

EEN OVERZICHT VAN DE PLEISTOCENE EN HOLOCENE HERPETOFAUNA (REPTIELEN EN AMFIBIEËN) VAN NEDERLAND. MET AANDACHT VOOR VONDSTEN LANGS DE NEDERLANDSE KUST

SANDER SCHOUTEN, NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM, WESTZEEDIJK 345, 3015 AA ROTTERDAM,
SANDERSCHOUTEN88@HOTMAIL.COM

Samenvatting

In 1998 publiceerde Holman de eerste pleistocene herpetofaunalijs van Nederland. Dit artikel is een aanvulling op die lijst en bestaat voor het eerst uit een overzicht van zowel de pleistocene als de holocene beschreven Nederlandse herpetofauna's. Zo'n uitgebreide inventarisatie van zowel de pleistocene als de holocene herpetofauna is tot op heden niet bekend uit Nederland. De gedane vondsten komen uit groeves, archeologische opgravingen en een klein deel van de Nederlandse kust. De strandvondsten komen mee met zandsuppleties die afkomstig zijn uit de Noordzee, het Eurogeulgebied en voor de kust van Zeeland. Door het samennemen van al deze verschillende vindplaatsen heeft men te maken met uiteenlopende ouderdomen, variërend van het Vroeg-Pleistocene tot het Holoceen.

Summary

In 1998, Holman published the first Pleistocene herpetofauna list for The Netherlands. This article is an expansion of that list and contains both the Pleistocene and Holocene herpetofaunae that have been described from The Netherlands. Such a complete list of the herpetofauna has never been published before in The Netherlands. This inventory is based on fossils that have been found in quarries, archaeological excavations and along the Dutch coast. The beach fossils originate from dredged sediments that have been used to supplement the beaches. Sand source areas are the North Sea, the Eurogeul area and off the shores of the province of Zeeland. By looking at all the different recovery sites, the age of the fossils differs from the Early Pleistocene to the Holocene era.

Naar aanleiding van de kleine zoogdierspecial van Cranium (Cranium 29-1) ben ik sinds 2012 actief gaan zoeken naar fossielen van kleine zoogdieren (woelmuisen, spitsmuisen, desmans, etc.). Maar bij het zoeken naar woelmuistanden vond ik ook andere microfossielen zoals vis- en mogelijke amfibieresten. Uiteindelijk trokken de andere fossiele botjes toch ook mijn aandacht.

Eind 2013 had ik een kleine collectie van botjes verzameld die leken op kikkerbotjes. Het leek mij interessant om te proberen deze botjes te determineren. Net als altijd heb ik gezocht naar Nederlandse literatuur over soortgelijke vondsten. Dit bleek nog een hele opgave. Na wat zoekwerk vond ik wel een paar publicaties van Nederlandse holocene kikkervondsten. Het grootste probleem was dat het meer vondstmeldingen waren dan (morfologische) beschrijvingen. Er waren ook nog eens geen foto's van de vondsten of eventuele uitleg over hoe deze determinatie tot stand kwam. De Engelse literatuur bood gelukkig meer uitkomst voor het determineren. Ik vond het vreemd dat Nederland zelden genoemd werd in de buitenlandse literatuur. Uiteindelijk vond ik pleistocene vondsten uit Nederland terug in het boek van Holman (1998) over de pleistocene reptielen en amfibieën van het Verenigd Koninkrijk en Europa. Maar Nederland stond er tot mijn verbazing maar drie keer in (Maasvlakte 1 en de Maastricht Belvédère groeve 3 en 4). Dit leek me niet te kloppen want Nederland moet toch ook een redelijke pleistocene herpetofauna hebben gehad. Wat ook opviel was

dat de fossielen uit de groeve van Tegelen niet waren meegenomen in het boek van Holman. Na het literatuuronderzoek wilde ik eigenlijk wel weten welke fossiele reptielen- en amfibiesoorten Nederland rijk was gedurende het Pleistocene. Om hier achter te komen leek een inventarisatie de beste aanpak.

ONDERZOEKSDOELEN WAREN:

Aantonen dat dit soort vondsten ook gedaan kan worden in Nederland. Zo heeft Schouten (2014) als doel mensen te helpen met het herkennen van de reptielen- en amfibiebotjes en om eventueel eigen vondsten te kunnen determineren;

Ten tweede wil ik ook de strandvondsten inventariseren, aangezien er naast Europese moerasschildpadvondsten niets anders beschreven lijkt te zijn op dit gebied. Het is tevens ook interessant is om te kijken of de herpetofauna van het Noordzeegebied hetzelfde is als die in het binnenland;

Als derde wil ik een completer beeld creëren van de pleistocene (en holocene) fauna van Nederland. Door deze dieren te inventariseren en te bestuderen kunnen we een completer beeld krijgen van de vroegere fauna's en ecosystemen in Nederland;

AUTEUR
SANDER SCHOUTEN

Als laatste wil ik aantonen dat Nederland (internationaal) ook interessant is op dit gebied. Nederland staat tegenwoordig bekend als een kikkerlandje dus misschien moeten we er ook een keer mee gaan pronken.

EEN KADER

De term ‘herpetofauna’ is een vrij onbekend woord, vandaar dat een korte uitleg wel op zijn plaats is. In de titel van dit artikel staat de betekenis van het woord eigenlijk al: het gaat om zowel reptielen als amfibieën. Binnen dit onderzoek beperk ik mij daarbij tot de schildpadden, hagedissen en slangen (reptielen) en kikkers, padden en watersalamanders (amfibieën).

DE HEDENDAAGSE HERPETOFAUNA VAN NEDERLAND

Er leven in totaal elf inheemse kikkersoorten in Nederland: de boomkikker (*Hyla arborea*), de bruine kikker (*Rana temporaria*), de heikikker (*R. arvalis*), de bastaardkikker (*Pelophylax kl. esculenta*; synoniem *R. klepton esculenta*), de poelkikker (*P. lessonae*; syn. *R. lessonae*), de meerkikker (*P. ridibunda*; syn. *R. ridibunda*), de vroedmeesterpad (*Alytes obstetricans*), de geelbuikvuurpad (*Bombina variegata*), gewone pad (*Bufo bufo*), rugstreppad (*Epidalea calamita*; syn. *B. calamita*) en de knoflookpad (*Pelobates fuscus*). In Nederland leven ook vijf inheemse soorten watersalamanders: de kamsalamander (*Triturus cristatus*), de kleine watersalamander (*Lissotriton vulgaris*), de vinpootsalamander (*L. helveticus*), de vuursalamander (*Salamandra salamandra*) en de alpenwatersalamander (*Mesotriton alpestris*) (Groenvelt *et al.*, 2011). De Nederlandse fauna kent zelfs vier soorten hagedissen: de muurhagedis (*Podarcis muralis*), de hazelworm (*Anguis fragilis*), de zandhagedis (*Lacerta agilis*) en levendbarende hagedis (*Zootoca vivipara*). Ook leven er drie soorten slangen in Nederland: de ringslang (*Natrix natrix*), de adder (*Vipera berus*) en de zeldzamere gladde slang (*Coronella austriaca*) (Smit & Zuiderwijk, 2003).

GERICHT ZOEKEN

Niet ieder botje is even geschikt voor het determineren van reptielen en/of amfibieën. Bepaalde botten hebben belangrijke morfologische kenmerken waardoor ze te determineren zijn op soort. Ze worden het meest beschreven in de literatuur. Daarom richt dit onderzoek zich per diergroep voornamelijk op die botten:

- de kikkers en padden: het ilium (Fig. 1);
- de watersalamanders: de borstwervels (Fig. 2);
- de hagedissen: de boven- en onderkaken (Fig. 3) en eventueel de borstwervels;
- en als laatste de slangen: de borstwervels (Fig. 4);
- de schildpadden zijn niet mijn primaire focus, maar nieuwe bevindingen worden natuurlijk wel meege-nomen.

HET CENTRAAL EUROPEES MODEL VAN BÖHME

Om het belang van pleistocene en holocene amfibieën en reptielen te begrijpen is het belangrijk om te kijken naar het Centraal Europees Model van Böhme. Böhme stelde in 1996 dit model op met een lijst van één herpetologische soort of een samenstelling van herpetologische soorten die

kenmerkend zijn voor delen van de kwartaire klimaatcyclus in Centraal-Europa. De lijst ziet er als volgt uit:

De bruine kikker (*Rana temporaria*) lijkt de enige soort te zijn in ijsvrije gebieden gedurende een hoogtepunt van een koude periode.

Vroege immigranten gedurende het laatste deel van een koude periode zijn de gewone pad (*Bufo bufo*), de heikikker (*R. arvalis*) en de adder (*Vipera berus*).

Immigrantengedurende een vroeg deel van een warme periode zijn de springkikker (*R. dalmatina*), de poelkikker (*Pelophylax lessonae*), de kamsalamander (*Triturus cristatus*), de kleine watersalamander (*Lissotriton vulgaris*), de hazelworm (*Anguis fragilis*), de zandhagedis (*Lacerta agilis*), de gladde slang (*Coronella austriaca*) en de ringslang (*Natrix natrix*).

