

De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). I. Anatomie, Evolutie en Biogeografie.

Jelle W.F. Reumer

SAMENVATTING

Dit artikel is het eerste van een serie van twee artikelen, gewijd aan de evolutiebiologie van spitsmuizen (Insectivora, Soricidae). In dit eerste deel worden algemene onderwerpen behandeld. Een begrippendefinitie geeft aan welke anatomische details relevant zijn voor de paleontoloog. Kenmerken van schedel, kaken en gebit worden behandeld. De evolutionaire samenhang tussen de Soricidae en andere families van de Insectivora, alsmede binnen de familie zelf, wordt besproken en in de vorm van phylogeniën gepresenteerd. Een hoofdstuk over paleoecologie geeft aan waarom spitsmuizen, door hun kleine afmeting, zo gevoelig zijn voor klimaatsinvloeden, en onder welke omstandigheden ze daarom niet kunnen leven. De evolutie van de familie als geheel blijkt vooral te zijn gestimuleerd door vochtige paleoklimaten. De biogeografie van de spitsmuizen wereldwijd wordt kort behandeld, gevolgd door een verhandeling over de fossiele spitsmuizen die uit Nederland bekend zijn. Het blijkt dat we nog bijna niets weten: er zit een lacune in onze kennis die in het Eburonien begint en pas in het Holsteinien eindigt. Tot slot wordt aangegeven dat ook tegenwoordig de evolutie van de Soricidae nog op waarneembare wijze doorgaat.

SUMMARY

This article is the first of a series of two papers on the evolutionary biology of the shrews (Insectivora, Soricidae). This first paper deals with general aspects of the subject. Definitions are given of what shrews are and of anatomical details that are relevant to paleontologists. Characters of the skull, the mandibles, and the dentition are described. The evolutionary relationships between the Soricidae and other insectivore families, as well as within the family, are dealt with and presented in the form of phylogenetic trees. A chapter about paleoecology explains why shrews are so vulnerable to climatic changes, due to their extremely small size. They are not expected to be found living under extreme circumstances. The evolution of the family appears to have been favoured by humid paleoclimates. The worldwide biogeography is dealt with, followed by a chapter on the known fossil shrews from the Netherlands. It is shown that we hardly know anything: a large void in our knowledge starts in the Eburonian and ends in the Holsteinian. It is finally indicated that shrews still evolve in an observable way.

INHOUD

1. Inleiding
2. Begrippendefinitie
 - a. de schedel
 - b. de onderkaak
 - c. het gebit, algemeen
 - d. het bovengebit
 - e. het ondergebit
3. De vroege evolutie
4. Evolutionaire samenhang
5. Paleoecologie
6. Biogeografie
7. Spitsmuizen in Nederland
8. De evolutie gaat verder
9. Literatuur

1. INLEIDING

Dit artikel behandelt de evolutiebiologie van de spitsmuizen, familie Soricidae. Het is mijn bedoeling om een zo compleet mogelijk overzicht te verschaffen van de huidige kennis op dit gebied. Dat betekent dat dit artikel nogal omvangrijk zal worden. Niet alleen wordt een inleiding gegeven in de belangrijkste morfologische kenmerken die de spitsmuis-paleontoloog bij zijn onderzoek hanteert, ook zal ik een overzicht geven over alle fossiele en recente groepen spitsmuizen tot op het niveau van het geslacht, en informatie verschaffen over paleoecologie, biogeografie, en evolutie. Bovendien wil ik ten behoeve van de Nederlandse (amateur)onderzoekers een zo compleet mogelijk overzicht geven over de (weinige!) tot nu toe uit ons land beschreven fossiele soorten spitsmuizen.

Gezien de omvang van dit alles is besloten om het verhaal in tweeën te knippen. In dit eerste deel komen alle algemene onderwerpen aan de orde: morfologie, evolutie, paleoecologie, biogeografie en de Nederlandse situatie. In het tweede deel, dat voor zover dat mogelijk is in het volgende deel van Cranium wordt gepubliceerd, komen de beschrijvingen van de vele fossiele en recente spitsmuizen aan de orde. Hoewel deze wijze van tweedeling wellicht nadelen in zich heeft, o.a. doordat in

sommige hoofdstukken van deel 1 dingen aan de orde komen die af en toe refereren aan informatie uit deel 2, lijkt mij een andere verdeling lastiger te maken, en nog nadeliger voor de loop van het verhaal.

In Nederland komen en kwamen spitsmuizen voor. Tegenwoordig vinden we binnen onze landsgrenzen zes soorten: de huisspitsmuis *Crocidura russula*, de veldspitsmuis *Crocidura leucodon*, de waterspitsmuis *Neomys fodiens*, de dwergspitsmuis *Sorex minutus* en twee nauw verwante soorten bosspitsmuizen, *Sorex araneus* en *S. coronatus* (zie LANGE et al., 1986).

Ook in het Nederlandse Pleistoceen en Holoceen worden spitsmuizen veelvuldig aangetroffen. Reeds eerder schreef ik in Cranium over de spitsmuizen die in het Limburgse Tegelen werden gevonden (REUMER, 1987) en ook in de publicaties van andere paleontologen over Nederlandse zoogdiervindplaatsen komen spitsmuizen regelmatig voor. We komen in zulke publicaties namen van thans uitgestorven soorten tegen. In Tegelen bijvoorbeeld komen vier soorten voor: *Beremendia fissidens*, *Petenya hungarica*, *Sorex (Drepanosorex) praeareneus* en *Sorex minutus*. Alleen de laatste soort bestaat tegenwoordig nog steeds, de andere drie niet meer. Daar blijkt uit dat er in loop van de geschiedenis het één en ander aan evolutie is opgetreden, dat soorten zijn ontstaan en uitgestorven. Echter, om dat grondig te onderzoeken zullen we het grondgebied van Nederland moeten verlaten, want in de tijd vóór het Pleistoceen leefden hier geen spitsmuizen omdat er zee was. Het grootste deel van het evolutieverhaal speelt zich dan ook elders in Europa af, en in Azië, Noord-Amerika en Afrika.

De term spitsmuis levert bij veel mensen een associatie op met primitief en weinig ontwikkeld. Er wordt zelfs wel gezegd dat de meeste, zo niet alle, zoogdieren -inclusief de mens- afstammen van spitsmuizen. Niets is minder waar. We zullen zien dat de oudst bekende spitsmuizen "pas" opduiken in het vroeg Oligoceen en dat ze zich vanaf het midden Oligoceen gaan verspreiden en diversificeren.

Al veel eerder, nl. in het Eoceen, waren zoogdiergroepen ontstaan die we als hoog ontwikkeld beschouwen: de knaagdieren (Rodentia) en de vleermuizen (Chiroptera). In de bekende Eocene vindplaats Messel in Duitsland zijn vleermuisresten gevonden waaruit zelfs de aanwezigheid van echolocatie bij de dieren kon worden aangetoond (HABERSETZER et al., 1988). En dat alles lang voordat de eerste echte spitsmuis rondliep; zo primitief zijn spitsmuizen dus niet.

Natuurlijk waren er al wel andere vertegenwoordigers van de orde van de insekteneters (Insectivora). Bovendien is de bedoelde associatie (spitsmuis = primitief) ook niet echt vreemd, want veel primitieve zoogdieren (b.v. uit het Krijt) bezaten een afmeting, een gebit en een lichaamsbouw (en dus vermoedelijk ook een leefwijze) die overeenkomen met die van de tegenwoordige spitsmuizen.

Omdat dit artikel gaat over de Soricidae, wil ik hier beginnen met een omschrijving van de kenmerken die spitsmuizen (of Soricidae of soriciden, ik zal die drie termen willekeurig gebruiken, ze betekenen hetzelfde) onderscheiden van de andere insekteneters. Want zonder goede definities is het moeilijk om taxonomie te bedrijven.

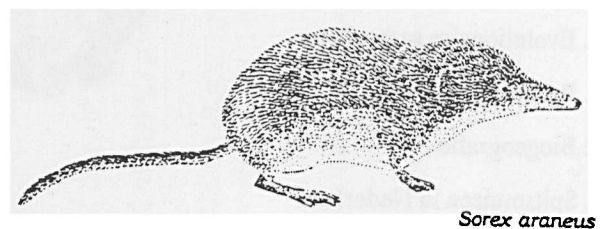
Het doel van dit artikel is derhalve meervoudig: ten eerste het geven van een omschrijving van de Soricidae, en wel zodanig dat deze omschrijving voor paleontologen hanteerbaar is. Vervolgens zullen we bekijken waar en wanneer spitsmuizen zijn ontstaan en langs welke lijnen en ook waar en wanneer zij vervolgens zijn geëvolueerd. Daarna kunnen we de huidige situatie, zowel mondiaal als in Nederland, verklaren uit de beschreven processen, en er tevens bij laten zien dat de evolutie nog steeds voortschrijdt.

Ik zal daarbij proberen om spitsmuizen af en toe ook door een niet-paleontologische bril te laten zien. Behalve dat het om zeer interessante fossielen gaat, zijn spitsmuizen ook heel belangwekkende dieren die uit meer bestaan dan kaken en kiesjes.

2. BEGRIPPENDEFINITIE

Voor wie (bijna) alles wil weten over spitsmuizen, hun anatomie, gedrag, ecologie, fysiologie en nog veel meer, kan ik verwijzen naar een onlangs verschenen boek van de Engelse biologe Sara Churchfield, 'The Natural History of Shrews'. Het boek verscheen in een serie uitgegeven door de Cornell University Press, waarin van diverse groepen zoogdieren monografieën verschenen en nog verschijnen met de gezamenlijke titel 'The Natural History of...'. Onder andere delen over spitsmuizen, mollen, hermelijnen en wezels, herten, en wilde katten zijn verkrijgbaar.

Het in 1990 uitgegeven boek van Churchfield heeft ook een hoofdstuk over de 'Evolutionary History'. Daarin duiken echter nog vele vraagtekens op. Die kunnen hier uiteraard lang niet allemaal beantwoord worden, maar zonder twijfel zullen de komende jaren als resultaat van



Sorex araneus

Fig. 1: Een "levende" spitsmuis. Tekening: D. Forsman, uit: HANSKI en PANKAKOSKI, 1989.

Fig. 1: A "living" shrew. Drawing: D. Forsman, from: HANSKI and PANKAKOSKI, 1989, fig. 1

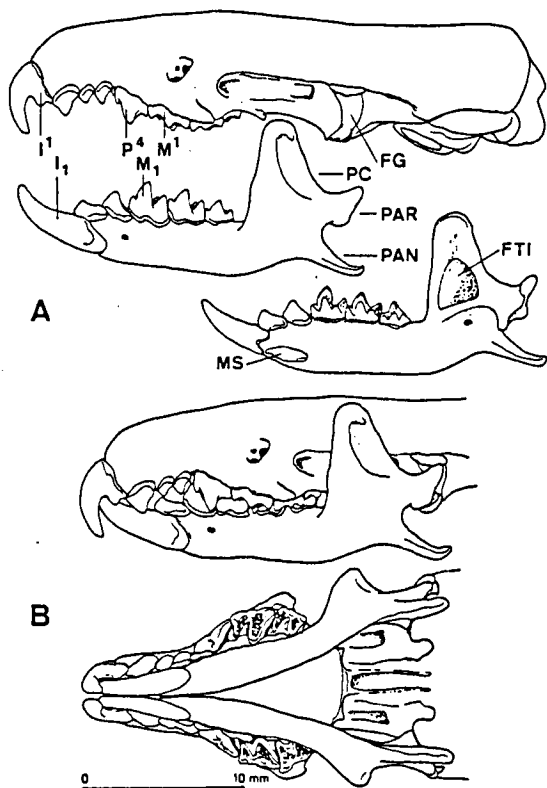


Fig. 2: Schedel en onderkaken van *Suncus murinus*. A: de schedel en losse kaken, de linkerkaak van lateraal en de rechterkaak van mediaal gezien. B: schedel en kaken in occlusie, van lateraal en van onderen gezien. Uit: DÖTSCH, 1986.

Fig. 2: Skull and mandibles of *Suncus murinus*. A: the skull and detached mandibles, the left mandible seen from the lateral and the right mandible seen from the medial. B: skull and mandibles in occlusion, seen from the lateral and from below. From: DÖTSCH, 1986.

het gezamenlijke onderzoek van paleontologen, genetici en moleculair biologen veel zaken op het gebied van de evolutie en de systematiek duidelijker worden.

Wat is een spitsmuis? Figuur 1 laat een "levende" spitsmuis zien, een lief, klein en wollig diertje met een spits snuitje dat uiterlijk verder sterk op een gewone muis lijkt.

CHURCHFIELD (1990) geeft de volgende omschrijving: "Shrews are small, short-legged, mouse-like mammals with long, pointed snouts and short, dense fur, usually dark brown in colour. They are predatory, feeding mainly on small invertebrates. Their eyes are extremely small and almost hidden amongst the fur. The ears are small and rounded and often quite inconspicuous. Most shrews have long, hairy tails. (...) They have a generalised and unspecialised body plan with a simple plantigrade mode of locomotion whereby they run along with the sole of the foot placed flat on the ground. Each foot possesses five toes or digits, each terminating in a simple claw. Their skulls are long and narrow and the brain is small."

Soriciden zijn, kortom, klein en onopvallend en weinig gespecialiseerd. Daaruit mag echter geenszins worden afgeleid dat ze maar weinig aan hun omgeving zijn aangepast. Integendeel, allerlei kenmerken in haarvorm, staartvorm, zintuigen, gebit, skelet, enzovoort, duiden erop dat spitsmuizen allerlei aanpassingen bezitten om zo optimaal mogelijk in hun omgeving te kunnen leven. Het blijft echter allemaal binnen nauwe marges: ook bij spitsmuizen geldt het spreekwoord "in der Beschränkung zeigt sich der Meister".

Spitsmuis-paleontologen moeten zich noodgedwongen behelpen met de weinige overblijfselen van deze minuscule diertjes die gevonden worden: skeletresten en gebitselementen. Van het skelet is zelfs eigenlijk alleen het craniale gedeelte van belang; het postcraniale skelet is weinig diagnostisch. Niet alleen lijkt het bij bijna alle soorten sterk op elkaar, maar bovendien is het skelet door de grote fragiliteit slecht fossiliseerbaar. In de rest van dit artikel komen daarom alleen schedel, kaken, en kiezen en tanden ter sprake.

a. De schedel

Figuur 2 toont schedel en kaken van een tamelijk grote en nog levende soort spitsmuis, de Aziatische 'house shrew', *Suncus murinus*. De schedel bestaat uit een puntig, ietwat kegelvormig rostrum, waar aan de voorkant de neusopening in zit. Het hersenpan-gedeelte is meestal ongeveer even lang als het rostrum, maar breder in bovenaanzicht. Aan de achterkant ervan bevindt zich het achterhoofdsgat en aan de onderkant de gehoororganen.

Opvallend bij spitsmuizen is het nogal primitieve karakter van de gehoororganen. Terwijl bij de meeste zoogdieren sprake is van een benige omhulling, de bulla tympanica, is deze bij spitsmuizen niet aanwezig. In plaats daarvan is slechts een benige ring aanwezig (annulus tympanicus) die het trommelvlies omvat. De gehoorbeentjes zijn dus betrekkelijk onbeschermd.

Fossiel zullen we de hersenpan niet of nauwelijks aantreffen. Het bot is dun, vaak zelfs dunner dan het papier waar dit tijdschrift op wordt gedrukt. Dit wordt bijvoorbeeld duidelijk wanneer men spitsmuisschedels uit braakballen prepareert.

Hersenpan en rostrum zijn van elkaar gescheiden door een smaller deel van de schedel, de infra-orbitale constrictie (constrictie = vernauwing). Inwendig bevindt zich hier de zg. zeefplaat, een geperforeerde beenplaat die het reukorgaan scheidt van de erachtergelegen hersenen. De vele openingen in de zeefplaat laten reukzenuwen door. Gezien de relatief grote afmeting van de zeefplaat en de vele perforaties kunnen we concluderen dat het reukorgaan bij soriciden een belangrijke rol speelt (figuur 3 laat zo'n zeefplaat zien in achteraan-zicht, dus kijkend vanuit de hersenpan in de richting van de neus).

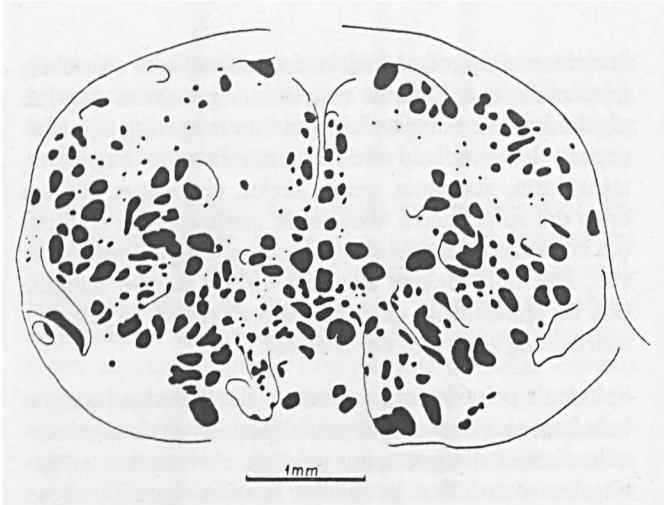


Fig. 3: Zeefplaat van *Crocidura russula*.
Fig. 3: Sieve bone of *Crocidura russula*.

Bij de schedel is tenslotte nog opvallend dat jukbogen ontbreken. Terwijl egels een goed ontwikkelde jukboog bezitten, en mollen een wat dunnere, hebben spitsmuizen nooit een jukboog. Dit houdt o.a. verband met de bijzondere ontwikkeling van het stelsel kauwspieren. Verderop in dit verhaal kom ik daar nog op terug. De aanwezigheid of afwezigheid van de jukboog wordt in de taxonomie als een belangrijk kenmerk gebruikt, ook daar kom ik, in het hoofdstuk over de evolutie, op terug.

b. De onderkaak

De onderkaak (figuur 4, maar zie ook figuur 2), die zoals bij alle andere zoogdieren uit één bot bestaat, heeft een tamelijk gecompliceerde vorm. Er is in de eerste plaats de horizontale tak, ramus horizontalis, die de gebitselementen draagt. De ramus horizontalis is langgerekt van vorm. Aan de buitenkant ervan (ook wel de laterale, labiale of buccale zijde genoemd) bevindt zich één opening voor het doorlaten van de Nervus mentalis (een zenuw die de onderlip bedient), het foramen mentale. De positie van dit foramen onder de gebitselementen wordt soms als diagnostisch kenmerk gebruikt. Aan de binnenzijde (de mediale of linguale zijde) van de horizontale tak bevindt zich ter hoogte van de antemolaren (de kleinere gebitselementen, zie verderop) en in het verlengde van de snijtand een langwerpige oneffenheid. Dit is de symphyse, een "scharnier" tussen de linker en de rechter kaakhelft.

