

Wat hebben de muizenkiezen van Schöningen 12B ons te vertellen?

Kelly Fennema

SAMENVATTING

In 1992 werd een paleolithische vindplaats in Schöningen (Duitsland) ontdekt met een zeer rijke fauna verzameling. Een gedetailleerde studie van de fossiele Arvicolidae laat een *Arvicola* fauna zien met soorten die op de gematigd warme klimaatsomstandigheden van een interglaciaal wijzen en op een datering die jonger is dan Miesenheim I, dat uit het Laat Cromerien stamt en ouder dan Maastricht-Belvédère 4, dat uit het Schöningen Interglaciaal stamt.

SUMMARY

A palaeolithic site was discovered in Schöningen (Germany) in 1992 in association with a rich faunal assemblage. A detailed study of the fossil Arvicolidae was undertaken to get an indication of the relative date of the site and the climatic and environmental conditions under which prehistoric man then lived. The results show an *Arvicola* fauna with species that are indicative of the moderately warm climatic conditions of an interglacial and a date younger than the Late Cromerian site Miesenheim I but older than Maastricht-Belvédère 4 that dates from the Schöningen Interglacial.

Inleiding

Het doel van de archeologie is het zo nauwkeurig mogelijk reconstrueren van het leven van de prehistorische mens. Wat at hij, wat voor werktuigen gebruikte hij, in wat voor landschap en klimaat leefde hij? Stenen werktuigen hebben voor archeologen altijd een belangrijk onderzoeksterrein gevormd, maar die geven niet veel informatie over het voedsel, noch over het klimaat en het landschap. Archeologisch onderzoek is daarom in de zestiger jaren uitgroeid tot een interdisciplinair onderzoek met specialisten op velerlei gebied, zoals bijv. palynologie, gebruiksporen analyse, geologie en paleontologie.

Paleontologisch onderzoek van fossiel vondstmateriaal wordt niet alleen verricht om de resten naar soort te determineren, maar ook omdat fossiele zoogdierfauna's belangrijke biostratigrafische indicatoren zijn door het ontstaan en uitsterven van soorten, de relatief snelle morfologische veranderingen binnen sommige lijnen en door (im)migraties van soorten (LISTER, 1992). Kleine zoogdieren spelen daarbij een grote rol omdat een aantal soorten in specifieke milieus voorkomen, en omdat ze relatief veel nakomelingen produceren en de generaties elkaar snel opvolgen, waardoor waarneembare veranderingen van of binnen een soort snel optreden. Bij archeologisch onderzoek, met name voor het paleolithicum, blijken fossiele zoogdierfauna's ook informatie te kunnen bijdragen tot relatieve dateringen van vindplaatsen door biostratigrafische correlaties met reeds gedateerde vindplaatsen, en als aanvulling op palynologische correlaties of ter vervanging daarvan wanneer geen pollen gevonden worden.

Het verspreidingsgebied van dieren wordt voor een groot deel bepaald door het klimaat en de vegetatie. De natuurlijke omgeving van de huidige Noordwesteuropese zoogdieren kan grofweg verdeeld worden in twee milieus: bossen en meer open streken. De meeste zoogdiersoorten zijn veelzijdig en komen in verschillende



Fig. 1: Locatie van de bruinkoolmijn bij Schöningen (naar THIEME 1995).

Fig. 1: Location of the lignite mine near Schöningen (after THIEME 1995).

milieus voor, zoals de vos, *Vulpes vulpes*, die kenmerkend is voor bosgebieden maar ook in taluds bij steden en dorpen te vinden is. Een aantal soorten hebben zich echter aan bepaalde milieus aangepast, zoals de woelrat, *Arvicola terrestris*, die met stromend water geassocieerd wordt en meestal in begroeide oevers van rivieren en meren gevonden kan worden, en het wild zwijn, *Sus scrofa*, die tot de specifieke bosbewoners behoort.

Als we aannemen dat de ecologische voorkeur van recente soorten overeenkomt met die van hun Pleistocene soortgenoten, dan kunnen we aan fossiele fauna's indirect informatie ontleen over het klimaat en de vegetatie tijdens het Pleistoceen (VAN KOLFSCHOTEN & VER-

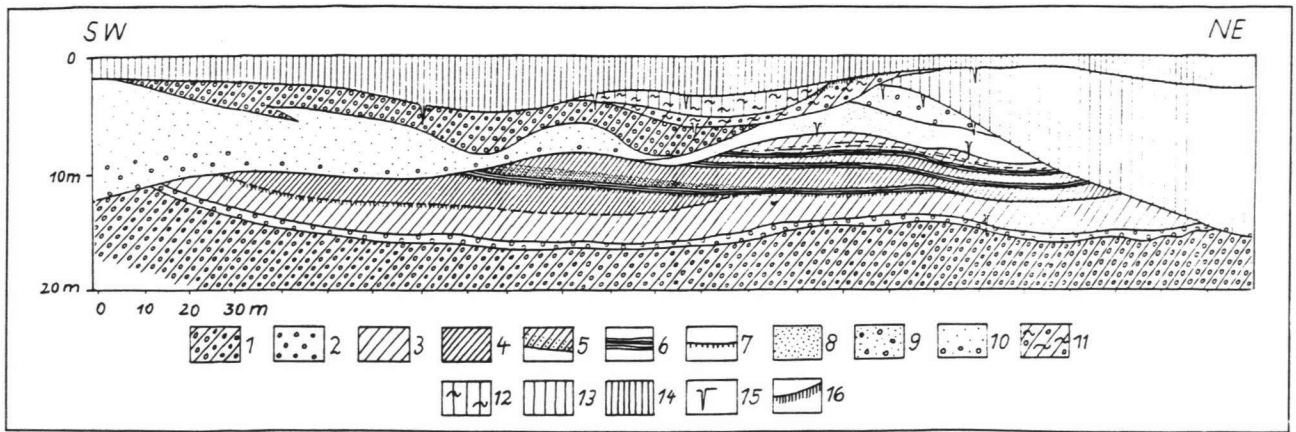


Fig. 2: Geologisch profiel van de vindplaats Schöningen 12B

1. grondmorenen 2. grind 3. bekkenopvullig 4. leem 5. zandige inspoelingen 6. eutroof veen 7. oligotroof veen 8. fijnkorrelig zand 9. zandig grind 10. smeltwater zand uit het Saalien 11. uitspoelingen van de grondmorenen 12. uitgespoelde löss 13. bekkenopvulling van Schöningen III geul 14. löss 15. ijswiggen en vorstspelen 16. 'Parabraunerde' (naar MANIA, 1995).