Soorten die kenmerkend zijn voor het hoogtepunt van een warme periode zijn de vuursalamander (*Salamandra salamandra*), de roodbuikvuurpad (*Bombina bombina*), de boomkikker (*Hyla arborea*), de knoflookpad (*Pelobates fuscus*), de meerkikker (*P. ridibundus*), de oostelijke smaragdhagedis (*L. viridis*), de esculaapslang (*Zamenis longissimus*) en de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*).

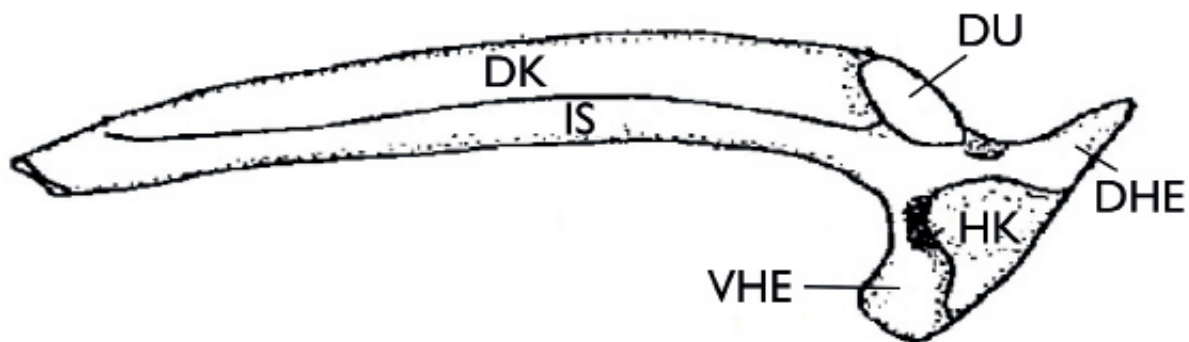
De eerste immigrantengedurende het laatste deel van een warme periode zijn de rugstreppad (*Epidalea calamita*) en de groene pad (*Bufo viridis*).

Soorten die kenmerkend zijn voor het laatste deel van een warme periode en het begin van een koude periode zijn de bruine kikker (*R. temporaria*), de groene pad (*B. viridis*), levendbarende hagedis (*Zootoca vivipara*) en de adder (*V. berus*).

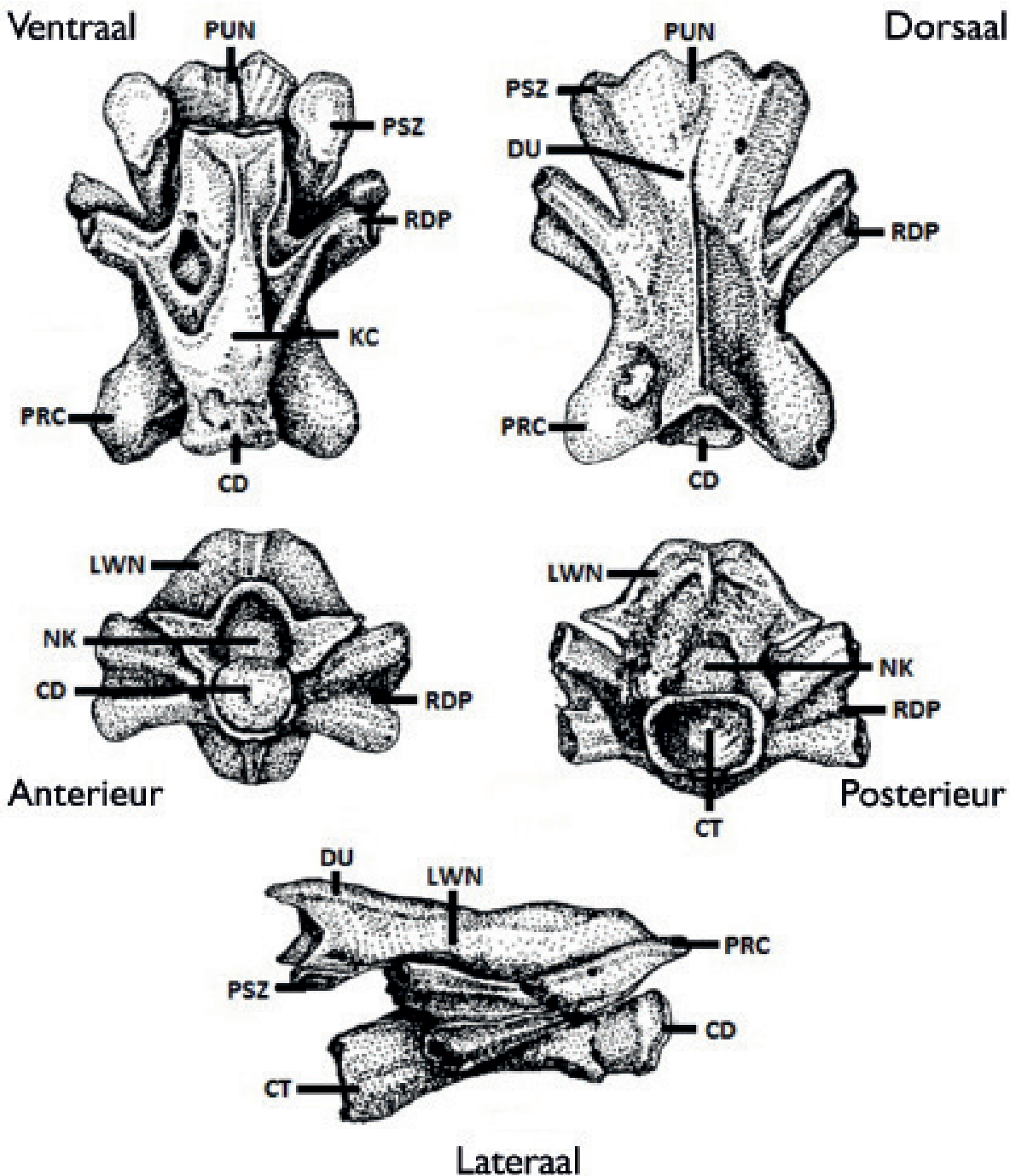
Het bovenstaande model is gebaseerd op een groot aantal gedetailleerde pleistocene herpetofaunastudies die door G. Böhme zijn gedaan. Sinds die tijd lijkt dit model zich stand te houden, maar naarmate er uitgebreider onderzoek wordt gedaan naar Europese pleistocene herpetofauna's moet blijken of dit zo blijft (Holman, 1998).

STRATIGRAFISCH BELANG VAN HERPETOLOGISCHE SOORTEN

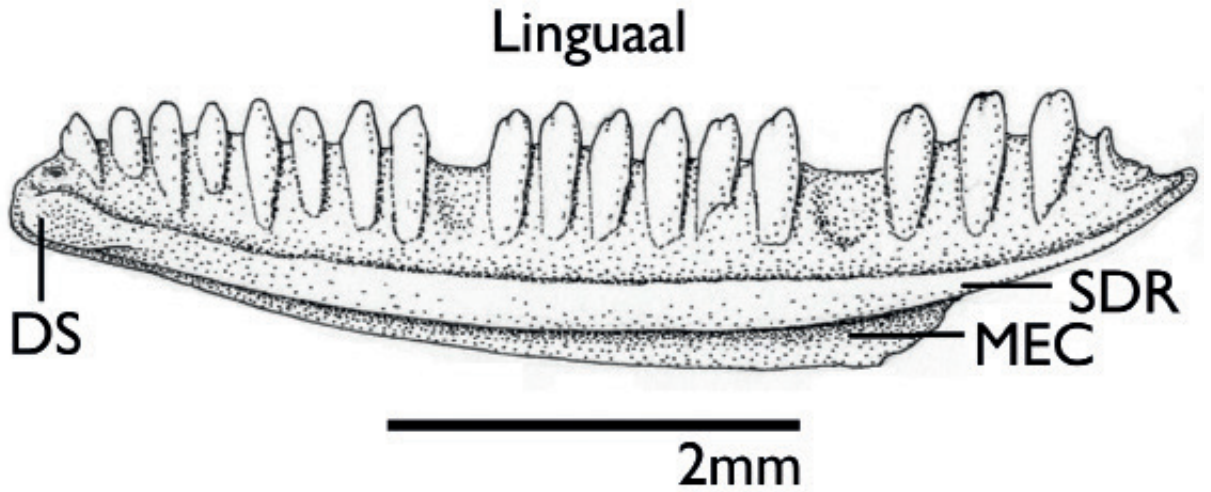
Op het eerste gezicht lijkt het bestuderen van de herpetofauna niet van stratigrafisch belang omdat de reptielen en amfibieën nauwelijks evolueren gedurende het Pleistoceen, in tegenstelling tot bijvoorbeeld de woelmuizen. Toch laat het model van Böhme zien dat bepaalde herpetologische samenstellingen een indicatie kunnen geven met welk deel van een pleistocene cyclus men te maken heeft op een vindplaats. Een voorbeeld: wanneer de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) of de esculaapslang (*Zamenis longissimus*) gevonden worden in noordelijke pleistocene sedimenten, dan mag men met zekerheid stellen dat het om resten uit een warme periode gaat. Herpetologische soorten kunnen dus niet gebruikt worden voor het bepalen van de chronologische ouderdom van (pleistocene) afzettingen, maar ze zijn zeker van nut zijn bij het bepalen om wat voor deel van een cyclus (warme of koude periode) het gaat (Holman, 1998). Tevens kunnen reptielen en amfibieën goede omgevings- en klimaatindicatoren zijn en dus bruikbaar voor reconstructie van de vroegere leefomgeving. Reptielen en amfibieën stellen per soort verschillende eisen aan hun leefomgeving, zoals veel of weinig begroeiing, stilstaand/langzaam bewegend water of rivieren, water in het zonlicht of juist in de schaduw, etc. Ook eisen voor de voortplanting spelen een belangrijke rol bij zowel reptielen als amfibieën. Deze omgevings-eisen worden later per soort behandeld in het systematische deel.