Aan de achterkant loopt de horizontale tak uit in een lang, dun (en dus ook breekbaar) uitsteeksel, het hoekuitsteeksel of processus angularis. Het heeft een functie als aanhechtingsplaats voor spieren. vlak vóór de processus angularis vertoont de onderrand van de kaak een omhoogwelling.

De opstijgende tak (ramus ascendens) van de kaak draagt twee uitsteeksel, het kroonuitsteeksel en het kaakgewricht. Aan de bovenkant van de opstijgende tak zit het kroonuitsteeksel, de processus coronoideus.

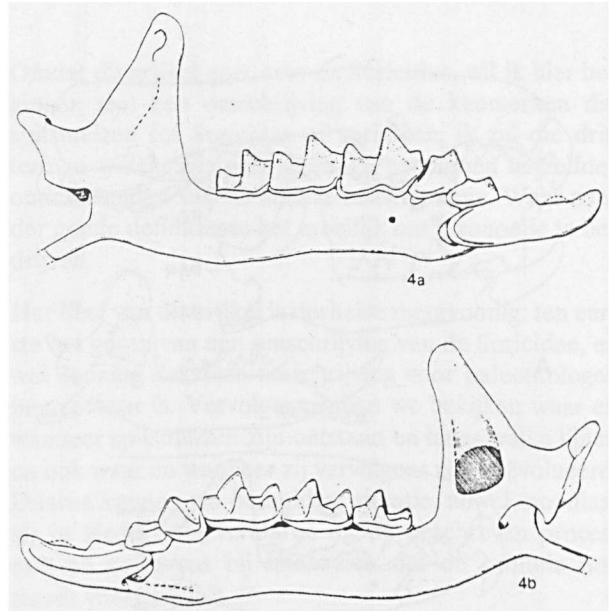


Fig. 4: Rechter onderkaak van *Sorex bor*. 4a: lateraal aanzicht, 4b: mediaal aanzicht. Het grote gearceerde vlak in 4b is de fossa temporalis interna. Uit: REUMER, 1984.

Fig. 4: Right mandible of *Sorex bor*. 4a: lateral view, 4b: medial view. The large hatched notch in 4b is the internal temporal fossa. From: REUMER, 1984.

Aan de laterale zijde (de buitenkant) van dit kroonuitsteeksel bevindt zich de aanhechtingsplaats voor een deel van de belangrijkste kauwspier, de Musculus temporalis externus. De spier eindigt op de schedel. (Het is de spier die we bij onszelf tijdens het kauwen kunnen voelen op de slaapstreek). De aanhechtingsplaats van deze M.t.externus is als een vage depressie zichtbaar; dikwijls is er in de bovenste helft van deze depressie een klein uitsteekseltje of richeltje aanwezig, de zg. coronoïd spicule (een Engelse term waarvoor ik geen betere weet). De positie van dit richeltje wordt ook als diagnostisch kenmerk benut.

Aan de binnenkant van de opstijgende tak (de mediale zijde) bevindt zich een voor spitsmuizen uniek kenmerk. Een diep gat, de fossa temporalis interna, vormt daar de plaats van aanhechting van het andere deel van de Musculus temporalis, de M.t.internus. Meestal wordt dit gat in de literatuur aangeduid met een Engelse term: internal temporal fossa. De M.t.internus loopt vanuit zijn aanhechting in de fossa onder de M.t.externus door, eveneens naar zijn aanhechtingsplaats op het schedeldak.

De internal temporal fossa is eigenlijk HET kenmerk om spitsmuizen van andere insecteneters te onderscheiden: alle spitsmuizen bezitten deze fossa, en bij de andere families (zowel de nog bestaande Talpidae, Erinaceidae, Chrysochloridae, Tenrecidae en Solenodontidae, als reeds uitgestorven, zoals Nyctitheriidae, Plesiosoricidae en Heterosoricidae) is deze fossa consequent afwezig.

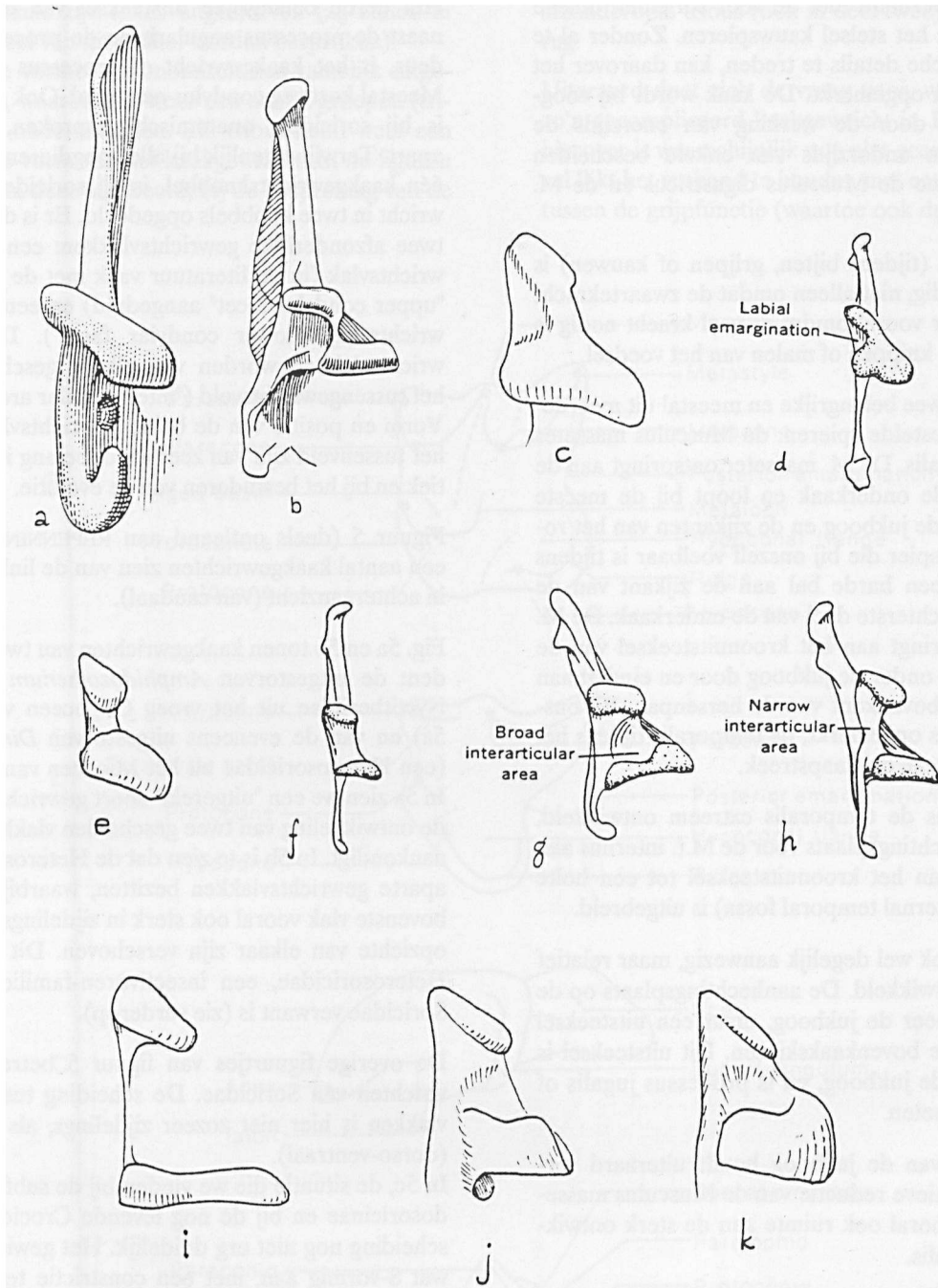


Fig. 5: Linker condylus (kaakgewricht) van
a: een Nyctitheriidae
b: een Heterosoricidae
c: een Crocidurinae
d: een Limnoecinae
e: een Allosoricinae
f: een Soricinae, tribus Soricini
g: idem, tribus Blarinini
h: idem, tribus Soriculini
i: idem, tribus Amblyoptini
j: idem, tribus Beremendini
k: idem, *Petenya/Blarinella* genus groep

De verschillende gewrichten zijn niet op dezelfde schaal getekend. a uit: SIGÉ, 1976; b uit: ENGESSER, 1975; d, f, g en h uit: REPENNING, 1967.

Fig. 5: Left condyle of
a: a Nyctitheriidae
b: a Heterosoricidae
c: a Crocidurinae
d: a Limnoecinae
e: an Allosoricinae
f: a Soricinae, tribe Soricini
g: id., tribe Blarinini
h: id., tribe Soriculini
i: id., tribe Amblyoptini
j: id., tribe Beremendini
k: id., the *Petenya/Blarinella* genus group

The various condyles are not to scale. a from: SIGÉ, 1976; b from: ENGESSER, 1975; d, f, g and h from: REPENNING, 1967.

Dit alles houdt verband met de voor soriciden unieke ontwikkeling van het stelsel kauwspieren. Zonder al te veel in anatomische details te treden, kan daarover het volgende worden opgemerkt. De kaak wordt bij zoogdieren geopend door de werking van enerzijds de zwaartekracht en anderzijds van enkele bescheiden spieren, met name de *Musculus digastricus* en de *M. pterygoideus*.

Voor het sluiten (tijdens bijten, grijpen of kauwen) is meer energie nodig, niet alleen omdat de zwaartekracht tegenwerkt, maar vooral omdat er veel kracht nodig is voor het kauwen, knippen of malen van het voedsel.

Hiertoe dienen twee belangrijke en meestal uit meerdere delen samengestelde spieren: de *Musculus masseter* en de *M. temporalis*. De *M. masseter* ontspringt aan de buitenkant van de onderkaak en loopt bij de meeste zoogdieren naar de jukboog en de zijanten van het rostrum. Het is de spier die bij onszelf voelbaar is tijdens het kauwen als een harde bal aan de zijkant van de wang, naast het achterste deel van de onderkaak. De *M. temporalis* ontspringt aan het kroonuitsteeksel van de onderkaak, loopt onder de jukboog door en eindigt aan de zijkant of de bovenkant van de hersenpan. Bij onszelf is, zoals reeds opgemerkt, de *temporalis* tijdens het kauwen voelbaar aan de slaapstreek.

Bij spitsmuizen is de *temporalis* extreem ontwikkeld, waarbij de aanhechtingsplaats voor de *M.t. internus* aan de binnenzijde van het kroonuitsteeksel tot een holte (de genoemde *internal temporal fossa*) is uitgebreid.

De *masseter* is ook wel degelijk aanwezig, maar relatief minder zwaar ontwikkeld. De aanhechtingsplaats op de schedel is niet meer de jukboog, maar een uitsteeksel ter hoogte van de bovenkaakskiezen. Dit uitsteeksel is een restant van de jukboog, en is *processus jugalis* of *jukuitsteeksel* geheten.

De afwezigheid van de jukboog houdt uiteraard verband met de relatieve reductie van de *Musculus masseter*, maar geeft vooral ook ruimte aan de sterk ontwikkelde *M. temporalis*.

Er zijn, naast de *Soricidae*, nog andere insectivoren-families waarbij de jukboog ontbreekt (o.a. de uitgestorven *Plesiosoricidae* en de nog levende *Solenodontidae*), maar deze missen zoals gezegd de diepe *internal temporal fossa*.

De *fossa* heeft bij spitsmuizen een ovale of (afgerond) driehoekige vorm. Soms loopt er een licht gezwollen balk horizontaal doorheen waardoor een soort A-vorm ontstaat, maar bij de meeste soorten is de wand van de *fossa* glad.

Onder de *fossa* kunnen we meestal een kleine zenuwopening aantreffen, het *foramen mandibulare*. Hier treden zenuwen de kaak in (o.a. om er bij het *foramen mentale* weer uit te komen).

Het derde belangrijke uitsteeksel van de onderkaak, naast de *processus angularis* en de *processus coronoides*, is het kaakgewricht of *processus condyloideus*. Meestal kortweg *condylus* genoemd. Ook dit uitsteeksel is bij soriciden, anatomisch gesproken, een verhaal apart. Terwijl eigenlijk bij alle zoogdieren sprake is van één kaakgewrichtsknobbel, is bij soriciden dit ene gewricht in twee knobbels opgedeeld. Er is dus sprake van twee afzonderlijke gewrichtsvlakken: een bovenste gewrichtsvlak (in de literatuur vaak met de Engelse term "upper condylar facet" aangeduid) en een onderste gewrichtsvlak ("lower condylar facet"). De beide gewrichtsvlakken worden van elkaar gescheiden tussen het tussengewrichtsveld ("interarticular area").

Vorm en positie van de beide gewrichtsvlakken en van het tussenveld zijn van zeer groot belang in de systematiek en bij het bestuderen van de evolutie.

Figuur 5 (deels ontleend aan REPENNING, 1969) laat een aantal kaakgewrichten zien van de linkeronderkaak in achteraanzicht (van caudaal).

Fig. 5a en 5b tonen kaakgewrichten van twee niet-soriciden: de uitgestorven *Amphidozotherium cayluxi* (een *Nyctitheriidae* uit het vroeg Oligoceen van Frankrijk, 5a) en van de eveneens uitgestorven *Dinosorex zapfei* (een *Heterosoricidae* uit het Mioceen van Tjechië, 5b). In 5a zien we een "uitgerekt" soort gewrichtsvlak, waarin de ontwikkeling van twee gescheiden vlakken zich reeds aankondigt. In 5b is te zien dat de *Heterosoricidae* twee aparte gewrichtsvlakken bezitten, waarbij onderste en bovenste vlak vooral ook sterk in zijdelingse richting ten opzichte van elkaar zijn verschoven. Dit kenmerkt de *Heterosoricidae*, een insectivoren-familie die aan de *Soricidae* verwant is (zie verderop).

De overige figuurtjes van figuur 5 betreffen kaakgewrichten van *Soricidae*. De scheiding tussen de beide vlakken is hier niet zozeer zijdelings, als wel verticaal (dorso-ventraal).

In 5c, de situatie die we vinden bij de subfamilies *Crocidosoricinae* en bij de nog levende *Crocidurinae*, is de scheiding nog niet erg duidelijk. Het gewicht doet vaak wat 8-vormig aan, met een constrictie ter plaatse van het tussengewrichtsveld. Aan de buitenzijde van de kaak is de constrictie het sterkst (daardoor ook wel de *buccale* of *labiale constrictie* of *emarginatie* genaamd). Feitelijk hetzelfde gewricht treffen we aan bij de *Limnococinae*, een uitgestorven subfamilie die alleen in Amerika voorkwam. Vaak is het gewricht hier alleen wel wat groter (5d).

De scheiding tussen de gewrichtsvlakken is compleet in de overige *Soricidae*: daarbij is het tussenveld niet zozeer aan de laterale, maar aan de mediale zijde ingebocht (de *linguale emarginatie*). Dan ontstaat de situatie die we zien bij de subfamilies *Allosoricinae* (5e) en *Soricinae* (5f t/m 5k).

De Allosoricinae zijn thans uitgestorven (zij zullen in het tweede deel van dit artikel worden besproken). De Soricinae vormen taxonomisch een tamelijk uitgebreide groep, waarbinnen weer een aantal groepen (tribus) worden onderscheiden. Elk tribus heeft weer een kenmerkende vorm van het kaakgewricht. In de figuren 5f t/m 5k staan deze afgebeeld; bij de bespreking van de

afzonderlijke tribus (ook in deel twee) kom ik er op terug.

Uiteraard doet zich de vraag voor, wat de functie van zo'n gecompliceerd kaakgewricht is. Het laatste woord hierover is waarschijnlijk nog niet geschreven. In elk geval lijkt het verband te houden met een functiescheiding tussen de grijpfunctie (waartoe ook de grote snijtanden

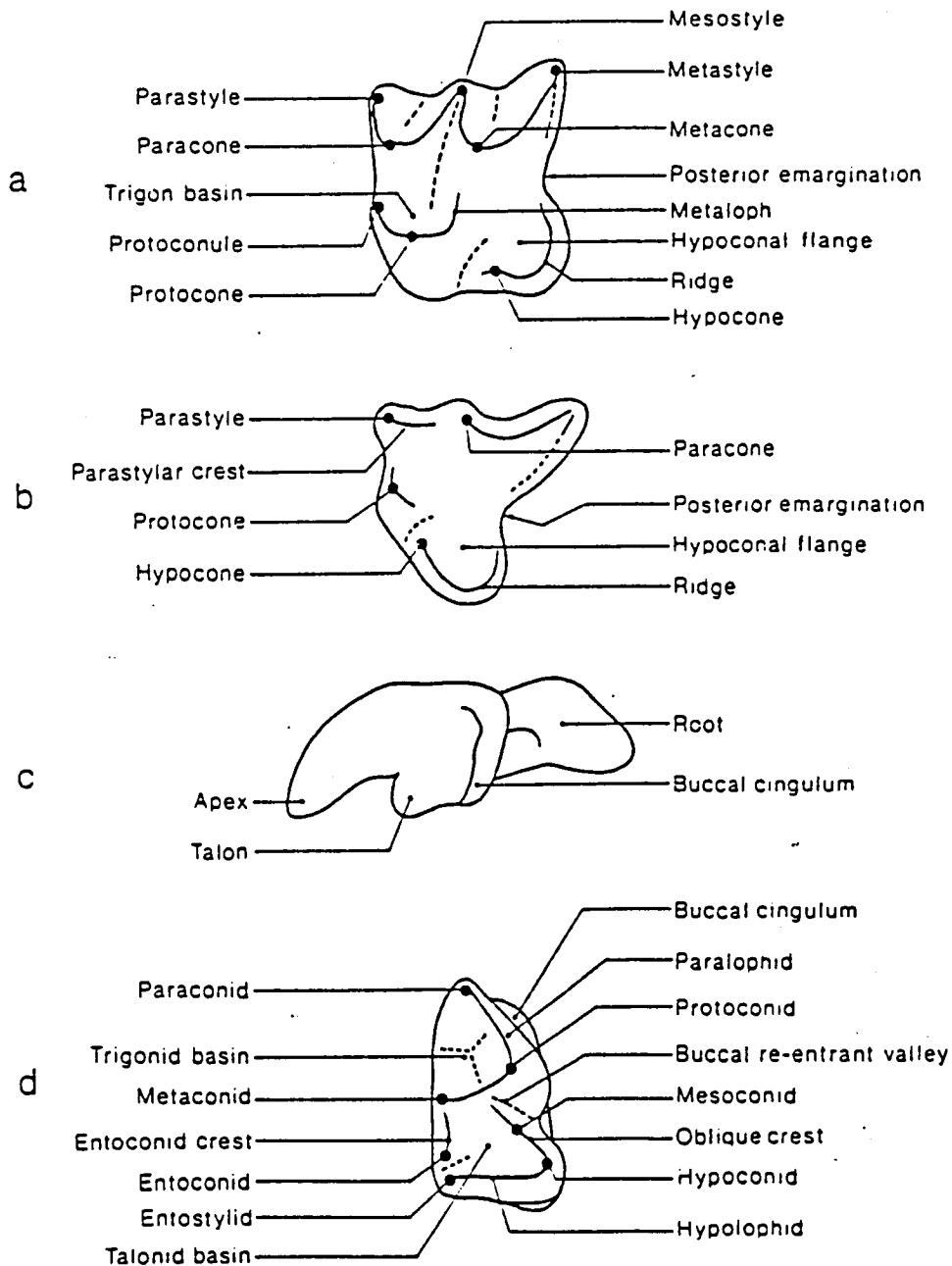


Fig. 6: Nomenclatuur van de belangrijkste structuren (knobbels, richels, etc.) van enkele gebitselementen. a: bovenkaaks molaar, b: P4, c: bovenkaaks snijtand, d: onderkaaksmolaar (zie ook fig. 13). Uit: REUMER, 1984.