Fig. 2: Geological profile of Schöningen 12B

1. basal till 2. gravel 3. basin infill 4. loam 5. sandy illuvium with the 2 find horizons 6. eutrophic peat 7. oligotrophic peat 8. fine grained sand 9. sandy gravel 10. meltwater sand of the Saalian Glaciation 11. ablational sand of the basal till 12. ablational loess 13. basin infill of the Schöningen III gully 14. loess 15. ice wedges and frost fissures 16. 'Parabraunerde' (after MANIA, 1995).

VOORT-KERKHOFF, 1993). Dat deze overeenkomende ecologische voorkeur overigens niet voetstoots aangenomen mag worden, blijkt uit het voorbeeld van de berg- of toendralemming (*Lemmus lemmus*). Het verspreidingsgebied van de recente berglemming beperkt zich tot het subarctisch gebied van Noordwest-Europa. Onderzoek heeft echter uitgewezen, dat Vroeg en Midden Pleistocene berglemmingen een grotere ecologische tolerantie hadden en ook in gematigd warme klimaten voorkwamen (VAN KOLFSCHOTEN & DE JONG, 1991).

Bij de reconstructie van het paleolithisch leefklimaat spelen vooral knaagdieren (Rodentia) een grote rol, omdat hun resten, voornamelijk in de vorm van kiezen, vaak in grote aantallen en goed geconserveerd gevonden worden. De kiezen van woelmuizen (Arvicolidae) blijken bovendien tijdens het Pleistoceen veranderingen te hebben ondergaan die van biostratigrafisch belang zijn voor die periode.

Het onderzoek in Schöningen

In een groot bruinkoolgebied bij Schöningen, aan de noordrand van de Harz, dat reeds sinds het eind van de 18de eeuw geëxploiteerd wordt (fig. 1), wordt sedert 1983 door het Institut für Denkmalpflege uit Hannover een archeologisch project uitgevoerd, dat tot doel heeft zoveel mogelijk de nalatenschap van pre- en protohistorische mensen te localiseren en documenteren, om zodoende een zo compleet mogelijke reconstructie te kunnen maken van de bewoningsgeschiedenis in een kleine regio. Sindsdien is er in dit bruinkoolgebied ca. 350.000 m² afgegraven en zijn meer dan 50 archeologische vindplaatsen ontdekt, daterend van het neolithicum tot het paleolithicum (THIEME *et al*, 1993). In 1992 werden in een Midden Pleistocene interglaciale afzet-

ting 2 vondsthorizonten ontdekt met resten van grote en kleine zoogdieren, houtskool en kleine vuurstenen afslagen (de vindplaatsen Schöningen 12B, FS1 en FS2).

Het onderzoek wordt door een interdisciplinair team uitgevoerd, onder leiding van Dr H. Thieme, met medewerking van Prof. Dr D. Mania (geologie en malacologie), Prof. Dr B. Urban (palynologie), Dr T. van Kolfschoten (paleontologie, vertebraten), Dr A. Hölzer (Bryophyten flora), Prof. Dr D.H. Mai (paleobotanische macroresten) en Prof. Dr W. Schoch (houtanatomie).

Geologische beschrijving van de vindplaats Schöningen 12B

De bruinkool, die in Schöningen gewonnen wordt, maakt deel uit van tertiaire afzettingen in een ca. 1,5 km brede depressie, die tijdens het Trias in dit gebied ontstaan is. De tertiaire afzettingen in de depressie worden door een dik pakket Pleistocene afzettingen bedekt. Hierin heeft zich in het Holoceen de Mißbaue ingesnedden, die het gebied ontwaterd.

De Midden Pleistocene afzettingen bestaan uit preglaciale fluviale sedimenten, zanden en grondmorenen uit het Elster Glaciaal en afzettingen uit drie verschillende interglacialen, die afgedekt worden door fijnkorrelige zanden met vorststructuren en grondmorenen uit het Saale Glaciaal. De interglaciale afzettingen zijn van elkaar gescheiden door afzettingen uit koudere perioden.

In de interglaciale afzettingen, die aan het Reinsdorf Inter-glaciaal worden toegeschreven, zijn in 1992 twee paleolithische vondsthorizonten ontdekt. De afzettingen vertonen een geologische opeenvolging die uit vier de-

len is opgebouwd. Het onderste deel bestaat uit kalkhoudende sedimenten, waarop, na verlanding van een meer, veen is ontstaan. Aan de randen van dit vroegere meer is het veen door lemig zand afgedekt. De eerste vondsthorizont (Schöningen 12B, FS1) ligt op het veen in deze zandige laag. Planten- en slakkenresten geven aan, dat in dit onderste deel van de opeenvolging het klimaatoptimum van het interglaciaal al bereikt was. De tweede vondsthorizont ligt 2 à 3 meter boven de eerste, in een laag met grove plantenresten, die tijdens het tweede deel van de interglaciale opeenvolging gevormd is (fig. 2). In beide vondsthorizonten zijn archeologische resten en veel fossielen aangetroffen, die dankzij het kalkrijke grondwater goed geconserveerd zijn. Het meeste materiaal werd in de eerste horizont gevonden, waaronder o.a. meer dan 2000 resten van zowel grote als kleine zoogdieren (MANIA, 1995).

De fauna van Schöningen 12B FS1

De opgraving van de paleolithische vindplaats Schöningen 12B heeft een uitgebreide en gevarieerde verzameling aan faunaresten opgeleverd. Er werden resten gevonden van vissen, reptielen, amfibieën, vogels en kleine en grote zoogdieren. De resten van de grote zoogdieren werden voornamelijk bij het opgraven gevonden, terwijl de resten van de kleinere dieren verzameld zijn door tonnen sediment te zeven (VAN KOLFSCHOTEN, 1995) op verschillende zeefwijdten (5.6, 2.0 en 0.5 mm) en het residu met behulp van een microscoop uit te zoeken.