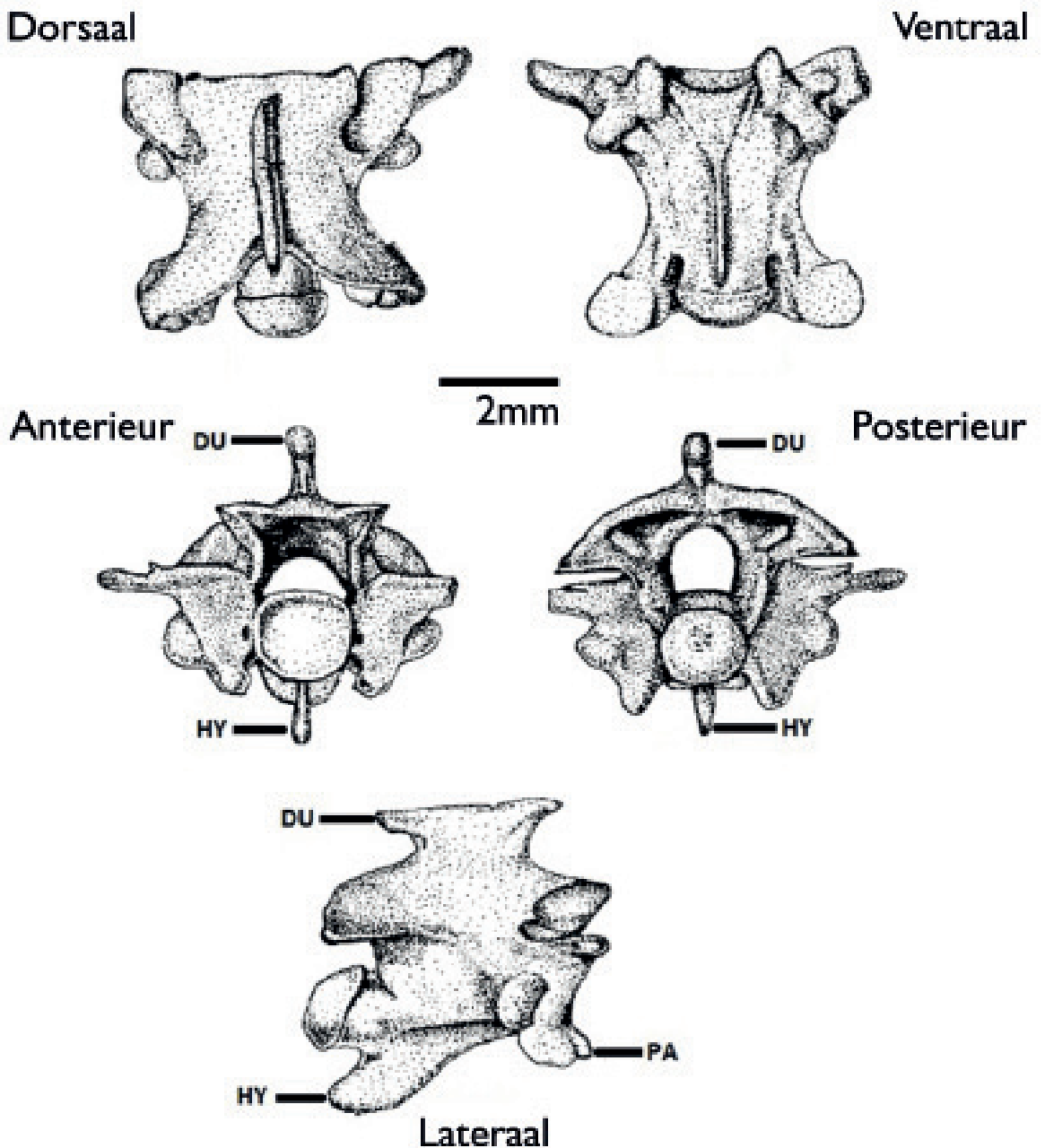
Figuur 1: Taxonomische kenmerken van het ilium van een kikker. DK dorsale kam, DU dorsale uitsteeksel, DHE dorsale heupkom expansie, HK heupkom, IS ilium-schacht, VHE ventrale heupkom expansie. Naar Holman (1998).
 Taxonomic characters of a frog ilium. DK dorsal crest, DU dorsal prominence, DHE dorsal acetabular expansion, HK acetabulum, IS ilial shaft, VHE ventral acetabular expansion. After Holman (1998).



Figuur 2: Taxonomische kenmerken van een borstwervel van de kamsalamander (*Triturus cristatus*). PSZ postzygapophyzen, KC kiel in het centrum, RDP ribdragend proces, PRC prezygapophyzen, CD condyle, PUN posterieur uiteinde van de neurale boog, DU doornuitsteeksel, NK neuraal kanaal, CT cotyle, LWN laterale wand van de neurale boog. Naar Holman (1998).
 Taxonomic characters of a trunk vertebra of the northern crested newt (*Triturus cristatus*). PSZ postzygapophyses, KC keel on centrum, RDP rib-bearing processes, PRC prezygapophyses, CD condyle, PUN posterior end of neural arch, DU neural spine, NK neural canal, CT cotyle, LWN lateral wall of neural arch. After Holman (1998).



Figuur 3: Kaak van de zandhagedis (*Lacerta agilis*). DS symphyse, MEC Meckel's groeve, SDR sub-dentale kiel. Naar Holman & van Kolfshoten (2011).
 Right dentary (lingual view) of the sand lizard (*Lacerta agilis*). DS dentary symphysis, MEC Meckelian fossa, SDR subdental ridge. After Holman & van Kolfshoten (2011).



Figuur 4: Taxonomisch kenmerken van een borstwervel van de ringslang (*Natrix natrix*). DU doornuitsteeksel, Pa parapophyseal, Hy hypapophysis. Naar Holman (1998).
 Taxonomic characters of a trunk vertebra a grass snake (*Natrix natrix*), DU neural spine, Pa parapophyseal, Hy hypapophysis. After Holman (1998).

OUDERDOM VAN DE STRANDVONDSTEN BEPALEN

Door bijvoorbeeld het eerder genoemde model van Böhme te gebruiken kan men kijken in welk deel van een cyclus (warm of koud) het dier voor zou kunnen komen. Maar met dit model zal men nooit met absolute zekerheid een precieze ouderdom kunnen geven aan de *ex-situ* (strand)vondsten. Behalve via de eerder genoemde manieren kan men ook op een andere manier de mogelijke ouderdom achterhalen, namelijk door middel van vergelijkingen met de zoogdierfauna van dezelfde vindplaats. Woelmuizen lenen zich daar goed voor. Door hun snelle evolutie kunnen zij op basis van de gevonden soorten in stratigrafische lagen worden geplaatst (Dieleman, 2013). Zo kan men dus de herpetofauna van een bepaald strand vergelijken met de kleine zoogdierenfauna. Dit geeft een extra mogelijkheid om de ouderdom van de reptiel- en amfibievondsten in te schatten.

HOE EN WAAROM VINDEN WE RESTEN VAN REPTIELEN EN AMFIBIEËN TERUG?

Holman (1998) gaat van het idee uit dat reptielen en amfibieën gedurende het Pleistoceen een kleiner leefgebied hadden dan vogels en zoogdieren. Deze stelling is ook gebaseerd op de beperkte leefgebieden en mobiliteit van de meeste moderne herpetologische soorten. Daarom wordt aangenomen dat de resten van reptielen en amfibieën via de braakballen van (roof-)vogels in het sediment terecht komen. In 1990 publiceerden Martin en Lopez een grondig onderzoek dat liet zien dat veel reptielen en amfibieën in Zuidwest Europa waren opgegeten door (roof-)vogels. De gewone pad (*Bufo bufo*) werd bijvoorbeeld opgegeten door 16 verschillende soorten (roof-)vogels waaronder reigers, haviken, uilen en meeuwen. Zelfs amfibieën met een giftige afscheiding werden gegeten. Bijvoorbeeld de ribbensalamander (*Pleurodeles waltl*), een dier dat zich verdedigt met uitstekende giftige ribben, werd gegeten door elf vogelsoorten. In Noord-Amerika, vooral in opgravingen in grotten, zijn mogelijk de botten van reptielen en amfibieën uit verschillende habitats door roofvogels naar de opgravinglocatie gebracht (Holman, 1998). Of (roof-)vogels ook voor de strandvondsten de belangrijkste bron vormen, is nog de vraag. De kikkerresten uit de collectie van de auteur (Maasvlakte 2 en de Zandmotor) lijken op het eerste gezicht niet te zijn aantast door maagzuur van roofvogels. Dit is nog een punt voor later onderzoek.