Fig. 6: Nomenclature of structural details (cusps, ridges, etc.) of several dental elements. a: upper molar, b: P4, c: upper incisor, d: lower molar (see also fig. 13). From: REUMER, 1984.

dienen) en de kauwfunctie. Vrijwel zeker biedt een dergelijk kaakgewricht de mogelijkheid de bek ver te openen, wat bij zulke minuscule roofdierdientjes wel erg praktisch kan zijn. Er zou dan sprake zijn van een functionele analogie met de mogelijkheden die het os quadratum biedt aan bijvoorbeeld slangen.

c. het gebit, algemeen

We zijn bij zoogdieren gewend dat het gebit bestaat uit snijtanden (incisieven, afgekort I), een hoektand (canine, C), valse kiezen (premolaren, P) en ware kiezen (molaren, afgekort M). Incisieven, hoektand en premolaren worden gebruikelijk voorafgegaan door melktanden. Om met dit laatste te beginnen: spitsmuizen hebben alleen melktanden in het embryo-stadium maar ze worden geboren met hun definitieve gebit (ARNBÄCK, 1912). Voor paleontologen is dat heel handig, want ze hoeven zich niet te bekommeren om de morfologie van de melktanden.

De basistandformule van placentale zoogdieren, 3I, 1C, 4P en 3M, is bij spitsmuizen niet meer terug te vinden. Dat komt doordat van enkele gebitslementen niet valt na te gaan of het nu snijtanden, hoektanden of premolaren zijn.

Er is, zowel boven als onder, één grote snijtand, waarvan men meestal aanneemt dat het de eerste incisief is, dus I1 (boven) en i1 (onder). (In de rest van dit artikel worden gebitslementen uit de bovenkaak aangeduid met een hoofdletter en uit de onderkaak met een kleine letter).

Achteraan de gebitsrij bevinden zich drie molaren, dus M1, M2 en M3 boven en m1, m2 en m3 onder. Tot zover is alles duidelijk.

Ook duidelijk is in de bovenkaak de P4. Deze staat uiteraard vlak voor de M1 en hij is gemolariseerd van vorm. Tussen de I en P4, en beneden tussen i en m1 bevindt zich een aantal gebitslementen die meestal klein en simpel van vorm zijn, maar waarvan dus niet bekend is of het incisieven, hoektand of premolaren zijn. Om die keuze te omzeilen heten ze daarom antemolaren (van ante = voor). In de literatuur worden ze ook dikwijls met de term unicuspiden aangeduid; daar is echter bezwaar tegen in te brengen. Unicuspide betekent letterlijk één-knobbel. We zullen zien dat de antemolaren dikwijls méér dan één knobbel bezitten, waardoor de term unicuspide niet verstandig lijkt.

In de bovenkaak varieert het aantal antemolaren van drie tot vijf; in de onderkaak zijn bij op één na alle recent levende soriciden twee antemolaren aanwezig. (Die ene uitzondering heeft er drie, en ook in fossiele vormen zijn vaak meer dan twee onderkaaks-antemolaren aanwezig. Daar kom ik uiteraard nog op terug). Overigens is men het er over het algemeen over eens dat de achterste onderkaaks-antemolaar de p4 is.

Een andere algemene opmerking over het gebit betreft het pigment. Bij veel spitsmuizen zijn de toppen van de gebitslementen rood of oranje gekleurd. DÖTSCH & VON KOENIGSWALD (1978) hebben aangetoond dat hier sprake is van afzettingen van ijzerionen in het email. De functie van deze pigmentatie is onduidelijk. Op het eerste gezicht lijkt een analogie met de pigmentering van knaagdiersnijtanden aanwezig; de functie ervan zou dan kunnen zijn om het email harder te maken en meer bestand tegen afslijting. Een verschil in afslijting tussen spitsmuistanden mét en zonder pigment kan echter niet worden aangetoond.

Aanvankelijk werd het pigment wel in de systematiek gebruikt; de subfamilie Crocidurinae heeft witte tanden en dus geen pigment, de subfamilie Soricinae heeft rode tanden en dus wel pigment. Deze vlieger gaat echter niet altijd op, want er zijn Soricinae zonder pigment. Daarmee lijkt de taxonomische bruikbaarheid van dit interessante kenmerk gedeeltelijk te vervallen.

Ook bij fossielen wordt wel pigment aangetroffen, hetzij in de vorm van een rode of oranje kleur, hetzij in de vorm van een groenige of groen-grijzige kleur. Dit laatste kan zich voordoen bij fossielen die afkomstig zijn uit een reducerend milieu, waardoor de rode Fe+++ vorm van de ijzerionen is overgegaan in de grijsgroene Fe++ vorm. We treffen dit verschijnsel aan bij kiesjes afkomstig uit kleilagen; de kiesjes zelf zijn dan meestal zwart geworden.

Het komt ook voor dat bij fossielen geen spoor meer wordt aangetroffen van pigment, terwijl bekend is dat sprake is van een soort die wél pigment had. Kennelijk is dan het ijzer tijdens het fossilisatieproces uitgespoeld.

Om reden van zowel de soms onduidelijke taxonomische toepassing van de aanwezigheid van pigment, en van de problemen die kunnen optreden als gevolg van fossilisatieprocessen, prefereer ik om slechts zeer voorzichtig gebruik te maken van pigment in de reconstructie van de spitsmuisevolutie.

Tot slot dit: de knobbel- en richelpatronen van de kiezen in boven- en onderkaak worden aangeduid met een groot aantal termen, die in de volgende tekst veelvuldig zullen opduiken. In figuur 6 zijn deze termen weergegeven. Hier ga ik er verder niet op in, maar volsta met naar dit figuur te verwijzen. Bij het verder lezen van dit artikel kan het nuttig zijn af en toe naar dit figuur terug te grijpen.

d. Het bovengebitt

Figuur 7 toont het linkerbovengebitt van *Crocidura kornfeldi*, gedeeltelijk in zijaanzicht en tevens in occlusaal aanzicht, dus op het kauwvlak gezien. In dit geval zijn er drie antemolaren: A1 t/m A3.

Figuur 8 geeft hetzelfde beeld schematisch weer; hier is een andere spitsmuis gebruikt, die nog een vierde ante-

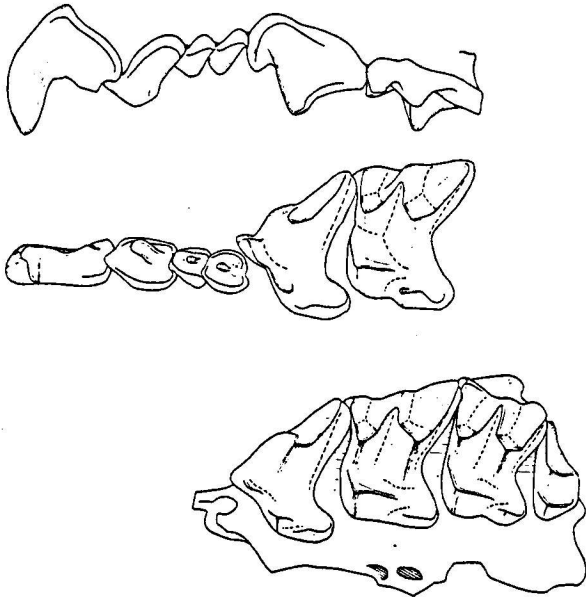


Fig. 7: Linker bovengebitt van *Crocidura kornfeldi*. De bovenste twee tekeningen geven I t/m M1 weer in lateraal (buccaal) en occlusaal aanzicht; de onderste tekening P4 t/m M3 in occlusaal aanzicht. Uit: REUMER, 1984.

Fig. 7: Left upper dentition of *Crocidura kornfeldi*. The two upper drawings show I through M1 in lateral (buccal) and in occlusal view; the lowermost drawing depicts P4 through M3 in occlusal view. From: REUMER, 1984.

molaar bezit (A4). De snijtand (I, links op de tekening) is groot en haakvormig. De haak eindigt in een puntige apex. Bij sommige spitsmuizen is een tweede puntje aanwezig aan de mediane zijde van de apex. Als dit puntje zich goed heeft ontwikkeld, zoals bij b.v. de waterspitsmuis *Neomys fodiens*, lijkt het alsof de apex in tweeën is gespleten. We noemen dat een bifide of fissidente snijtand (figuur 9). De aanwezigheid van deze mediane puntjes is een systematisch zeer bruikbaar kenmerk.

De achterkant van de I vertoont een grote knobbel, ook wel talon genoemd, die functioneel één geheel vormt met de erachter liggende serie antemolaren. Bijna altijd is een cingulum (opgezwollen rand) aanwezig langs de achterrand aan de buitenzijde van de I.

De antemolaren bezitten één hoofdknobbel, die over het algemeen wordt geïnterpreteerd als zijnde de paraconus. Aan de buccale zijde is een cingulum aanwezig; aan de linguale kant van de antemolaren is het cingulum ook aanwezig en meestal tamelijk breed. Het is mogelijk dat er zich op dit linguale cingulum kleine knobbels ontwikkelen, waardoor de boven-antemolaren een gecompliceerder patroon gaan vertonen.

De P4 lijkt op het eerste gezicht sterk op een molaar; we spreken van een gemolariseerde premolaar. Toch is het knobbelpatroon van de P4 afwijkend van dat van de molaren, omdat de metaconus ontbreekt en er vóór de paraconus een kleinere knobbel, de parastylus, tot ontwikkeling is gekomen. Grofweg heeft de P4 een driehoekige vorm, met aan de linguale zijde een ronde uitstulping, gevormd door de hypoconus (de "hypoconal

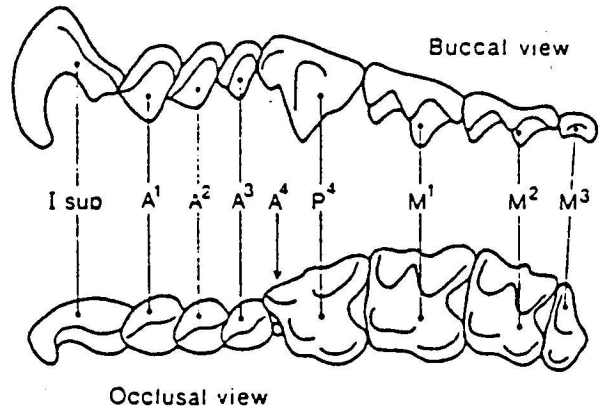


Fig. 8: Bovengebitt van een spitsmuis in schematische vorm. De gebitselementen zijn aangeduid. Uit: REUMER, 1984.

Fig. 8: Upper dentition of a shrew in schematic representation, in order to name the dental elements. From: REUMER, 1984.

flange" in figuur 6). De paraconus is verreweg de hoogste knobbel, parastylus, protoconus en hypoconus zijn beduidend lager. Vanaf de paraconus loopt een richel naar de postero-buccale hoek, maar hierop is nimmer een metaconus ontwikkeld. Deze richel, het paraloph, heeft een knipfunctie vergelijkbaar met die van de zgscheurkiezen bij roofdieren (Carnivora).

De beide eerste molaren zijn grofweg rechthoekig van vorm in occlusaal aanzicht; beide hebben vier knobbels:

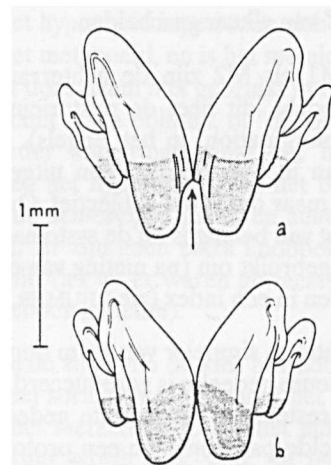


Fig. 9: Bovenkaakssnijntanden van twee *Sorex* soorten in frontaal aanzicht.

a: een fissidente (bifide) soort, *S. samniticus*. De pijl wijst naar de twee mediane knobbeltjes.

b: een niet-fissidente soort, *S. alpinus*.

De gerasterde gedeelten stellen de pigmentatie voor. Uit: DANNE-LID, 1989.

Fig. 9: Upper incisors of two *Sorex* species in frontal view.

a: a fissident (bifid) species, *S. samniticus*. The arrow indicates the two medial tines.

b: a non-fissident species, *S. alpinus*.

The stippled parts symbolize the pigmentation. From: DANNE-LID, 1989.

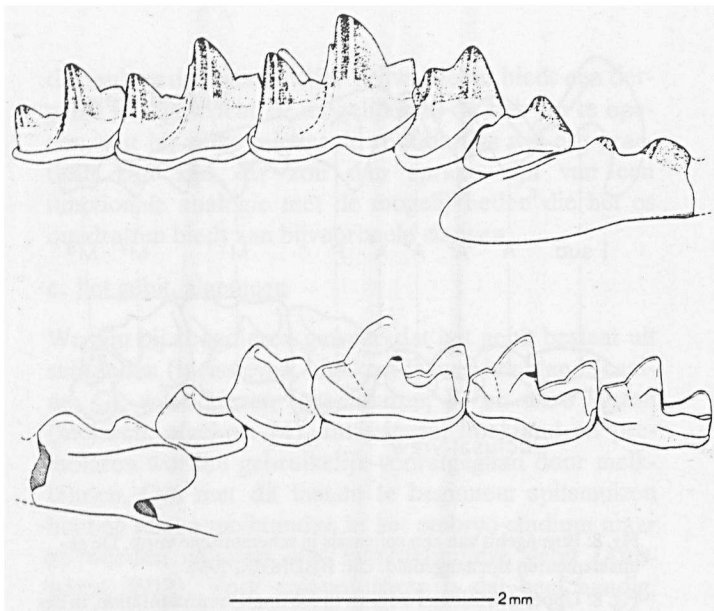


Fig. 10: Ondergebit van *Sorex minutus* uit het Hongaarse vroeg Pleistoceen in buccaal aanzicht (boven) en linguaal aanzicht. Van de grote snijtand is de voorste helft afgebroken. Uit: REUMER, 1984.

Fig. 10: Lower dentition of *Sorex minutus* from the lower Pleistocene of Hungary in buccal view (above) and lingual view. The large incisor has its first half broken off. From: REUMER, 1984.

het klassieke trigon-patroon (protoconus, paraconus en metaconus) plus het talon (hypoconus). Over paraconus en metaconus loopt een W-vormige richel; het ectoloph. Bij sommige vormen zijn protoconus en hypoconus ook door een richel verbonden, deze heet dan endoloph, maar meestal zijn deze beide linguale knobbels door een "dal" van elkaar gescheiden.

Van zowel M1 als M2 zijn de achterranden meestal concaaf ingebocht, dit heet de posterieure inbochting ("posterior emargination" in het Engels). De mate van inbochting kan in woorden worden uitgedrukt (sterk, zwak, matig), maar dat is wat subjectief. Omdat de mate van inbochting van belang is bij de systematiek wordt de mogelijkheid gebruikt om (na meting van de kiesjes) dit te kwantificeren in een index (zie REUMER, 1984).

De M3, tenslotte, is simpeler van vorm doordat het achterste, posterieure gedeelte is gereduceerd. Wat in bijna alle gevallen resteert is het voorste gedeelte, met een goed ontwikkelde paraconus en een protoconus die als een ringvormig walletje een bekkentje omsluit. Er zijn spitsmuizen die de M3 missen; dit komt dan bij de behandeling van die soorten aan de orde.

e. Het ondergebit

Er is in de onderkaak net als in de bovenkaak één grote snijtand aanwezig, die langwerpig van vorm is (figuren 10 en 11). In de evolutie heeft deze snijtand de neiging groter te worden, d.w.z. langer, waarbij aan de buccale zijde van de kaak de tand verder naar achteren reikt. Het is echter zeker niet zo, dat hier sprake is van een doorgroeiende snijtand zoals bij knaagdieren. Er is gewoon een gesloten wortel aanwezig. De bovenrand van

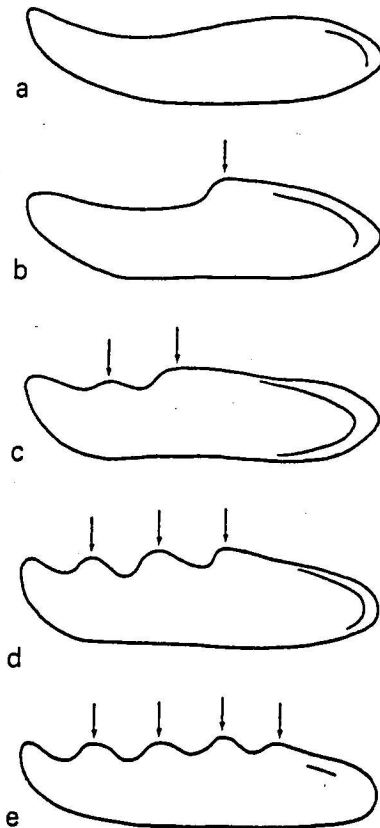


Fig. 11: Linker onderkaakssnijntanden in buccaal aanzicht. De tanden zijn: a: acuspulaat, b: monocuspulaat, c: bicuspulaat, d: tricuspulaat, en e: tetracuspulaat. Uit: REUMER, 1984.

Fig. 11: Left lower incisors in buccal view. The teeth are: a: acuspulate, b: monocuspulate, c: bicuspulate, d: tricuspulate, and e: tetracuspulate. From: REUMER, 1984.

de snijtand is soms voorzien van één of meerdere, tot vier, knobbeltjes of kartels.

We spreken van een acuspulate tand als er geen knobbel is, en van mono-, bi-, tri-, en tetracuspulate tanden wanneer er resp. één, twee, drie of vier van dergelijke kartels te vinden zijn (figuur 11). In de occlusie van het gebit bevinden de kartels zich tegenover de antemolaren van de bovenkaak. Tenslotte is dikwijls aan de buccale achterrand een cingulum aanwezig (aangeduid in fig. 11).

Over de a1 is niet veel te zeggen, het is een onopvallend element, meestal met 1 knobbel en met cingula aan beide zijden. Het is boven en niet zozeer achter de incissief geplaatst, wat vooral in buccaal aanzicht duidelijk is. Zoals men in het Engels zegt: "it rides upon the incisor".