(Voorlopige) faunalijs van de fossiele zoogdieren:

Insectivora

- Sorex minutus* - dwergspitsmuis
- Sorex* sp. (*Sorex araneus* groep) - bosspitsmuis
- Desmana* sp. - desman of watermol

Rodentia

- Castor fiber* - bever
- Trogontherium cuvieri* - uitgestorven bever
- Dicrostonyx* sp. - gekraagde- of halsbandlemming
- Lemmus lemmus* - berg- of toendralemming
- Clethrionomys glareolus* - rosse woelmuis
- Arvicola terrestris* - woelrat
- Arvicola terrestris cantiana*
- Microtus (Terricola) subterraneus* - ondergrondse woelmuis
- Microtus gregalis* - smalschedelige woelmuis
- Microtus oeconomus* - Noordse woelmuis
- Microtus agrestis* - aardmuis
- Microtus arvalis* - veldmuis
- Apodemus* sp. - bosmuis

Carnivora

- Ursus spelaeus* - grottenbeer
- Ursus thibetanus* - zwarte beer
- Panthera (Leo)* sp. - leeuw

Perissodactyla

- Equus mosbachensis* - wild paard
- Stephanorhinus kirchbergensis* - bos neushoorn

Artiodactyla

- Sus scrofa* - wild zwijn
- Cervus elaphus* - edelhert
- Megaloceros giganteus* - reuzenhert
- Capreolus capreolus* - ree
- Bos primigenius* - oeros

De woelmuizen van Schöningen 12B FS1

Woelmuizen hebben per kaakhelft 1 incisieve en 3 molaren. De incisieven zijn niet soortspecifiek en worden daarom bij paleontologisch onderzoek verwaarloosd. De meeste Arvicolidae hebben hoogkronige, wortelloze kiezen, die per soort een bepaald patroon vertonen in het kauwvlak. De complexiteit van de kiezen wordt beïnvloed door het kauwproces. Bij het kauwen gaat de druk op de bovenkaak van voren naar achteren, met als resultaat dat de achterste kies, de M3, het meest complex is. Bij de onderkaak gaat de druk van achteren naar voren, zodat de voorste kies, de m1, het meest complex is. De taxonomie van de kiezen van woelmuizen berust dan ook voornamelijk op de m1 en M3.

Fig. 3 geeft een verklaring van enkele termen die in de tekst voorkomen. De specifieke kenmerken van de kiezen die gehanteerd zijn bij het determineren naar soort zijn :

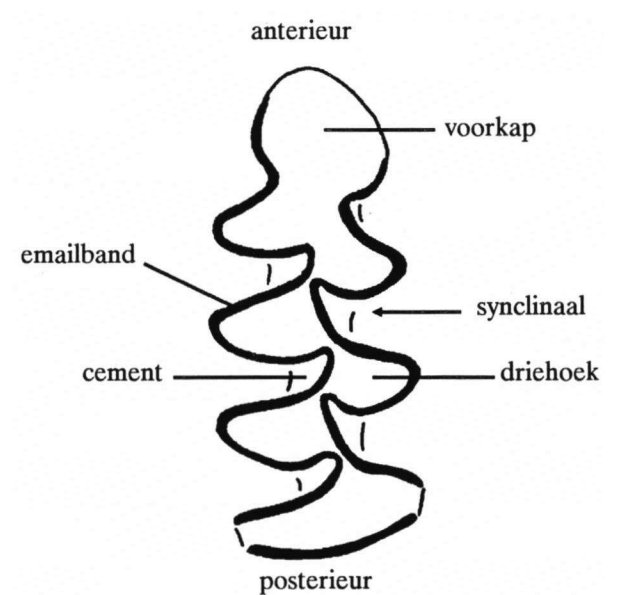


Fig. 3: Verklaring van enkele termen die in de tekst voorkomen.
Fig. 3: Explanation of some terms used in the text.

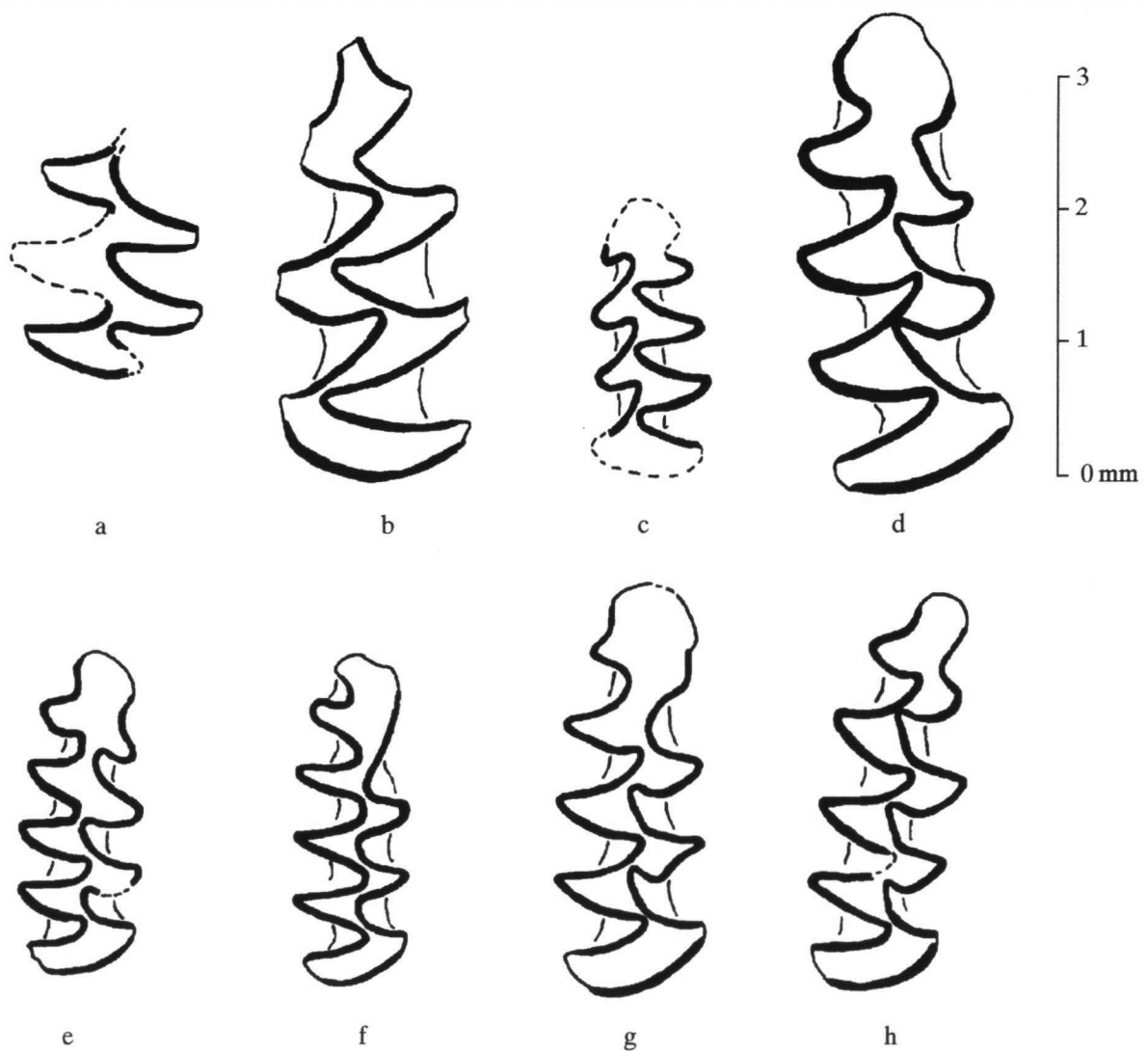


Fig. 4: a. *Dicrostonyx* sp. b. *Lemmus lemmus* c. *Clethrionomys glareolus* d. *Arvicola terrestris* e. *Microtus subterraneus* f. *Microtus gregalis* g. *Microtus oeconomus* h. *Microtus agrestis*