DE HOLOCENE HERPETOFAUNA VAN NEDERLAND

Hoewel dit onderzoek zich richt op de pleistocene herpetofauna van Nederland, wordt er om verschillende redenen toch ook aandacht aan de holocene herpetofauna besteed. De eerste, en belangrijkste, reden is om na te gaan welke dieren sub-fossiel bekend zijn uit Nederland. Zo weten we ook welke soorten (sub-)fossiel nog ontbreken voor Nederland. De tweede reden is dat de vondsten die op stranden worden gedaan vaak een mix zijn van pleistocene en holocene vondsten zoals bijvoorbeeld bij de Zandmotor en de Maasvlakte 2 (Dieleman, 2013). Door de holocene herpetofauna te betrekken in het onderzoek hoop ik een betere inschatting te kunnen maken van de ouderdom van de strandvondsten. De laatste reden is dat na het Pleistoceen onze hedendaagse herpetofauna tot stand komt. Het is interessant om te kijken of die holocene herpetofauna gelijk was aan de recente.

SYSTEMATISCHE DEEL EN MORFOLOGISCHE KENMERKEN VAN DE SOORTEN

Hier worden de huidige leefomgeving en verspreiding, de stratigrafische ouderdom en de morfologische kenmerken van het belangrijkste determineerbare bot van de in Nederland aangetroffen fossiele en subfossiele soorten beschreven. Tabel 1 t/m 4 vatten de gevonden soorten en hun locaties samen.

Klasse: Amphibia (Amfibieën)
Orde: Anura (Kikkers)
Familie: Bufonidae (Echte padden)

Genus: Bufo
Gewone pad (*Bufo bufo*)

De gewone pad is de grootste paddensoort van Europa. Het dier komt in alle Europese landen voor, behalve in Ierland en op enkele Mediterrane eilanden zoals de Balearen en Sardinië (Holman, 1998). Het dier komt voor in een verscheidenheid van leefgebieden zoals bossen, weilanden, graslanden en zelfs duingebieden. Voor de voortplanting voldoet een verscheidenheid van watergebieden, zoals poelen, vijvers, meren en rivieren (Groenveld *et al.*, 2011). De gewone pad is al bekend sinds het Pliocene (Holman, 1998). *B. bufo* is in Nederland bekend uit het Pleistoceen (Holman, 1998; Villa *et al.*, in prep.) en Holoceen (Gehasse, 1995; Meijer, 2009). Het ilium van echte padden is te herkennen aan het ontbreken van een dorsale kam en de aanwezigheid van een dorsaal uitsteeksel boven de heupkom. De gewone pad is te herkennen aan het lage afgeronde dorsale uitsteeksel (Holman, 1998; Blain & Villa, 2006).

Genus: Bufotes syn. Bufo
Groene pad (*Bufotes viridis*)

B. viridis leeft thans in een groot deel van Europa en dan voornamelijk in het centrale deel. Het verspreidingsgebied loopt van westelijk Duitsland tot in het oosten van Rusland en het uiterste westen van Kazachstan. De groene pad is voornamelijk een soort van het laagland. Het dier leeft vaak in droge en zandige gebieden, maar is niet beperkt tot zulke gebieden (Holman, 1998). *B. viridis* komt al in Europa voor sinds het Laat Mioceen (Holman, 1998). In Nederland is de groene pad alleen bekend uit het Holoceen (Meijer, 2009). Het ilium van *B. viridis* is te herkennen aan het ontbreken van een dorsale kam en het heeft een lage, twee-gelobd dorsaal uitsteeksel (Holman, 1998).

Genus: Epidalea syn. Bufo
Rugstreeppad (*Epidalea calamita*)

Momenteel komt de rugstreeppad voor in Noord en West Europa. De soort komt voor van Portugal, inclusief Engeland en Ierland tot Wit-Rusland (Holman, 1998). *E. calamita* is een bewoner van zandige terreinen met een betrekkelijk hoge dynamiek, zoals de duinen, de uiterwaarden van de grote rivieren, opgespoten terreinen, heidevelden en akkers, maar kan ook op klei- en veengronden worden aangetroffen. Voor de voortplanting is de rugstreeppad afhankelijk van ondiepe wateren die vrij snel opwarmen. Vaak wordt gebruik gemaakt van tijdelijke poeltjes, plassen, slootjes, vennen en zelfs brakwater is geschikt (Groenveld *et al.*, 2011). *E. calamita* is al bekend in Europa sinds het Pliocene. In Nederland is de soort bekend uit het Pleistoceen (Holman, 1998) en het Holoceen (Glastra, 1983; Gehasse, 2001; Van der Veen, 2009). Het ilium van de rugstreeppad is herkenbaar aan het ontbreken van een dorsale kam. Het dorsale uitsteeksel is driehoekig van vorm en er bevindt zich een richel/gleuf (*calamita* richel) op het anteroventrale deel van het ilium (Holman, 1998).

Familie: Hylidae (Boomkikkers)

Genus: Hyla
Europese boomkikker (*Hyla arborea*)

Thans komt de Europese boomkikker in het grootste

deel van Centraal Europa voor. Het dier komt ook voor ten oosten van de Kaukasus, het noordwesten van Afrika en in Turkije (Holman, 1998). Zoals de naam al doet vermoeden leeft de boomkikker het liefst bij wateren met aangrenzende struikachtige begroeiingen maar ook weilanden, parken, tuinen en bosranden zijn goed. Voor de voortplanting dienen wateren met een goed ontwikkelde oever- en watervegetatie in de buurt te zijn. De voortplantingspoelen dienen meestal niet te diep te zijn, met een open ligging, veel zoninstraling en vrijwel geen stroming (Groenvelde *et al.*, 2011). Het is echt een warmteminnend dier want de larven kunnen zich niet ontwikkelen bij een watertemperatuur lager dan 15 °C (Nöllert & Nöllert, 1992). Het genus *Hyla* komt vanaf het Mioceen voor in Europa (Holman, 1998). In Nederland is de soort alleen bekend uit het Holoceen (Lenders, 2010). Bij het ilium van de boomkickers ontbreekt de dorsale kam (vexillum) en is het dorsale uitsteeksel (tuber superieur) zijdelings/lateraal geplaatst. Het ilium van de Europese boomkikker (*H. arborea*) is te onderscheiden van de mediterrane boomkikker (*H. meridionalis*) op basis van een paar punten. Bij het ilium van de Europese boomkikker heeft het dorsale uitsteeksel geen verhoogd driehoekig gedeelte. Tevens bevindt dat uitsteeksel zich lager op de (ilium-)schacht en is het meestal ovaal van vorm. Bij de mediterrane boomkikker heeft het dorsale uitsteeksel wel een verhoogd driehoekig gedeelte met een ronde uitstulping die zich ongeveer aan de bovenkant van het ilium bevindt (Holman, 1998).

Familie: Pelobatidae (Knoflookpadden)

Genus: *Pelobates*

Knoflookpad (*Pelobates fuscus*)

P. fuscus leeft momenteel in Frankrijk, België, Nederland, Denemarken, Zuidwest-Zweden, Noord-Italië, van Oost- tot Zuid-Siberië, West Kazachstan en het noordelijke deel van de Kaukasus. De soort brengt overdag de meeste tijd door in holen en komt 's nachts pas naar boven om voedsel te zoeken (Holman, 1998). Een absolute voorwaarde voor deze grotendeels ondergronds levende soort is de aanwezigheid van open zandplekken die omringd zijn door vegetatie. De zandplekken moeten een zodanige structuur hebben dat het goed vergraafbaar is. De voortplantingsbiotoop bestaat vaak uit vrij grote en diepe poelen met een weelderige onderwater- en oevervegetatie en vaak een eutroof (rijk aan minerale voedingsstoffen) karakter (Groenvelde *et al.*, 2011). *P. fuscus* komt sinds het Pliocene voor in Europa. De knoflookpad is in Nederland bekend uit het Pleistoceen (Villa *et al.*, in prep) en het Holoceen (Gehasse, 1995; Meijer, 2009). Het ilium is herkenbaar aan het ontbreken van een dorsale kam (vexillum) en het ontbreken van het dorsale uitsteeksel (tuber superieur). Mediaal gezien heeft de doorsnede van de heupkom (*junctura ilioischiatica*) een nauwelijks gegroefd patroon (Blaine & Villa, 2006).

Familie: Ranidae (Echte kikkers)

Genus: *Pelophylax* (Groene kikkers)

Groene kikkers (*Pelophylax* spp.)