De a2 of p4 daarentegen is een verhaal op zich. (Ik noem dit element verder consequent p4. Dat is eenvoudiger bij het bespreken van soorten met meer dan twee antemolaren: omdat het het laatste van de antemolaren is, zou dit element dan afwisselend a2, a3, a4 of zelfs a5 moeten heten).

De vorm van de p4 is één van de belangrijkste criteria in de spitsmuis-taxonomie, en wel voornamelijk bij het onderscheiden van subfamilies. De vorm van het kauwvlak

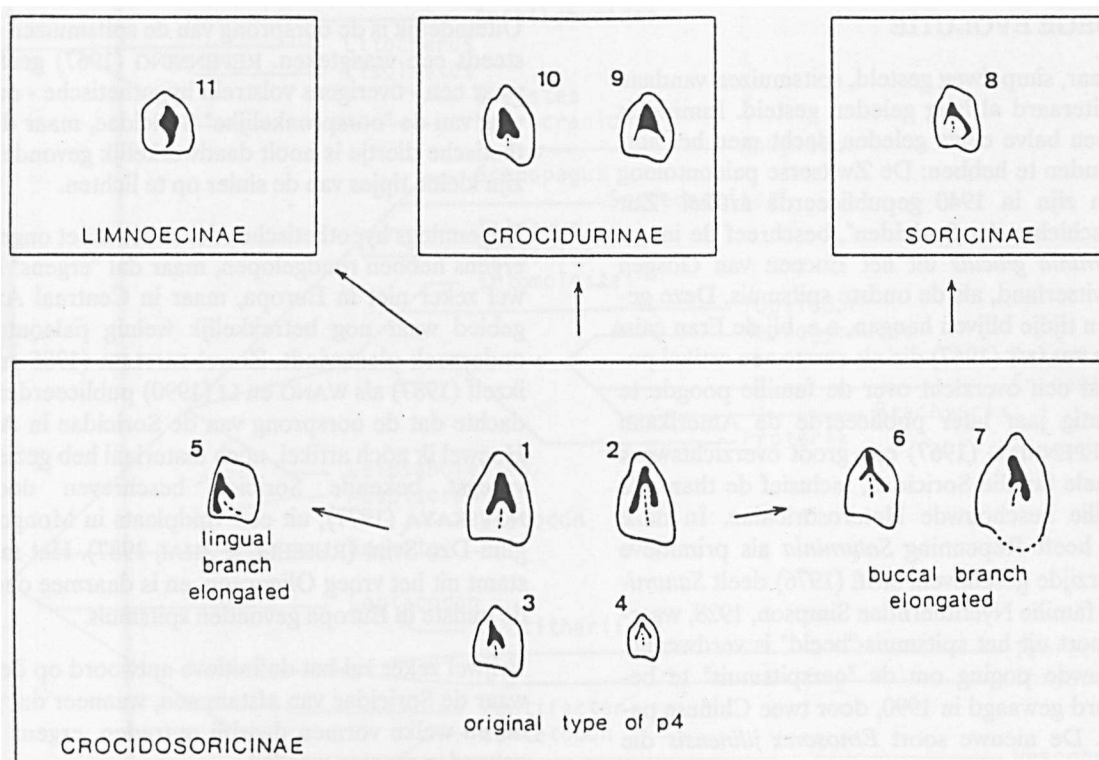


Fig. 12: Schematische voorstellingen van het kauwvlak van enkele rechter onderkaaks-p4's. De verschillende nummers refereren aan verschillende soorten; het originele type p4 is symmetrisch van opbouw (nrs. 1-4). De vierkante kaders stellen verschillende subfamilies voor. Uit: REUMER, 1987.

Fig. 12: Schematic representations of various right p4's. The numbers refer to different species; the original type of p4 is symmetric (nos. 1-4). The rectangular frames refer to different subfamilies. From: REUMER, 1987.

is daarbij bepalend (figuur 12).

In de oorspronkelijke, dus de meest primitieve (plesiomorphe) situatie, is sprake van een V of Y - vormig slijtpatroon. Het kiesje heeft drie vlakken: de beide zijvlakken en een achtervlak waarin zich een groeve of sulcus bevindt. Tussen de vlakken staan richels. De beide achterste richels zijn dikwijls voorzien van een klein knobeltje aan hun uiteinde.

Uitgaande van dit basispatroon treden in de evolutie veranderingen op: richels worden langer of verdwijnen, waardoor het slijtpatroon verandert. Bij de bespreking van de afzonderlijke subfamilies zal ik hierop terugkomen.

Tenslotte heeft ook het onderkaaksgebit drie molaren, de m1, de m2 en de m3. Alle drie zijn ze in principe eender van vorm: zie figuur 13. Er is een trigonid bestaande uit de knobbels paraconid, protoconid en metaconid, waarachter een talonid bestaande uit het hypoconid en het entoconid. Het protoconid is de hoogste knobbel, van hieruit loopt een richel, het paralophid, naar het helemaal vooraan geplaatste paraconid en een andere, het protolophid, loopt naar het zich langs de linguale rand bevindende metaconid.

Aan de linguale zijde is het bekken van het trigonid open. Er loopt dus geen richel van paraconid naar metaconid.

Ook vanaf het hypoconid lopen twee richels. De voorste loopt naar het metaconid, en is het metalophid. Meestal echter wordt deze naam niet gebruikt in de literatuur en heet deze richel crista obliqua, of "oblique crest" in het Engels. Verder ontspringt vanaf het hypoconid een tweede richel, het hypolophid, die het bekken van het talonid aan de achterzijde afsluit en achter het entoconid ophoudt. Er zijn geen extra knobbels aanwezig op dit hypolophid (als ze er waren geweest zouden ze hypoconulid hebben geheten).

Aan de linguale zijde van de kies bevindt zich het entoconid. Bij veel soriciden loopt vanaf het entoconid een richel naar het metaconid. Dit is het entolophid, maar in de literatuur wordt ook vaak de term "entoconid crest" gebezigd. Ook de term entocristid komt soms voor. Kenmerkend is verder een gleufje dat entoconid scheidt van het hypolophid. Dit is een typisch spitsmuiskensmerk, hoewel het ook voorkomt bij *zg. myotodonte vlermuiskiesjes*. In figuur 13 is het gleufje met een pijl aangeduid.

Ook de m3 heeft het hier beschreven patroon, hoewel in de meeste gevallen een reductie optreedt van het talonid. Dit is dan vaak een klein bekkentje met een knobelloos richeltje eromheen, of soms zelfs maar één enkel knobeltje. Evenals werd opgemerkt bij de M3, is bij enkele soorten spitsmuizen de gehele m3 afwezig.

3. DE VROEGE EVOLUTIE

De vraag waar, simpelweg gesteld, spitsmuizen vandaan komen is uiteraard al lang geleden gesteld. Inmiddels meer dan een halve eeuw geleden dacht men het antwoord gevonden te hebben: De Zwitserse paleontoloog STEHLIN, in zijn in 1940 gepubliceerde artikel "Zur Stammesgeschichte der Soriciden", beschreef de insectivoor *Saturninia gracilis* uit het Eoceen van Gösgen (Kanal), Zwitserland, als de oudste spitsmuis. Deze gedachte is een tijdje blijven hangen, o.a. bij de Franse MADELEINE FRIANT (1947) die als eerste een artikel publiceerde dat een overzicht over de familie poogde te geven. Twintig jaar later publiceerde de Amerikaan CHARLES REPENNING (1967) een groot overzichtswerk over de gehele familie Soricidae, inclusief de thans als aparte familie beschouwde Heterosoricidae. In deze monografie heeft Repenning *Saturninia* als primitieve Soricidae terzijde geschoven. SIGÉ (1976) deelt *Saturninia* in bij de familie Nyctitheriidae Simpson, 1928, waarmee deze soort uit het spitsmuis-"beeld" is verdwenen. Een hernieuwde poging om de "oerspitsmuis" te beschrijven werd gewaagd in 1990, door twee Chinese paleontologen. De nieuwe soort *Emosorex jilinensis* die door Wang en Li werd beschreven, is echter geen Soricidae, maar eveneens een Nyctitheriidae.

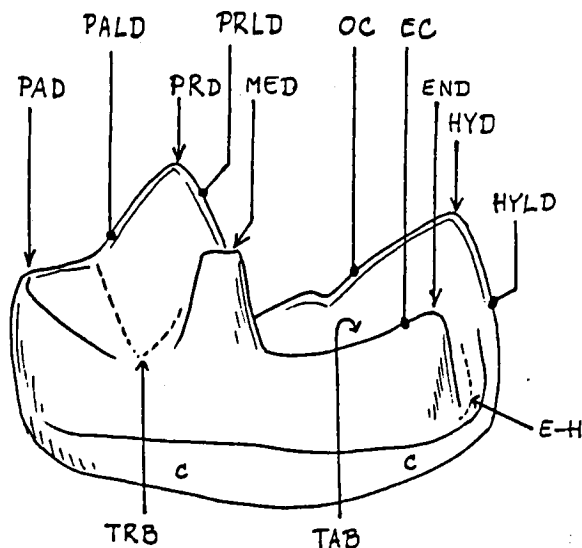


Fig. 13: Schematische tekening van een rechter onderkaaks kies. PAD = paraconid, PALD = paralophid, PRD = protoconid, PRLD = protolophid, MED = metaconid, OC = cresta obliqua (metalophid), EC = entoconid crest, END = entoconid, HYD = hypoconid, HYLD = hypolophid, TRB = bekken van het trigonid, TAB = bekken van het talonid, C = cingulum, E-H = gleuf tussen entoconid en hypolophid.

Fig. 13: Schematic representation of a right lower molar. PAD = paraconid, PALD = paralophid, PRD = protoconid, PRLD = protolophid, MED = metaconid, OC = oblique crest (metalophid), EC = entoconid crest, END = entoconid, HYD = hypoconid, HYLD = hypolophid, TRB = trigonid basin, TAB = talonid basin, C = cingulum, E-H = furrow between entoconid and hypolophid.

Uiteindelijk is de oorsprong van de spitsmuizen dus nog steeds een vraagteken. REPENNING (1967) geeft weliswaar een - overigens volstrekt hypothetische - omschrijving van de "oorspronkelijke" Soricidae, maar dit hypothetische diertje is nooit daadwerkelijk gevonden. Toch zijn kleine tipjes van de sluier op te lichten.

Repennings hypothetische voorouder moet ongetwijfeld ergens hebben rondgelopen, maar dat "ergens" ligt vrijwel zeker niet in Europa, maar in Centraal Azië, een gebied waar nog betrekkelijk weinig paleontologisch onderzoek plaatsvindt. Zowel BUTLER (1985 en 1988), ikzelf (1987) als WANG en LI (1990) publiceerden de gedachte dat de oorsprong van de Soricidae in Azië ligt. Hoewel ik nóch artikel, nóch materiaal heb gezien, is de vroegst bekende Soricide beschreven door YANOVSKAYA (1977), uit een vindplaats in Mongolië, Ergilin-Dzo Svita (RUSSELL & ZHAI, 1987). Het materiaal stamt uit het vroeg Oligoceen, en is daarmee ouder dan de oudste in Europa gevonden spitsmuis.

Vrijwel zeker zal het definitieve antwoord op de vragen waar de Soricidae van afstammen, wanneer dat gebeurde en welke vormen daarbij optraden, ergens in Azië gevonden moeten worden.

In eerdere publicaties (REUMER, 1987, 1989) heb ik de gedachte geopperd dat de Soricidae op één of andere wijze afstammen van de Nyctitheriidae. Ook de gedachten van STEHLIN (1940) en van WANG en LI (1990) wijzen in die richting. De Nyctitheriidae vormen een uitgestorven familie van insecteneters, die vooral in het Eoceen en het Oligoceen veelvuldig voorkwam. Onder andere in de beroemde zoogdiervindplaatsen uit de Franse Quercy zijn veel Nyctitheriidae gevonden. Een goed overzichtsartikel is dat van SIGÉ (1976), die de Westeuropese Nyctitheriidae van het laat Eoceen en vroeg Oligoceen uitgebreid beschrijft. Het gaat om insecteneters met een volledig gebit, dus met drie incisieven, een hoektand, vier premolaren en drie molaren. Evolutionair gezien kun je daar alle kanten mee op!

Verder hebben we al gezien dat sommige Nyctitheriidae (nl. o.a. *Amphidozotherium cayluxi*) een begin



Fig. 14: a: Rechter i2 van een Nyctitheriidae (*Saturninia grisollensis*, uit SIGÉ, 1976) en b: een rechter i1 van een spitsmuis (*Sorex minutus*, uit: REUMER, 1984). De langgerektheid en het bezit van een gekartelde bovenrand zijn opvallende overeenkomsten.

Fig. 14: a: A right i2 of a Nyctitheriidae (*Saturninia grisollensis*, from SIGÉ, 1976), and b: a right i1 of a shrew (*Sorex minutus*, from: REUMER, 1984). The long appearance of the tooth and its possession of a cusplated edge are striking resemblances.

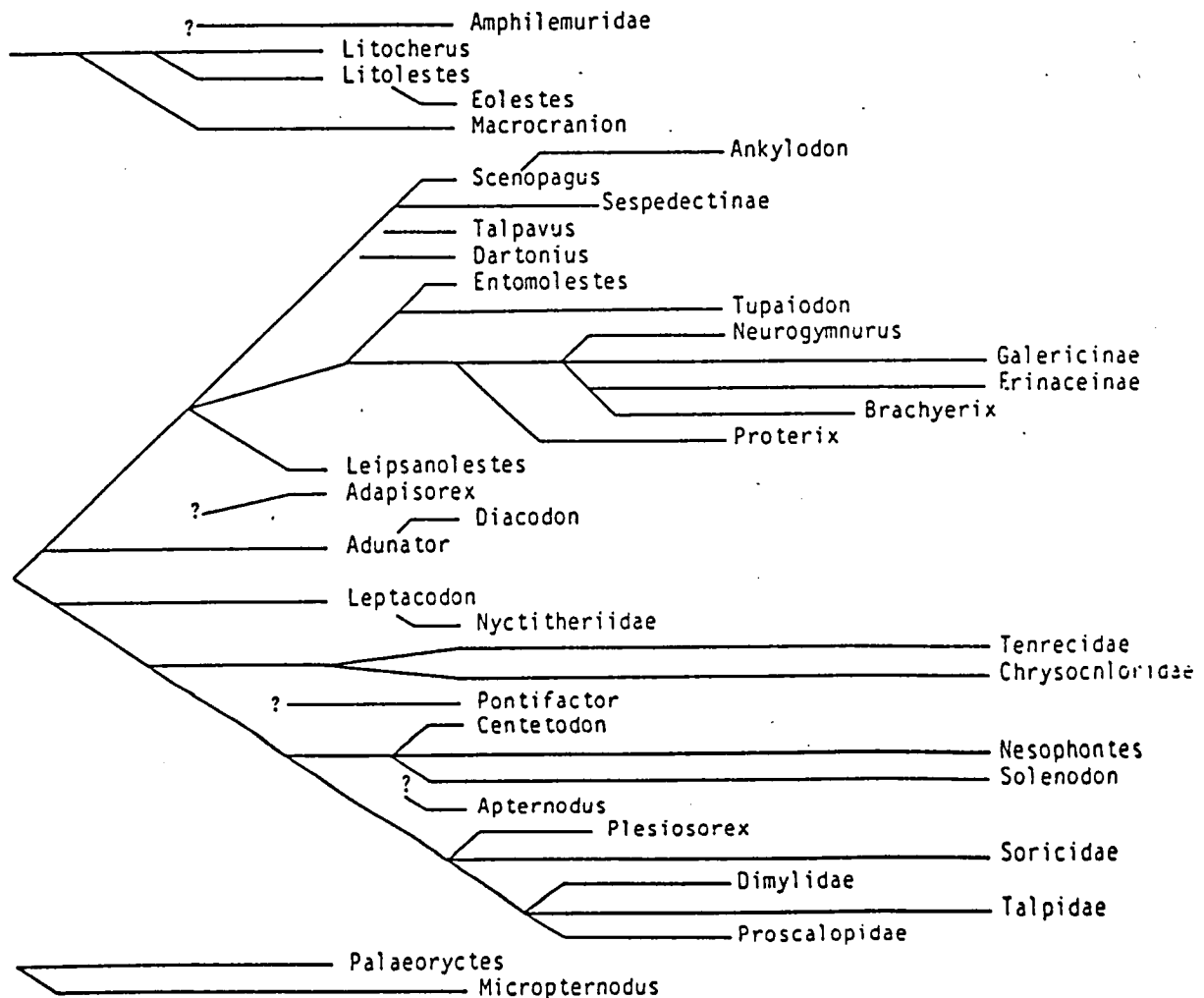


Fig. 15: De phylogenie van de Insectivora volgens BUTLER (1988). Alleen het onderste gedeelte is voor ons van belang. De Soricidae zijn in dit schema dicht bij de Plesiosoricidae geplaatst en ver verwijderd van de Nyctitheriidae.

Fig. 15: Postulated phylogenetic relationships of the Insectivora according to BUTLER (1988). The lower part of the scheme is of interest for this paper. It can be noted that the Soricidae are close to the Plesiosoricidae in this view, and distant from the Nyctitheriidae.

maakten met de ontwikkeling van een gecompliceerd kaakgewricht. Nyctitheriidae hebben verder een onderkaaksnijtand (i2, zie fig. 14 a) die door de lange vorm en het bezit van kartels sterk op een spitsmuistand (fig. 14 b) lijkt. Ook lijkt de P4 van de Nyctitheriidae sterk op die van de spitsmuizen en hebben beide families hetzelfde wortelpatroon bij de onderkaaksantemolaren: allemaal één wortel, de p4 twee (dit geldt alleen voor primitieve Soriciden, latere vormen zijn de tweede wortel kwijtgeraakt) (SIGÉ, 1976; BUTLER, 1988).

Tegelijkertijd is er een groot aantal belangrijke verschillen: Nyctitheriidae hebben een zg. zalambdodont kiespatroon, Soricidae hebben een zg. dilambdodont kiespatroon (bij dit laatste liggen paraconus en metaconus op een W-vormige richel, het ectoloph). De Nyctitheriidae bezitten sterk gemolariseerde premolaren in zowel boven- als onderkaak, terwijl bij spitsmuizen weliswaar de P4 gemolariseerd is, maar verder geen andere premolaren. Het is daarbij een nog niet geheel uitgemaakte

zaak of gemolariseerde premolaren als een primitief of als een afgeleid kenmerk moeten worden beschouwd, hoewel de meeste paleontologen het een afgeleid kenmerk vinden; in dat geval is de oorsprong van spitsmuizen uit de sterk gemolariseerde Nyctitheriidae moeilijk te verklaren.

Tot slot missen Nyctitheriidae de typische "spitsmuismolaren" in de onderkaak, dus zonder hypoconulid op het hypolophid, en met een gleufje tussen hypolophid en entoconid.