Fig. 4: a. *Dicrostonyx* sp. b. *Lemmus lemmus* c. *Clethrionomys glareolus* d. *Arvicola terrestris* e. *Microtus subterraneus* f. *Microtus gregalis* g. *Microtus oeconomus* h. *Microtus agrestis*

Dicrostonyx sp. (fig. 4a)- de kiezen zijn ongeworteld en hebben emailvrije stroken aan de uiteinden van de driehoeken. De driehoeken zelf zijn vrij langgerekt en er is geen cement in de synclinalen.

Lemmus lemmus (Linnaeus, 1758) (fig. 4b)- de kiezen zijn wortelloos en hebben cement in de synclinalen. De emailband loopt niet tot in de punten van de driehoeken door en is aan de voor- en achterzijden van de driehoeken vrijwel even dik. De driehoeken zijn asymmetrisch, in de bovenkaak zijn ze labiaal en in de onderkaak linguaal breder dan de tegenoverliggende zijde. De m1 heeft een relatief eenvoudige voorkap en driehoeken die sterk afgesnoerd zijn.

Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) (fig. 4c) - kenmerkend voor deze kiezen is dat ze geworteld zijn. Ze hebben cement in de synclinalen en het email aan beide

zijden van de driehoeken is ongeveer even dik. De driehoeken zijn meer afgerond dan bij andere woelmuizen, vooral bij de M2 en M3.

Arvicola terrestris (Linnaeus, 1758) (fig. 4d)- de kiezen zijn relatief groot en ongeworteld, en hebben vrij veel cement in de synclinalen. De m1 heeft vijf driehoeken waarvan er drie gesloten zijn, terwijl de voorste twee driehoeken, de t4 en t5, in open verbinding staan met elkaar en met de voorkap. De morfologie van zowel de m1 als de M3 vertoont een grote variatie.

Microtus (Terricola) subterraneus (de Sélvs-Longchamp, 1836) (fig. 4e)- de kiezen zijn wortelloos en hebben cement in de synclinalen. De m1 heeft zeven driehoeken die aan de linguale en labiale zijden ongeveer even lang zijn. Kenmerkend voor deze kies is dat de t4 en t5 confluent zijn (zgn. *Pitymys rhombus*).

Microtus gregalis (Pallas, 1779) (fig. 4f) - de kiezen zijn ongeworteld en hebben cement in de synclinalen. De m1 heeft vijf gesloten driehoeken, geen t6 maar wel een goed ontwikkelde t7.

Microtus oeconomus (Pallas, 1776) (fig. 4g) - de kiezen zijn wortelloos en hebben cement in de synclinalen. De m1 heeft vier gesloten driehoeken, die sterk afgesnoerd zijn en een t5 die met een vrij brede opening met de voorkap verbonden is. De t6 is zwak ontwikkeld, terwijl de t7 duidelijk ontwikkeld is. De voorkap vertoont een vrij grote morfologische variatie.

Microtus agrestis Linnaeus, 1761 (fig. 4h) - de kiezen zijn ongeworteld en hebben cement in de synclinalen. De m1 heeft vijf gesloten driehoeken en een goed ontwikkelde t6 en t7. Deze laatste twee driehoeken zijn confluent en zijn met een vrij brede opening met de voorkap verbonden. De M2 van *M. agrestis* wordt gekenmerkt door een extra postero-linguale lob, die soms ook bij de M1 voorkomt. De m1 van *M. agrestis* en *M. arvalis* lijken morfologisch sterk op elkaar. Bij *M. arvalis* zijn de driehoeken aan beide zijden vrijwel even groot, terwijl bij *M. agrestis* de labiale driehoeken kleiner zijn dan de linguale. Dit verschil kan echter alleen op statistische gronden bepaald worden (NADACHOWSKI, 1984).

Recent en fossiel voorkomen van de gevonden soorten woelmuizen

Dicrostonyx sp. - In recente fauna's worden twee soorten gekraagde lemmingen onderscheiden, *D. hudsonius* (Pallas, 1779), die beperkt is tot een klein gebied in Labrador, Canada, en *D. torquatus* (Pallas, 1779) met een holarctische verspreiding. De recente gekraagde lemming komt voor in het arctisch gebied van Azië ten noorden van of boven de boomgrens in relatief droge gebieden. *Dicrostonyx* komt alleen in glaciële perioden in Noordwest- en Centraal-Europa voor. Het is een goede indicator voor koude klimaatsomstandigheden.

Lemmus lemmus (Linnaeus, 1758) - De huidige berglemming heeft als verspreidingsgebied de sub-alpiene zone van het berglandschap en de toendra van Scandinavië en Noordwest-Rusland. Hij prefereert een vochtiger biotoop dan de gekraagde lemming. Onder periodiek gunstige omstandigheden zijn berglemmingen zeer (re)productief waardoor overbevolking ontstaat. Grote groepen migreren dan naar lagere, beboste, gebieden. Tijdens deze migraties verdrinken veel lemmingen bij het oversteken van rivieren en meren. Daarop wellicht berustende verhalen over massale zelfmoordpogingen van deze dieren moeten dus naar het rijk der fabelen verwezen worden (BURTON, 1976; BURTON, 1991).

Fossiel vertoont *Lemmus lemmus* een grotere ecologische tolerantie dan recent, aangezien resten niet tot de subarctische zone beperkt zijn, maar ook in gematigd warme klimaten zijn aangetroffen.

Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) - De huidige rosse woelmuis komt in Europa van Noord-Spanje tot in Rusland en van Italië tot in Scandinavië voor. Hij leeft meestal in loofbossen, maar is ook gesignaleerd in struikgewas en kreupelhout. In Scandinavië komt hij vaak in naaldwouden voor.

Fossiele rosse woelmuizen komen al sinds het Laat Pliocene in Europa voor. De soort geldt als een indicator voor beboste gebieden en een niet te koud klimaat.

