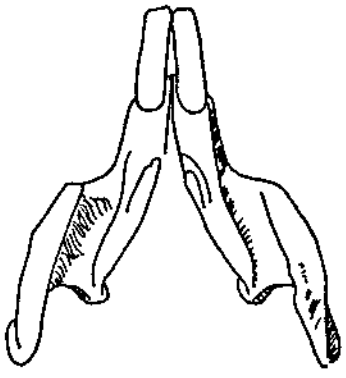


Fig. 1 Sciuromorfe (boven, eekhoornachtigen) en hystricomorfe kauwmusculatuur (onder, Hystricidae en Caviomorpha). Bij het hystricomorfe type is het infra-orbitale venster sterk vergroot waar een deel van de voorste kauwspier doorheen loopt. (Uit Thenius, 1979).

Sciuromorphous (above, squirrels) and hystricomorphous masseters (below, Hystricidae and Caviomorphs). The hystricomorphous type has a strongly enlarged infra-orbital foramen through which part of the foremost masseter passes (from Thenius, 1979).



SCIUROGNAAT



HYSTRICOGNAAT

Fig. 2 Onderaanzicht van het sciurognate (bovenste, eekhoornachtigen) en hystricognate onderkaaktype (onderste, Hystricidae en Caviomorpha). Bij het sciurognate type ligt de kiezenrij in één lijn met het achterste deel van de onderkaak, het angulare. Bij het hystricognate type is het angulare naar buiten verschoven, verband houdend met een verschil in kauwbeweging. (Uit Lavocat, 1974).

Bottum view of the sciurognathous (upper, squirrels) and hystricognathous mandible type (lower, Hystricidae and Caviomorphs). The row of molars of the sciurognathous type lies in one line with the back part of the mandible, the angulare. In the hystricognathous type this angulare has moved laterally, related to a difference in masticating motion (from Lavocat, 1974).

Amsterdamse collectie met daarnaast die in het museum in Leiden met relatief veel goed geconserveerde huiden, bood een mogelijkheid om een eerste inzicht in de verwarde literatuur van deze slecht onderzochte familie te krijgen. In een aantal jaren is het materiaal van vrijwel alle Europese instituten en van die in New York, Washington en Chicago in het onderzoek betrokken. Dit heeft geleid tot een revisie van de thans levende genera van de Hystricidae in een viertal publicaties (1976 tot 1979) welke tezamen een proefschrift vormden. Met een determinatietabel ten behoeve van dierentuinen in 1983 kwam er een voorlopig einde aan het werk aan recente stekelvarkens.

Van recent naar fossiel

Voor de ontstane nieuwsgierigheid naar de evolutie van deze familie was het voor de hand liggend om naar fossiele resten te gaan kijken. Opnieuw werden een 25-tal Europese instituten afgezocht, nu naar fossiel materiaal in hun collecties. De zeldzaamheid van fossiel stekelvarkenmateriaal bleek naar verhouding nog groter dan van recente dieren, zeker wat de Europese vindplaatsen betreft. Een merkwaardige uitzondering vormen enkele vindplaatsen in Zuidoost-Azië met vele honderden kiezen waarvan er twee hieronder ter sprake zullen komen. Het inzicht in de variabiliteit van stekelvarkenkiezen dat verkregen was met de studie van de recente soorten, bleek een sleutel tot de studie van de fossiele vormen. Wat Europa betreft, resulteerde dat tot nu toe in een revisie met de nadere beschrijving van twee Laat Miocene en twee Pleistocene stekelvarkensoorten. Het onderzoek aan de Zuidoost Aziatische soorten heeft een herziening van de taxonomie daarvan mogelijk gemaakt. Materiaal uit deze regio en vooral hun relatie met de Europese vormen is nog onderwerp van onderzoek.

Relatie met stekelvarkens van de nieuwe wereld?

Pennen en staarten

In Noord- en Zuid-Amerika komt tezamen een viertal stekelvarkensoorten voor. Veel dierenartsen in de USA en Canada krijgen regelmatig honden op het spreekuur met de snuit vol met diep ingedrongen stekels van de oerzon (*Erethizon dorsatum*), opgedaan bij een wandeling in het bos. Dit zijn geen ronde, gladde stekels maar afgeplatte, zeer scherpe pennen met schubben die als weerhaakjes werken. Bij iedere beweging dringen die steeds dieper in de weefsels en kunnen fataal worden. Weerhaakjes ontbreken volledig bij de Hystricidae. De twee stekelvarkengroepen verschillen in de vorm van de staart. Deze heeft geen aanhangsels met een akoestische functie die hierna van de dieren van de Oude wereld beschreven zal worden, maar heeft alleen een defensieve functie met stekels, of dient als klimorgaan. Deze "boomstekelvarkens" zijn, in tegenstelling tot de "aardstekelvarkens" van de Oude Wereld, behendige klimmers. Ze zijn óf niet verwant met de Afrikaanse en Euro-Aziatische stekelvarkens en het product van convergente evolutie, óf zij bezitten samen een minder ver terug gelegen gemeenschappelijke voorouder. Voor zo'n nadere verwantschap zijn veel aanwijzingen, onder andere in de schedelbouw.

Hystricomorfie en hystricognatie

In de orde van de knaagdieren worden, wat de aanhechtingspunten en de loop van de kauwspieren betreft, vier verschillende typen onderscheiden. Twee daarvan zijn hier afgebeeld, het sciuromorfe type en het hystricomorfe type (fig. 1). De stekelvarkens van de Oude én de Nieuwe Wereld bezitten dit laatste type waarbij de voorste kauwspier door een vergroot orbitaal-venster naar voren loopt. Zij hebben bovendien de structuur van de onderkaak gemeen waarvan bij knaagdieren twee typen worden onderscheiden, het sciurognate en hystricognate type (fig. 2). Deze structuren houden verband met de vorm van de musculatuur en kauwbeweging van de onderkaak. De Noord- en Zuid-Amerikaanse stekelvarkens (Erethizontidae) behoren tot de groep van de cavia-achtigen

(Caviomorpha) die in z'n geheel hystricomorf en hystricognaat is. Behalve deze overeenkomsten hebben de Hystricidae en de Caviomorpha nog andere eigenschappen gemeen zoals de structuur van de gehoorbeentjes, de microstructuur van het snijtand-email, een eigenschap van het urogenitale stelsel, van de bloedvaten en zelfs overeenkomst van de endoparasieten. Over de vraag wat de gemeenschappelijke voorouder geweest kan zijn, heerst al tientallen jaren een hevige wetenschappelijke strijd die tot op de dag van vandaag voortduurt.

Via een lange omweg of per vlot?

Een van de theorieën is dat de gemeenschappelijke voorouder een primitieve knaagdiergroep is geweest die zo'n 45 miljoen jaar geleden in het Eoceen van Afrika voorkwam. Die zou met losgeslagen delen van de rivieroever met begroeiing en al de zee zijn opgedreven en met wind en zeestroming in Zuid-Amerika zijn beland. Voor veel wetenschappers is deze vlottentheorie een ongeloofwaardig sprookje. Wat er voor pleit, is dat de fossielen van de Caviomorpha plotseling in de Eocene fossiele fauna van Zuid-Amerika opduiken maar in oudere aardlagen volstrekt afwezig zijn. Het merkwaardige is dat deze verklaring ook zou kunnen gelden voor de overeenkomst in apensoorten van Afrika en Zuid-Amerika. Aap en knaagdier zien we in figuur 3 dan ook gezamenlijk de oversteek wagen. De moeilijkheid is dat een alternatieve hypothese nauwelijks geloofwaardiger is. Die gaat namelijk van een andere in Zuid-Azië levende gemeenschappelijke stamgroep uit die via Noord-Azië, Noord- en Midden-Amerika de basis zou hebben gevormd voor de Caviomorpha in Zuid-Amerika. Het bezwaar tegen deze hypothese is dat daar geen spoor van fossiel bewijs voor is gevonden in Noord-Amerika, terwijl de fossiele fauna van de betreffende periode daar goed bekend is. Bovendien moest daar toch ook een stuk zee overbrugd worden, want de twee Amerikaanse continenten waren in die tijd nog niet verbonden. Hier wordt dan 'island hopping' via de Caribische eilanden te hulp geroepen. Dit lijkt inderdaad een wat kleinere sprong dan over de Atlantische Oceaan, maar de veronderstelde windrichtingen en zeestromingen in die

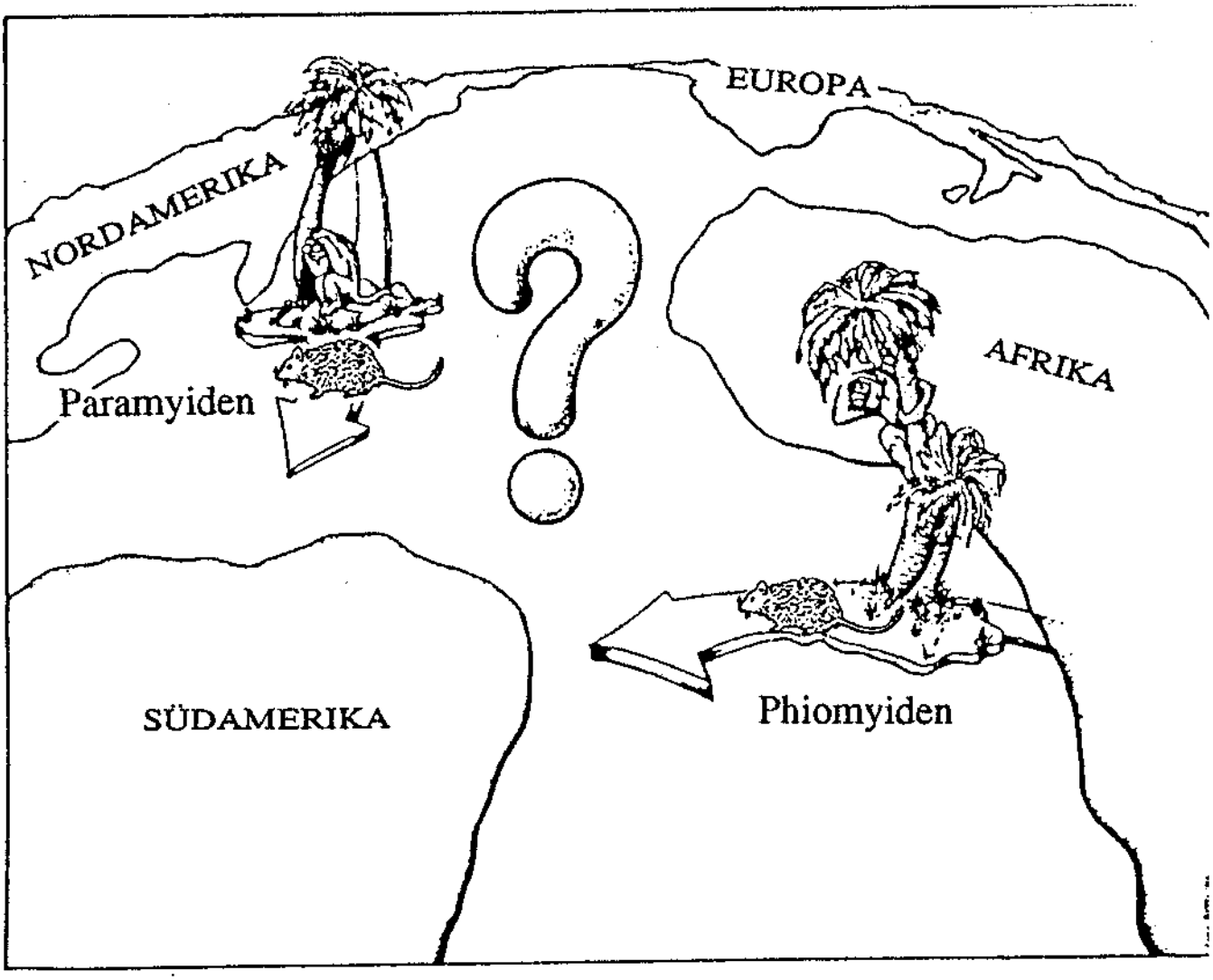


Fig. 3 Afbeelding die de twee controversiële theorieën weergeeft van de migratie naar Zuid-Amerika van de stamvormen van de Caviomorpha en de Breedneusapen. Volgens de "vlottentheorie" kwamen ze via de Atlantische oceaan. De alternatieve theorie laat ze uit Azië, via Amerika en "eilandhoppend" via de Caribische eilanden hun weg kiezen. (Uit Martin, 1992).