Er zijn, kortom, zowel argumenten vóór als tegen een directe relatie Nyctitheriidae - Soricidae, en ik ben daarom nu iets voorzichtiger dan in mijn publicaties van 1987 en 1989.

Een geheel andere kijk wordt geboden door BUTLER (1988), die de Soricidae (in dit geval sensu lato, dus inclusief de Heterosoricidae) ver van de Nyctitheriidae verwijderd plaatst in een hypothetische stamboom.

Hij beschouwt de familie der Plesiosoricidae als een zustergroep van de Soricidae. Er blijken inderdaad belangrijke overeenkomsten tussen de Plesiosoricidae en de Soricidae te bestaan: beide hebben een dilambdodont kiespatroon (d.w.z. met een W-vormig ectoloph in de bovenkaaksmolaren), grote voorste snijtanden, een reductie van de rest van de antemolaren, reductie of afwezigheid van het hypoconulid, nadruk op de occlusie tussen m1 en P4 voor de knipfunctie, en - heel belangrijk - de afwezigheid van de jukboog aan de schedel. Om deze redenen ziet Butler de Plesiosoricidae en de Soricidae als twee zustergroepen, en beide tezamen als een zustergroep van een groep bestaande uit de Dimyliidae, de Talpidae en de Proscalopidae (zie figuur 15).

SIGÉ (1976) is daarentegen van mening dat de gelijkenis tussen Plesiosoricidae en Soricidae een voorbeeld is van parallele evolutie.

Naar mijn mening moet in deze hele discussie niet worden gepraat over de Soricidae in de zin zoals deze familie tot voor enkele jaren werd beschouwd, inclusief de familie Heterosoricidae (zie o.a. REPENNING, 1967, die de Heterosoricinae als subfamilie in zijn spitsmuis-monografie beschreef). De Heterosoricidae zijn zonder meer een aparte familie, (zie REUMER, 1987). Heterosoricidae en Soricidae (sensu stricto) vertonen een groot aantal gemeenschappelijke kenmerken, maar er is één belangrijk verschil, en dat houdt verband met de ontwikkeling van de kauwspieren. Heterosoricidae bezitten nl. een jukboog en missen bovendien de diepe fossa temporalis interna (internal temporal fossa) aan de binnenkant van de opstijgende tak van de onderkaak.

Daarnaast is het zeer wel mogelijk dat een aantal van de overeenkomsten tussen Heterosoricidae en Soricidae op convergentie (=parallele ontwikkeling) berusten. Het gespleten kaakgewricht is daar een voorbeeld van: bij Heterosoriciden is de scheiding tussen de facetten vooral medio-lateraal, bij Soricidae vooral dorso-ventraal (zie figuur 5).

De vorm van de bovenkaakskiezen van Heterosoricidae lijkt sterk op die van een aantal vertegenwoordigers van het tribus Soricini van de subfamilie Soricinae (zie het vervolgdeel van dit artikel): er is een ononderbroken endoloph en de posterieure inbochting is zeer gering tot afwezig. Aangezien nóch de Heterosoricidae ontstaan kunnen zijn uit deze Soricini (de genera *Blarinella* en *Petenya*), nóch omgekeerd, is hier zeker sprake van parallelisme.

Tenslotte bezitten ook Heterosoricidae een bifide (fissidente) bovensnijtand. Het lijkt er bij deze familie echter meer op dat deze fissidentie is ontstaan als gevolg van een spade-achtige verbreding van de apex dan als gevolg van de vorming van een extra mediaan knobbeltje. Het gegeven dat vermoedelijk zoveel convergenties optreden, maakt het uiteraard moeilijker om een duidelijke en ondubbelzinnige stamboom te construeren.

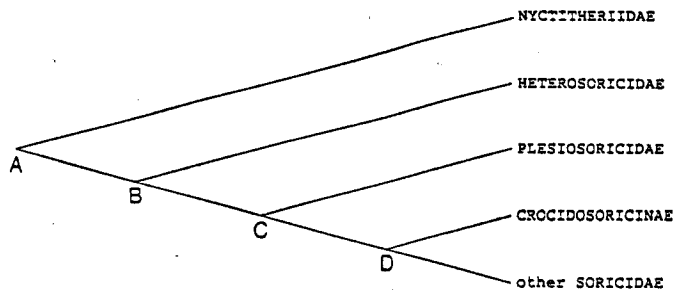


Fig. 16: De relatie tussen de Soricidae ("Crocidosoricinae" en "other Soricidae") en enige verwante families volgens REUMER (in druk). De betekenis van de letters A, B, C en D wordt in de tekst uitgelegd.

Fig. 16: The relationship between shrews ("Crocidosoricinae" and "other Soricidae") and some related families according to REUMER (in print). The meaning of the letters A, B, C and D is explained in the text.

In een recent artikel kwam ik tot een hypothetische stamboom (een cladogram), waarin meer rekening is gehouden met de bovenstaande gedachten en met de opvattingen van Butler. Dit cladogram is hier te zien in figuur 16 (REUMER, 1994).

De Soricidae en de Plesiosoricidae worden samen beschouwd als een zustergroep van de Heterosoricidae; en deze drie families tezamen als een zustergroep van de Nyctitheriidae. De splitsingspunten in het cladogram zijn met de letters A t/m D aangeduid, en worden gekenmerkt door de volgende - hypothetische - gezamenlijke afgeleide kenmerken:

- A: - enigszins vergrote snijtanden, die dikwijls gekarteld zijn
 - ontwikkeling van een complex kaakgewricht
 - wortelpatroon van onder-antemolaren: allemaal één wortel, behalve p4, die twee wortels heeft.
- B: - dé-molarisatie van de premolaren behalve P4
 - reductie van de antemolaren
 - sterk vergrote voorste snijtanden
 - dilambdodonte boven-molaren (met W-patroon)
 - reductie of verdwijning van het hypoconulid in de onder-molaren
 - knipfunctie in de occlusie van m1-P4
- C: - verdwijnen van de jukboog
- D: - ontstaan van de internal temporal fossa
 - dorso-ventrale scheiding van de facetten van het kaakgewricht.

In de rest van dit verhaal beperken we ons tot de echte Soricidae: dus vanaf knoop D. De eerst optredende en meest primitieve spitsmuizen behoren tot de subfamilie Crocidosoricinae REUMER, 1987. Alle andere subfamilies, zowel uitgestorven als nog bestaand, zijn van deze Crocidosoricinae afgeleid. In het volgende deel van dit artikel, het taxonomische gedeelte, zal ik alle subfamilies achtereenvolgens beschrijven en globaal aangeven welke geslachten en soorten ertoe behoren.

4. EVOLUTIONAIRE SAMENHANG

In het voorgaande zijn in vogelvlucht de belangrijkste morfologische kenmerken van spitsmuizen behandeld, en is een korte bespreking gewijd aan de mogelijke oorsprong van de familie.

We zullen in het volgende deel zien dat de spitsmuizen worden onderverdeeld in een groot aantal morfologisch herkenbare groepen. Zonder op de bespreking van alle afzonderlijke groepen (subfamilies, tribus, geslachten en soorten) vooruit te lopen moet hier nu toch een overzicht worden gegeven over die voornaamste groepen. En dat in het kader van de vraag hoe al die verschillende groepen van spitsmuizen evolutionair met elkaar in verband staan. Het gaat om de volgende groepen:

- subfamilie Crocidosoricinae
- " Allosoricinae
- " Limnoecinae
- " Crocidurinae
- " Soricinae, waarin:
- tribus Amblycoptini
- " Notiosoricini
- " Beremendini
- " Blarinini
- " Soriculini
- " Soricini, waarin:
- genusgroep *Ptenyia/Blarinella* groep

In totaal zijn dus 11 afzonderlijke, coherente en onderling onderscheidbare groepen bekend. De vraag die zich daarbij onmiddellijk aan ons opdringt, is hoe deze groepen in de systematiek met elkaar samenhangen. REPENNING (1967) heeft in zijn monografie een stamboom voorgesteld, die - uiteraard - was gebaseerd op de toenmalige stand van de kennis. Die kennis is thans veel verder voortgeschreden en de stamboom van Repenning is daarom nu niet meer actueel. De belangrijkste veranderingen die sinds 1967 zijn opgetreden zijn:

- a) het niet meer beschouwen van de Heterosoricinae als Soricidae: we spreken over Heterosoricidae;
- b) het verder onderverdeeld zijn van de Soricinae in (thans zes) tribus; en
- c) de oprichting van de subfamilie Crocidosoricinae.

Daarnaast zijn sinds Repenning uiteraard veel nieuwe geslachten en soorten beschreven.

Een andere verandering is de na 1967 toegenomen wetenschappelijke gewoonte om "klassieke" stambomen als zodanig niet meer te gebruiken, en in plaats daarvan de (hypothetische) phylogenie in de vorm van cladogrammen weer te geven. Hierbij worden taxa gegroepeerd naar mate ze meer - of minder - gemeenschappelijke afgeleide kenmerken bezitten. Cruciaal bij deze werkwijze is de wetenschap of een bepaald morfologisch kenmerk afgeleid (apomorph) dan wel primitief (plesiomorph) is. Dit is niet in alle geval-

len mogelijk, bovendien houdt deze methode - die cladistiek heet - geen rekening met mogelijk optredende paralellismen (convergenties).

Al in figuur 16 heb ik getracht enige veronderstelde relaties in de vorm van een cladogram vast te leggen. Hierbij ging het om relaties tussen families, waarbij de Soricidae voor het gemak van het overzicht slechts in tweeën gesplitst zijn: de Crocidosoricinae en de overige Soricidae.

Wanneer we nu in dit hoofdstuk over de evolutionaire samenhang binnen de spitsmuizen praten, dan hebben we het dus over een nadere precisering van deze laatste splitsing in figuur 16. Een poging hiertoe staat afgebeeld in figuur 17.

De afzonderlijke splitsingen (dichotomiën) zijn ook hier met letters aangeduid. Ze worden gekenmerkt door één of meerdere gemeenschappelijke afgeleide kenmerken. Deze zijn de volgende:

A:- bezit fossa temporalis interna
- dorsoventrale scheiding kaakgewricht in twee gewrichtsvlakken (deze kenmerken zijn terug te vinden in de toelichting bij figuur 16, splitsing D)

B:- tendens tot reducering aantal onderkaaksantemolaren (tot 2, maximaal 3, waarvan één zeer klein)

C:- asymmetrische p4

D:- kaakgewricht (condylus) met sterk gescheiden facetten, waartussen een duidelijk tussengewrichtsveld
- mediane inbochting in het tussengewrichtsveld
- p4 met postero-linguaal bekkentje

Op dit punt aangekomen, vormt de subfamilie Allosoricinae een aparte afsplitsing, gekenmerkt door de reductie van het entoconid en de entoconid crest. Derhalve is één van de kenmerken van splitsing E het behoud van het entoconid, feitelijk dus geen afgeleid kenmerk maar een primitief. Dus:

E:- behoud entoconid en entoconid crest in onderkaaksmolaren
- optreden van (sterkere of zwakkere) pigmentatie

F:- breed tussengewrichtsveld

G:- behoud van de entoconid crest (de afsplitsende Blarinini hebben de entoconid crest verloren onder behoud van het entoconid)

De Beremendini kenmerken zich door:

- een zeer sterke fissidente bovenkaakssnijtand
- kaakgewricht als bij ontwikkelde Blarinini, breed en naar voren (rostraal) verschoven
- zeer sterke pigmentatie

H:- kaakgewricht niet naar voren verplaatst, van lateraal geheel zichtbaar

De *Petenya/Blarinella* groep heeft als kenmerken:

- hoge en korte entoconid crest
- reductie van het talonid in de m3
- éénpuntige apex van de bovenkaakssnijtand

De overige Soricini hebben:

- (meestal) een zwak fissidente bovenkaakssnijtand
- de entoconid crest niet extreem kort en hoog

I: - smal tussengewrichtsveld

Op deze splitsing worden de Amblycoptini afgescheiden van de twee tribus Notiosoricini en Soriculini.

De Amblycoptini kenmerken zich door een groot aantal afgeleide kenmerken, met name zijn dit:

- dimylie (het verdwijnen van de M3 en m3)
- molarisatie van de A1
- opvallend ontwikkelde parastylus in M1
- dé-pigmentatie
- sterke reductie van fossa temporalis interna

Overigens zouden deze kenmerken, en dan vooral de afwezigheid van pigment ook aanleiding kunnen zijn de Amblycoptini van de subfamilie Soricinae los te koppelen.

J: - behoud trimylie

- A1 met ongecompliceerde kroon

De Notiosoricini bezitten:

- een driehoekig bovenste gewrichtsfacet
- een éénpuntige apex van de bovenkaakssnijtand

3De Soriculini kenmerken zich door:

- mediane verlenging van het onderste gewrichtsfacet
- een fissidente bovenkaakssnijtand

Er zijn echter ook zeer wel andere cladogrammen denkbaar. Van belang is de waarde die aan bepaalde kenmerken wordt toegekend, en de wetenschap in hoeverre bepaalde kenmerken op meerdere plaatsen in een stamboom kunnen optreden (bv. een fissidente bovenkaakssnijtand of de pigmentatie).

Het zal duidelijk zijn dat de gedachten over de onderlinge evolutionaire samenhang binnen de Soricidae nog geheel niet zijn uitgekristalliseerd. Ook is duidelijk dat de paleontologie alléén het definitieve antwoord niet zal kunnen leveren. Er zijn te veel lacunes in het overgeleverde materiaal en daarmee in onze kennis. En het op-

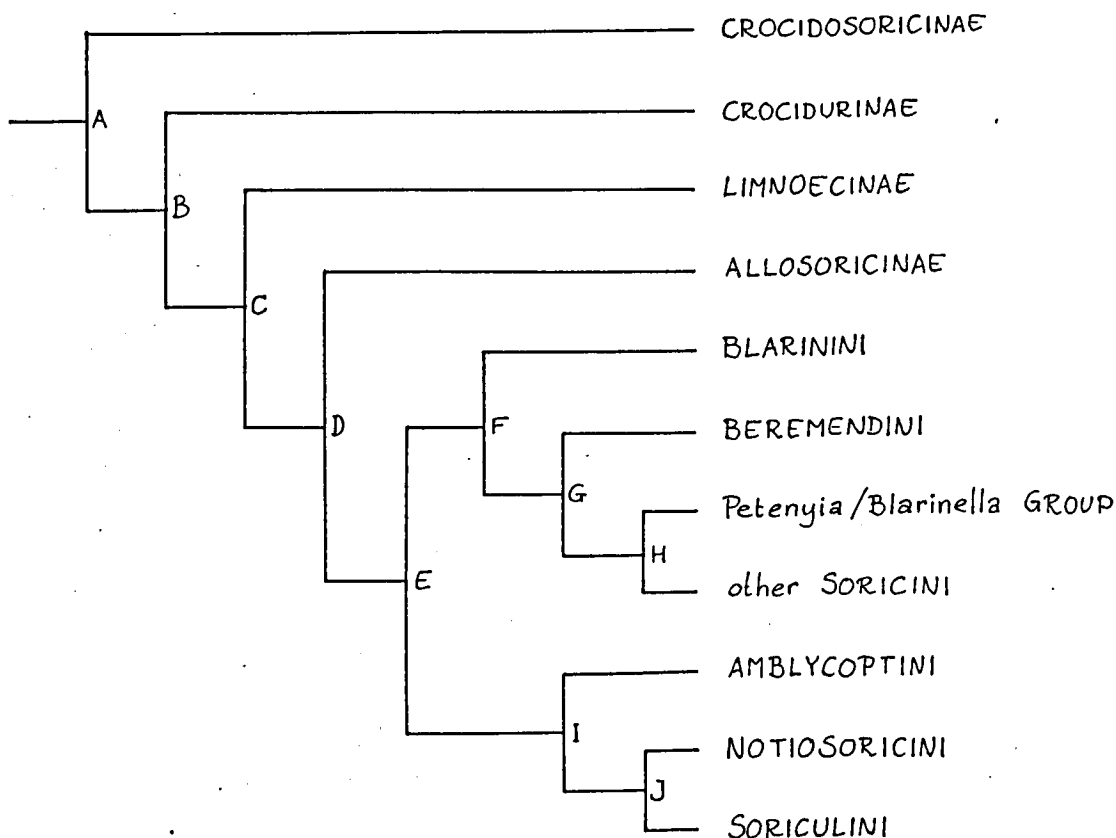


Fig. 17: Mogelijke phylogenetische relatie tussen de verschillende groepen spitsmuizen. De letters bij de splitsingen stellen gemeenschappelijke afgeleide kenmerken voor, deze worden in de tekst uitgelegd.

Fig. 17: Possible phylogeny of the various groups of shrews. The dichotomies, characterized by shared derived characters, are indicated by letters. These are explained in the text.

treden van (morfologische) parallellismen of convergenties bemoeilijkt een goede interpretatie van wat nou een primitief kenmerk is en wat afgeleid. De inbreng van de genetica en van de moleculaire biologie in de reconstructie van afstammingsreeksen is onontbeerlijk en zal zeker nog voor interessante verrassingen kunnen zorgen.

5. PALEOECOLOGIE

Spitsmuizen zijn klein. De kleinste landzoogdieren zijn spitsmuizen: de in het Middellandse Zeegebied levende Etruskische of wimperspitsmuis (*Suncus etruscus*) is het kleinste zoogdier ter wereld: ongeveer 4 cm lichaamslengte en $1\frac{1}{2}$ - 2 gram lichaamsgewicht. Zoiets als het middelste kootje van uw wijsvinger. Die kleine afmeting zou problemen voor het beestje kunnen scheppen, als het niet zou leven in de warme streken van Zuid-Europa.

Om dat te begrijpen moeten we even gaan rekenen. Stelt u zich een dobbelsteentje voor met ribben van 1 cm. De oppervlakte van elk vlakje van de dobbelsteen bedraagt $1 \times 1 \text{ cm} = 1 \text{ cm}^2$. De oppervlakte van dat dobbelsteentje bedraagt $6 \times 1 \text{ cm}^2 = 6 \text{ cm}^2$.

De inhoud bedraagt uiteraard 1 cm^3 . Oppervlakte en inhoud verhouden zich als 6 : 1.

Bij een dobbelsteentje met ribben van 2 cm bedraagt het oppervlak van één vlakje 4 cm^2 en het totale oppervlak $6 \times 4 \text{ cm}^2 = 24 \text{ cm}^2$. De inhoud bedraagt $2 \times 2 \times 2 = 8 \text{ cm}^3$. Oppervlakte en inhoud verhouden zich als $24 : 8 = 3 : 1$.