Pelophylax lessonae, de poelkikker, is een redelijke grote groene kikker maar is gewoonlijk kleiner dan de meerkikker (*P. ridibunda*). Op dit moment leeft de poelkikker voornamelijk in Centraal-Europa tot aan het Wolga Bekken in Rusland. *P. lessonae* leeft vooral rond kleinere wateren zoals waterpoelen en vijvers. De kikker is meer op het land te vinden in vergelijking met andere groene kikkers en dwaalt soms nogal ver van water buiten de voortplantingstijd (Holman, 1998).

De meerkikker (*P. ridibunda*) is de grootste van de Europese kikkers en kan ongeveer 150 mm groot worden. Het verspreidingsgebied van *P. ridibunda* is vrij groot. De meerkikker komt momenteel voor in grote delen van Europa, noordelijk Afrika en oostelijk via Arabië tot in Azië. *P. ridibunda* is sterk aan water gebonden en is te vinden in veel verschillende waterhabitats van rivieren tot meren (Holman, 1998).

De bastaardkikker (*P. kl. esculenta*) is een natuurlijke hybride die voortkomt uit een kruising tussen de poel- en de meerkikker. *P. kl. esculenta* leeft in heel Centraal-Europa (van Frankrijk tot Rusland) tot aan het Wolga Bekken. Het is een warmteminnende soort met een voorkeur voor onbeschaadde wateren, net als de andere twee groene kikkersoorten. De oeverzone moet bij voorkeur goed begroeid zijn. Het water is vaak vrij groot of maakt deel uit van een groter complex van wateren. De bastaardkikker is weinig kieskeurig en komt in allerlei soorten biotopen voor (Marijnissen, 2008).

Volgens Holman (1998) bestaat de groene kikkergroep (*P. lessonae*, *P. esculentus* en *P. ridibundus*) al sinds het Oligoceen maar Blain *et al.* (2015) spreken dit tegen en stellen dat de de poelkikker (*P. lessonae*) pas sinds het Laat-Pliocene voorkomt en de meerkikker (*P. ridibunda*) al sinds het Vroeg-Pliocene voorkomt. De groene kikker is bekend uit het Vroeg-Holoceen (Peeters *et al.*, 2014). Uit het Pleistoceen is de groene kikker ook bekend (Holman, 1998; Villa *et al.*, in prep). Er is ook een strandvondst bekend (Schouten, 2015). Ilium van groene kikkers kunnen op basis van een paar punten herkend worden: ze hebben een dorsale kam, de dorsale rand van het dorsale uitsteeksel (tuber superieur) loopt veel steiler omhoog vanuit de heupkomexpensie dan bij die van kikkers van het genus *Rana* (Holman, 1998) en het ilium kent in posterieur aanzicht een dikke/hoge doorsnede van de heupkom (Blaine & Villa, 2006).

Genus: *Rana*

Heikikker (*Rana arvalis*)

De heikikker komt hedendaags voor in Noordoost-Frankrijk, België, Nederland, Duitsland, Denemarken, Zweden, Finland, voormalig Joegoslavië, Roemenië en oostelijk tot in Siberië. Heikickers houden van open plekken met kleine wattertjes zoals poelen in open plekken in het bos, heidevelden of duinpannen (Holman, 1998). De voortplantingsbiotoop bestaat uit ondiepe stilstaande wateren met oevervegetatie. Het water zelf is vaak enigszins zuur (pH 4 - 5.5) en voedselarm (Groenvelde *et al.*, 2011). *R. arvalis* is vanaf het Pliocene bekend in Europa. De heikikker is bekend uit het Nederlands Holoceen (Glastra, 1983; Meijer, 2009) en Pleistoceen (Holman, 1998). Het ilium heeft als belangrijkste kenmerk dat de dorsale kam (vexillum) neigt steil naar beneden te buigen vanaf een punt anterior van de anteriore zijde van het dorsale uitsteeksel (tuber superior) (Holman, 1998). Volgens Gleed-Owen (2000) zijn de belangrijkste kenmerken dat de ventrale heupkom expansie (pars descendens) nauwer is en meer posterieur (naar achteren gehoekt) is dan bij *R. temporaria* en *R. dalmatina*.

Bruine kikker (*Rana temporaria*)

De bruine kikker (*Rana temporaria*) is recentelijk vaak de meest algemene kikkersoort in vochtige terrestrische habitats, vooral in Midden- en Noord-Europa. Het huidige verspreidingsgebied van *R. temporaria* is heel Groot-Brittannië en Europa ten westen van de Oeral. Uitzonderingen zijn grote delen van Iberië, een groot deel van Italië en de zuidelijke Balkan. De bruine kikker is het meest terrestrische van alle Britse en Europese *Rana*-soorten en wordt vaak alleen in water gevonden tijdens het voortplantingsseizoen. De bruine kikker kan voorkomen in bijna elke vochtige leefomgeving. *R. temporaria* is de enige herpetologische soort die voorkomt op het vasteland in vindplaatsen die maximale glaciële omstandigheden (ijstijden) vertegenwoordigen, maar kan ook gevonden worden in warmere periodes. *R. temporaria* komt al vanaf het Pliocene voor in Europa (Holman, 1998). Een vondst uit Duitsland laat zien dat de bruine kikker (*R. cf. temporaria*) mogelijk zelfs voorkwam in het Vroeg-Mioceen (Böhme, 2001). De bruine kikker is bekend uit het Holoceen (Glastra, 1983; Gehasse, 1995; Veen, 2009), Pleistoceen (Holman, 1998) en ook beschreven van het strand (Schouten, 2014; Schouten, 2015). Het ilium wordt gekenmerkt door een dorsale kam, lager dan die van *R. arvalis* en *R. dalmatina*. Tevens is de dorsale kam van de bruine kikker ook kleiner dan die van de andere soorten (Holman, 1998).

Familie: Palaeobatrachidae**Genus: Palaeobatrachus****'Uitgestorven kikker' (Palaeobatrachus sp.)**

De familie van Palaeobatrachidae heeft waarschijnlijk een (compleet) aquatische levensstijl gehad. Dit is waarschijnlijk ook de reden dat deze familie het zolang heeft weten vol te houden (Holman, 2003). Dit genus kwam al voor in het Laat Krijt (Ivanov *et al.*, 2002) en hield het vol tot het Midden Pleistoceen (Holman, 2003). Het genus is tot nu toe alleen beschreven uit de groeves bij Tegelen (Villa *et al.*, 2013; Villa *et al.*, in prep). Het ilium van *Palaeobatrachus* is te herkennen aan het ontbreken van een dorsale kam en ventrale heupkom expansie. Verder heeft het ilium een goed ontwikkeld dorsaal uitsteeksel (Mlynarski *et al.*, 1984; Holman, 2003).

Orde: Caudata (Salamanders)**Familie: Salamandridae (Echte salamanders)****Genus: Lissotriton****Kleine watersalamander (Lissotriton vulgaris synoniem Triturus vulgaris)**

L. vulgaris komt in heel Europa voor (ontbreekt alleen op het Iberisch Schiereiland) en in het westen van Azië. De kleine watersalamander is meer terrestrisch dan de andere Europese watersalamanders (Holman, 1998). Aan zijn biotoop stelt het dier weinig eisen. *L. vulgaris* komt zowel in stadstuinen voor als in kleinschalige cultuurlandschappen, bos- en heidegebieden. De voortplantingsbiotoop bestaat uit allerlei soorten ondiep stilstaand of zwak stromend water, die niet al te groot of beschaduwd zijn. Het voortplantingswater moet wel onderwatervegetatie bevatten (Groenveld *et al.*, 2011). *L. vulgaris* is in Nederland alleen bekend uit het Pleistoceen (Holman, 1998). De borstswervels van *L. vulgaris* zijn herkenbaar aan de terminale inkeping, die een nauwe U-vorm heeft aan het uiteinde van de neurale boog. De borstswervels zijn te onderscheiden van *L. helveticus* doordat die borstswervels in vergelijking een brede U-vorm hebben aan het uiteinde van de neurale boog (Holman, 1998).

Vinpootsalamander (Lissotriton helveticus synoniem Triturus helveticus)

De vinpootsalamander komt hedendaags voor in het Verenigd Koninkrijk (ontbreekt in Ierland), Nederland, België, Duitsland, Frankrijk, Luxemburg, Spanje, Portugal, Tsjechië en Zwitserland (Holman, 1998). De vinpootsalamander komt vooral voor in loofbossen, die relatief veel regenval kennen. *L. helveticus* kan gebruik maken van verschillende broedplaatsen, zoals tijdelijke plassen, bossen en heidevijvers, randen van meren op grote hoogte en zelfs brak water in de buurt van de zee (Groenveld *et al.*, 2011). De vinpootsalamander is in Nederland alleen bekend uit het Pleistoceen (Holman, 1998). De borstswervels van *L. helveticus* zijn herkenbaar aan een terminale inkeping, die een brede U-vorm heeft, in het posterieure uiteinde van de neurale boog (Holman, 1998).