Depiction of the two controversial theories about the migration to South America of the two prototypes of the Caviomorpha and the New World Monkeys. According to the "raft theory" they arrived through the Atlantic. The alternative theory makes them choose their way from Asia through America and 'island-hopping' through the Caribbean islands (from Martin, 1992).

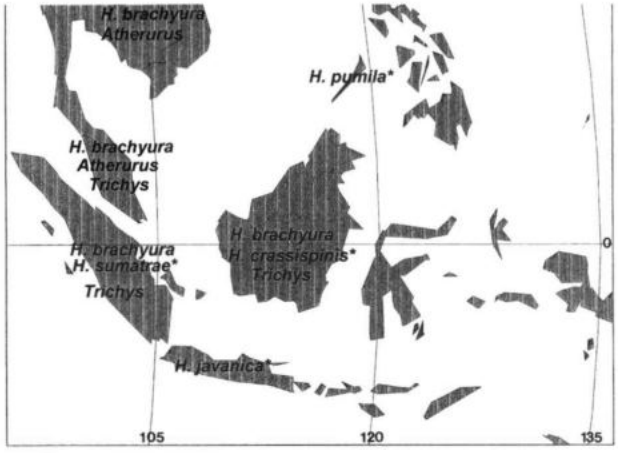


Fig. 4 Overzicht van de Hystricidae-soorten in de Indo-Maleisische Archipel. Het subgenus *Acanthion* is met *Hystrix brachyura* vertegenwoordigd op het Aziatische vasteland, Malakka, Sumatra en Borneo, en met *H. javanica* op Java. Van het subgenus *Thecurus* komt op Sumatra *H. sumatrae*, op Borneo *H. crassispinis* en op de Filippijnen *H. pumila* voor. Het genus *Trichys* heeft maar één soort, *T. fasciculata* die op Malakka, Sumatra en Borneo voor komt. De endemische soorten zijn aangegeven met een asterisk (*).

Distribution of the Hystricidae species in the Indo-Malaysian archipelago. The subgenus *Acanthion* is represented on the Asian mainland, the Malay Peninsula, Sumatra and Borneo with *Hystrix brachyura*, and on Java with *H. javanica*. The subgenus *Thecurus* is represented on Sumatra with *H. sumatrae*, on Borneo with *H. crassispinis* and on the Philippines with *H. pumila*. The genus *Trichys* has one species only, *T. fasciculata* who occurs on the Malay Peninsula, Sumatra and Borneo. The endemic species are indicated with an asterisk (*).

tijd pleiten weer voor de Noord-Amerikaanse weg. Het ziet er naar uit dat deze wetenschappelijke controverse nog lang zal duren. We moeten ons overigens realiseren dat bij zo'n ver verwijderde oorsprong uit het Eoceen, het gemeenschappelijk bezit van stekels p zich niet noodzakelijk een aanwijzing voor ver - wantschap hoeft te betekenen. Het is zeker mogelijk dat deze eigenschap twee keer onafhankelijk van elkaar is ontwikkeld in de twee groepen. Voor op het land levende grote knaagdieren is het bezit van stekels, naast het leven in holen, immers de enig mogelijke bescherming tegen grote predatoren. Voor in het water levende grote knaagdieren zoals bevers en het waterzwijn geldt dit niet.

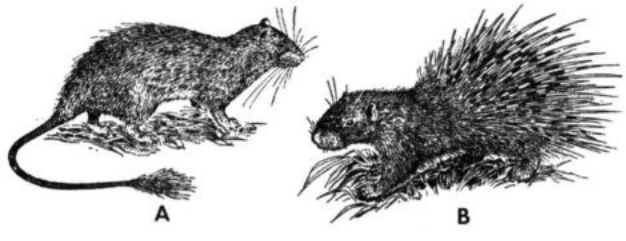


Fig. 5 *Atherurus macrourus* (A) heeft staartaanhangsels die het best getypeerd kunnen worden als "ketens van afgeplatte rijstkorrels". De staartbekers van *Hystrix brachyura* (B) zijn niet zichtbaar. Elke quill heeft slechts één zwarte ring. De indruk van méér ringen per quill komt door perspectivische vertekening.

Atherurus macrourus (A) has tail appendages that can be characterised as 'chains of oblate rice grains'. The rattle quills of *Hystrix brachyura* (B) are not visible. Each quill has one black ring only. The impression of several rings per quill originates from perspective distortion.

Overzicht van de Hystricidae

Genus Hystrix

Leken denken bij het woord 'stekelvarken' vaak aan onze egels, die tot de orde van de insecteneters (Insectivora) behoren. Degenen die wat beter bekend zijn met de zoogdieren, associëren deze naam meestal met de grote vormen die wij van de dierentuinen kennen en die tot de orde van de knaagdieren behoren (Rodentia, familie Hystricidae). Vaak is dat de soort uit het noordelijke deel van Afrika, *H. cristata*, of die uit het zuidelijke deel, *H. africaeaustralis*, maar het kan ook de West- en Zuidwest-Aziatische soort *H. indica* zijn. Deze vertegenwoordigers van het subgenus *Hystrix* s.s. kunnen een kop-romplengte van 90 cm bereiken. De grootste vormenrijkdom van de Hystricidae wordt in de Maleisische Archipel aangetroffen (fig. 4). In dierentuinen zien we minder vaak de wat kleinere vorm uit Zuidoost-Azië, *H. brachyura* (fig. 5B). Deze, en de nog kleinere endemische soorten van de Indonesische Archipel, hebben een minder opvallende stekelbekle-

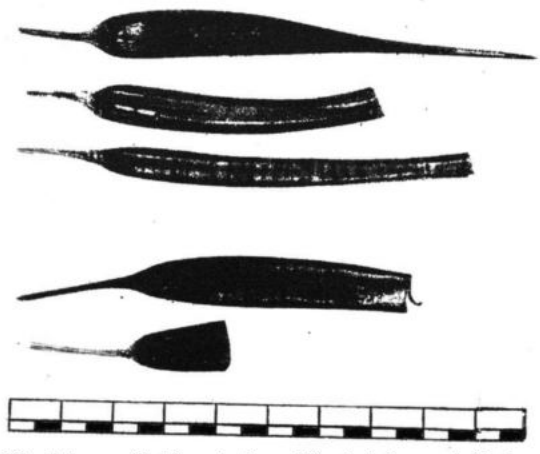


Fig. 6 Staartbekers van *Hystrix*-soorten in verschillende stadia van ontwikkeling en slijtagetoestanden. (Uit Mohr, 1965).

Rattle quills of *Hystrix*-species in different stages of development and wear (from Mohr, 1965).

ding en worden tot de subgenera *Acanthion* en *Thecurus* gerekend. Uiterlijk zijn de drie hierboven genoemde grote soorten van het subgenus *Hystrix* s.s. goed van de Zuidoost-Aziatische soorten te onderscheiden. Wanneer er grote, lange stekels met méér dan een donkere ring aanwezig zijn, heeft men te maken met het subgenus *Hystrix*. Deze dieren bezitten ook op kop en nek lange stijve borstelharen die ze overeind kunnen zetten. Als er nooit meer dan één donker deel op de witte stekels te zien is, betreft het een Zuidoost-Aziatisch dier. Bij deze dieren ontbreekt de borstelkam op kop en nek. De schedelstructuur vertoont vanaf de kleinste Philippijnse soort (subgenus *Thecurus*), via de *Acanthion* (onder)soorten van onder andere Java, Sumatra, Thailand en Birma naar de West-Aziatische en Afrikaanse soorten toe, een geleidelijke overgang. De eerste van deze reeks, *Thecurus*, heeft een kleine, lage schedel met kleine neusbeenderen, terwijl de laatsten, bijvoorbeeld *H. cristata*, een grotere, relatief hogere schedel met in verhouding gro-

te neusbeenderen bezitten. Deze op schedelstructuur en stekelbekleding gebaseerde taxonomie is bij fossielen problematisch, omdat er in hoofdzaak gebitselementen gevonden worden. Wat alle recente vertegenwoordigers van het geslacht *Hystrix* gemeen hebben, zijn de hoogkronige kiezen en de zeer merkwaardige, gemodificeerde stekels als aanhangsels aan hun nauwelijks opvallende staarten. Deze ontstaan doordat van holle stekels, die met draadvormige steeltjes aan de staart bevestigd zijn, de top afbreekt waardoor de zogenaamde 'ratelbekers' ontstaan (fig. 6 en 7C). De overige twee geslachten van de Hystricidae dragen andere staartaanhangsels.

Genera Atherurus *en* Trichys

Het vrijwel onbekende geslacht *Atherurus* met twee soorten en *Trichys* met slechts één soort (fig. 5A) hebben in tegenstelling tot *Hystrix* een opvallende staart die tot 50 % van de lichaamslengte kan uitmaken. Daarmee houdt hun overeenkomst op, want die twee geslachten verschillen onderling sterk wat schedelstructuur betreft, maar vooral in de zeer merkwaardige staartaanhangsels (fig. 7A en B). *A. africanus* komt in Centraal-Afrika voor, *A. macrourus* op het vasteland van Zuidoost-Azië. *Trichys fasciulata*, de enige soort van dit geslacht, komt alleen op het schiereiland Malakka, Sumatra, en Borneo voor. *Trichys* met de grootte van een flinke rat, heeft de minst gespecialiseerde schedel, stelkelbekleding en staartaanhangsels. De huid is bij *Trichys* in hoofdzaak bedekt met platte, buigzame tot 4,6 cm lange stekels en bij *Atherurus* tot bijna 12 cm. De grote, ronde stekels die de voornaamste bewapening vormen van de *Hystrix*-soorten, komen bij *Trichys* niet voor, ook niet bij de Zuidoost-Aziatische *Atherurus* soort. Merkwaardigerwijs bezit de Afrikaanse *Atherurus* wel enkele van deze stekelvormen. Mogelijk zijn deze bij *A. africanus* onafhankelijk ontwikkeld, want het lijkt onwaarschijnlijk dat deze effectieve bescherming bij *A. macrourus* verloren is gegaan.

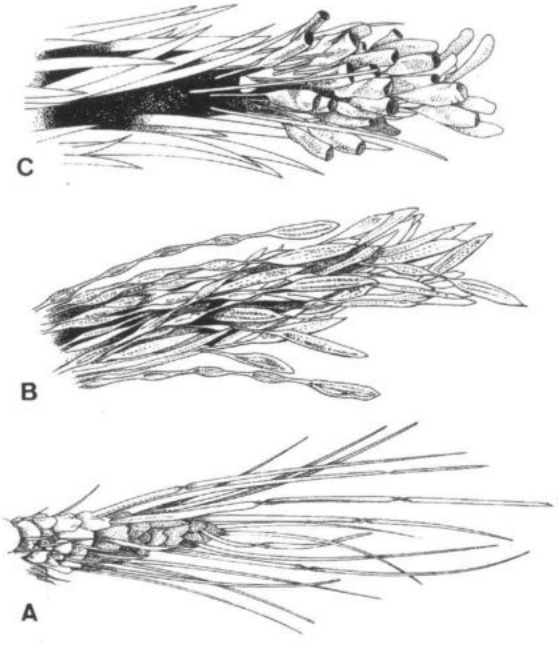


Fig. 7 Staartaanhangsels van *Trichys fasciulata* (A), *Atherurus macrourus* (B) en *Thecurus sumatrae* (C). (Tekeningen J. Zaagman, ZMA).