Met andere woorden: het kleinere dobbelsteentje heeft ten opzichte van de inhoud veel meer oppervlak. Anders gezegd: hoe kleiner een voorwerp, hoe relatief groter het oppervlak ervan is. Dit principe geldt uiteraard niet alleen voor dobbelsteentjes, maar ook voor andere driedimensionale voorwerpen, waaronder zoogdieren. Hoe kleiner het zoogdier, hoe meer oppervlak ten opzichte van inhoud. Via het lichaamsoppervlak vindt afkoeling plaats (gewoon door warmtestraling of d.m.v. verdamping van transpiratievocht). Hoe meer oppervlak, hoe meer afkoeling. Net zoals olifanten moeten opletten voor interne oververhitting, zo moeten spitsmuizen uitkijken voor te snelle afkoeling en daarmee een onherroepelijke dood.

De remedie? Eten, eten en nog meer eten. Want eten is materiaal voor de verbranding in de lichaamscellen en dus voor warmte. Spitsmuizen moeten tegen de klippen op eten om in leven te blijven. Een paar uurtjes zonder eten worden niet overleefd.

In de onderstaande tabel staat de relatie aangegeven tussen het lichaamsgewicht van zoogdieren, en de zuurstofconsumptie van deze zoogdieren (uitgedrukt in milliliters zuurstof per uur per gram lichaamsgewicht). De tabel is, met enige wijzigingen, ontleend aan CHURCHFIELD, 1990.

Soort	lichaams- gewicht (g)	zuurstof- consumptie ml O ₂ /g.h
<i>Sorex</i> sp.	4,8	7,40
<i>Reithrodontomys</i> (harvest mouse)	9,0	2,50
<i>Microdipodops</i> (kangaroo mouse)	15,2	1,80
<i>Rattus</i> (rat)	290	0,87
<i>Felis</i> (kat)	2.500	0,68
<i>Equus</i> (paard)	650.000	0,11

We zien uit deze tabel dat spitsmuizen een relatief zeer hoge zuurstof consumptie bezitten. Dit houdt verband met een hoog metabolisme, dus het in snel tempo verbranden van het genuttigde voedsel, met als doel de produktie van lichaamswarmte. Toch kunnen niet alle spitsmuizen in dit opzicht over één kam worden geschorren. Uit fysiologisch onderzoek is gebleken dat de beide nog levende subfamilies, Crocidurinae en Soricinae, elk een eigen "strategie" bezitten (fysiologisch onderzoek aan fossielen is natuurlijk onmogelijk).

De Soricinae zijn ontstaan, en hebben hun belangrijkste verspreiding, in de noordelijke continenten: Eurazië en Noord Amerika. De Crocidurinae daarentegen zijn vermoedelijk in Afrika ontstaan en kennen ook tegenwoordig nog hun belangrijkste verspreiding in dit continent en in tropisch Azië. Als gevolg van deze verschillende oorsprongsgebieden hebben de beide subfamilies ook een andere fysiologische strategie: de Soricinae hebben een hoger metabolisme, dus een grotere zuurstofconsumptie per tijdseenheid per gram lichaamsgewicht, dan de Crocidurinae.

Door dit hoge metabolisme weten de Soricinae een gemiddelde lichaamstemperatuur van $38,5^\circ \text{C}$ te handhaven; de Crocidurinae hebben een gemiddelde temperatuur van $35,5^\circ \text{C}$ (CHURCHFIELD, 1990).

Als gevolg hiervan zijn de Soricinae in staat om koudere klimaten te verdragen dan de Crocidurinae. Dit is goed te illustreren door b.v. de verspreidingskaartjes te bestuderen van de in Europa levende soorten (bijvoorbeeld in de bekende zoogdiergids van VAN DEN BRINK, 1978).

Tot in het Noorden van Lapland komen Soricinae voor (b.v. de kleine *Sorex minutissimus*). De Crocidurinae daarentegen komen niet noordelijker voor dan globaal de 53e breedtegraad; dat is ongeveer de hoogte van de Waddeneilanden. Dit geldt dan voor het genus *Crociodura*. De kleinere soort *Suncus etruscus*, qua afmeting echter nauwelijks verschillend van de boreale *Sorex minutissimus*, komt nergens noordelijker voor dan de hoogte van Midden-Frankrijk.

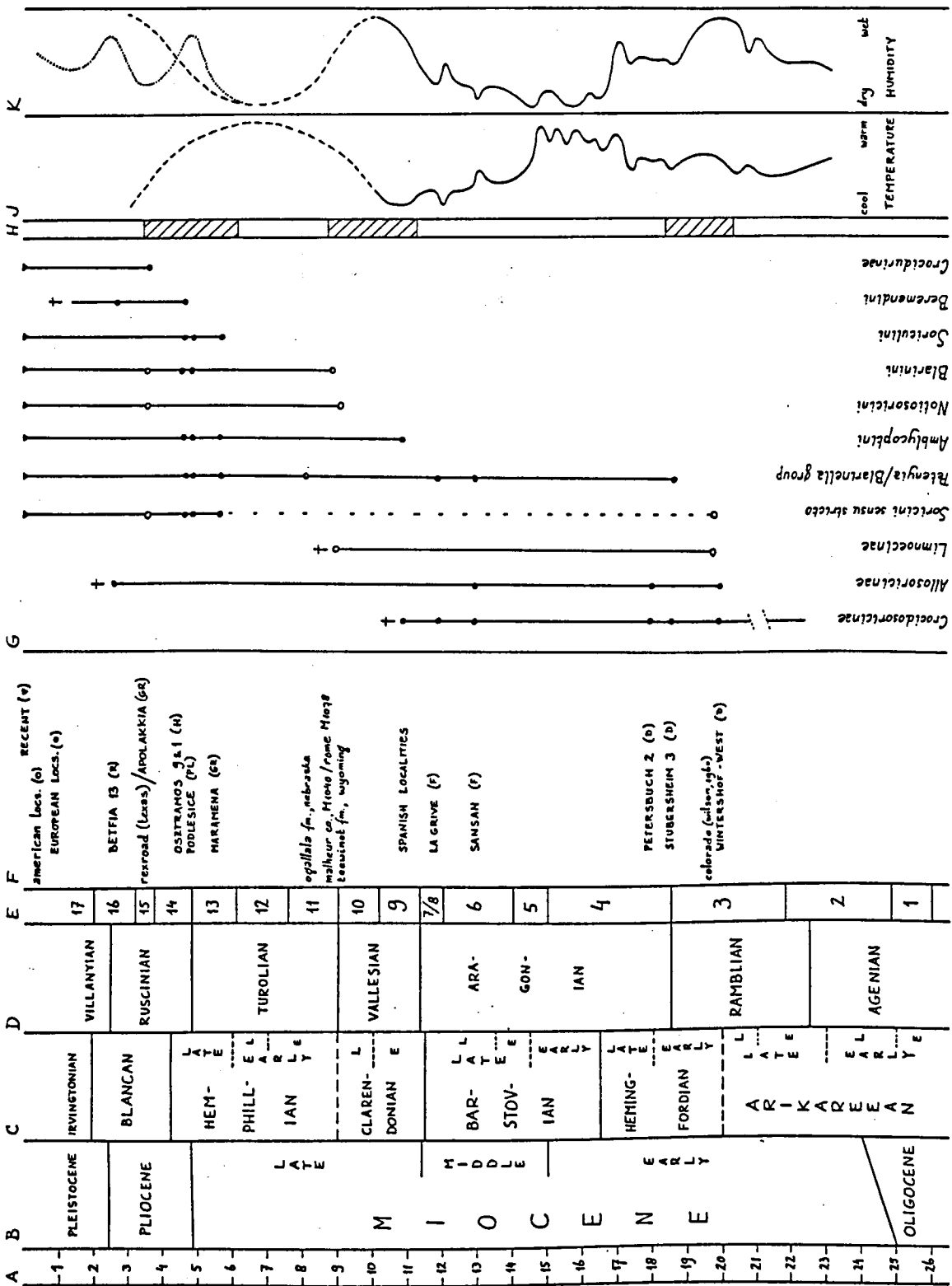


Fig. 18: Kaart van de ranges (verspreiding in de tijd) van de verschillende groepen spitsmuizen, in relatie tot het paleoklimaat. De kolommen geven het volgende weer: A = ouderdom in miljoenen jaren, B = tijdperken, C = Noordamerikaanse continentale zonering, D = Europese continentale zonering, E = MN zones, F = belangrijke vindplaatsen, Amerikaanse vindplaatsen in kleine letters, Europese vindplaatsen in HOOFDLETTERS, G = de ranges van de verschillende groepen, H = perioden met toegenomen soortvorming, J = temperatuur, K = relatieve vochtigheid. Zie de tekst voor verdere uitleg.

Fig. 18: Range chart of the various groups of shrews, in relation to the paleoclimate. Columns denote the following: A = age in million years, B = ages, C = North American continental zonation, D = European continental zonation, E = European MN zonation, F = major localities, American localities in lower cast, European localities in CAPITALS, G = ranges, H = periods of enhanced speciation, J = temperature, K = humidity. See text for further explanation.

Omgekeerd komen de "heetgebakerde" *Sorex*-soorten niet in de tropen voor. Soorten die wel een zuidelijke verspreiding kennen, b.v. in het Middellandse Zee-gebied, komen dan alleen voor in gebieden met voldoende vocht. De enige Soricinae die in echt tropische gebieden voorkomt (*Cryptotis parva* in noordwestelijk Zuid-Amerika) kent een metabolisme als een Crocidurinae, met een lichaamstemperatuur van 35°C (CHURCH-FIELD, 1990).

Op familie-niveau gezien, komen meer soorten spitsmuizen voor in relatief warmere streken. Er komen zes soorten (allemaal Soricinae) voor in Finland; negen soorten (zowel Soricinae als Crocidurinae) in Zwitserland en ruwweg een dozijn soorten (alle Crocidurinae) in veel Afrikaanse landen. Hierbij zal overigens ook een rol spelen het feit dat er een grotere landschapsdifferentiatie optreedt naarmate we zuidelijker komen, zowel wat betreft vegetatie als in temperatuur en vochtigheid, bijvoorbeeld als gevolg van het reliëf. Over het algemeen heeft droogte ook een negatief effect op de spitsmuisverspreiding; er zijn maar weinig soorten die in aride omstandigheden leven. Het is daarbij ook nog van belang te beseffen dat temperatuur en (relatieve) vochtigheid met elkaar in relatie staan: bij een gelijkblijvende hoeveelheid waterdamp leidt een temperatuurstijging tot een dalende relatieve vochtigheid. Ook vriezende omstandigheden doen de relatieve vochtigheid dalen.

Aangezien het klimaat van invloed is op de recente verspreiding van de Soricidae, kunnen we - redenerend vanuit het actualiteitsprincipe - er van uitgaan dat ook het paleoklimaat van vergelijkbare invloed zal zijn geweest op de biogeografie van de verschillende thans uitgestorven soorten en subfamilies.

Iets preciezer gesteld, luidt de hypothese dat warme en vochtige paleoklimaten een gunstige invloed hebben op de fossiele spitsmuisfauna.

Om dit te onderzoeken, is om te beginnen nagegaan wanneer de elf verschillende groepen spitsmuizen die worden onderscheiden zijn ontstaan en - indien ze zijn uitgestorven - wanneer ze zijn uitgestorven. Het resultaat van dit onderzoek wordt in figuur 18 gepresenteerd (uit REUMER, in druk).

In dit figuur wordt uitgegaan van de absolute tijdschaal, in miljoenen jaren, die is weergegeven in kolom A. De standaard onderverdeling van het Tertiair staat in kolom B. Kolom C geeft de Noordamerikaanse zoogdierstratigrafie weer (ontleend aan TEDFORD et al., 1987). De Europese zoogdierstratigrafische indeling staat in kolom D (grotendeels ontleend aan MEIN, 1990 en DE BRUIJN et al., 1992). De in Europa veel gehanteerde MN-zonering (MN betekent Mammalian Neogene) staat in kolom E (hierbij is ook gebruik gemaakt van STEININGER et al., 1990 en van VAN DER MEULEN en DAAMS, 1992). De volgende kolom (F) geeft een selec-

tie van belangrijke Noordamerikaanse en Europese zoogdiervindplaatsen. De Noordamerikaanse zijn met kleine letters geschreven, Europese met hoofdletters. De plaats van de vindplaatsen ten opzichte van de absolute tijdschaal en de stratigrafische kolommen is volgens WOODBURNE et al. (1987) en DE BRUIJN et al. (1992).

Rechts in de tabel van figuur 18 zien we twee klimaatcurves: een temperatuur-curve (kolom J) en een relatieve-vochtigheids-curve (kolom K). De getrokken lijn is getekend naar VAN DER MEULEN en DAAMS (1992), de gestreepte lijn naar DAAMS et al. (1988) en de stippellijn in de vochtigheids-curve naar CALVO et al. (in druk). Met deze twee lijnen krijgen we een aardig beeld van de klimaatontwikkelingen in het Europese Neogeen (Mio-Pliocene). Hoewel ze eigenlijk uitsluitend gebaseerd zijn op onderzoek aan Spaanse knaagdier-fauna's, geven ze een beeld weer dat bevestigd wordt door onderzoek aan volstrekt andere diergroepen en zelfs fossiele planten en ook in andere streken dan Spanje.

De belangrijkste kolom is kolom G. In deze kolom worden de tijdsspannen ("ranges") weergegeven waarin de elf groepen Soricidae leefden. Ieder streepje begint onderaan waar de groep voor het eerst optreedt, en eindigt bovenaan ofwel met uitsterven (kruisje) ofwel de groep leeft nog steeds (driehoekje). Binnen de strepen geven zwarte punten het voorkomen in een Europese vindplaats aan, en open cirkeltjes het voorkomen in een Amerikaanse vindplaats.

Na bestudering van de ranges valt op dat alle ontstaansmomenten en vrijwel alle uitstervingsmomenten zich concentreren in een drietal perioden. Deze zijn in kolom H met arceringen aangegeven. Wanneer nu kolom H wordt vergeleken met de klimaatcurven in de kolommen J en K, dan valt op dat de drie gearceerde perioden samenvallen met momenten dat het klimaat nogal vochtig is. Met de temperatuur valt zo'n overeenkomst niet duidelijk aan te geven. Daarmee lijkt de hypothese voor een deel bevestigd, nl. dat een vochtig klimaat gunstig is voor de ontwikkeling van (fossiele) spitsmuizen. Er ontstaan dan nieuwe groepen!

Paleoecologische informatie is ook vaak te halen uit het bestuderen de biogeografie en/of van verspreidingskaartjes. Daar kan ik hier enkele voorbeelden van geven. De eerste is de verspreiding van de subfamilie Crocidosoricinae gedurende het Mioceen. De figuren 19a en 19b geven de verspreiding aan van deze subfamilie in respectievelijk het vroeg Mioceen en het midden Mioceen. (In het tweede deel van dit artikel, bij de behandeling van de groepen zal ik nader op deze kaartjes en op de manier waarop ze tot stand zijn gekomen terugkomen).

Het vroeg Mioceen (figuur 19a) vertoont de grote bloei-periode van de Crocidosoricinae. De periode, met MN zones 1 t/m 4 (zie figuur 18, kolom E) laat een enorme

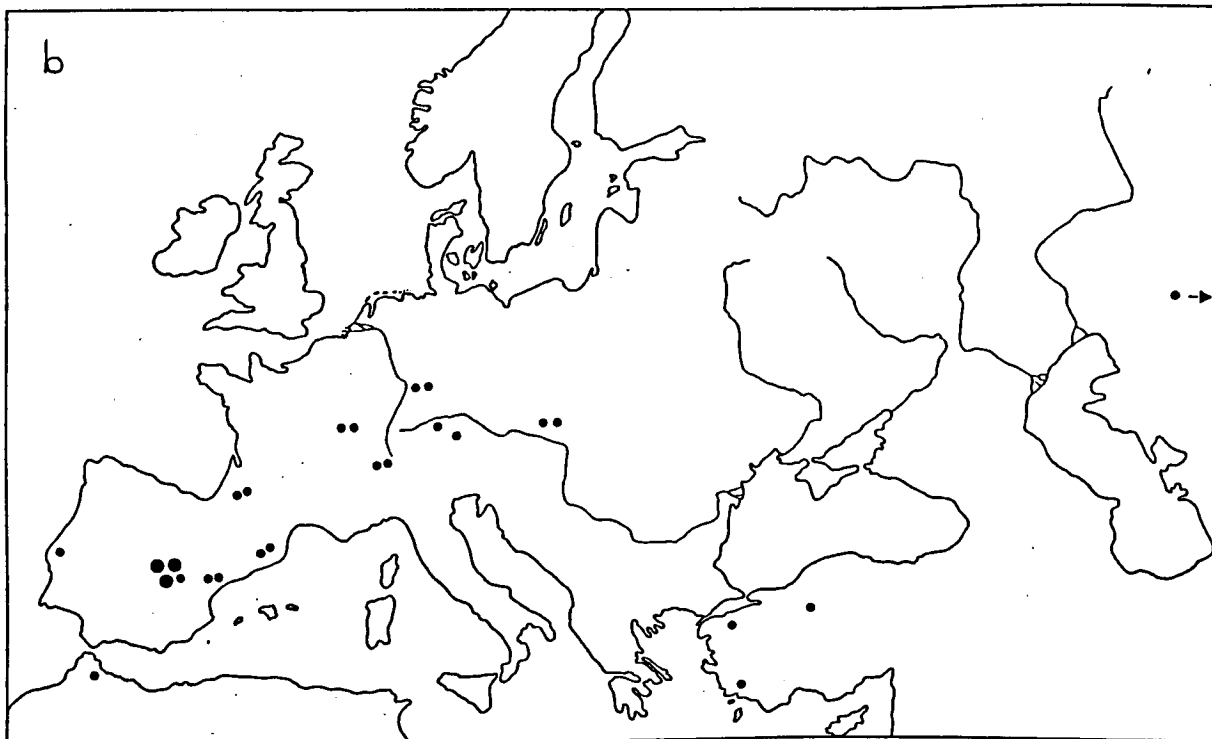
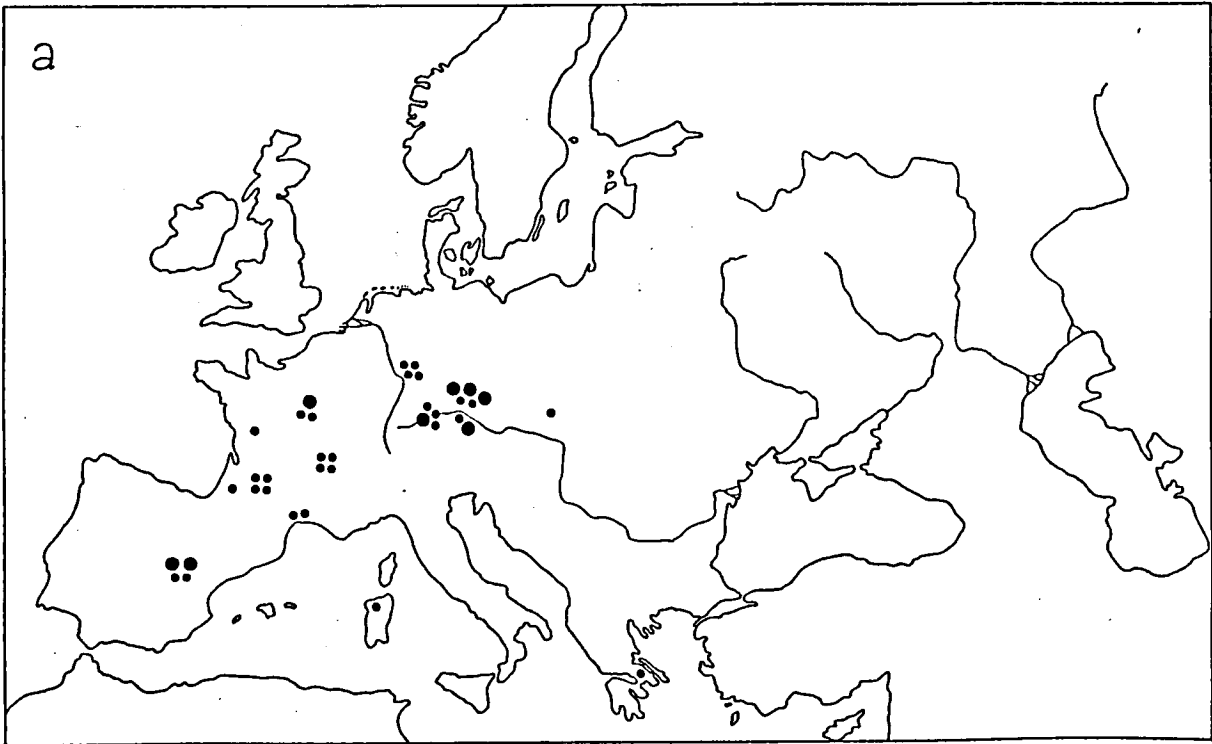


Fig. 19: Verspreidingskaarten van de subfamilie Crocidosoricinae in het vroeg Mioceen (kaartje a) en het midden Mioceen (kaartje b).
 Fig. 19: Distribution maps of the subfamily Crocidosoricinae during the early Miocene (map a) and during the middle Miocene (map b).

proliferatie zien van deze spitsmuizen, zowel wat betreft de geografische verspreiding als wat betreft de taxonomische diversiteit. Het zwaartepunt van de verspreiding bevindt zich in Midden Europa en Frankrijk, met losse vondsten in Griekenland, Sardinië en ook een redelijk aantal in Spanje.