Genus: Triturus**Kamsalamander (Triturus cristatus)**

De kamsalamander komt voor in Europa, in het noorden en midden met de Alpen en de Zwarte Zee als zuidelijke barrière. In het Middellandse Zeegebied ontbreekt de soort, evenals op het Iberisch Schiereiland. In Frankrijk komt de soort alleen in het oosten voor. Het verspreidingsgebied beslaat een groot deel van Groot-Brittannië (niet in Ierland), zuidelijk Scandinavië en het zuiden en oosten van Rusland (Holman, 1998). Zijn voorkeur gaat uit naar kleinschalige landschappen met bospercelen, heggen en struwelen. De voortplantingsbiotoop bestaat voornamelijk uit vrij grote, stilstaande wateren met een goed ontwikkelde onderwatervegetatie. Van kleinere wateren wordt ook gebruik gemaakt indien voorhanden. De poel mag niet geheel beschaduwd zijn en moet permanent water bevatten (Groenveld *et al.*, 2011). De kamsalamander is in Nederland alleen bekend uit

het Pleistoceen (Villa *et al.*, in prep). Van *T. cristatus* zijn de oudste vondsten bekend uit het Midden-Plioceen van Hongarije (Holman, 1998). De borstswervels van de kamsalamander verschillen van andere watersalamanders zoals *L. vulgaris* en *L. helveticus* doordat de posterieure rand van de neurale boog gefield is, en voortgezet wordt ver voorbij de postzygapophysen. De borstswervels van de kamsalamander (*T. cristatus*) verschillen verder van de borstswervels van *T. alpestris*, *T. helveticus* en *T. vulgaris* doordat ze groter zijn en het hebben van een veel lagere doornuitsteeksel (Holman & Van Kolfshoten, 2011).

Klasse: Reptilia**Orde: Squamata (Schubreptielen)****Familie: Anguillidae (Hazelwormen)****Genus: Anguis****Hazelworm (Anguis fragilis)**

Anguis fragilis is een pootloze hagedis die bijna overal op het Europese continent (met uitzondering van Ierland) voorkomt, inclusief het zuiden van het Iberisch Schiereiland en verre noordelijke gebieden. De hazelworm verkiest vochtige habitats met veel vegetatie. Het is een bodembewoner die zich graag verstopt onder bladeren en stenen. De hazelworm kwam als eerste voor rond het Boven-Plioceen in Tsjechië (Holman, 1998). *A. fragilis* is bekend uit het Pleistoceen van Nederland (Villa *et al.*, in prep; Holman, 1998). De borstswervels van de hazelworm zijn herkenbaar aan hun vierhoekige vorm. Verder hebben ze zeer grote prezygapofyseale en postzygapofyseale gewrichtsoppervlakken. Het ventrale oppervlak van het centrum is zeer vlak en glad (Holman & van Kolfshoten, 2011).

Familie: Lacertidae (Echte hagedissen)**Genus: Zootoca****Levendbarende hagedis (Zootoca vivipara synoniem Lacerta vivipara)**

De levendbarende hagedis is uniek in zijn soort omdat het dier levende jongen ter wereld brengt. De levendbarende hagedis komt voor in vrijwel geheel Europa. Het verspreidingsgebied loopt van Ierland en van noordelijk Spanje tot in een groot deel van Azië naar de kust van de Grote Oceaan. *Z. vivipara* is een van de meest koudtolerante reptielen. De levendbarende hagedis is de enige Europese hagedis die voorkomt tot ruim 300 kilometer boven de poolcirkel. Bovendien is het één van de slechts twee reptielen die bekend zijn uit pleistocene glaciële afzettingen in Groot-Brittannië. Het dier vereist een vrij vochtige omgeving, maar komt voor in een grote verscheidenheid van habitats, van heidegebieden in het noorden tot alpenweiden in het zuiden. De levendbarende hagedis is in Nederland alleen bekend uit het Midden-Pleistoceen (Holman, 1998). De onderkaak van de levendbarende hagedis is op basis van drie punten te onderscheiden van andere Europese Lacertidae: 1) de onderkaak is kleiner dan bij *L. agilis*, *L. lepida* en *L. viridis*; 2) de tanden zijn slanker, met puntigere anterieure tanden die meestal meer teruggebogen zijn; 3) de randen van de Meckelian gleuf zijn veel minder gezwollen en robuust dan bij de andere soorten (Holman, 1998).

Onderorde: Serpentes (Slangen)**Familie: Natricidae (Waterslangen)****Genus: Natrix****Ringslang (Natrix natrix)**

N. natrix komt voor in bijna heel Europa. De ringslang leeft ten noorden van de van de poolcirkel in Scandinavië en oostwaarts tot aan het Baikalmeer. De ringslang geeft de voorkeur aan vochtige habitatten omdat het belangrijkste voedsel bestaat uit kikkers en padden. *N. natrix* is de enige slangensoort die bekend is uit een pleistocene glaciële vindplaats in Groot-Brittannië. De ringslang is al bekend vanaf het Laat-Mioceen van Hongarije (Holman, 1998). *N. natrix* is in Nederland uit het Pleistoceen (Holman, 1998; Villa *et al.*, in prep) en Holoceen (Glastra, 1983; Peeters *et al.*, 2014)

bekend. Van Wijngaarden & Troostheide (2003) beschrijven verscheidende Nederlandse holocene vondsten (w.o. subfossiele eieren); dit werk heb ik echter nog niet ingezien. De borstwrvels van *N. natrix* onderscheiden zich van de familie van de gladde slangen (Colubridae) door de aanwezigheid van een lange ventrale hypapophysis. Europese adders (*Vipera*) hebben ook een hypapophysis maar die is langer en slanker. *N. natrix* onderscheidt zich van *N. maura* en *N. tessellata* door de meer afgeronde hypapophysis aan de distale zijde en het kleinere parapophyseal proces (Holman, 1993).

Familie: Viperidae (Echte adders)

Genus: Vipera

Gewone adder (*Vipera berus*)

Tegenwoordig komt de gewone adder in grote delen van Europa in verschillende leefgebieden voor, zelfs op ongeveer 3000 m hoogte in de Alpen. Zijn voedsel bestaat voornamelijk uit kleine zoogdieren (Holman, 1998). De gewone adder is in Nederland alleen (sub)fossiel bekend uit het Holoceen (Lenders, 2010). De borstwrvels van Europese adders hebben een langere en slankere hypapophysis dan bij bijvoorbeeld de ringslang (*N. natrix*). Een ander kenmerk om de borstwrvels te onderscheiden van de ringslang is dat de borstwrvels een lager doornuitsteeksel hebben waarbij de voorste (anterieure) en achterste (posterieure) randen minder zijn ingesneden en doordat de hypapophysis langer en slanker is (Holman, 1993).

Orde: Testudines (Schildpadden)

Familie: Emydidae (Moerasschildpadden)

Genus: Emys

Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*)

De Europese moerasschildpad komt voor in zuidelijke en oostelijke delen van Europa, in noordelijke delen van Afrika en tot oostelijke delen van Azië (Holman, 1998). *E. orbicularis* is een warmteminnend dier, dat in waterrijke gebieden met een zandige oever leeft en zich kan voortplanten bij een gemiddelde juli-temperatuur van minimaal 20°C (Kerkhoff, 1990). *E. orbicularis* verscheen voor het eerst in het Boven-Pliocene in Europa (Holman, 1998). In Nederland is de soort het meest beschreven reptiel uit het Pleistoceen en Holoceen. Het oudste voorkomen van *E. orbicularis* is het Vroeg-Pleistoceen in de groeves bij Tegelen. Dit is ook waar het dier voor het eerst beschreven is uit ons land (Dubois, 1904; Schreuder, 1946; Kerkhoff, 1994). Uit het Midden-Pleistoceen van de Maastricht-Belvédère groeve kwamen nog wat jongere vondsten van de Europese moerasschildpad (Van Kolfschoten, 1985). De eerste strandvondsten van *E. orbicularis* kwamen van de 1^{ste} Maasvlakte en werden beschreven door Kerkhoff (1986, 1987, 1990). Deze vondsten werden vanwege hun kleur en fossilisatie geschat op een pleistocene ouderdom (Bavelien) en sommige stukken werden geplaatst in het Vroeg-Holoceen (Kerkhoff, 1987). Er zijn ook andere holocene vondsten bekend, zoals uit Beverwijk, Voorschoten, Hardinxveld-Giesendam en Empel (Glastra, 1983; Van Wijngaarden-Bakker, 1999). Sinds voorgaande publicaties zijn er ook weer nieuwe vindplaatsen bij gekomen die voortkomen uit zandsuppleties van de Nederlandse kust. Het gaat om vondsten bij Hoek van Holland (coll. auteur) en de Zandmotor (Langeveld *et al.*, 2014). Een andere vindplaats is bijvoorbeeld Maasvlakte 2 (ook collectie auteur). Er zijn nog geen dateringen van de Europese moerasschildpad bekend uit het Eurogeulgebied, maar de resten worden geschat op een vroeg-holocene ouderdom. Het nekschild is herkenbaar aan de lengte/breedte-verhouding en het schildpatroon (Holman, 1998).

Familie: Geoemydidae syn. Bataguridae (Beekschildpadden)

Genus: Mauremys

(Beek)schildpad (*Mauremys* sp.)