Tail appendages of *Trichys fasciulata* (A), *Atherurus macrourus* (B) and *Thecurus sumatrae* (C) (drawings J. Zaagman, ZMA).

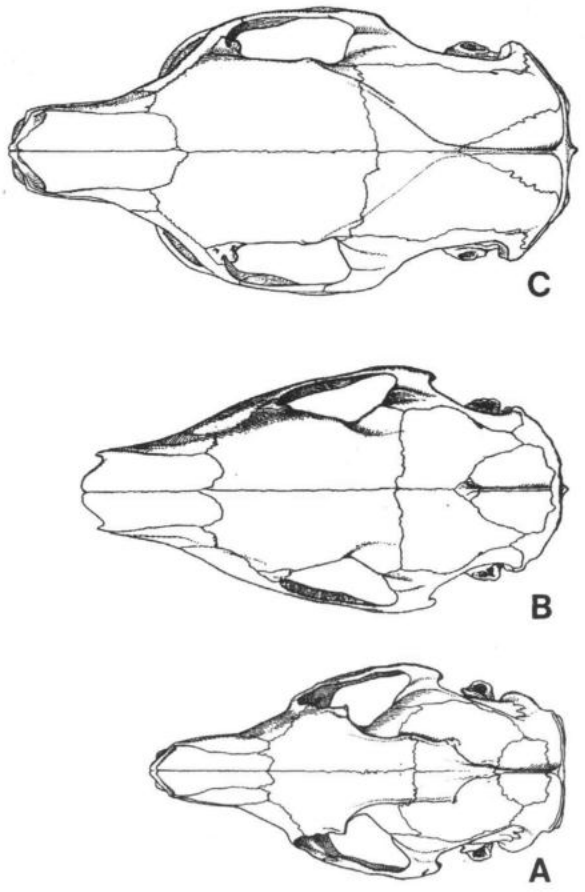


Fig. 8 Dorsale aanzichten van schedels van *Trichys fasciculata* (A), *Atherurus macrourus* (B) en *Hystrix* (*Thecurus*) *crassispinis* (C). (Uit Ellerman, 1940 en 1961).

Dorsal views of skulls of *Trichys fasciculata* (A), *Atherurus macrourus* (B) and *Hystrix* (*Thecurus*) *crassispinis* (C) (from Ellerman, 1940 and 1961).

Biologie

Voedsel

Stekelvarkens hebben een volledig nachtelijke levenswijze. Er wordt zelfs verondersteld dat de noordelijke verspreidingsgrens van *H. indica* samenhangt met de duur van de zomernacht. Die zou minimaal 7 uur foerageertijd moeten omvatten (Alkon & Saltz, 1988) met het oog op het veel grotere risico van predatoren bij daglicht. Het voedsel bestaat uit alle mogelijke bollen, knollen, wortels, alle soorten cultuurplanten zoals groenten, vruchten, katoenplanten, rubberbomen, enz. Zij richten een zodanige schade aan alle mogelijke gewassen aan dat zij rondom menselijke nederzettingen uitgeroeid worden. Dat zij graag gegeten worden,

bruikbare pennen en ook 'medicijnen' leveren, draagt daar uiteraard eveneens toe bij. Knagen aan botten is een gedrag dat bij paleontologen algemeen bekend is. Ook in de Dubois-collectie van het N.N.M. in Leiden zijn er knaagsporen van de snijtanden te vinden op de grotere beenderen van allerlei dieren. Zelfs het ontbreken van wortels aan fossiele kiezen wordt stekelvarkens in de schoenen geschoven. Voor de betekenis van dit gedrag wordt het verkrijgen van calciumfosfaat verondersteld. Zeker is dat niet. Het is ook mogelijk dat het dient om de afslijting gelijke tred te laten houden met de steeds doorgaande groei van de snijtanden wanneer overwegend zacht voedsel beschikbaar is. De dieren hebben de gewoonte om botten mee naar hun zelfgegraven holen, rotsspleten of grotten te slepen waar ze overdag verblijven, waardoor paleontologen vaak accumulaties van fossiel materiaal met knaagsporen van stekelvarkens aantreffen.

Stekelbekleding

Stekels zijn gemodificeerde haren en variëren van wollige haren, via platte, stijve puntige stekels van enkele cm tot de ronde tot 7 mm dikke en tientallen centimeters lange quills. Deze laatste hebben hun grootste dikte in het midden, zijn niet buigzaam en vormen de voornaamste wapens. Alle stekelvarkensoorten bezitten een aantal lange, buigzame, tot de top dun uitlopende stekels die bij de grote soorten ongeveer 50 cm lang kunnen worden en meer de functie van tastharen vervullen. Dit hangt ongetwijfeld samen met hun strikt nachtelijke levenswijze.

De bescherming door het stekelkleed is zeker zeer effectief maar niet absoluut. Een verslag van een jachtpartij in India vermeldt dat van de drie jachthonden die het holensysteem van een stekelvarkenfamilie waren binnengedrongen, er slechts één weer uit kwam. Een stekel was bij dit dier tot in de longen doorgedrongen waaraan het alsnog overleed. Van een aanval op een stekelvarken door een panter of tijger met fatale afloop voor deze predatoren zijn ook gevallen bekend. Wanneer stekelvarkens achtervolgd worden, kunnen zij een behoorlijke snelheid ontwikkelen. Wanneer zij echter niet tijdig hun hol kunnen bereiken, remmen zij plotseling af en bewegen achterwaarts waardoor de predator, leeuw, panter, tijger of hyena in de opgezette stekels loopt. De quills zijn aan het einde zeer scherp en enigszins afgeplat wat het penetreringsvermogen vergroot. Zijdelings dringt het aangevallen dier met opgezette stekels tegen de predator op en schudt daarbij de staart. Dat alle drie de geslachten typische staartaanhangsels bezitten kan geen toeval zijn en zal zeker samenhangen met het bezit van de stekelbewapening. De holle, open staartbekers van het geslacht *Hystrix* maken voor het menselijke oor het opvallendste geluid, maar het geluid van de 'rijstkorrel-staart' van *Atherurus* (fig. 7B) en de 'raffia-reepjes-staart' van *Trichys* (fig. 7A) zal ongetwijfeld dezelfde functie hebben. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat dit geluid een essentiële rol speelt bij een aanval waarbij de predator gewond wordt door de stekels. Een volgende keer zal het staartgeluid bij de predator negatieve associaties oproepen en hem de jachtlust doen vergaan, ook al zou hij zijn eerste stekelvarken fataal letsel hebben toegebracht. De bescherming hoeft niet absoluut te zijn voor het individu om voor de soort een survival value te betekenen. Gurung (1983) veronderstelt dat tijgers volledig opportunistisch zijn in hun prooikeuze, anderen veronderstellen echter dat stekelvarkens alleen in perioden van voedselschaarste als prooi gekozen worden. Voor het eerste pleit dat in Chitwan in Nepal stekelvarkens door tijgers worden gedood ofschoon daar een overvloed aan andere prooidieren voorhanden is. Daar worden bij panters minder verwondingen door stekelvarkens vastgesteld dan bij tijgers, kennelijk omdat de eerste een betere jachtstrategie weten te ontwikkelen. In elk geval is zeker dat een stekelvarken een prooi met risico's is.

Wanneer stekelvarkens zich stevig schudden, kunnen er quills loslaten en een flink eind wegvliegen. Dit heeft waarschijnlijk geleid tot een geloof dat in oudere literatuur gevonden wordt dat zij hun stekels gericht kunnen afschieten. Behalve dit hebben bewoners van

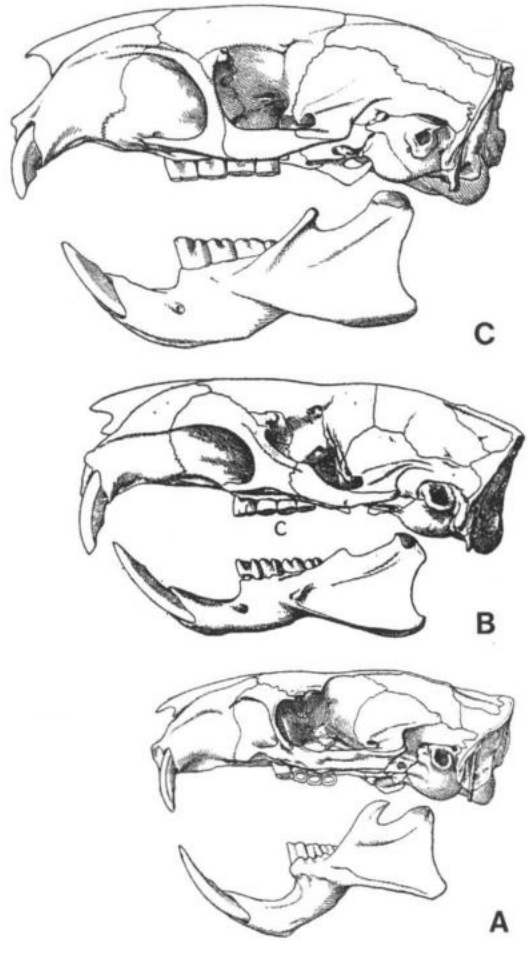


Fig. 9 Laterale aanzichten van schedels van *Trichys fasciculata* (A), *Atherurus macrourus* (B) en *Hystrix* (*Thecurus*) *crassispinis* (C). (Uit Ellerman, 1940 en 1961).

Lateral views of skulls of *Trichys fasciculata* (A), *Atherurus macrourus* (B) and *Hystrix* (*Thecurus*) *crassispinis* (C) (from Ellerman, 1940 and 1961).

Nepal ook het aandoenlijke idee dat stekelvarkens in hun holle staartbekertjes water meenemen voor hun jongen (Gurung, 1983).

Habitat

Trichys fasciculata is strikt gebonden aan de tropische bossen van Malakka, Sumatra en Borneo, en zou een handige klimmer zijn. *Atherurus macrourus* is ook een bosbewoner, maar kan zich in een breder scala van milieus handhaven. Hij is aangetroffen in China tot boven de 30ste breedtegraad en tot hoogten van 3000 meter. Het verspreidingsgebied van *Hystrix brachyura* komt grotendeels overeen met dat van *A. macrourus*, namelijk in tropische en subtropische bossen vanaf Nepal, Assam en China tot Malakka, en daarnaast ook op Sumatra en Borneo. Op Borneo en Sumatra lijkt *Atherurus* door *Trichys* te zijn vervangen, alleen op Malakka komen beiden nog voor. Er is niets bekend van eventuele habitatverschillen tussen de endemische soorten *H. sumatrae* en *H. crassispinis* respectievelijk van Sumatra en Borneo en de daar eveneens voorkomende *H. brachyura*. De drie grote soorten van *Hystrix* s.s. tonen de grootste ecologische range: van droge steppen en halfwoestijnen tot tropische bossen, maar de meesten leven in het droge deel van deze range.

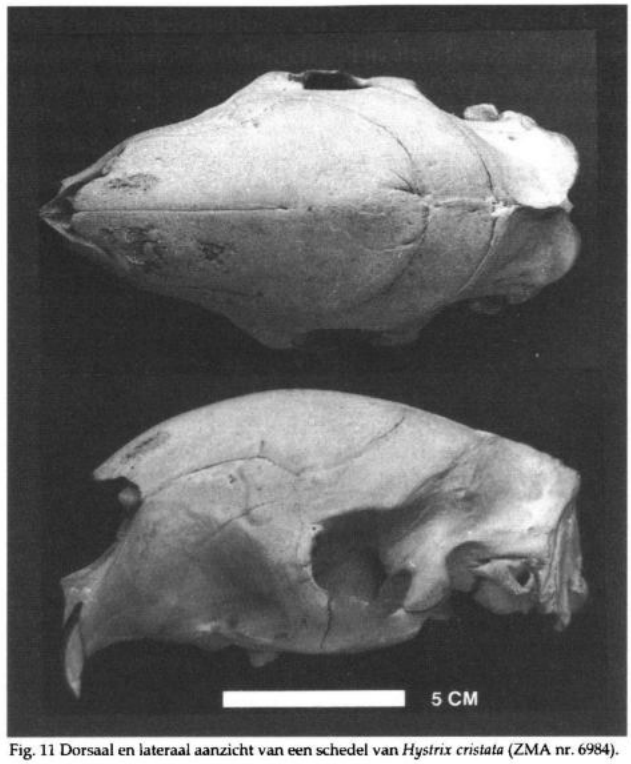


Fig. 11 Dorsaal en lateraal aanzicht van een schedel van *Hystrix cristata* (ZMA nr. 6984).