Tijdens het midden Mioceen (MN zones 5-8) is de geografische verspreiding wat groter geworden, met vondstmeldingen uit o.a. Turkije en Marokko. Figuur 19b laat zien dat het zwaartepunt van de verspreiding zich eerder in Spanje bevindt dan in Centraal Europa.

Dan, met het begin van het laat Mioceen (MN zones 9-13), is de subfamilie Crocidoloricinae vrijwel geheel verdwenen. Ik heb daar hier geen kaartje van, maar volsta met de opmerking dat er drie vondstmeldingen uit Spanje bekend zijn.

Wanneer we weer even de klimaatscurves van figuur 18 bestuderen, zien we een behoorlijke temperaturodaling vanaf MN5. Deze afkoeling valt samen met de grens tussen vroeg en midden Mioceen zoals die hier wordt gehanteerd. Het ligt daarom voor de hand te veronderstellen dat het zich in zuidwaartse richting verplaatsen van de belangrijkste verspreidingscentra van de Crocidoloricinae rond deze grens ten minste voor een deel veroorzaakt is door klimaatverslechtingen.

Een tweede periode van afkoeling trad op aan het begin van MN9, en leidde tot temperaturen die koeler waren dan tot dan toe hadden bestaan. Deze afkoeling viel samen met een toename van de relatieve vochtigheid. De Crocidoloricinae zijn vrijwel geheel verdwenen in MN9. Ook hier kan worden verondersteld dat dit uitsterven in elk geval voor een deel werd veroorzaakt door de afkoeling.

Een tweede voorbeeld is de zuidwaartse "trek" van het geslacht *Episorculus*: in het Ruscinien noordelijk tot in Polen voorkomend, en tijdens de klimaatverslechting van het Pleistoceen zich geleidelijk terugtrekkend tot relictvoorkomens op enkele Middellandse Zee-eilanden (het geslacht *Nesiotites*, zie REUMER, 1984 en deel 2 van dit artikel).

Nog een voorbeeld, ook uit REUMER (1984), is het feit dat het warmte-minnende genus *Crocidura* tijdens het Eemien (= Riss-Würm Interglaciaal, dus een relatief warme periode) tot in Engeland voorkwam en er vervolgens tijdens het Weichselien (= de Würm glaciatie) weer uit is verdwenen. Men kan zich voorstellen dat soorten in connectie met de noord-zuidwaartse beweging van klimaats- en vegetatiegordels bepaalde bewegingen vertonen. Hoewel het huidige klimaat van zuidelijk Engeland het voorkomen van *Crocidura* zeker zou toestaan, heeft echter de vorming van het Kanaal (Nauw van Calais) een hernieuwde vestiging in Engeland verhinderd. Verder dan de Kanaal-eilanden is het geslacht niet meer gekomen.

CATZEFLIS (1984) beschreef een vierde voorbeeld. Hij veronderstelde dat de soort *Crocidura suaveolens* tijdens het Eemien in Europa binnendrong en dat deze soort vervolgens tijdens het Weichselien gedwongen werd zich in drie zuidelijke refugia terug te trekken. Dit waren Zuid-Italië, de zuidelijke Balkan en Klein-Azië. Deze drie populaties leefden een tijdlang van elkaar gescheiden en hebben zich enigszins gedivergeerd tijdens deze isolatie. Op die manier verklaart Catzefflis het feit dat de huidige *C. suaveolens* een morfologisch en biochemisch polymorfe soort is.

Een geheel ander voorbeeld zijn de gebeurtenissen rond de Pliocene/Pleistoceen grens. Hoewel er nogal veel discussie is omtrent de positie en de datering van deze P/P grens, ga ik hier uit van een P/P grens die min of meer nauwkeurig te correleren valt aan de Ruscinien/Villányien grens (zoogdier-stratigrafie), aan de Reuverien/Pretiglien grens (Noordzeebekken-stratigrafie), en aan de pollen zones PII/PIII uit het Mediterrane gebied; de ouderdom van de grens is ca. 2,4 - 2,5 miljoen jaar.

Er is veel literatuur over een intensieve afkoeling rond deze tijd: bijvoorbeeld in Nederlandse pollen, Franse pollen, kalkig nannoplankton, planktonische foraminiferen, ijsbergen in de noordelijke Atlantische én Stille Oceaan (voor literatuurbronnen zie REUMER, 1989). Ook in spitsmuisfauna's is een plotselinge verarming waar te nemen rond de Ruscinien/Villányien grens. Vroege Ruscinien-vindplaatsen hebben vaak zes tot acht soorten Soricidae in zich en in het Late Ruscinien is een aantal boven de 10 niet ongewoon: Weze 1 (Polen) heeft 13 soorten, Csarnóta 2 (Hongarije) heeft 12 soorten, en Osztramos 7 (ook Hongarije) bevat zelfs 15 soorten spitsmuizen!

De eropvolgende vindplaatsen uit het Villányien zijn veel armer: Beremend 5 en 11 (Hongarije) bevatten elk 4 soorten, evenals Tegelen. Rebielice (Polen) en Osztramos 3/2 (Hongarije) bevatten 5 soorten en Villány 3, de type lokaliteit van het Villányien, heeft 6 soorten opgeleverd (REUMER, 1989).

Er is kennelijk een grote verarming opgetreden omtrent de P/P grens. Niet alleen daalde de diversiteit, vele soorten en geslachten stierven uit. Het paleoklimaat van het Ruscinien (Pliocene) was gunstig voor een radiatie van soorten, maar vervolgens veroorzaakte de wereldwijd optredende klimaatverslechting van ca. 2,5 miljoen jaar geleden een grote achteruitgang.

In al deze voorbeelden is de verspreiding van spitsmuizen in relatie gebracht tot het paleoklimaat, hetgeen uiteraard een belangrijk aspect is van de paleoecologie. Maar daarmee zijn we er nog niet. Uiteindelijk is het doel om van elke willekeurige soort te weten wat de specifieke ecologische preferenties zijn geweest, om zo het voorkomen van deze soort in een breder kader te kunnen plaatsen.

Daartoe staat ons een aantal instrumenten ter beschikking:

- a. het actualiteitsprincipe
- b. de morfologische benadering
- c. de faunistische benadering
- d. de facies benadering

Op deze vier benaderingswijzen wil ik hier nog kort ingaan.

ad a. Soorten die in fossiele associaties worden aangetroffen hebben dikwijls verwante soorten die thans nog bestaan, of ze bestaan zelf nog (zoals b.v. *Sorex minutus*). In zo'n geval kunnen we bepaalde ecologische parameters die van de levende vormen bekend zijn extrapoleren naar de fossiele vorm. Uiteraard kan dit alleen geschieden als de levende en de fossiele vormen die we vergelijken én nauw verwant zijn én morfologisch sterk gelijkend. Het actualiteitsprincipe kan zowel op soorten worden toegepast, als ook op hogere taxonomische eenheden (b.v. geslachten of tribus).

ad b. Bij de morfologische benadering gaan we ervan uit dat een bepaalde leefwijze wordt weerspiegeld in een bepaald morfologisch kenmerk. Een goed voorbeeld is de zg. exoedaenodontie, een toestand van het gebit die een aanpassing is aan het eten van slakken. Exoedaenodonte tanden zien er "bol" uit, hebben de vorm van opgeblazen, bolle elementen. Dit verschijnsel is o.a. aangetroffen bij malacophage (= slakketende) vissen, bij reptielen en bij zoogdieren.

Bij de Soricidae kan een exoedaenodont gebit in een meer of minder uitgesproken vorm o.a. worden aangetroffen bij de geslachten *Deinsdorfia*, *Drepanosorex*, *Dimylosorex*, *Macroneomys* en *Amblycoptus* (zie REUMER, 1984). Dergelijke spitsmuizen moeten zich dus (tenminste gedeeltelijk) hebben gevoed met slakken. Slakken zijn voornamelijk actief onder vochtige omstandigheden, b.v. na een regenbui of in de strooisellaag op de bodem. Als we dit gegeven combineren met de wetenschap dat spitsmuizen bijna constant moeten eten om niet te verhongeren, kan de conclusie worden getrokken dat de aanwezigheid van spitsmuizen met een exoedaenodont gebit een aanwijzing is voor een vochtig milieu, b.v. een vochtig bos, een moerasgebied of zelfs open water.

ad c. Bij de faunistische benadering kijken we niet alleen naar de diergroep waar we mee bezig zijn (in ons geval dus Soricidae), maar naar de volledige associatie aan zoogdieren, overige gewervelden en eventueel zelfs ongewervelden die in een vindplaats wordt aangetroffen. In het Limburgse Tegelen is niet alleen de (lichtexoedaenodonte en dus vermoedelijk vochtminnende) *Sorex (Drepanosorex) praeearaneus* aangetroffen, maar vinden we b.v. ook bevers, watermollen en resten van vissen, zoetwaterslakken en zelfs resten van water-

moerasplanten. Op deze wijze is vaak een adequate milieu-reconstructie te maken.

ad d. Tenslotte kan ook de facies (de aard van de sedimenten) een indicatie opleveren van het paleo-milieu. Vinden we de fossielen in een rivierafzetting? of in een grot of karstspleet met terra rossa opvulling? Daar liggen verschillende milieuomstandigheden aan ten grondslag.

Wat we natuurlijk meestal doen, is indicaties over het paleoklimaat proberen te verkrijgen uit niet één, maar meerdere van deze methoden. Wanneer verschillende methoden een vergelijkbaar resultaat opleveren, wordt de betrouwbaarheid van de reconstructie groter. Toch moet altijd voor complicaties worden uitgekeken. Eén zo'n complicatie kan optreden doordat veel fossiele associaties van kleine zoogdieren (vooral knaagdieren en insecteneters) zijn ontstaan als resultaat van vogelpredatie. Uilen (en ook andere roofvogels, maar vooral uilen zijn hier van belang) vangen grote hoeveelheden kleine zoogdieren, waarvan de onverteerde resten in de vorm van braakballen worden achtergelaten. Dit gebeurt/gebeurde dikwijls in grotten, rotsspleten, en dergelijke, waar dikke pakketten met zoogdierresten kunnen accumuleren. Uilen zijn vogels en hebben dus de gewoonte om te vliegen. Zij verzamelen hun prooidieren in een vaak omvangrijk gebied. Dientengevolge kunnen de gefossiliseerde restanten zich op kilometers afstand bevinden van de plek waar het zoogdier oorspronkelijk leefde. Ook is het op die manier mogelijk dat zoogdierresten afkomstig van verschillende biotopen op één plaats tesamenkomen.

Iets dergelijks kan optreden bij zoogdierresten gevonden in rivierafzettingen: kadavers kunnen zijn aangespoeld na een langdurig transport stroomafwaarts en dus ook niet afkomstig zijn uit de directe omgeving van de plaats van sedimentatie.

We betreden hier het terrein van een andere wetenschap, nl. de taphonomie, die bestudeert hoe en waarom associaties van fossielen tot stand zijn gekomen.

6. BIOGEOGRAFIE

CHURCHFIELD (1990) geeft in haar boek een verspreidingskaartje van de hogere spitsmuis-taxa. Ze hanteert daarbij echter de verouderde taxonomische indeling van REPENNING (1967), waardoor een wat ongenueanceerd beeld ontstaat. Het hierbij gereproduceerde figuur 20 is weliswaar grotendeels gebaseerd op CHURCHFIELD (1990), maar gebruikt de moderne taxonomie, waardoor we een lichtelijk gedifferentieerder beeld krijgen.

Zo zijn de spitsmuizen uit Repenning's tribus *Neomyini* niet meer over twee continenten (Eurazië en Noord-Amerika) verspreid. REPENNING (1967) hanteerde dit tribus als een soort taxonomische prullebak, waarin veel nauwelijks verwante geslachten bijeen waren geveegd.

In Amerika vinden we het endemische tribus Notiosoricini; in Eurazië de Soriculini en, als aparte groep, de Amblycoptini.

Ook duidelijk zichtbaar is het hiervoor besproken gegeven dat de subfamilie Soricinae een veel noordelijker verspreiding kent dan de Crocidurinae. De zeer noordelijke gebieden (Canadese eilanden, Groenland, IJsland, Nova Zembla en Noord-Siberië) zijn spitsmuisloos vanwege de te koude klimaatsomstandigheden; Australië vanwege de onbereikbaarheid en Zuid-Amerika omdat kennelijk de Panamese landengte - ondanks de opening ervan ca. 3,2 miljoen jaar geleden - een te grote barrière vormde.

Het kaartje geeft echter uiteraard een beeld van de huidige verspreiding; in het verleden zijn hierin grote verschuivingen opgetreden.

De Blarinini bijvoorbeeld, die op het kaartje de indruk wekken een Amerikaans endemisch tribus te vormen, zijn fossiel uit heel Eurazië bekend en vormen in Noord-Amerika dus een relict voorkomen.

De Crocidurinae kwamen tot ca. 2,5 miljoen jaar geleden in Europa niet voor, waarschijnlijk is ook hun verspreiding in Azië (deels) van relatief jonge datum.

Tenslotte is de indruk die uit het kaartje van CHURCHFIELD (1990) kan ontstaan, nl. dat de Soricini twee gescheiden arealen bewonen (Eurazië en Noord-Amerika) weggenomen door de tekening niet links en rechts bij de Beringstraat te laten ophouden, maar juist midden in de Atlantische oceaan. Er is bij de Soricini nl. sprake van één nondisjunct (ononderbroken) verspreidingsgebied, dat geheel Eurazië en Noord-Amerika omvat.

7. SPITSMUIZEN IN NEDERLAND

Zoals al in de inleiding geschreven, komen tegenwoordig zes soorten spitsmuizen in Nederland voor. Deze soorten zijn uiteraard niet allemaal tegelijkertijd in ons land gearriveerd (maar wanneer wél, weten we meestal niet). Ook zijn er in Nederland fossiele spitsmuissoorten gevonden die thans zijn uitgestorven. Voor de meeste van die soorten is nog onbekend wanneer ze hier kwamen en wanneer ze weer verdwenen. Hier ligt nog zeer veel onderzoek braak! Zelfs in 1950 - de datum van verschijning van FLORSCHÜTZ en VAN DER VLERK's "Nederland in het IJstijdvak" (1950) - was nog geen enkele spitsmuis uit een Nederlandse vindplaats beschreven. De situatie is nu wel iets beter, maar in detail weten we nog vrijwel niks.

De langst in Nederland levende soort is de dwergspitsmuis, *Sorex minutus* L., 1766. Deze soort, die al vanaf het laat Pliocen in Europa bekend is, kwam bij ons al voor in het vroegste Pleistoceen en is o.a. in Tegelen gevonden (REUMER, 1984). De soort is dan ook te verwachten in vrijwel alle vindplaatsen van Kwartaire fossiele zoogdieren in ons land. Toch is *S. minutus* behalve

uit Tegelen en Brielle slechts bekend uit Belvédère 4 (Saalien; VAN KOLFSCHOTEN, 1985), zie figuur 21.

Andere soorten in het vroeg Pleistoceen zijn *Sorex (Drepanosorex) praeearanus* en een mogelijk andere *S. (Drep.)* soort; *Petenya hungarica* en *Beremendia* (cf.) *fissidens*. Deze taxa komen niet in jongere sedimenten voor dan van vroeg Pleistocene ouderdom. In één late vroeg Pleistocene vindplaats is *Sorex araneus* gemeld; dit is echter een voorlopige melding uit Zuurland-2, fauna 5, een nog eigenlijk onbestudeerde fauna (VAN KOLFSCHOTEN, 1988). Deze soort komt vanaf dan veelvuldig voor en is ook thans nog zeer algemeen. Van de vele andere uit vroeg en midden Pleistocene vindplaatsen in centraal Europa beschreven *Sorex*-soorten is tot nu toe niets in Nederland gevonden (geheel los van de vraag of al die soorten geldig zullen blijken te zijn).

Vanaf het Saalien worden waterspitsmuizen van het genus *Neomys* gevonden, ze zijn in de literatuur als *N. fodiens*, *N. cf. fodiens* of *N. sp.* gemeld. Het is tegelijkertijd onbekend of de uit Engeland beschreven soorten *N. newtoni* en *N. browni* in Nederland voorkwamen, zo ook dit al geldige soorten zijn.