Arvicola terrestris cantiana - Van de huidige woelrat komen in Europa 2 soorten voor, *A. terrestris* en *A. sapidus*. De laatste soort, die groter is dan *A. terrestris*, heeft als verspreidingsgebied het Iberisch schiereiland, Zuid-Frankrijk en Italië, terwijl *A. terrestris* in heel Noord-, Midden- en Oost-Europa voorkomt en in grote delen van Zuid- en Zuidoost-Europa. Deze soort vertoont een grote morfologische variatie en is onderverdeeld in een groot aantal subsoorten, waaronder *A. t. terrestris* die in Noord-Europa voorkomt en hoofdzakelijk bovengronds leeft. Over het algemeen wordt *Mimomys savini*, die in het late Vroeg- en vroege Midden Pleistoceen overal in Europa voorkwam, als voorloper van *Arvicola* gezien, omdat die het meest overeenkomt met de recente *A. terrestris*. Kiezen van *Mimomys savini* zijn hoogkronig en hebben wortels, terwijl de kiezen van *Arvicola* hoogkroniger en wortelloos zijn. Het kauwvlak en de grootte van de kiezen van beide soorten zijn echter zeer vergelijkbaar.

In de loop van deze eeuw zijn fossiele resten van de genera *Mimomys* en *Arvicola* aan verschillende soorten toegeschreven. Zo leidden verschillen in de kauwvlakken HINTON (1926) ertoe op morfologische gronden een aantal soorten te onderscheiden: *Mimomys savini*, *M. intermedius*, *M. majori*, *M. cantianus*, *Arvicola bactonensis*, *A. greenii*, *A. praeceptor* en *A. mosbachensis*. Bij een heranalyse van het holotype van *Mimomys cantianus*, ontdekte FEJFAR (in VON KOENIGSWALD, 1970) echter dat er geen sporen van wortelvorming waren, zodat deze vorm bij de genus *Arvicola* gevoegd moet worden. KRETZOI (1965) meent dat *Mimomys intermedius*, *M. majori* en *M. savini* als één soort beschouwd moeten worden, en wel als *M. savini*.

Omdat de verschillende morfotypen, die Hinton in *Arvicola* onderscheidde, samen voorkomen in collecties van o.a. Petersburg en Miesenheim I (VAN KOLFSCHOTEN, 1988), moeten alle primitieve vormen van *Arvicola*, zoals *A. bactonensis*, *A. greenii*, *A. praeceptor* en *A. mosbachensis* toegevoegd worden aan *A. cantiana*, omdat deze naam volgens SUTCLIFFE en KOWALSKI (1976) voorrang heeft.

Vondsten van fossiele kiezen van *Arvicola* in Noordwest- en Midden-Europa vertonen verschillen in grootte, in de morfologie van de M3 en m1, en in de dikte van de emailband. Aangezien deze verschillen echter ook voorkomen in recente *Arvicola terrestris* populaties,

moeten alle fossiele *Arvicola* als een subspecies van *Arvicola terrestris* beschouwd worden.

De subsoort *A. t. cantiana* wordt gekenmerkt door een *Mimomys* email differentiatie, relatief veel vroege morfologische vormen van de m1, en door een relatief klein formaat.

Microtus (Terricola) subterraneus (de Sélys-Longchamps, 1836) - de huidige ondergrondse woelmuis komt in Europa voor van West-Frankrijk tot aan de Don rivier in Rusland, maar niet aan de Middellandse Zee. Hij heeft een vrij grote ecologische tolerantie en komt voor in vochtige weiden in het zuidelijk deel van zijn verspreidingsgebied en in hoger gelegen en vrij droog open loofbosgebied in het noordelijk deel.

Woelmuizen met de *Pitymys rhombus* komen tegenwoordig zowel in Noord-Amerika als in Europa voor. Omdat de type locatie van de *Pitymys* in Noord-Amerika ligt, heeft CHALINE *et al.* (1988) voorgesteld de fossiele en recente Europese vormen onder te brengen in het subgenus *Microtus (Terricola)* en de naam *Pitymys* uitsluitend voor de Noordamerikaanse vormen te gebruiken. Volgens NADACHOWSKI (1982) kan *Microtus subterraneus* in het Laat Pleistoceen in Midden-Europa gezien worden als een indicator voor het warmer worden van het klimaat.

Microtus gregalis (Pallas, 1779) - de huidige smalschedelige woelmuis komt voor in zowel de toendra's in het noorden van Centraal-Azië als in de zuidelijker gelegen warme en droge steppen. Fossiele smalschedelige woelmuizen zijn in Europa bekend uit een aantal Midden- en Laat Pleistocene glaciële vindplaatsen (o.a. Miesenheim I en La Fage).

Microtus oeconomus (Pallas, 1776) - het verspreidingsgebied van de huidige Noordse woelmuis beslaat heel Noord-Europa en Azië, met zuidelijke uitlopers naar Nederland, Duitsland en Midden-Polen. Geïsoleerde populaties komen in Hongarije voor. Deze soort preferert een vrij natte en koele omgeving.

Fossiel komt *M. oeconomus* al sinds het 'Cromer Complex' voor (o.a. West Runton). Uit het Laat Pleistoceen zijn vondsten bekend uit heel Midden-Europa en uit Engeland. In het begin van het Holoceen splitste het verspreidingsgebied van de Noordse woelmuis zich in tweeën in een toendra deel en een bebost toendra deel, als gevolg van de ontwikkeling van een ononderbroken taiga zone in Azië en het Europese deel van Rusland (NADACHOWSKI, 1982). *M. oeconomus* wordt beschouwd als een indicator van een gematigd koud klimaat en een beboste toendra omgeving.

Microtus agrestis Linnaeus, 1761 - de recente aardmuis is een van de talrijkste en meest wijdverbreide woelmuizen in Europa. Hij komt voor van Scandinavië tot in Noord-Spanje (maar niet in het Middellandse Zee gebied), en van Engeland tot het Baikalmeer in Rusland

(BURTON, 1991). *Microtus agrestis* wordt in een groot aantal biotopen gevonden maar prefereert vochtige graslanden, hoewel hij ook wel in open bosgebieden voorkomt tussen varens. Fossiele resten van *M. agrestis* zijn bekend van vindplaatsen uit het Saalien en het Elsterien, maar ook uit de pre-Elster fauna's van Miesenheim I en Boxgrove (VAN KOLFSCHOTEN, 1988).

De evolutionaire ontwikkeling van *Arvicola* (Lacépède, 1799)

De relatief snelle evolutionaire ontwikkeling van de woelrat tijdens het Pleistoceen is van groot belang bij relatieve dateringen van fauna's en daarom wordt op de ontwikkeling van deze soort dieper ingegaan.