Dorsal and lateral view of a skull of *Hystrix cristata* (ZMA no. 6984).

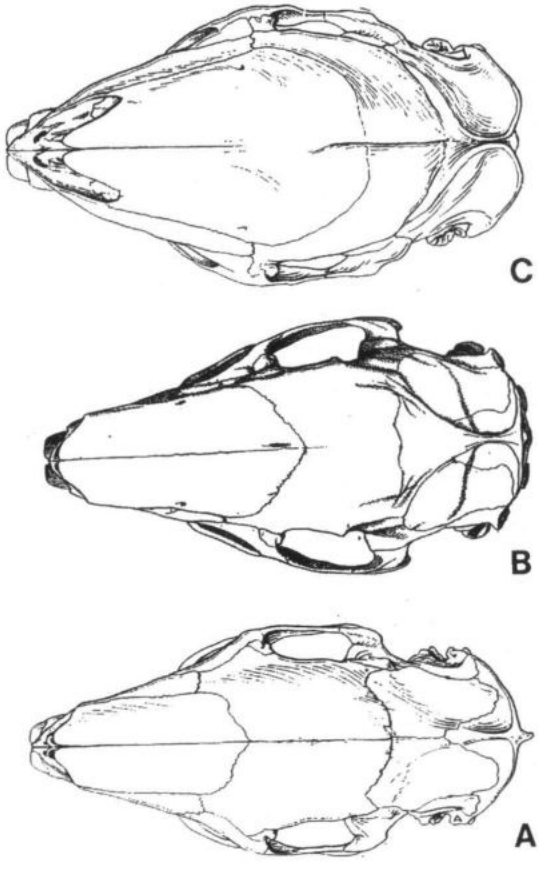


Fig. 10 Dorsale aanzichten van de schedels van *Hystrix b. brachyura* (A), *H. b. hodgsoni* (B) en *H. cristata* (C).

Dorsal views of skulls of *Hystrix b. brachyura* (A), *H. b. hodgsoni* (B) and *H. cristata* (C).

Tendenzen in de evolutie

Schedelstructuur

○ Neusbeenderen

De *Trichys*-schedel onderscheidt zich het meest van de andere geslachten door de duidelijkere postorbitale constrictie van het schedeldak (fig. 8A) en een opvallende overlangse groeve over de jukboog (fig. 9A). Functies van deze structuren zijn onbekend. Het oppervlak van de neusbeenderen van *Trichys* is wel kleiner dan van *Atherurus* maar de lengte ervan verschilt niet duidelijk (fig. 8A en B). Bij *Trichys* bedraagt de lengte gemiddeld 31 % van de schedeldaklengte, bij *Atherurus* is dat 29 %, bij *Hystrix* (*Thecurus*) *sumatrae* eveneens 29 % en bij de verwante soort *H.* (*Thecurus*) *crassispinis* van Borneo (fig. 8C) is het neusbeen al iets langer (32 %). Bij *H.* (*Acanthion*) *javanica* bedraagt dat 40 %, in de Sumatraanse populatie van de subspecies *H. b. brachyura* (fig. 10A) 43 % en in de Nepalese subspecies *H. b. hodgsoni* 53 % van de schedeldaklengte (fig. 10B). In de Chinese subspecies *H. b. subcristata* komen dieren voor met neusbeenderen tot 57 % van de schedeldaklengte. Dit overtreft de neusbeenlengte van *H.* (*Hystrix*) *indica* waardoor het subgenus-onderscheid *Acanthion/Hystrix* beperkt is tot de kleurverdeling over de stekels. Een extreme grootte van de neusbeenderen wordt in de Afrikaanse *H. africaeaustralis* vooral bereikt door een enorme breedte van de nasalia, bij *H. cristata* door de extreme vergroting van

de lengte. Bij de laatste soort varieert de lengte van de neusbeenderen van 55 tot 72 % van de schedeldaklengte (fig. 10C en fig. 11).

○ Schedelhoogte

Dezelfde vergelijking kan ook gemaakt worden wat de relatieve schedelhoogte betreft. De bij de premolaar gemeten hoogte wordt daarbij uitgedrukt in een percentage van de schedelbasislengte. In dit opzicht is er tussen *Trichys* en *Atherurus* met beiden 31 % geen verschil (fig. 9A en B). De schedels in het subgenus *Thecurus* zijn wel zichtbaar hoger. Bij *Hystrix* (*T.*) *sumatrae* is dit 36 % en bij *H.* (*T.*) *crassispinis* van Borneo 37 % (fig. 9C). Bij het subgenus *Acanthion* is dat weer hoger: bij

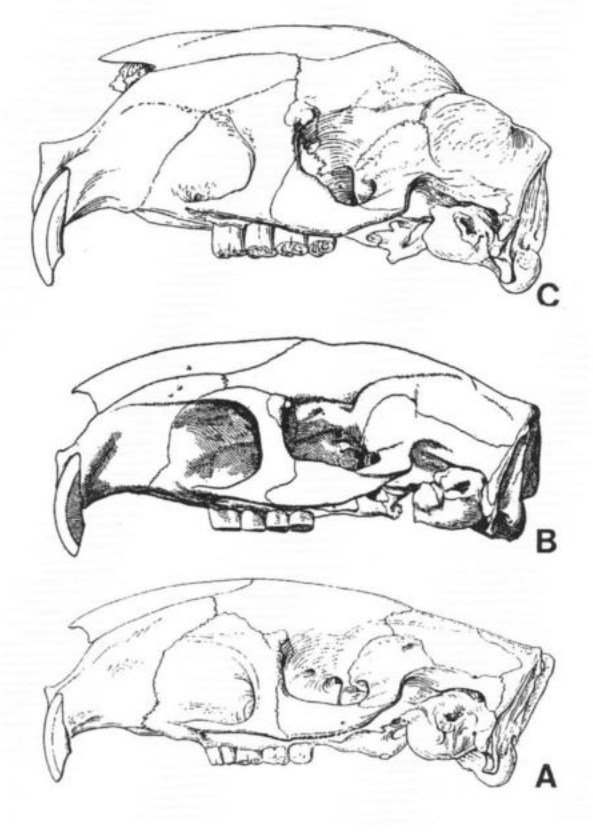


Fig. 12 Laterale aanzichten van schedels van *Hystrix b. brachyura* (A), *H. b. hodgsoni* (B) en *H. cristata* (C). (Uit Lyon, 1907 en Ellerman, 1961).

Lateral views of skulls of *Hystrix b. brachyura* (A), *H. b. hodgsoni* (B) and *H. cristata* (C) (from Lyon, 1907 and Ellerman, 1961).

H. (*A.*) *javanica* 42 %, bij de ondersoort *H. b. brachyura* op Sumatra 40 % (fig. 12A) en bij de Nepalese ondersoort *H. b. hodgsoni* 41 % van de schedelbasislengte (fig. 12B). Bij de Chinese ondersoort *H. b. subcristata* bedraagt dit gemiddeld 46 % waardoor individuen van deze soort binnen de range vallen van de extreem hoge schedels van de Afrikaanse soorten. Daar varieert de hoogte van zowel *H. africaeaustralis* als van *H. cristata* (fig. 11 en fig. 12C) tussen de 44 en 55 % van de schedelbasislengte.

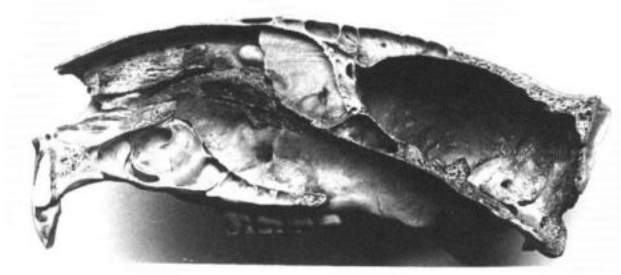


Fig. 13 Langsdoorsnede van een schedel van *Hystrix b. brachyura* (USNM nr. 83521) waarin pneumatisering van de schedeldakbeenderen zichtbaar is.

Longitudinal section through a skull of *Hystrix b. brachyura* (USNM no. 83521) in which pneumaticity of the skull roof is visible.

○ Grootte van de neusholte

Het vergroten van de neusbeenderen en het verhogen van de schedel heeft onder meer geresulteerd in een vergrote neusholte. Dit heeft waarschijnlijk een versterkt reukvermogen tot gevolg gehad waarbij uiteraard aangenomen wordt dat het feitelijke reukslijmvlies ook evenredig vergroot is. Over de betekenis daarvan kunnen verschillende veronderstellingen gemaakt worden. Volgens Corbet & Jones (1965) zou dit kunnen samenhangen met de noodzaak van een versterkt reukvermogen voor communicatie tussen de sterk verspreide dieren van woestijnpopulaties. Zij vergeleken dit met vergrote gehoorsysteem van andere woestijndieren. Dr. Storch (Senckenberg Museum, Frankfurt) opperde onlangs in een discussie daarover dat een vergroot neusslijmvlies zou kunnen samenhangen met een noodzaak van sterkere bevochtiging van inademinglucht in droge milieus. Ofschoon mij dit waarschijnlijker voorkomt dan de eerste veronderstelling, zal dit voor in holen levende, strikte nachtdieren toch minder noodzakelijk zijn. De meest voor de hand liggende verklaring lijkt mij echter dat de reuk voor woestijndieren essentieel is voor het vinden van voedsel, vooral omdat ondergrondse plantendelen een belangrijk bestanddeel van hun voedsel uitmaakt. Dit is des te waarschijnlijker omdat volgens Alkon & Saltz (1988) de fourageertijd en het succes ervan een beperkende factor is voor de instandhou-

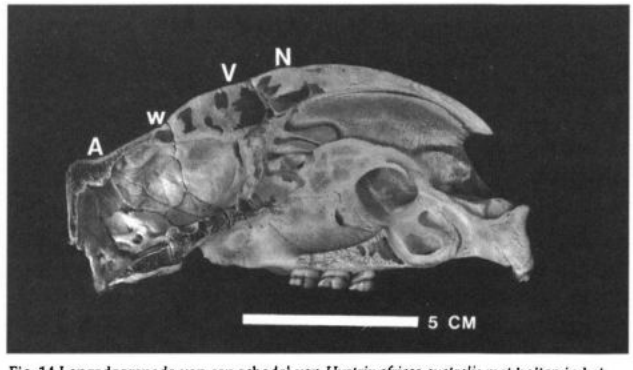


Fig. 14 Langsdoorsnede van een schedel van *Hystrix africae-australis* met holten in het neusbeen (N), voorhoofdsbeen (V), en wandbeen (W). A = achterhoofdsbeen. Foto T. Korn, Weimar.

Longitudinal section through a skull of *Hystrix africae-australis* with cavities in the nasal bone (N), the frontal bone (V), and the parietal bone (W). A = occipital bone. Photograph T. Korn, Weimar.

ding van een populatie. Ondergrondse plantendelen weten zij feilloos op de reuk te vinden, en Gurung (1983) vermeldt dat het in de grond stoppen van enkele aardappels door hem werd gebruikt als methode om stekelvarkens voor observatie te lokken.