Tenslotte zijn fossiele *Crocidura*'s bekend uit twee vindplaatsen van het warme Bantega-interstediaal (Saalien: Fransche Kamp II en Belvédère 4; VAN KOLFSCHOTEN, 1988). Vreemd genoeg zijn er nog geen meldingen uit vindplaatsen van Eemien ouderdom. Er hebben toen vrijwel zeker *Crocidura*'s in Nederland geleefd, alleen al omdat er tegelijkertijd in Engeland wél vertegenwoordigers van dit geslacht voorkwamen. De huidige twee soorten, *C. russula* en *C. leucodon* zijn echter pas na het Weichselien in Europa binnengedrongen, dus het ligt niet voor de hand te verwachten dat juist deze soorten fossiel worden aangetroffen. Wanneer er Eemien *Crocidura*'s worden gevonden, moeten dit óf verwanten zijn van *C. suaveolens*, óf nazaten van de vroeg Pleistocene *C. kornfeldi*.

Nog veel opvallender is ons gebrek aan kennis, wanneer we de bekende soorten en vindplaatsen in een stratigrafische kolom samenvatten. Dit is in figuur 21 gebeurd. Tegelen en Brielle zijn van Tiglien / vroeg Eburonien ouderdom: vroeg Pleistoceen. Vervolgens treedt een kolossaal gat op, bestaande uit het Waalien, het Menapien, het Bavelien, het Cromerien en het Elsterien. Toch geen onaanzienlijk deel van het Pleistoceen! De spitsmuizen die dan volgen zijn van Saalien ouderdom. Het hele tussengebied is tot nu toe in de literatuur feitelijk spitsmuisloos, een situatie die de werkelijkheid niet kan zijn.

Er is wel degelijk materiaal. O.a. de materialen uit de boringen van Zuurland en van de Maasvlakte kunnen in potentie een deel van deze lacune opvullen. Ze zijn echter nog maar zeer voorlopig en dus onbetrouwbaar beschreven. Kortom: wat voor spitsmuizen zaten er in Nederland tussen Brielle en Neede?

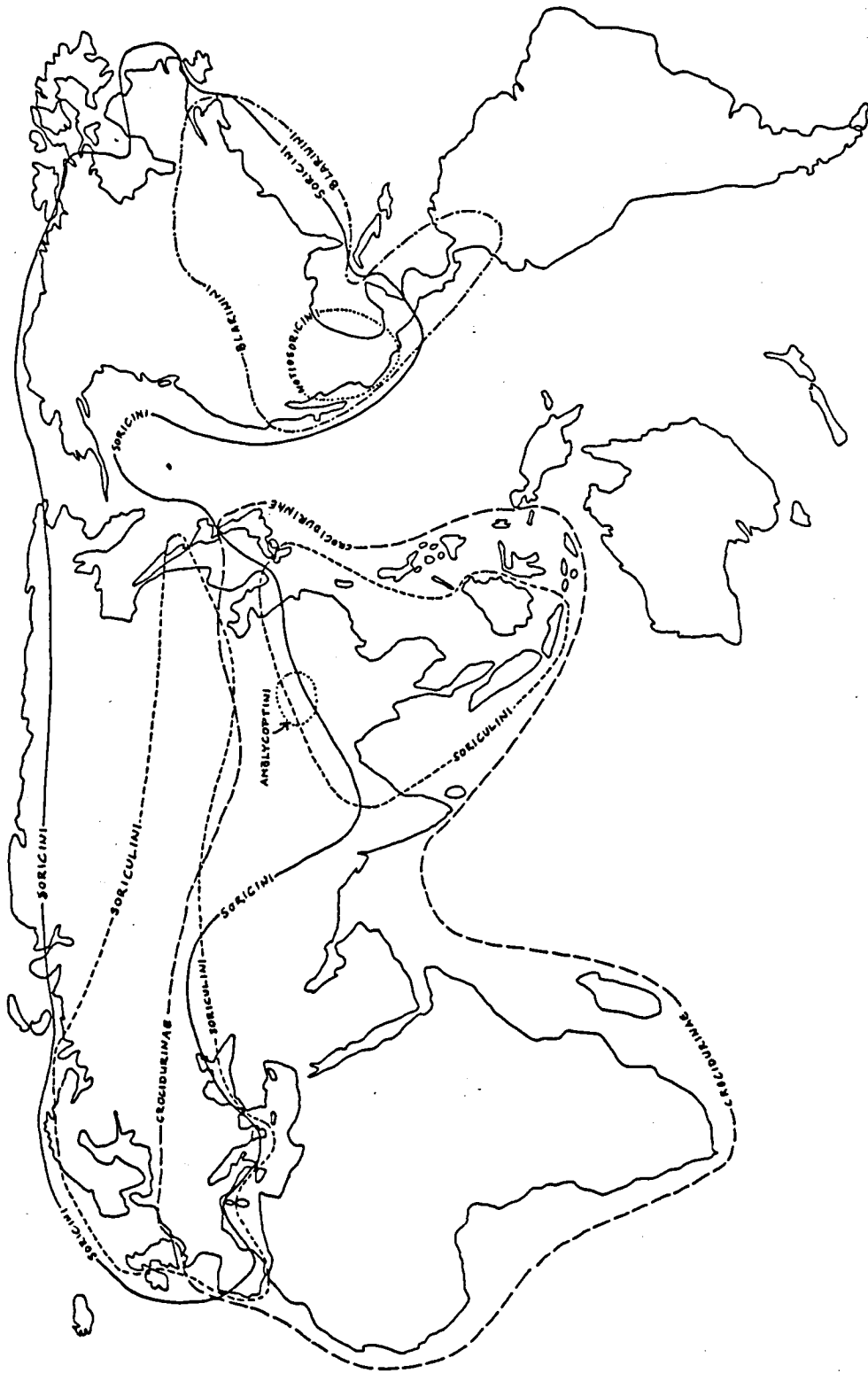


Fig. 20: Verspreidingskaart van de levende groepen spitsmuizen. De subfamilie Crocidurinae komt voor in Afrika en in het zuidelijk deel van Eurazië; het tribus Soricini heeft als enige groep nog een Holarctische verspreiding; de Soriculini zijn in het grootste deel van Eurazië te vinden; de Amblycoptini hebben een relictverspreiding in centraal Azië; de Blarinini hebben een relictvoorkomen in Noord-Amerika; de Notiosoricini komen alleen voor in het warmere deel van Noord-Amerika. Als gevolg van de projectiemethode is de Stille Oceaan kleiner dan in werkelijkheid.

Fig. 20: Distribution map of the extant groups of Soricidae. De subfamilie Crocidurinae is found in Africa and in the southern half of Eurasia; the tribe Soricini is the only group that still has a Holarctic distribution; the Soriculini are found in the larger part of Eurasia; the Amblycoptini survive as a relict in central Asia; the Blarinini live as a relict in North America; the Notiosoricini are found only in the warmer parts of North America. Due to the followed method of projection, the Pacific Ocean looks smaller than it should be.

Het zal verder duidelijk zijn dat de vondsten van Pleistocene spitsmuizen in Nederland slechts een fractie vormen van de vormenrijkdom die in de rest van Europa wordt aangetroffen. Dit betekent dat het goed mogelijk is dat nog voor Nederland nieuwe soorten worden gevonden. Te denken valt aan geëvolueerde *Sorex* (*Drepansorex*) soorten en aan *Dimylosorex*, aan *Episoriculus gibberodon*, aan *Blarinoides mariae* en wellicht aan *Deinsdorfia*-soorten. Ook de aanwezigheid van *Crocidura kornfeldi* in het vroeg Pleistoceen lijkt niet onmogelijk.

Op al de hier gestelde vragen moet een antwoord te vinden zijn. Daarvoor zijn drie randvoorwaarden nodig: nieuwe vindplaatsen (en een herwaardering van sommige bekende); meer en beter materiaal; en vooral ook veel goede wil.

Er zal dus veel verzameld moeten worden, waarbij van belang is dat vooral op kleine zoogdier-resten wordt gelet.

8. DE EVOLUTIE GAAT DOOR

Evolutie is niet iets uit een ver verleden. Het is een proces dat continue aangrijpt op de biologische (genetische, morfologische) constitutie van soorten. Dat evolutie ook vandaag de dag doorwerkt, en dat er hier en daar duidelijk sprake is van soorten-in-wording, ligt niet meer binnen het werkterrein van de (zoogdier)paleontoloog, maar binnen dat van genetici en moleculair biologen.

Een relaas over de evolutie van de Soricidae, dat voor het overgrote deel een paleontologisch relaas is, zou niet compleet zijn zonder ook aandacht te besteden aan de genetische kanten van de evolutie, zoals die bij de recent levende spitsmuizen kunnen worden waargenomen. Niet alleen is dat van belang omdat de evolutie ook binnen de Soricidae gewoon doorgaat, maar vooral ook omdat alle hiervoor aan de hand van fossielen beschreven evolutionaire fenomenen een genetische achtergrond bezitten.

In het voorafgaande hebben we gezien dat de spitsmuizen een aantal bloeiperiodes achter de rug hebben. Ook in het tweede deel van dit artikel kom ik daar ruimschoots op terug. De subfamilie Crocidosoricinae was vooral in het vroeg Mioceen ruim vertegenwoordigd. De Soricinae, met hun sterke differentiatie in tribus, kenden vooral in het Pliocceen een grote vormenrijkdom. Tegenwoordig zijn de Afrikaanse Crocidurinae enorm geprolifereerd, en kent ook het Holarctische geslacht *Sorex* een groot aantal - vaak nauw verwante - soorten. Het is vooral in *Sorex* dat de voortgaande evolutie kan worden gedemonstreerd. Daartoe is de laatste decennia veel genetisch, cytotaxonomisch, onderzoek verricht. In dergelijk onderzoek worden celkweken gemaakt van bloedcellen of andere eenvoudig te kweken cellen, of men maakt preparaten van cellen die zich normaliter in het lichaam vaak delen, b.v. beenmergcel-

len of cellen uit testikels. Met behulp van bepaalde kleurtechnieken kunnen in zich delende cellen de chromosomen zichtbaar worden gemaakt. De studie van deze chromosomen, van hun aantal, hun vorm en hun banderingspatronen (die met bepaalde kleurings-technieken zichtbaar gemaakt kunnen worden) levert belangwekkende gegevens op die in de taxonomie en in de reconstructie van afstammingsbruikbaar zijn. Het chromosoomaantal en -patroon (het karyotype) is in principe per soort een vast kenmerk. Zo heeft de mens 46 chromosomen van typerende afmeting en vorm: 23 afkomstig van de moeder en 23 van de vader. Omdat bij organismen die ontstaan zijn uit de versmelting van een eicel en een zaadcel twee sets chromosomen voorkomen is - in principe - altijd sprake van een even aantal chromosomen: $2n$, waarbij n het aantal chromosomen is in de afzonderlijke eicel en zaadcel.

De Zwitserse onderzoeker BOVEY (1948, 1949) komt al vroeg tot de ontdekking dat er met *Sorex* iets vreemds aan de hand is. Hij beschrijft - op een moment dat de cytotaxonomie nog in de kinderschoenen staat - het chromosoomaantal van *Sorex araneus*, samen met dat van enige andere Insectivora en enkele vleermuizen. Zijn materiaal bestaat uit twee uit Zwitserland afkomstige mannetjes, die beide een aantal van $2n = 23$ chromosomen blijken te bezitten. Een oneven aantal dus! Daarvan vormen er 2 maal 10 paren, en dan zijn er nog drie losse "heterochromosomen". Omdat hij niet over vrouwtjes beschikte, kon Bovey niet vaststellen of zijn mannetjes een chromosoom meer of juist één minder hadden dan vrouwelijke dieren. In 1956 komt Sharman met de oplossing van dit probleem. Deze Engelse onderzoeker bestudeerde 4 mannetjes en 2 vrouwtjes uit Engeland en Noord Wales en kwam tot de conclusie dat de vrouwtjes een chromosoom minder hebben: er is sprake van een XY₁Y₂-XX systeem van geslachtschromosomen (in plaats van het normale XY-XX systeem dat we meestal bij zoogdieren aantreffen). Feitelijk bestaan de bij de mannetjes aangetroffen Y₁Y₂ chromosomen uit een paar niet-geslachtschromosomen, waarvan op één ervan het eigenlijke Y-chromosoom is vastgehecht door middel van fusie tussen die twee chromosomen.

Dit laatste verschijnsel, nl. fusie tussen chromosomen, blijkt bij *Sorex* een vaker voorkomend fenomeen. Al in 1957 worden bij Engelse *S. araneus* aantallen chromosomen gevonden die variëren van 22 tot 27. Deze aantallen worden al spoedig ruimer; in 1964 zijn getallen tussen 20 en 31 bekend. Er is dan sprake van 10 kleine chromosomen die tot 5 grote kunnen fuseren (hetgeen de theoretische mogelijkheid van $3^5 = 243$ verschillende karyotypen oplevert). Het eind lijkt zoek.

Wel heeft de Zwitser Meylan ontdekt dat er twee typen te onderscheiden zijn: type A met een constant chromosoomaantal van 23 (vrouwtjes) en 22 (mannetjes); en type B met de grote variatiebreedte waar ik hierboven over schreef.

HOLOCEEN WEICHSELIEN		Maasvlakte - III	5, 6
EEMIEN			
SAÄLIEN	Rhenen Belvédère Fransche Kamp		6? 4,5,6,7 5,7?
HOLSTEINIEN	Neede		5
ELSTERIEN			
CROMERIEN		Maasvlakte - I Zuurland - 5	2,8 5,8
BAVELIEN			
MENAPIEN			
WAALIEN		Zuurland - 7 Zuurland - 8	3? 3
EBURONIEN			
	Brielle		1,3,4
		Zuurland - 9	9,9
	Tegelen		1,2,3,4
TIGLIEN		Zuurland - 11	3
PRAETIGLIEN			

Fig. 21: Overzicht over de Nederlandse vindplaatsen van fossiele spitsmuizen, hun stratigrafische context en de erin gevonden fauna. De vindplaatsen in de linker kolom zijn goed bestudeerd; die in de middelste kolom zijn slechts provisorisch bestudeerd. De nummers in de rechterkolom corresponderen met de volgende soorten:

- 1 = *Beremendia fissidens*
- 2 = *Petenya hungarica*
- 3 = *Sorex (Drepanosorex) praeareneus*
- 4 = *Sorex minutus*
- 5 = *Sorex araneus*

- 6 = *Neomys fodiens* / *N.* sp.
- 7 = *Crocidura leucodon* / *C.* sp.
- 8 = *Sorex (Drepanosorex)* sp.
- 9 = indet.

Fig. 21: Summary of the Dutch localities in which fossil shrews have been found, their stratigraphical context and their faunal content. The localities in the left hand column have been properly studied; those in the central column have only been provisionally studied. The numbers in the right hand column refer to the shrew species that are named above.

Type B blijkt de echte bosspitsmuis *Sorex araneus* te zijn. Type A is een aparte soort, die aanvankelijk *S. gemellus* werd genoemd, maar die thans bekend is onder de naam *S. coronatus*. In het Nederlands heeft men dit dier (zie LANGE et al., 1986) de naam beemdspitsmuis gegeven. *S. araneus* en *S. coronatus* zijn zeer nauw verwant en het resultaat van een betrekkelijk recente speciatie. Men vermoedt dat gedurende het Weichselien de *Sorex* populatie opgesplitst raakte en dat daardoor soortsvorming kon optreden. Aan de andere kant is ook sympatrische soortsvorming niet uit te sluiten (dat is soortsvorming waarbij geen sprake is van geografische isolatie).

In Nederland en langs een brede strook in Duitsland en Zwitserland komen *S. araneus* en *S. coronatus* sympatrisch voor; het onderscheid tussen beide soorten aan de hand van schedel- en kaakmateriaal is mogelijk, maar moeilijk, en dan alleen bij recent materiaal. Ik vermoed dat het bij (sub)fossiel materiaal volstrekt uitgesloten is om beide soorten, of andere genetisch verwante zustersoorten, van elkaar te onderscheiden.

Dit is wel een belangrijke constatering, die het verschil aangeeft tussen het soortbegrip bij paleontologen en bij (recente) zoölogen. Wat voor de één een soort is, is voor de ander een aantal verschillende soorten.

In de jaren 70 komen vervolgens nog veel meer "typen" te voorschijn, o.a. door onderzoek van Russische genети. Er blijken, behalve *S. araneus* en *S. coronatus*, nog meer soorten te zijn die een XY1Y2-XX systeem van geslachtschromosomen bezitten. In de literatuur wordt deze groep spitsmuizen aangeduid met de naam *araneus-arcticus* groep. De groep omvat de volgende soorten: *S. araneus*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. caucasicus*, *S. daphaenodon*, *S. asper*, *S. tundrensis* (waaartoe *S. sibiriensis* en *S. irkutensis* behoren), en *S. arcticus*. De laatste soort komt voor in Alaska en Canada; daarmee is de *araneus-arcticus* groep Holarctisch van verspreiding.

Een overzicht over de in 1986 bekende chromosoom-aantallen en hun geografische verspreiding staat gepubliceerd in REUMER en MEYLAN, 1986. Binnen de *araneus-arcticus* groep blijkt *S. araneus* polymorph: er zijn meer dan een dozijn "rassen" gepubliceerd, die over het algemeen kunnen worden beschouwd als "soorten-in-staat-van-wording".

Wat we hier feitelijk waarnemen is het begin van soortsvorming. Onder invloed van geografische isolatie, van bepaalde selectiedruk, of door andere oorzaken, en geholpen door een kennelijk nogal plastische chromosoom-constitutie, doen zich bij *Sorex* allerlei ontwikkelingen voor.

Allereerst is (waar? wanneer?) het karyotype ontstaan met de XY1Y2-XX geslachtschromosomen. Binnen dit type heeft soortsvorming geleid tot het ontstaan van de hierboven genoemde soorten van de *araneus-arcticus*

groep. Vervolgens gaat de ontwikkeling verder binnen de soort *S. araneus*, met een groot aantal chromosoom-"rassen", die elk hun eigen geografische verspreiding kennen. Voor een onderzoeker die alleen maar naar kaken en kiezen kijkt (zoals de paleontoloog verplicht is te doen) zijn dit onopgemerkte verschijnselen. De genetische soortsvorming gaat hier vooraf aan de morfologisch waarneembare verschijnselen.

Het zal ongetwijfeld zo zijn dat de hevige klimaat-schommelingen van het Pleistoceen een bijdrage hebben geleverd door het veroorzaken van zowel extreme omstandigheden die als selectiedruk fungeren, als ook door het doen optreden van migraties met klimaatsgordels mee. Door dit laatste konden populaties (tijdelijk) geïsoleerd raken.

Waarom dit dan wél een grote invloed heeft op de soortsvorming binnen een deel van het geslacht *Sorex* en niet op andere spitsmuizen, is vooralsnog een onbeantwoorde vraag. De belangrijkste conclusie is echter dat de evolutie van de Soricidae, die we in het vroeg Oligoceen in Azië zagen beginnen, nog altijd doorgaat.

9. LITERATUUR

Een volledig literatuuroverzicht wordt na deel 2 van dit artikel opgenomen.

Adres van de auteur:

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