In Europa kennen we nu nog 2 soorten schildpadden van het geslacht *Mauremys*: de Moorse beekschildpad (*Maure-*

mys leprosa) en de Kaspische beekschildpad (*M. caspica*). De Moorse beekschildpad heeft momenteel een verspreidingsgebied van het westelijke deel van het Midditerraanse gebied van het Iberisch Schiereiland tot West Libië, Tunesië, Algerije, Marokko, en rond Noordwest Afrika tot Senegal, Benin en Niger. De Kaspische beekschildpad komt voor in het Kaukasusgebergte in westelijk Azië en in het zuiden en zuidoosten van de Balkan. De schildpad komt voor in de landen Turkije, Syrië, Libanon, Israël, Cyprus en Griekenland (alleen op het eiland Kreta) tot aan voormalig Joegoslavië. De Moorse beekschildpad is bekend uit het Vroeg Pliocene van Frankrijk (Holman, 1998). *Mauremys* is in Nederland tot nu toe alleen gevonden in de groeves bij Tegelen. Daar werd een stuk van het nekschild gevonden (Villa *et al.*, in prep). Het nekschild is herkenbaar aan de lengte/breedte-verhouding en het schildpatroon (Holman, 1998).

VINDPLAATSEN

Hieronder volgt een beschrijving van de vindplaatsen met de daar gevonden reptielen en amfibieën. De nummers in de lijst komen overeen met de nummering op Figuur 5.

1) Groeve-Belvédère Maastricht

De löss- en grindgroeve van Belvédère is gelegen ten noordwesten van de stad Maastricht. De groeve is bekend om zijn zoogdierfossielen en artefacten. De fossielen komen uit verschillende lithologische eenheden. De ontsloten pleistocene afzettingen worden in vijf eenheden onderverdeeld (3 tot en met 7) (Van Kolfschoten, 1989). In twee eenheden zijn resten gevonden van reptielen en amfibieën. In Maastricht-Belvédère 3 zijn resten gevonden van *Bufo* cf. *bufo* (gewone pad) en *Rana temporaria* (bruine kikker). Op basis van beide soorten valt weinig te zeggen over het leefmilieu van de eenheid doordat beide dieren in een grote verscheidenheid van leefgebieden voorkomen. Gevonden soorten in Maastricht-Belvédère 4 zijn: *Lissotriton helveticus* (vinpootsalamander), *Lissotriton vulgaris* (de kleine watersalamander), *Bufo bufo* (gewone pad), *Epidalea calamita* (rugstreep-pad), *Bufo* sp. (padachtige), *Rana arvalis* (heikikker), *Rana (ridibunda)* sp. (groene kikker), *Rana temporaria* (bruine kikker), *Rana* sp. (echte kikkerachtige), *Emys orbicularis* (Europese moerasschildpad), *Zootoca vivipara* (levendbarende hagedis), *Anguis fragilis* (hazelworm) en *Natrix natrix* (ringslang). Maastricht-Belvédère 4 heeft een ouderdom van laat Midden-Pleistoceen en is een insterstadiaal (warm) deel van het Saalien. De vondst van de Europese moerasschildpad laat zien dat het hier om een interstidiaal deel gaat. De omgeving moet in die tijd langzaam bewegend water hebben gehad met veel waterplanten. Dit is te zien aan de soorten *Emys orbicularis* en *Rana (ridibunda)* sp. Dieren die van een vochtige terrestrische leefomgeving houden zijn: *Lissotriton helveticus*, *Lissotriton vulgaris*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, *Zootoca vivipara*, *Anguis fragilis* en *Natrix natrix*. *Bufo bufo* en *Epidalea calamita* hebben mogelijk in een minder vochtige omgeving geleefd (Holman, 1998).

2) Groeves nabij Tegelen

Deze vindplaats staat niet bekend om zijn fossielen van reptielen van amfibieën maar wel om zijn rijke vroeg pleistocene zoogdierfauna met grote dieren zoals de makaak (*Macaca sylvanus florentina*) en kleine zoogdieren zoals de Tegelse woelmuis (*Mimomys tigliensis*). Een van de eerste pleistocene reptielen die wel bekend en beschreven werd uit Tegelen was de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) (Dubois, 1904). Een groter deel van de herptofauna van Tegelen werd uiteindelijk beschreven door Van den Hoek Ostende & De Vos (2006). Helaas was dit geen uitgebreide studie van de herpetofauna. Thans is dat anders met een uitgebreide studie door Villa *et al.* (in prep). De studie laat een variatie van reptielen- en amfibieënsoorten zien: *Triturus* gr. *T. cristatus* (kamsalamander), *Lissotriton* sp. (watersalamander), *Pelobates fuscus* (knoflookpad), *Bufo bufo* (pad), *Bombina* sp. (vuurbuikpad), *Pelophylax* sp. (groene kikker), *Rana* sp. (kikker), *Hyla* sp. (boomkikker), *Lacerta* sp. (hals-



Figuur 5: Overzicht van de vindplaatsen van de fossiele Nederlandse herpetofauna. 1) Belvédère groeve, 2) groeves bij Tegelen, 3) Empel, 4) Noordoostpolder, 5) Utrecht, 6) Hardinxveld-Giessendam, 7) Bovenkarspel, 8) Beverwijk, 9) Haarlem, 10) Voorschoten, 11) de Zandmotor, 12) Naaldwijk, 13) Hoek van Holland, 14) Yangtzehaven-Maasvlakte, 15) Maasvlakte 1, 16) Maasvlakte 2 en 17) Cadzand. Zie de tekst voor details over de vindplaatsen. Figuur naar Wikimedia Commons. Overview of Dutch localities that yield(-ed) fossil herpetofaunal remains. 1) Belvédère quarry, 2) quarries near Tegelen, 3) Empel, 4) Noordoostpolder, 5) Utrecht, 6) Hardinxveld-Giessendam, 7) Bovenkarspel, 8) Beverwijk, 9) Haarlem, 10) Voorschoten, 11) Zandmotor, 12) Naaldwijk, 13) Hoek van Holland, 14) Yangtzehaven-Maasvlakte, 15) Maasvlakte 1, 16) Maasvlakte 2 and 17) Cadzand. See the text for more information on the localities. Figure after Wikimedia Commons.

bandhagedis), cf. *Podarcis* sp. (muurhagedisachtige), *Anguis* gr. *A. fragilis* (hazelworm), *Natrix natrix* (ringslang), onbepaalde Colubrinae (subfamilie gladde slangen) en *Vipera* sp. (adderachtige). Ook leverde het onderzoek nog 2 nieuwe geslachten op voor Nederland: *Palaeobatrachus* sp. (een uitgestorven kikker) en *Mauremys* sp. (beekschildpad).

3) Empel

Bij een opgraving die geleid werd door het Instituut voor Prehistorie van de Universiteit van Leiden te Empel bij 's Hertogenbosch, werd in een erosielaag onder een omgevalen boomstronk een compleet pantser van een Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) aangetroffen. Buik- en rugschild werden in anatomisch verband gevonden, dit wijst erop dat het dier ter plaatse was doodgegaan. Het schild is gedateerd op ca. 3450 jaar voor Christus (Van Wijngaarden-Bakker, 1999).

4) Noordoostpolder

Dit is een archeologische vindplaats uit de vroege Bronstijd (3700-3900 jaar geleden). De locatie lag in een veenachtige omgeving, namelijk een rivierbegeleidend zeggemoeras nabij het huidige Schokland in de Noordoostpolder. De volgende soorten zijn gevonden: Europese boomkikker (*Hyla arborea*), heikikker (*Rana arvalis*), rugstreppad (*Epidalea calamita*), bruine kikker (*Rana temporaria*), knoflookpad (*Pelobates fuscus*), adder (*Vipera berus*) (Lenders, 2010) en de gewone pad (*Bufo bufo*) (Gehasse, 1995). De vondst van de Europese boomkikker toont aan dat het dier vroeger noord-westelijker in Nederland heeft geleefd dan hedendaags.

5) Middelweerdbaan in De Meern, Utrecht

Deze archeologische vindplaats lag aan de Burgemeester Middelweerdbaan in De Meern te Utrecht. De vindplaats werd ontdekt bij onderzoek vanwege geplande nieuwbouw. Het aangetroffen aardewerk is voornamelijk handgevormd, en kon in het begin van de 1^{ste} eeuw na Christus worden gedateerd (vroeg Romeinse tijd). De vondsten van kikkerresten komen uit de restgeul en dateren uit deze periode. Het gaat om de gewone pad (*Bufo bufo*), de groene pad (*Bufo viridis*), de knoflookpad (*Pelobates fuscus*) en de heikikker (*Rana arvalis*) (Meijer, 2009).

6) Hardinxveld-Giessendam

Deze archeologische vindplaats stamt uit 1997/98 en was bij de Polderweg te Hardinxveld-Giessendam. De vindplaats ligt op een rivierduin en is gedateerd tussen 5500 en 4800 voor Christus. Er zijn grondmonsters op grote schaal gezeefd met als resultaat een goed overzicht van de plaatselijke kleinere fauna zoals resten van de Europese mol (*Talpa europaea*) en de woelrat (*Arvicola amphibius*) of ook wel *A. terrestris*. Van Wijngaarden-Bakker (1999) gaat voor de rest niet verder in op deze fauna. Op de vindplaats zijn verschillende resten gevonden van de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) die brand-, vraat- en snijsporen vertonen.