Zoals reeds eerder gezegd wordt over het algemeen *Mimomys savini* als de voorouder van *A. terrestris* beschouwd. Voorouders van *M. savini* hadden oorspronkelijk laagkronige kiezen met wortels (o.a. *M. polonicus*). In de loop van het Pleistoceen werden deze kiezen steeds hoogkroniger (*M. savini*). Een kies kan echter niet onbeperkt hoger worden omdat er geen ruimte is in de kaak voor een wortel en een hoogkronige kies. Dit heeft tot gevolg gehad dat wortelvorming uitgesteld werd tot een latere levensfase en uiteindelijk bij een aantal soorten tot continu groeiende kiezen zonder wortels (*A. terrestris*). De overgang van soorten met gewortelde kiezen naar soorten met ongewortelde kiezen had plaats in de tweede helft van het 'Cromer Clompex' (VAN KOLFSCHOTEN, 1992).

Na deze verandering van gewortelde naar ongewortelde kiezen deed zich nog een verandering voor, nl. in de dikte van de emailband. Het kauwvlak van *Arvicola* kiezen bestaat uit een aantal dentine vlakken, die aan de buitenkanten bedekt zijn met email. De vooruitstekende hoeken van de onderkaakskiezen hebben een concave voorste emailrand en een convexe achterste emailrand. Bij de bovenkaakskiezen is dit patroon omgekeerd.

Bij het overlans kauwproces raken de voorste, concave randen van de onderkaakskiezen eerst de achterste, concave randen van de bovenkaakskiezen en worden daarom de voorranden of leidende randen genoemd. De convexe zijden van de boven- en onderkaakskiezen worden achterranden of slepende randen genoemd. VON KOENIGSWALD (1982) onderscheidt 3 verschillende soorten structuur in het email van *Arvicola* kiezen: radiaal, tangentiaal en lamellair. De voorranden bestaan uit een binnenlaag van lamellair email, die meer dan de helft van de totale dikte van de emailband inneemt, en een buitenlaag van radiaal email. De achterranden bestaan uit een binnenlaag van radiaal email en een buitenlaag van tangentiaal email.

De driehoeken van *Mimomys* kiezen hebben een achterrاند die beduidend dikker is dan de voorrand, terwijl dit bij de recente *Arvicola* andersom is. VON KOENIGSWALD (1982) meent dat bij *Mimomys* zowel de voor- als de achterranden als snijranden dienst deden.



Fig. 5: De pijltjes geven de plaatsen aan waar de emaildikte gemeten wordt om een SDQ waarde te berekenen (naar HEINRICH, 1982).

Fig. 5: The arrows indicate the places where the enamel band is measured for the calculation of an SDQ value (after HEINRICH, 1982).

Tangentiaal email is echter minder sterk dan radiaal email en zou dus eerder afslijten. Om te compenseren voor deze mindere kwaliteit is er meer kwantiteit en dus is de achterrand dikker dan de voorrand.

Arvicola kiezen met een dikkere achter- dan voorrand hebben een zgn. *Mimomys* emaildifferentiatie, en *Arvicola* kiezen met een dikkere voor- dan achterrand hebben een zgn. *Microtus* emaildifferentiatie. In de loop van het Pleistoceen treedt in de afstammingslijn van *Arvicola t. cantiana* naar *Arvicola t. terrestris* een verschuiving op van een *Mimomys*- naar een *Microtus* differentiatie, met een tussenvorm waarbij de emailbanden aan de voor- en achterranden even breed zijn (VON KOENIGSWALD, 1973). Dezelfde ontwikkeling als Von Koenigswald voor Midden-Europa had aangegeven, werd ook in de Engelse (SUTCLIFFE & KOWALSKI, 1976) en Hongaarse (JANOSSY, 1976) *Arvicola* populaties gevonden.

Om deze verandering te kunnen kwantificeren, heeft HEINRICH (1982) een formule opgesteld voor het berekenen van een zgn. Schmelzband-Differenzierungs-Quotient (SDQ). Hij meet daartoe per kies de emaildikte van beide zijden van de driehoeken en de posterieure emaildikte (fig. 5), deelt de waarde van de achterrand door de waarde van de voorrand, en vermenigvuldigt de uitkomst met 100. Als alle zeven berekeningen uitgevoerd zijn, worden de resultaten bij elkaar opgeteld en de som door 7 (of als er door beschadiging minder metingen zijn verricht, door dat lagere aantal) gedeeld. Dit levert de zgn. SDQI op, d.w.z. de SDQ waarde van een individuele kies. Op deze manier is de

SDQ waarde van de hele voorhanden zijnde populatie kiezen te bepalen (HEINRICH, 1982).

Heinrich berekende SDQ waarden van m1 kiezen van *Arvicola* van een groot aantal vindplaatsen in Midden-Europa, waarbij hij een zelfde verandering vond als Von Koenigswald, nl. een overgang van *Mimomys*- naar *Microtus* differentiatie. Hij meende een geleidelijke afname te kunnen constateren in de SDQ waarden van deze *Arvicola* populaties. VAN KOLFSCHOTEN (1988) berekende SDQ waarden van een aantal vindplaatsen in Nederland (Neede, Maastricht-Belvédère 3, 4 en 5, Wageningen-Fransche Kamp en Rhenen) en West-Duitsland (Miesenheim I, Ariendorf 1 en 2, en Plaidter Hummericht I). Ook hij vond een trend van oudere *Arvicola* populaties met hoge SDQ waarden en jongere populaties met lage SDQ waarden. Deze trend vertoonde echter niet een geleidelijke afname, zoals Heinrich voor Midden-Europa gevonden meende te hebben, maar liet een duidelijke schommeling zien bij de overgang van het Saalien naar het Eemien. Het verschil in de trendcurves van Heinrich en Van Kolfschoten kan waarschijnlijk toegeschreven worden aan het feit dat Heinrich geen Saalien *Arvicola* populaties tot zijn beschikking had, zodat er een grote leemte zat in het door hem bestudeerde fossiele materiaal.

RÖTTGER (1986, 1987) heeft recente *Arvicola* populaties uit Europa, Turkije en Iran bestudeerd op intraspecifieke variatie in de kiezen. Zij vond dat er enig verschil in de grootte van de kiezen was, maar belangrijker dat er een grote variatie is in de relatieve dikte van de emailband. Met HEINRICH's methode (1982) berekende zij de SDQ waarden en toonde niet alleen aan dat er grote variaties in de emaildikte van huidige *Arvicola* populaties zijn, maar ook dat de SDQ waarden geografisch bepaald lijken te zijn. De zuidelijke populaties hebben nl. hoge SDQ waarden (*Mimomys* differentiatie), terwijl Noordwest- en Midden-Europese populaties een lage SDQ waarde hebben (*Microtus* differentiatie) (VAN KOLFSCHOTEN, 1992).