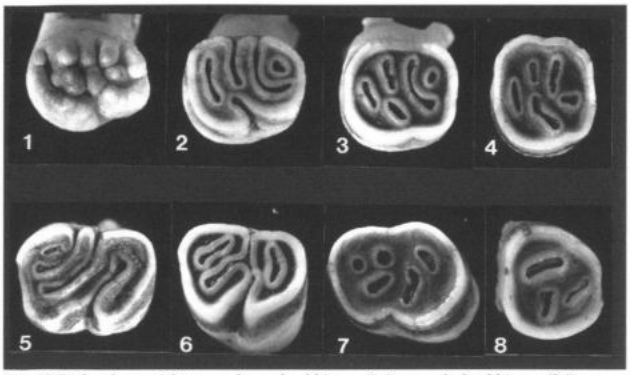


Fig. 15 Occlusale aanzichten van bovenkaakkiezen (1-4) en onderkaakkiezen (5-8) van *Hystrix brachyura* in, van links naar rechts, verder gevorderde stadia van afslijting. (Foto's L.A. van der Laan, ZMA).

Occlusal view of the upper molars (1-4) and lower jaw molars (5-8) of *Hystrix brachyura* showing from left to right progressive stages of wear. (Photographs L.A. van der Laan, ZMA).

○ Pneumatisering

De hoogtetoename van de schedel is ook gepaard gegaan met het ontstaan en de vergroting van holten in de schedeldakbeenderen. In de overlangse doorsnede van een schedel van *Hystrix brachyura* (fig. 13) kan het begin van pneumatisering in de neus-, voorhoofds- en wandbeenderen waargenomen worden. Bij de overlangse doorsnede door een schedel van *H. africaeaustralis* (fig. 14) zijn de mediane tussenschotten van de neus- (N) en voorhoofdsbeenderen (V) getroffen, doch de sterke vergroting van de holten in deze beenderen kan evenwel vastgesteld worden. De holte in het wandbeen (W) is wel zichtbaar doch in verhouding klein, het achterhoofdsbeen (A) is niet gepneumatiseerd.

De veronderstelling dat de pneumatisering van het schedeldak een beveiliging tegen fatale verwondingen door predatoren zou kunnen zijn (Kingdon, 1974) lijkt niet geloofwaardig. Een dier zou door een slag waarbij een klauw een holte doordringt al gedood kunnen zijn zonder dat een vitaal deel geraakt behoeft te zijn. De enige verklaring voor de pneumatisering is dat dit een bijprodukt is van de vergroting van de neusholte, samenhangend met mechanische eisen en de noodzaak van gewichtsbeperking bij de morfogenese van de schedel.

Gebitstructuur

○ Occlusale patronen

Het soortsonderscheid bij stekelvarkens wordt bemoeilijkt door de enorme veranderingen in het occlusale patroon van de kiezen als gevolg van afslijting. Daar komt dan nog de individuele variatie bij, merkbaar doordat zelfs een linker- en een rechterkies van elkaar kunnen verschillen. Een kiezenrij bevat 4 elementen, de premolaar en drie kiezen die in principe dezelfde occlusale patronen vertonen. In figuur 15 zijn een viertal van deze stadia weergegeven van de bovenkaakskiezen (1 t/m 4) en voor de onderkaakskiezen (5 t/m 8). In fig. 15-1 is nog geen afslijting opgetreden, er is alleen email zichtbaar, een zestal zijdelingse plooien kunnen onderscheiden worden en de plaatsen van verticale instulpingen op het kauwoppervlak in de richting van de lengteas van de kies kunnen aangewezen worden. In figuur 16 zijn deze plaatsen, voor een nog niet doorgebroken en nog in ontwikkeling zijnde bovenkaakskies (A) en idem voor een onderkaakskies (C), genummerd van 1 tot 6. De zes buisvormige email-instulpingen (fig. 16B en D) zijn aan het einde nog niet gesloten. In fig. 15-2 is de email-laag zo ver afgesleten dat het tandbeen tussen de email-instulpingen zichtbaar is, slechts drie plooien zijn nog open en een tweetal 'email-buizen', afgeplat of rond, liggen als 'eilanden' in het omringende tandbeen. Figuur 15-3 toont het stadium waarin de plooien zijn verdwenen en een zestal buizen of eilanden zijn overgebleven. In fig. 15-4 is het uiterst rechtse eiland verdwenen en de kies is nu aangesneden op het niveau waarop de grootste email-buis zich heeft opgesplitst. Wanneer alle eilanden zijn verdwenen, is de alveolerand van de kaak vrijwel bereikt en de kauwfunctie tot nul gereduceerd. De figuren 15-5 tot 15-8 tonen de vergelijkbare ontwikkeling met een viertal onderkaakskiezen. In fig. 15-5 is de occlusale email-laag al afgesleten, zijn er nog drie plooien open en is er

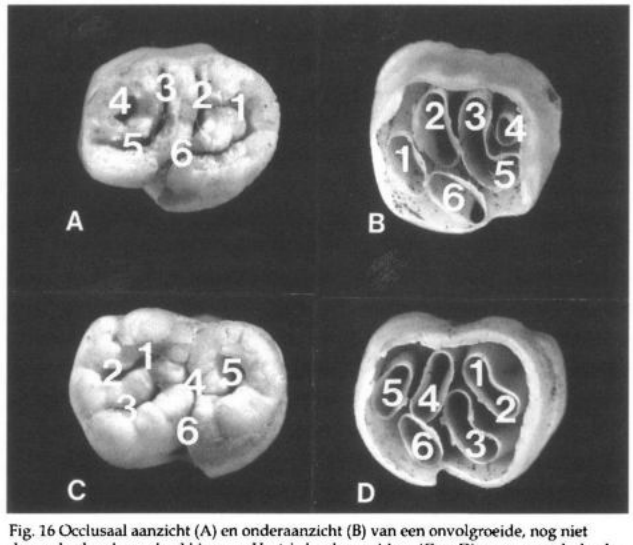


Fig. 16 Occlusaal aanzicht (A) en onderaanzicht (B) van een onvolgroeide, nog niet doorgebroken bovenkaakkies van *Hystrix brachyura*, idem (C en D) van een onderkaakkies. In B en D zijn de email-instulpingen als afgeplatte buizen zichtbaar. (Foto's L.A. van der Laan, ZMA).

Occlusal view (A) and bottom view (B) of an immature, not yet erupted upper jaw molar of *Hystrix brachyura*, idem (C and D) of a lower jaw molar. The enamel invaginations are visible in B and D as oblate tubes (photographs L.A. van der Laan, ZMA).

nog geen eiland ontstaan. Figuur 15-6 toont twee plooien en twee eilanden; fig. 15-7 is een situatie waarin alle plooien weg zijn en er vijf eilanden zijn ontstaan waarvan er in fig. 15-8 er nog drie over zijn. Een dergelijke ontwikkeling kan, behalve door deze selectie van kiezen, ook getoond worden door het laag voor laag afslijpen van een kies (Bosma, 1968). Er is er een groot

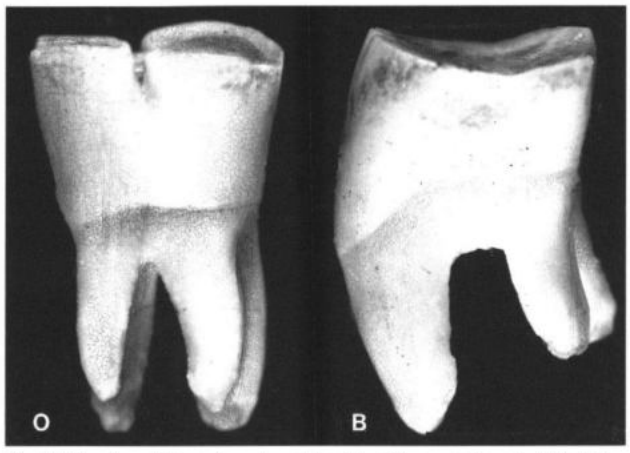


Fig. 17 Lateraal aanzicht van de eerste onderkaakkies (O) en eerste bovenkaakkies (B) van *Trichys fasciculata*. (Foto's L.A. van der Laan, ZMA).

Lateral view of the first lower molar (O) and first upper molar (B) of *Trichys fasciculata* (photographs L.A. van der Laan, ZMA).

verschil in de volgorde van verdwijnen van de plooien en het ontstaan en weer verdwijnen van eilanden waardoor het aantal verschillende patronen oneindig lijkt te zijn. In het verleden zijn deze patronen onvoldoende als afslijtingsstadia herkend en werden aantallen email-eilanden ten onrechte als determinatie-kenmerken gebruikt. Daardoor kan er, mede door de schaarsheid van het materiaal, tot nu toe geen duidelijk verschil gedefinieerd worden tussen die patronen in Miocene en recente stekelvarkenkiezen. Het lijkt er op dat de recente patronen gemiddeld een wat gereduceerder karakter hebben waarin minder plooien en instulpingen tot ontwikkeling komen.

○ Brachyodontie en hypsodontie

Figuur 17 toont een laagkronige (brachyodonte) onderkaaks- (O) en bovenkaakskies (B) van *Trichys fasciculata* welke morfologisch niet van *Atherurus* onderscheiden kunnen worden. Deze kiesstructuur biedt een veel korter slijtagetraject dan de hoogkronige kiezen van de recente vertegenwoordigers van het geslacht *Hystrix* zoals blijkt uit de bovenkaakskiezen van *H. cristata* (fig. 18). Ongetwijfeld houdt dit verband met de biotoopverschillen en beschikbaarheid van zacht of hard voedsel. In de kiezenrij in de laatste figuur is de brachyodonte melkpremolaar nog aanwezig die pas laat vervangen wordt door de hypsodonte premolaar. Deze hoogkronigheid was al bereikt in het Vroeg Pleistoceen (Biharien) zoals gedemonstreerd wordt door de onderkaaks-kiezenrij van *H. refossa* uit Venta Micena, Spanje (fig. 19). Dit stekelvarken is aanzienlijk groter geweest dan de huidige grootste soort. De premolaar in de foto is occlusaal 11 mm lang, de grootste lengte 13 mm en de totale hoogte is 22 mm. Gemiddeld is de lengte van deze kies bij H. refossa 11,5 mm en bij *H. cristata* ruim 9 mm. Dit grootste Plio-Pleistocene stekelvarken van Europa is door Gervais in 1852 beschreven op basis van een drietal kiezen uit Perrier, Puy-de-Dôme, Frankrijk. Deze plaats en de overige 7 vindplaatsen in Europa zijn weergegeven in figuur 20. Op deze kaart zien we ook de vindplaatsen in Midden- en Oost-Europa van *Hystrix vinogradovi*, een tweede Europese stekelvarkensoort met hypsodonte kiezen.

Fig. 18 Lateraal aanzicht van een serie bovenkaakskiezen, melkpremolaar, M1, M2 en M3, van *Hystrix cristata* (ZMA nr. 6984).

Lateral view of a series of upper molars, decidious molar, M1, M2 and M3, of *Hystrix cristata* (ZMA no. 6984).

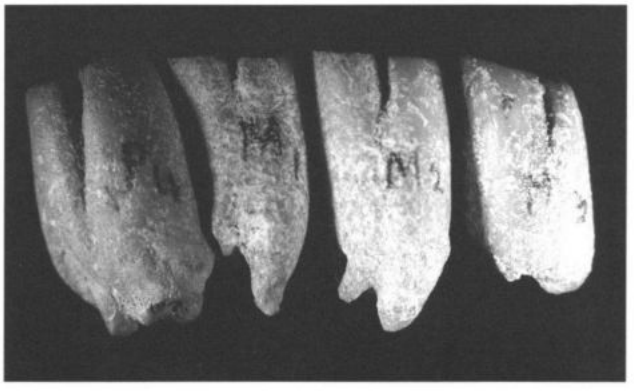


Fig. 19 Lateraal aanzicht van een serie onderkaakskiezen, premolaar, m1, m2 en m3, van de Plio-Pleistocene *Hystrix refossa* uit Venta Micena, Spanje (Inst. M. Crusafont nr. VM-84-F9/2).

Lateral view of a series of lower molars, premolar, m1, m2 en m3, of the Plio-Pleistocene *Hystrix refossa* from Venta Micena, Spain (Inst. M. Crusafont no. VM-84-F9/2).