De door Van Kolfschoten geconstateerde fluctuatie in de SDQ waarden van Noordwest- en Midden-Europese *Arvicola* populaties bij de overgang van het Saalien naar het Eemien uit zich in een afname van die waarde tijdens het Saalien van ongeveer 120 naar ongeveer 80 en een duidelijke toename aan het begin van het Eemien. Hij meent dat deze fluctuatie toe te schrijven is aan immigraties van primitievere *Arvicola* populaties uit gebieden met een hoge SDQ waarde (VAN KOLFSCHOTEN, 1988).

Volgens STUART (1982) is een trend zichtbaar van een toename in de lengte van m1 *Arvicola* kiezen. De kiezen van de recente *A. t. terrestris* uit Engeland zouden ongeveer 30% langer zijn dan de kiezen van *Mimomys* uit het 'Cromer Complex'. VAN KOLFSCHOTEN (1988) heeft een dergelijke trend ook waargenomen in *Arvicola* kiezen van een aantal West-Europese vindplaatsen. Hij

meent dat deze toename gedeeltelijk toe te schrijven is aan een verlenging van de voorkap van de m1. De lengte van de kiezen van Miesenheim I, een van de oudste vindplaatsen met *A. t. cantiana* kiezen, varieert van 3.21 - 3.71 mm, wat overeenkomt met de maten van de laatste *Mimomys savini* populaties (HEINRICH, 1987), terwijl kiezen van jongere populaties uit Midden- en Noordwest-Europa lengten hebben variërend van 3.6 - 4.4 mm (VAN KOLFSCHOTEN, 1988). De m1 kiezen van Schöningen 12B FS1 hebben een gemiddelde lengte van 3.65 mm.

Een algemene trend kan onderscheiden worden waarbij SDQ waarden door de tijd afnemen en lengten van kiezen toenemen. Voor SDQ waarden is dit geen rechtlijnig verband want in waarden van Midden- en Noordwest-Europese Pleistocene *Arvicola* is een fluctuatie aangetoond bij de overgang van het Saalien naar het Eemien. Voor een relatieve datering van vindplaatsen is het dus aan te raden niet alleen SDQ waarden te berekenen, maar ook andere veranderingen, zoals bijv. een toename in de lengte van m1 kiezen, in aanmerking te nemen.

Conclusies

Relatieve datering van de vindplaats Schöningen 12B FS1

Als de gemiddelde SDQ waarde van *Arvicola* m1 kiezen van Schöningen 12B in een tabel geplaatst wordt met die van een aantal andere Midden Pleistocene vindplaatsen uit Midden- en Noordwest-Europa, dan blijkt deze waarde lager te zijn dan van Miesenheim I dat uit het Laat Cromerien dateert, en Neede dat uit het Holstein Interglaciaal dateert. De waarde is echter hoger dan die van Ariendorf 1 en Maastricht-Belvédère 4 die uit een jonger glaciaal resp. interglaciaal stammen.

vindplaats	SDQ	min. - max.	aantal kiezen
Miesenheim I	152.03	126 - 180	78
Neede	146.58	124 - 169	12
Schöningen 12B	125.40	116 - 141	28
Ariendorf 1	118.50	112 - 128	4
Maastricht-Belvédère 4	102.04	86 - 113	25

De lengtematen van de m1 *Arvicola* kiezen tonen hetzelfde beeld:

vindplaats	lengte in mm.	min. - max.	aantal kiezen
Miesenheim I	3.495	3.21 - 3.71	18
Schöningen 12B	3.652	3.54 - 3.82	6
Maastricht-Belvédère 4	3.738	3.60 - 3.90	5

Geconcludeerd kan worden dat op grond van de lagere SDQ waarde en de grotere lengtemaat de *Arvicola* kiezen van Schöningen 12B verder ontwikkeld zijn en daarmee jonger dan die van Miesenheim I, en dat op grond van een hogere SDQ waarde en een kleinere lengtemaat de kiezen van Schöningen primitiever en daarmee ouder zijn dan die van Maastricht-Belvédère 4.

Reconstructie van het klimaat en het landschap van Schöningen 12B FS1

Zoals reeds in de inleiding gezegd is, kunnen fossiele fauna's bijdragen aan een reconstructie van het klimaat en het landschap in het Pleistoceen als we aannemen dat de ecologische voorkeur en tolerantie van recente en Pleistocene soorten overeenkomen.

Op grond van deze aanname kan een interpretatie gegeven worden van de klimaats- en vegetatie omstandigheden in Schöningen tijdens het Reinsdorf Interglaciaal.

Over de ecologische voorkeur van recente soortgenoten van de in Schöningen 12B gevonden woelmuizen is het volgende bekend:

- Een aantal soorten worden met een vochtige biotoop geassocieerd: *Arvicola t. terrestris*, *M. agrestis* en *M. subterraneus*. De eerste twee soorten prefereren begroeiing, terwijl de laatste de voorkeur geeft aan meer open gebieden.
- *Clethrionomys glareolus* geeft een aanwijzing voor een beboste omgeving, maar de rosse woelmuis prefereert een niet te koud klimaat.
- *M. oeconomus* daarentegen heeft een voorkeur voor een gematigd koud klimaat.
- *Dicrostonyx* is een indicator voor koude en *M. gregalis* voor droge klimaatsomstandigheden.
- *Lemmus lemmus* komt in koude, vochtige gebieden voor, maar in het Pleistoceen ook in gematigd warme streken.

Voordat overhaaste conclusies uit deze indicaties getrokken worden, moet echter gekeken worden naar de aantallen kiezen die van de diverse soorten gevonden zijn. In het cirkeldiagram (fig. 6) is duidelijk te zien dat *Arvicola terrestris* dominant is (28 kiezen) en dat de toendra- en steppenelementen *Dicrostonyx* en *M. gregalis* zeldzaam zijn (1 en 2 kiezen resp.).

Voor het landschap van de vroegere bewoners van Schöningen zijn er aanwijzingen dat de vindplaats dichtbij stromend water gelegen moet hebben, bijv. aan een rivier of meer. De waterkanten waren begroeid en er stonden bomen of struiken langs. Buiten het rivierdal of het lager gelegen meer was het gebied opener, droger en kouder.