Bijzondere vindplaatsen

Sangiran

Het eerste fossiele materiaal dat in dit onderzoek betrokken werd, bevond zich in het Senckenberg Museum in Frankfurt am Main. Dit was afkomstig uit het Midden Pleistoceen van Sangiran op Java en in Frankfurt terechtgekomen doordat Prof. Von Koenigswald na zijn pensionering aan de Universiteit van Utrecht aan dit instituut werd verbonden. Hij nam zijn collecties mee naar Frankfurt, waarbij zijn Javaanse *Pithecanthropus erectus*-vondsten uiteraard de belangrijkste waren. Dit deed een storm van verontwaardiging opsteken in universitair Nederland, maar Von Koenigwald's standpunt was dat hij die op eigen kosten verzameld had. Het betrof namelijk oppervlaktevondsten uit een erosiegebied van Sangiran, gedaan omstreeks 1934. Wij moeten ons voorstellen dat Von Koenigswald daar op z'n gemak ging zitten, de daar rondlopende inlandse jongens bij zich riep, een kies en een stuk fossiel bot liet zien en het geld dat hij daar-

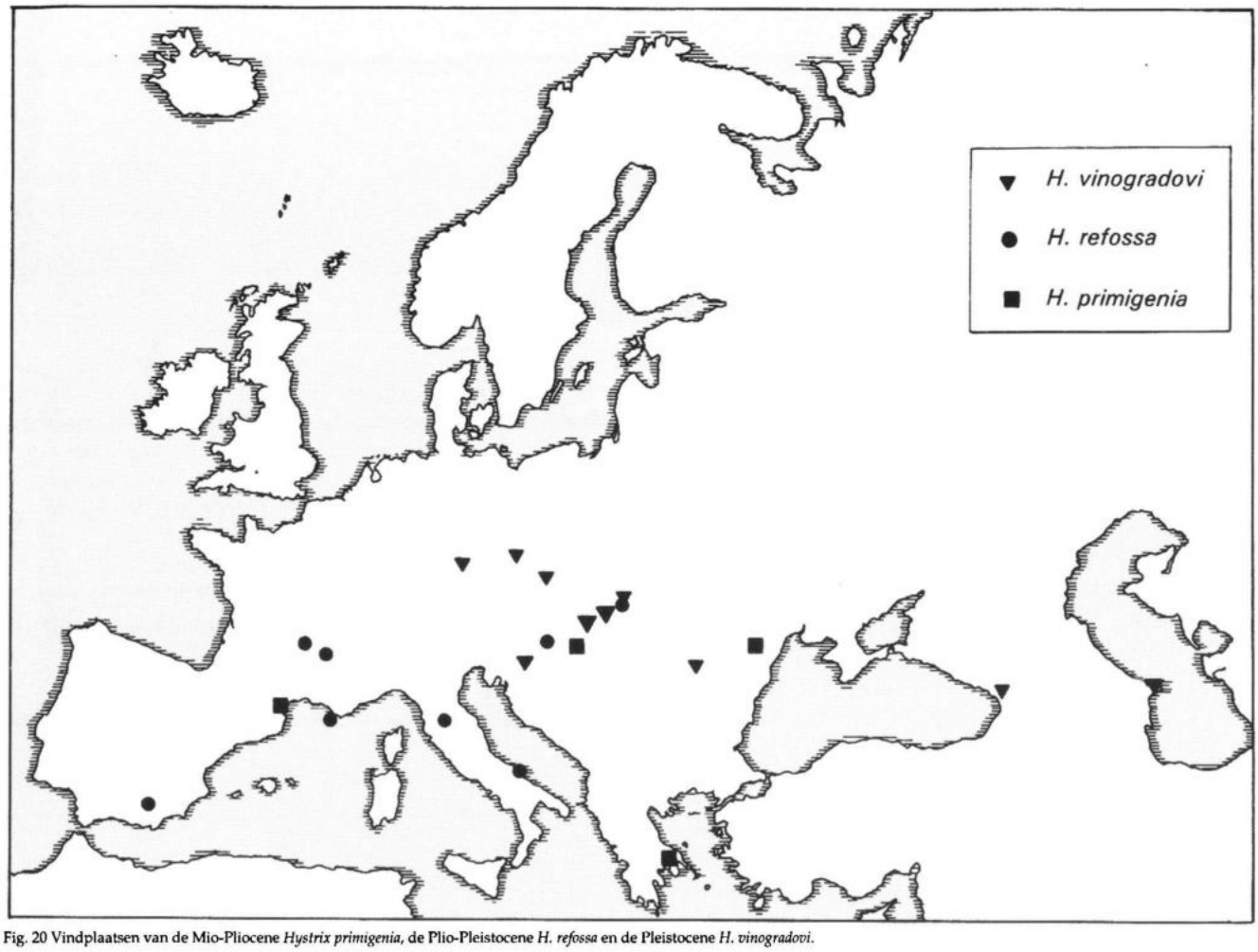


Fig. 20 Vindplaatsen van de Mio-Pliocene *Hystrix primigenia*, de Plio-Pleistocene *H. refossa* en de Pleistocene *H. vinogradovi*.

Localities of the Mio-Pliocene *Hystrix primigenia*, the Plio-Pleistocene *H. refossa* and the Pleistocene *H. vinogradovi*.

voor zou geven. Mogelijk is dat onder andere een koperen halve cent, één cent of een tweeënhalve- centstuk geweest. Beroemd is een *Pithecantropus erectus* schedelkap die uit 40 stukken gereconstrueerd moest worden. Oorspronkelijk was het één geheel, maar de vinder brak het in stukken omdat hij per deel betaald werd. Op deze wijze heeft Von Koenigswald alleen al van stekelvarkens vele honderden kiezen verzameld waarvan uiteraard de stratigrafische context onbekend was en de datering op dat moment onjuist. Onze grootste nieuwsgierigheid ging uit naar een vijftal zeer grote kiezen onder de naam 'Riesenstachelschwein' waarvan hij in een publicatie, zonder figuren of maten te geven, het bestaan had vermeld. Op basis daarvan kon in 1985 de nieuwe soort *Hystrix gigantea* beschreven worden.

Het toeval speelt bij initiatieven in een onderzoek een grote rol. In het huidige onderzoek was dit het feit dat Dr. John de Vos de aandacht vestigde op één klein uit Sangiran afkomstig kiesje dat aanwezig was in de collecties in Leiden. Dit bracht ons er toe om naar twee andere eveneens zeer kleine kiesjes te kijken in de Leidse Dubois-collectie. Deze waren afkomstig van Trinil, de beroemde *Pithecanthropus*-vindplaats van Dubois, niet ver van Sangiran. Pas daarna kwam het idee om eens naar de vele honderden kiezen in Frankfurt te kijken die Von Koenigswald in Sangiran had verzameld. Het resultaat was dat deze Sangiran- en Trinil-kiezen in 1992 als nieuwe soort *Hystrix vanbreei* werden beschreven, genoemd naar de man die als motor achter het onderzoek van de recente stekelvarkens had gefungeerd. Helaas was dit te vroeg, want enkele jaren later moest deze soortnaam als junior synonym onder *H. lagrelli* worden gebracht welke in 1924 op basis van een schedel uit het Chinese Midden Pleistoceen was beschreven.

De Gigantopithecus Cave in Liucheng, China

In 1987 verscheen er een beschrijving door Pei Wenzhong van een fossiel Chinees stekelvarken, een nieuwe grote soort uit een grot in Zuid-China onder de naam *Hystrix magna*. Dit was twee jaar na de publicatie van onze *H. gigantea* en de vraag drong zich op of dit dezelfde soort zou betreffen. Onwetend van het feit dat het een postume publicatie betrof en onbekend met de volgorde van Chinese voor- en achternamen werden er brieven gericht aan 'P. Wenzhong' in Beijing. Die werden aanvankelijk niet beantwoord. Het heeft enige jaren geduurd eer deze vergissing gecorrigeerd kon worden en er contact met de Chinese onderzoekers gelegd kon worden. De Gigantopithecus-grot is een onvoorstelbaar rijke vindplaats geweest en is

genoemd naar de ongeveer drie meter hoge mensaap, *Gigantopithecus blacki* die circa een miljoen jaar geleden is uitgestorven. In het begin van deze eeuw was er al een kies van dit dier beschreven en Von Koenigswald slaagde er in de dertiger jaren in om een aantal kiezen van dit dier in apotheken in China te vinden. Chinezen malen fossielen, botten en alle mogelijke dieren fijn tot 'medicijn'. Men heeft berekend dat in de loop van enkele eeuwen vele scheepsladingen fossiel materiaal voor dit doel zijn vermalen, een nachtmerrie voor paleontologen. Naar een vindplaats en de stratigrafische context van 'Giganto' werd jarenlang gezocht. In 1956 werd de grot bij Liucheng gevonden doordat een boer een complete onderkaak met enkele kiezen niet aan een apotheker verkocht maar aan een onderwijzer liet zien. Toen dit fossiel daardoor via een lange omweg in Beijing terechtkwam, reisde een team onmiddellijk af naar het zuiden. Nog enkele onderkaken en meer dan duizend kiezen van de reuzenaap werden er gevonden. De faunalijst van deze Plio-Pleistocene vindplaats telt duizenden stukken van een veertigtal soorten. Men tast volledig in het duister hoe zo'n enorme accumulatie plaats heeft kunnen vinden. Het onderzoek aan de honderden stekelvarkenkiezen van deze vindplaats leverde de nodige frustraties op. Van de 14 *Hystrix magna*-kiezen uit Pei's beschrijving bleken er 13 onvindbaar. De enige die over was gebleven was hoogkronig, doch de oorspronkelijke beschrijving door Pei wees op laagkronigheid. Verder was de variatie in grootte van de circa 180 overige kiezen zeer extreem vergeleken met de variatiebreedten

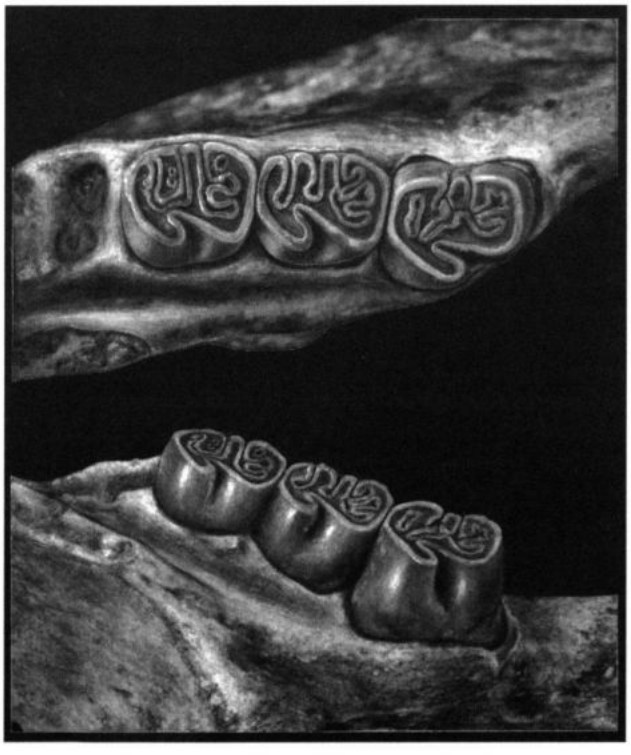


Fig. 21 Rechter onderkaak met premolaar, m1 en m2 van het holotype van *Hystrix parvae* uit Csákvár, Hongarije. Hong. Geol. Inst. Budapest nr. F.I.V.6006. (Foto's W.A. den Hartog en J. Luteyn, Utrecht).

Right lower jaw with premolar, m1 and m2 of the holotype of *Hystrix parvae* from Csákvár, Hungary. Hong. Geol. Inst. Budapest no. F.I.V.6006 (photographs W.A. den Hartog and J. Luteyn, Utrecht).

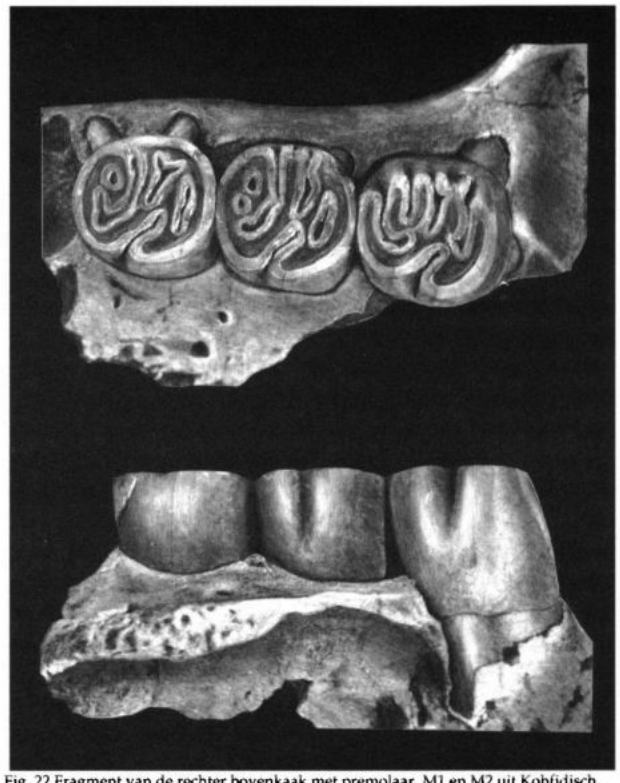


Fig. 22 Fragment van de rechter bovenkaak met premolaar, M1 en M2 uit Kohfidisch, Oostenrijk. Nat. Hist. Mus. Wenen nr. Ko-1983-IIIb. (Foto's W.A. den Hartog en J. Luteyn, Utrecht).

Fragment of a right upper jaw with premolar, M1 and M2 from Kohfidisch, Austria. Nat. Hist. Mus. Vienna no. Ko-1983-IIIb (photographs W.A. den Hartog and J. Luteyn, Utrecht).

die bij de thans levende soorten vastgesteld waren. Die konden niet van één soort afkomstig zijn. Echter, stekelvarkenkiezen bezitten, afgezien van grootte en relatieve hoogte, geen determinatiekenmerken. Daarbij kwam de moeilijkheid van publicaties in het Chinees en wanhopig slecht Engels sprekende Chinezen. Het probleem werd tenslotte opgelost door het inzicht dat Pei z'n 14 *H. magna*-kiezen een mengsel moeten zijn geweest van een hoogkronige en een laagkronige soort, en dat de totale collectie uit drie soorten bestond. Een ervan was de zeer grote hypsodonte *H. magna*. Op de gemiddeld kleinere hypsodonte kiezen bleek een oudere beschrijving met de naam *H. kiangsenensis* van toepassing. Enkele laagkronige kiezen van deze vindplaats die onlangs bij het doorzoeken van de collecties boven water kwamen, tezamen met één exemplaar van de Laat Pliocene hominiden-vindplaats Longgupo, worden binnenkort als een nieuwe soort beschreven.

Sentimental journey naar de Gigantopithecus-cave

Op reis in de Zuid-Chinese provincie Guangxi bleek dat wij ons in de toeristisch drukbezochte plaats Yangshuo op slechts 175 km afstand van Liucheng bevonden. Wij hadden onverwacht enkele dagen over en de beslissing was snel gemaakt om de grot te bezoeken die ons zoveel hoofdbrekens had gekost. Er was echter geen gelegenheid geweest om voorbereidingen te treffen en informatie in te winnen. De grot zou bij het kleine plaatsje Liucheng liggen en dus bij de plaat-

selijke bevolking wel bekend zijn, dachten wij. Wat wij niet wisten, was dat de grot niet de naam van dat plaatsje droeg, maar van de County Liucheng. De kortste weg leek via de stad Liuzhou te zijn, maar ook dat bleek een vergissing. De vijf uur durende busrit begon al met gesleutel van de chauffeur aan de motor. Eenmaal in de bus was door een gat in de bodem het canvas van de versleten band te zien. Een half uur na het vertrek werd er gestopt omdat de bus vol met rook kwam te staan. De meeste Chinezen sprongen als kikkers uit de ramen, maar dat bleek overdreven, en na enig gesleutel onder de motorkap reden we weer. Eer we echter in Liuzhou gearriveerd waren, herhaalde hetzelfde toneel zich nog een keer. In die plaats was het merkbaar dat we buiten de toeristische route zaten, want het kostte uren om een hotel te vinden waar men enkele woorden Engels sprak en we de busverbinding naar Liucheng te weten konden komen. De volgende morgen bereikten we na een rit van anderhalf uur inderdaad Liucheng, maar daar wreekte zich onze beperkte informatie. Het bleek geen klein plaatsje te zijn maar een middelgrote provinciestad! 'Do you speak English ?', 'Do you speak English?', probeerden wij een paar uur in kantoren en bankgebouwen, doch tevergeefs. Totdat wij in de enige boekwinkel van enig formaat een 15-jarig meisje troffen dat onze vraag naar een 'Teacher English' leek te begrijpen. Zij wenkte ons zwijgend naar buiten waar wij in het bakje van een motorcycle, en zij achterop bij de berijder, plaats namen. Zo kwamen wij 's zaterdags in de middagpauze terecht op de campus van de 'Liucheng Middleschool' waar op dat moment alleen maar leerlingen rondliepen. Die leken meer Engels te spreken dan ons gids-meisje want ze vroegen 'Where do you come from?'. Daarmee hield echter ook hun Engels op. Toen wij antwoordden 'Holland', kwamen er enthousiaste reacties zoals: 'Goellit, Vanbasten' en nog wat namen van Hollandse voetballers. De zwerm leerlingen groeide allengs aan, en eer zij eindelijk begrepen wat wij wilden en wij met die hele meute in de voortuin van de leraar Engels stonden, waren we weer en uur verder. Allereerst kwam de buurvrouw, toen de leraar scheikunde, vervolgens de headmaster en eindelijk trof de leraar Engels zelf ons met de joelende, vrolijke troep voor zijn huis aan. Daar kwam de ontgoocheling. De grot kenden zij zeker doch die was een halve dagreis daar vandaan, het was een beschermd object, de County moest daar toestemming voor geven, en dat kon allemaal niet meer op die dag. Hij wees echter op een jongen die in dat gehucht woonde en de volgende dag als gids zou kunnen dienen. Die wilde een vriend meenemen, een uiterst pienter goed Engels sprekend meisje werd uitgekozen, en ons eerste gids-meisje konden we niet overslaan. Met dat viertal werd voor de andere morgen om 8 uur afgesproken, en als we niet hadden ingegrepen zou er die morgen wel 20 man gestaan hebben. Met een paar motorcycles naar de bus, overstappen op een grotere motorcarrier, een veerboot, weer een motorcarrier gehuurd, en zo kwamen we in de middag in het betreffende gehucht. Daar troffen we een functionaris van de County waar ons tolk-meisje heftig mee delibreerde, het doel van het bezoek verklaarde en hem instrueerde om naar zijn superieuren te bellen. Dat viel niet mee, maar weer een uur verder was ook deze barrière genomen. Die man kende zelf het terrein niet, er moest een dorpeling gecharterd worden, dat werden er vier in plaats van één, het was niet dichtbij, er was een grote auto, en zo reden we tenslotte door eindeloze suikerrietvelden naar de Gigantopithecus-cave! Daar aangekomen waren we elke greep op de gebeurtenissen geheel kwijt. Het bleek een bloedstollende klimpartij naar dat grottenstelsel, die kinderen en al die kerels hadden er geweldig veel zin in, gingen ons voor en sleurden ons tegen hellingen en door verticale gaten omhoog. Uitgeput en enigszins verdwaasd zaten we in de eerste grot bij te komen, terwijl de rest van de geïmproviseerde expeditie als om strijd verder klom. Veertig jaar na de opgravingen waren de wanden verweerd en door armdikke wortels overgroeid. Geen spoor van fossielen of gelaagdheid uit de literatuur zichtbaar. Hakken in het gesteente was streng verboden. Deze berg met grotten was ogenschijnlijk gelijk aan vele honderden anderen in Zuid-China, maar deze had fossielen prijsgegeven van het Laat Plioceen tot het Laat Pleistoceen. Dat is een wonder, ik kon er niets van zien maar ik was tevreden. Hier hadden de meer dan drie meter hoge apen het leven beheerst. Hier was Pei Wenzhong in extase geraakt bij het vinden van 'Giganto'-fossielen met de begeleidende fauna. Nu nog veilig en op tijd weg zien te komen. De volgepropte auto reed naar LiuZhou en met de hele expeditie naar een restaurant. Daar een tafel met het bekende Chinese draaiplateau met een rijke keuze aan gerechten, compleet met de meisjes en de chauffeur aan de Karaoke microfoons. De meest luxueuze snelbus ooit gezien bracht ons tenslotte in de nacht naar Yangshuo terug.

Een Nederlandse Hystrix?

Eén van de vindplaatsen in figuur 20 is Val d'Arno, Italië, waarvan een tweetal schedels beschreven is onder de naam *Hystrix etrusca* Bosco, 1898 welke tegenwoordig tot *H. refossa* gerekend worden. Dit was een bijzondere vondst, omdat materiaal van deze familie zeer schaars is en meestal beperkt tot kaakdelen en geïsoleerde kiezen. Evenals schedels is postcraniaal stekelvarkenmateriaal buitengewoon schaars. Des te merkwaardiger is daarom de vondst van een distaal humerusfragment en het bijbehorende proximale ulnafragment in de klei van Tegelen. In deze Plio-Pleistocene vindplaats zijn zeer veel resten van de grote beversoort, *Trogontherium* gevonden. Zeer oppervlakkig gezien lijken die enigszins op die van stekelvarkens. Tussen de vele honderden *Trogontherium* kiezen in de collecties in Maastricht en Amsterdam is daar niet één *Hystrix* kies gevonden maar wel deze veel minder makkelijk fossiliseerbare skeletdelen, door Bernsen (1932) onder de naam *Hystrix* cf. *etrusca* Bosco beschreven. Hiermee is *Hystrix* in Nederlandse Plio-Pleistocene faunalijsten terechtgekomen, maar zonder bevestiging van een onmiskenbare stekelvarkenkies blijft er onzekerheid.