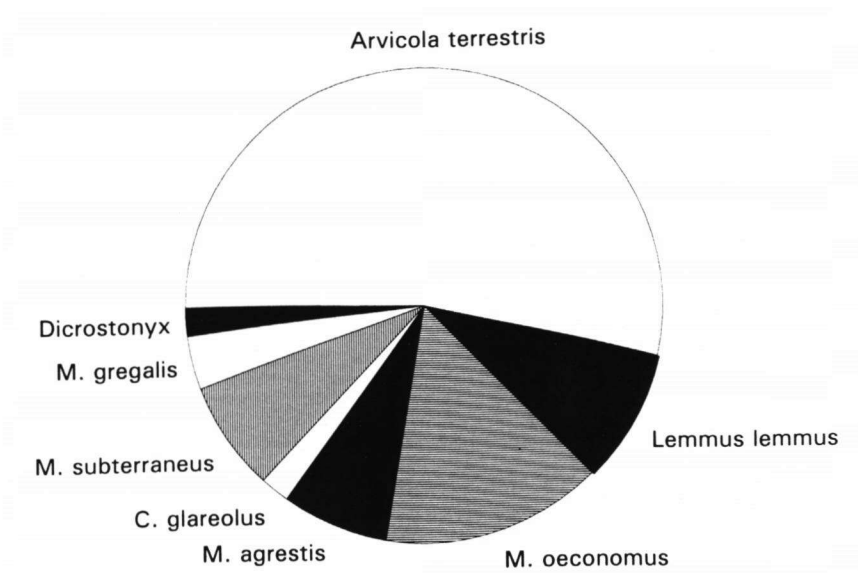


Fig. 6: Cirkeldiagram dat de relatieve frequentie aangeeft van de m1 van de verschillende soorten woelmuizen die in Schöningen 12B gevonden zijn.
 Fig. 6: Pie chart indicating the relative frequency of m1 teeth of the various Arvicolidae species found in Schöningen 12B.

Het voorkomen van *Clethrionomys glareolus* zou een aanwijzing kunnen zijn voor het gematigd warme klimaat van een interglaciaal, maar er zijn ook indicaties voor een kouder klimaat. De soortensamenstelling van de woelmuizen wijst op een gematigd klimaat aan het begin of eind van een interglaciaal, toen het niet meer of nog niet gematigd warm was.

Zeker is in ieder geval dat fossiele kiezen van woelmuisen een verhaal te vertellen hebben omdat het mogelijk blijkt aan de hand van evolutionaire veranderingen in de kiezen van Arvicolidae een relatieve datering van een paleolithische vindplaats te bepalen en ook een beeld te krijgen van het klimaat en het landschap van die vindplaats. Vooral veranderingen in de kiezen van *Arvicola terrestris* tijdens het Pleistoceen zijn hierbij van belang.

Literatuur:

BURTON, J.A., 1991. Field Guide to the Mammals of Britain and Europe. Kingsfisher Books, London. 178 pp.

BURTON, M., 1976. Elseviers Zoogdierengids. Elsevier, Amsterdam. 256 pp.

CHALINE, J., P. BRUNET-LECOMTE & J.-D. GRAF, 1988. Validation de Terricola Fatio, 1867, pour les campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia), in Paléarctiques Actuels et Fossiles. C.R. Acad. Sci. Paris, 306, III, 475-478.

HEINRICH, W.-D., 1982. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. Z. geol. Wiss. 10, 6, 683-735.

HEINRICH, W.-D., 1887. Neue Ergebnisse zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Quartär Europas. Z. geol. Wiss. 15, 3, 389-406.

HINTON, M.A.C., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. 1. British Museum (Natural History), London. 488 pp.

JÁNOSSY, D., 1976. Die Revision jungmittelpleistozäner Vertebratenfaunen in Ungarn, in Fragm. Min. Pal. 7, 29-54.

KOENIGSWALD, W. VON, 1970. Mittelpleistozäne Kleinsäuger aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt, in Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. geol., 10, 407-432.

KOENIGSWALD, W. VON, 1973. Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän). Eiszeitalter u. Gegenwart, 23/24, 159-167.

KOENIGSWALD, W. VON, 1982. Enamel Structure in the Molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a Key to Functional Morphology and Phylogeny, in B. Kurtén (ed.) Teeth: Form, Function and Evolution. Columbia Press, New York, 111-121.

KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1988. The Evolution of the Mammal Fauna in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht. 157 pp.

KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1992. Aspects of the Migration of Mammals to Northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the Reimmigration of *Arvicola terrestris*. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 153, 213-220.

- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1995. Faunenresten des altpaläolithischen Fundplatzes Schöningen 12, in H. THIEME & R. MAIER (eds) Archäologische Ausgrabungen im Braunkohlentagebau Schöningen, Landkreis Helmstedt. Verlag Hahnsche Buchhandlung, Hannover, 85-94.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, in druk. Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna von Miesenheim I.
- KOLFSCHOTEN, Th. VAN & J. DE JONG, 1991. Lemmingen uit de groeve Rientjes bij Hengelo. *Cranium*, 8, 1, 35-46.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN & Y. VERVOORT-KERKHOFF, 1993. De fauna in de schaduw van het klimaat. *Cranium*, 10, 1, 25-37.
- KRETZOI, M., 1965. Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage, in *Paläont. Abh.*, 2, 3, Pal. Abh., 2, 587-660.
- LISTER, A.M., 1992. Mammalian Fossils and Quaternary Biostratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, 11, 329-344.
- MANIA, D., 1995. Die geologischen Verhältnisse im Gebiet von Schöningen, in H. Thieme & R. Maier (eds) Archäologische Ausgrabungen im Braunkohlentagebau Schöningen. Verlag Hahnsche Buchhandlung, Hannover, 33-43.
- NADACHOWSKI, A., 1982. Late Quaternary Rodents of Poland with special reference to Morphotype Dentition Analysis of Voles. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe*, Warszawa-Kraków. 108 pp.
- NADACHOWSKI, A., 1984. Taxonomic Value of Anteroconid Measurements of M1 in Common and Field Voles, in *Acta Theriologica*, 29, 10, 123-143.
- RÖTTGER, U., 1986. Schmelzbandbreiten an Molaren der Gattung *Arvicola* Lacépède 1799. Med. Dissertation, Bonn. 121 pp.
- RÖTTGER, U., 1987. Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799), in *Bonn. zool. Beitr.*, 38, 2, 95-105.
- STUART, A.J., 1982. Pleistocene Vertebrates in the British Isles. Longman, London/New York. 221 pp.
- SUTCLIFFE, A.J. & K. KOWALSKI, 1976. Pleistocene Rodents of the British Isles, in *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, 27, 2, 31-147.
- THIEME, H., D. MANIA, B. URBAN & T. VAN KOLFSCHOTEN, 1993. Schöningen (Nordharzvorland) eine altpaläolithische Fundstelle aus dem mittleren Eiszeitalter. *Archäologisches Korrespondenzblatt* 23, 2, 147-163.

Adres van de auteur:

Kelly Fennema
 Instituut voor Prehistorie
 Rijksuniversiteit Leiden
 Reuvensplaats 4
 2300 RA Leiden