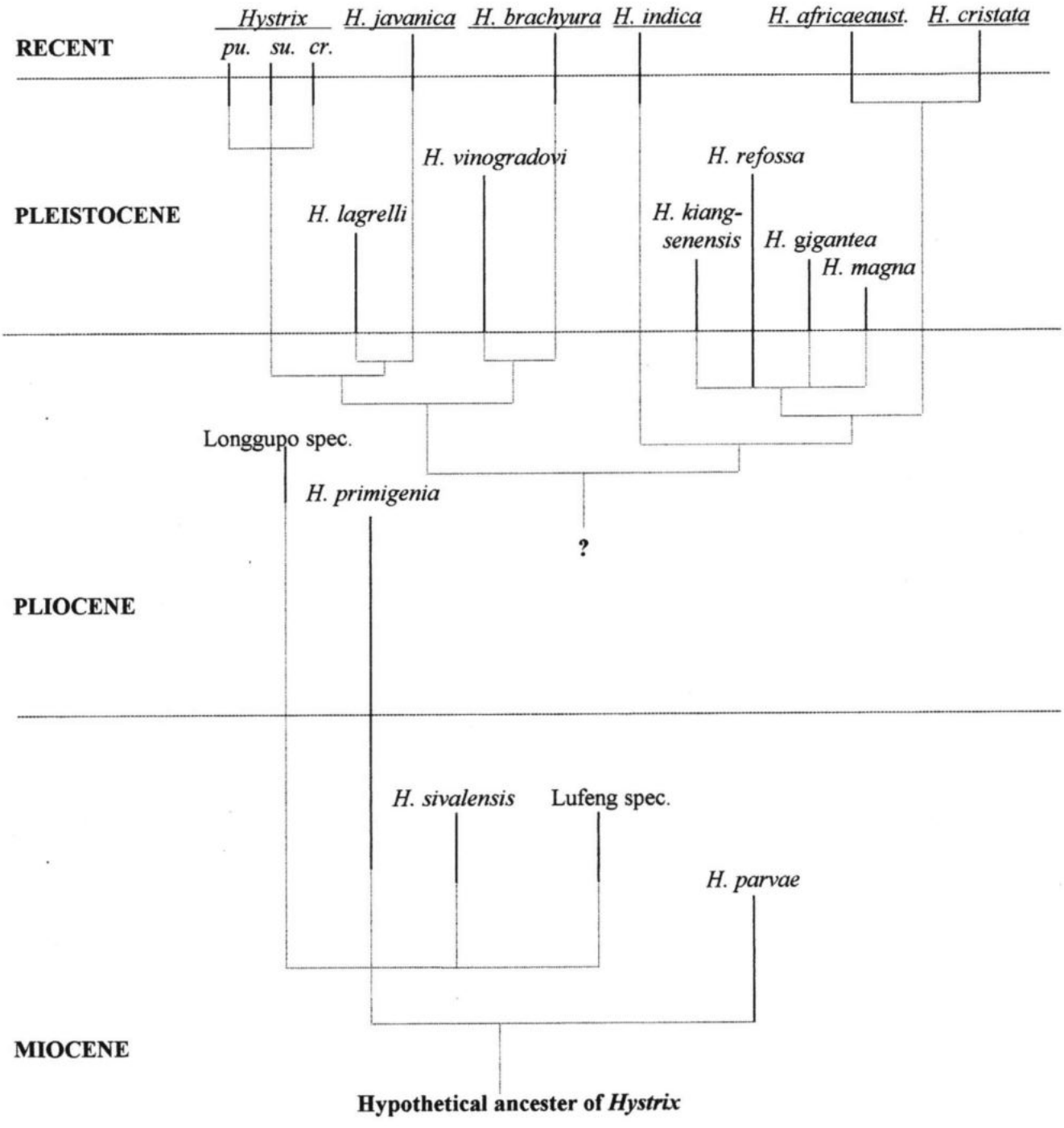


Fig. 23 Overzicht van de hypothetische afstamming van het genus *Hystrix*. De afsplitsing van de genera *Trichys* en *Atherurus* van de gemeenschappelijke stamvorm moet ver vóór het Laat Mioceen hebben plaats gevonden. Afkortingen: pu. = *H. pumila*, su. = *H. sumatrae*, cr. = *H. crassispinis*. Lufeng spec. = onbeschreven Chinees materiaal uit de plaats Lufeng, Longgupo spec. = idem uit Longgupo.

Phylogeny of the genus *Hystrix*. The separation of the genera *Trichys* and *Atherurus* from the common prototype must have taken place far before the Late Miocene. Abbreviations: pu. = *H. pumila*, su. = *H. sumatrae*, cr. = *H. crassispinis*. Lufeng spec. = undescribed Chinese material from the site Lufeng, Longgupo spec. = idem, from Longgupo.

Fylogenie

Mioceen = brachyodontie?

In figuur 21 zien we een rechter onderkaakfragment, het holotype van *Hystrix parvae* (Kretzoi, 1951), het oudst bekende stekelvarken uit het Mioceen van Csákvár, Hongarije (Laat Vallesien, MN 10). Deze soort is gemiddeld wat kleiner geweest dan de huidige *H. cristata*. Aan dit materiaal was het niet zonder meer te zien dat de kiezen laagkronig waren. Bij een wat ouder individu met brachyodonte kiezen is meestal de aanzet van de wortels juist boven de kaakrand zichtbaar, maar dit is een relatief jong individu. Een tandarts kijkt wat vreemd op van een patiënt die, in plaats van zijn mond open te doen, een fossiele onderkaak toont met het verzoek daar een röntgenfoto van te maken. Dit was nodig om vast te stellen of het een brachyodont dan wel hypsodont exemplaar betrof, en om zeker te zijn dat het er een premolaar aanwezig was en geen melkkies. Uit de röntgenfoto bleek dat de wortels direct onder de kaakrand begonnen en dat het een premolaar betrof. Naast het Hongaarse holotype is deze soort ook in Oostenrijk op een vindplaats met dezelfde ouderdom gevonden, en verder nog een tweetal kiezen in Duitsland en een paar kiezen en kaakdelen in Spanje met een iets mindere ouderdom (Vroeg Turolien, MN 11). In de kiezenserie P4-M1-M2 (fig. 22) van een bovenkaak uit Oostenrijk is de brachyodontie wel duidelijk door de boven de kaakrand zichtbare worteldelen.

Het laatst bekende voorkomen van *Hystrix parvae* is in het vroeg Turolien (MN 11) die daarna vervangen lijkt te zijn door de veel grotere soort *H. primigenia*. Er zijn slechts twee schedelresten van deze laatste soort gevonden met schedeldaklengten van 170 en 175 mm. De grootst gemeten schedel van *H. cristata* heeft ook die afmetingen, maar de gemiddelde lengte bij die soort is slechts 147 mm. Een betere maatstaf voor de vergelijking is de gemiddelde lengte van de M1of M2: bij *H. cristata* is die 8,0 mm, bij *H. primigenia* 9,9 mm. De oudste vondst van *H. primigenia* is afkomstig van Pikermi, Griekenland (Midden Turolien, MN12). De stratigrafische range van deze soort reikt tot in het Plioceen (Vroeg Villanyien), waarin ook *Hystrix refossa* voor het eerst ten tonele verscheen die tot het Laat Pleistoceen in Europa voorkwam.

Hypothetische stamboom (fig. 23)

Ook in Zuid-Azië lijkt het verband Mioceen-brachyodont en Pleistoceen-hypsodont duidelijk. Uit het Laat Mioceen van de Siwaliks is *Hystrix sivalensis* beschreven, overigens op basis van niet meer dan een onderkaak met brachyodonte kiezen. Uit het Laat Mioceen van Lufeng in China zijn een aantal kaakfragmenten en geïsoleerde brachyodonte kiezen opgegraven die nog niet in een publicatie beschreven zijn. De ene laagkronige kies uit Longgupo zal samen met de reeds genoemde laagkronige kiezen uit Liucheng als nieuwe soort beschreven worden. Net als *H. primigenia* heeft deze het tot in het Laat Plioceen uitgehouden.

In het hypothetische fylogenie-schema (fig. 23) zijn ook de Aziatische hypsodonte soorten in het Pleistoceen aangegeven. *H. lagrelli* heeft, wat grootte en neusbeenstructuur betreft, dichtbij de kleinste *Acanthion*-soorten gestaan. *H. vinogradovi* kwam, wat grootte betreft, overeen met de *Acanthion*-soort *H. brachyura*, maar helaas is daar in Europa slechts een half neusbeen van gevonden. *H. kiangsenensis* uit Zuid-China heeft ongeveer de grootte gehad van de recente *H. indica*. Daarom wordt in het schema samenhang met het subgenus *Hystrix*. gesuggereerd. Tot nu toe kennen we dus uit het Mioceen alleen brachyodonte *Hystrix*-soorten, zien we die in het Plioceen uitsterven en kennen we in het Pleistoceen alleen hypsodonte soorten.

Samos als spelbreker

Dit duidelijke beeld wordt nu verstoord door een verwonderlijk gave schedel uit het Mioceen van het eiland Samos, Griekenland, in de collecties van het American Museum of Natural History. Op grond van de Miocene ouderdom is dit stuk in het verleden zonder meer als *H. primigenia* benoemd, maar bij bestudering van het beschikbare afgietsel rees het vermoeden dat de kiezen van dit dier wel eens hypsodont zouden kunnen zijn. Ook de New Yorkse tandarts zal vreemd opgekeken hebben toen, op een suggestie van ons, een medewerker van het museum met deze schedel bij hem verscheen voor een röntgenfoto. De uitslag was in overeenstemming met de verdenking, en het wachten is nu op het uitprepareren van een paar kiezen ter verkrijging van meer zekerheid. De consequentie zal dan kunnen zijn dat, in tegenstelling met figuur 23, de oorsprong van de hypsodonte stekelvarkens veel verder terug ligt en dat hypsodonte en brachyodonte vormen reeds in het Mioceen naast elkaar bestaan hebben.

Verwantschap met andere families

De *Hystrix*-schedel van Samos illustreert dat er ook vanaf het Laat Mioceen nog heel weinig bekend is van de fylogenie van deze familie. Zelfs over de relatie tussen de Europese en Aziatische *Hystrix*-soorten kan nog weinig met zekerheid gezegd worden. Van het primitiefste genus *Trichys* is nog nooit enig fossiel materiaal aangetroffen. Van *Atherurus* zijn uit China, India en Vietnam alleen enkele Pleistocene resten beschikbaar. Uit het Mioceen van de Siwaliks zijn enkele kaakfragmenten beschreven onder de naam *Sivacanthion complicatus*. De naam suggereert een verwantschap met *Hystrix* en wordt in de literatuur in verband met dit genus genoemd. Echter, een nauwere verwantschap met *Atherurus* op grond van de geringe grootte is een optie die nog onderzocht moet worden. Zoals al in de vergelijking met de stekelvarkens van de Nieuwe Wereld naar voren kwam, duikt deze familie dus in het Laat Mioceen uit het niets op. Met zeer verschillende knaagdierfamilies is al eens verwantschap verondersteld, en de thans meest gangbare theorie is een afstamming van de Eocene Ctenodactylidae uit Z.O. Azië op basis van minder dan een handvol fossielen van deze groep. De recente vertegenwoordigers daarvan, o.a. de Afrikaanse goendi, lijken in de verste

verte niet op stekelvarkens. Deze verwantschap is echter volstrekt hypothetisch, want verbindende fossielen die de ongeveer 30 miljoen jaar moeten overbruggen zijn nog niet gevonden. Over de fylogenie van de Hystricidae tast men dus feitelijk nog in het duister.

Literatuur

Alkon, P.U. & D. Saltz, 1988. Foraging time and the northern range limits of Indian crested porcupines (*Hystrix indica* Kerr). J. Biogeogr., 15, 403-408.

Bernsen, J.J.A., 1932. Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen van Tegelen. VIII. Natuurhist. Maandbl., 6, 78-81.

Bosma, A.A., 1968. The influence of attrition on the dental pattern of Pleistocene *Acanthion brachyurus* (Hystricidae, Rodentia, Mammalia) from Java. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., (B) 71 (4), 336-341.

Corbet, G.B. & L.A. Jones, 1965. The specific characters of the crested porcupines, subgenus *Hystrix*. Proc. Zool. Soc. London, 144 (2), 285-300.

Gurung, K.K., 1983. Heart of the jungle: 1-197. André Deutsch, London.

Kingdon, J., 1974. East African mammals. An Atlas of evolution in Africa, Vol. II part B (Hares and Rodents), p. 692. Academic Press, London.

Weers, D.J. van, 1976. Notes on Southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia) I: On the taxonomy of the genus *Trichys* Günther, 1877. Beaufortia, 25 (319): 15-31.

Weers, D.J. van, 1977. Notes on Southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia) II: On the taxonomy of the genus *Atherurus* F. Cuvier, 1829. Beaufortia, 26 (336), 205-230.

Weers, D.J. van, 1978. Notes on Southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia) III: On the taxonomy of the subgenus *Thecurus* Lyon, 1907 (genus *Hystrix* Linnaeus, 1758). Beaufortia, 28 (344), 17-33.

Weers, D.J. van, 1979. Notes on Southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia) IV: On the taxonomy of the subgenus *Acanthion* F. Cuvier, 1823 with notes on the other taxa of the family. Beaufortia, 29 (356), 215-272.

Adres van de auteur:

Dees van Weers
Instituut voor Systematiek en Oecologie (Zoölogisch Museum)
Universiteit van Amsterdam
Postbus 94766
1090 GT Amsterdam