7, 8 & 9) Opgravingen Noord-Holland

Glastra (1983) beschrijft drie vindplaatsen in Noord-Holland. De eerste is Bovenkarspel (7) die qua ouderdom opgesplitst kan worden in de midden Bronstijd (3300-2800 BP) en de late Bronstijd (2800-2650 BP). Het overgrote deel van de gedane vondsten (667 van de 790) stamt uit de midden Bronstijd periode. Bovenkarspel leverde de volgende soorten op: de bruine kikker (*Rana temporaria*), de heikikker (*R. arvalis*), de gewone pad (*Bufo bufo*), de ringslang (*Natrix natrix*) en een mogelijke watersalamander (*Urodela* indet.). De tweede vindplaats is in Beverwijk (8). Deze vindplaats was een boerenwoning uit de 9^{de} eeuw en bevatte resten van de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*). De laatste vindplaats was in Haarlem (9). Dit was waarschijnlijk een beerput uit de 15^{de}-16^{de} eeuw. De vindplaats leverde vondsten op van de bruine kikker (*R. temporaria*) en de rugstreppad (*Epidalea calamita*).

10) Voorschoten

In Voorschoten werd in een nederzetting van de neolithische Vlaardingencultuur een vrijwel compleet buikschild van de Europese moerasschildpad gevonden. De vondstlaag kent een datering van circa 2800-2500 voor Christus (Van Wijngaarden-Bakker, 1999).

11) Zandmotor

De Zandmotor is een kunstmatig aangelegd schiereiland tussen Ter Heijde en Kijkduin. Het zand van dit schiereiland moet zich uiteindelijk verspreiden langs de kust en is een alternatief voor zandsuppleties (Van der Valk *et al.*, 2011). De grote zoogdiervondsten laten zien dat we met verschillende ouderdommen te maken hebben zoals Vroeg-Holocene,

Laat-Pleistoceen en sporadisch Vroeg-/Midden-Pleistoceen. De meeste kleine zoogdieren komen uit het Holoceen of Laat-Pleistoceen, onder de laatste valt bijvoorbeeld de halsbandlemming (*Dicrostonyx torquatus*). Uit het Vroeg-/Midden-Pleistoceen is de uitgestorven bever (*Trogotherium cuvieri*) bekend (Langeveld, 2013). Van de Zandmotor is een dijbeenfragment van de Europese moerasschildpad beschreven (Langeveld *et al.*, 2014). Ook is er een ilium gevonden die hoogstwaarschijnlijk van een bruine kikker is (*Rana cf. temporaria*) (Schouten, 2015) en een tibiofibula van mogelijk een echte kikkerachtige (*Ranidae* indet.) (Schouten, 2014). Van deze vindplaats komen langzaam meer vondsten vandaan, welke nog moeten worden gedetermineerd.

12) Naaldwijk

Deze archeologische vindplaats ligt ten zuiden van Naaldwijk tussen de Zuidweg en Hoogweg. De kuil die gevonden is, behoort tot de middeleeuwse bewoningsperiode en is gevonden bij een boerenwoonerf. De datering van dit woonwrf is voorlopig gehouden op ongeveer 700 tot 1200 v. Chr. op basis van gevonden aardewerk. Het materiaal dat hier onderzocht is, stamt uit de Romeinse/middeleeuwse tijd. In de kuil heeft men een grote verzameling botten van microfauna aangetroffen. Voor dit onderzoek is slechts gebruik gemaakt van een deel van de gehele collectie. Het onderzochte deel bestaat uit vijf muizensoorten, waaronder een spitsmuis, een grote hoeveelheid woelmuizen, drie soorten ware muizen, een mol en een kikker (*Rana temporaria*) en een pad (*Epidalea calamita*) (Veen, 2009).

13) Hoek van Holland

Vrij recent zijn er zandsuppleties geweest op het strand van Hoek van Holland. Het zand komt van twee zandwinlocaties in het Eurogeulgebied (Langeveld, 2013). De vondsten van de grote dieren laat voornamelijk een mix zien van (vroeg-) holoceen en laat-pleistoceen materiaal (Langeveld & Schouten, 2013) met in mindere mate midden- of vroeg-pleistoceen materiaal, zoals de uitgestorven bever (*Trogotherium cuvieri*) (Langeveld, 2013). Het kleine zoogdierraam laat ook een mix zien van verschillende ouderdommen met laat Midden-Pleistoceen tot mogelijk Holoceen, met remaniering (omwerking) van laat Vroeg-Pleistoceen en vroeg Midden-Pleistoceen materiaal (Dieleman, 2013). Weer het enige bekende reptiel van dit strand is de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) (coll. auteur).

14) Yangtzehaven-Maasvlakte

De Yangtzehaven was oorspronkelijk al een onderdeel van Maasvlakte 1. Vanwege de uitbreiding van Maasvlakte 2 moest de Yangtzehaven extra verlengd en verdiept worden om een toegangskanaal te worden naar Maasvlakte 2. Bij vooronderzoek in dit gebied bleek het van archeologische waarde. Het archeologisch onderzoek werd uitgevoerd vanaf een ponton met graafmachines i.p.v. door duikers. Met de graafmachines werd sediment verzameld uit drie putten op 20 meter diepte. Het opgegraven sediment leverde botanische, zoologische en archeologische resten op. ¹⁴C-dateringen van verbrande stukjes bot toonden aan dat de resten uit de periode tussen 8550 en 8302 voor Christus zijn, wat valt in de vroege fase van het Mesolithicum (vroeg Holoceen). Behalve resten van landzoogdieren leverde de vindplaats ook grote hoeveelheden zoetwatervissen op waaronder snoek, baars en karperachtigen zoals brasem, blankvoorn en zeelt. Ook zijn er resten gevonden van de ringslang (*Natrix natrix*) en van een groene kikker (*Pelophylax ridibunda/P. esculenta*). Beide dieren kunnen het goed vinden in waterrijke omgevingen (Peeters *et al.*, 2014).

15) Maasvlakte 1

Maasvlakte 1 is een kunstmatig aangelegd gebied ten westen van Rotterdam. De zandsuppleties bevatten zowel archeologische artefacten als fossielen. De vondsten worden in vier fauna's verdeeld: Fauna 0 met een vroeg-pleistocene ouderdom, Fauna I met een midden pleistocene ouderdom, Fauna II met een laat-pleistocene ouderdom (Eemien? en

Weichselien) en Fauna III met een holoceen ouderdom. Er zijn er ook fossielen van reptielen gevonden, in dit geval de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) (Van Kolf-schoten & Vervoort-Kerkhoff, 2010). Bij de omschrijving van de Europese moerasschildpad is al kort ingegaan op de ouderdom van deze *ex-situ* vondsten. De fossiele woelmuizen van de 1^{ste} Maasvlakte lijken aardig te passen met bovenstaande ouderdommen (Dieleman, 2013).

16) Maasvlakte 2

Net als de 1^{ste} Maasvlakte is Maasvlakte 2 een kunstmatig aangelegd gebied. Het verschil met Maasvlakte 1 is, dat de Maasvlakte 2 rijker is aan vroeg en midden pleistoceen materiaal (Mol & Langeveld, 2014). Dit is ook goed zichtbaar bij de woelmuizen die een overwegend laat vroeg-pleistocene/vroeg midden-pleistocene ouderdom vertonen. Zo is *Mimomys savini* op Maasvlakte 2 algemeen aanwezig (Dieleman, 2013). Op het strand worden schildfragmenten van schildpadden gevonden die hoogstwaarschijnlijk van de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) (coll. auteur) afkomstig zijn. Schouten (2014) beschrijft nog een ilium van een bruine kikker (*Rana cf. temporaria*) van Maasvlakte 2. Er wordt momenteel nog onderzoek gedaan naar de schildpaddenresten en de rest van de herpetofauna.

17) Cadzand/Zwarte Polder

Het strand van Cadzand staat bij de meeste mensen toch wel bekend om de haaien- en roggentanden die er gevonden kunnen worden (Raad, 2016). Maar er wordt veel meer materiaal gevonden uit verschillende periodes en van verschillend formaat. Ook hier kunnen resten van kleine zoogdieren gevonden worden zoals die van woelmuizen en mollen. Schouten (2015) beschrijft een vondst van een ilium van een groene kikker (*Pelophylax* sp. cf. *kl. esculentus/P. sp. cf. lessonae*). Dieleman (2013) beschrijft in het kort de zandsuppleties die plaats hebben gevonden met de daarin gevonden kleine zoogdieren. Het ilium werd in 2010 gevonden en komt mogelijk uit de zandsuppleties van 2008 of 2010. Aangezien groene kikkers warmteminnende amfibieën zijn past het dier beter bij de vondsten van 2010 met o.a. de bosmuis (*Apodemus* sp.), maar qua preservatie past de vondst misschien beter bij de opspuitingen van 2008. Helaas zullen we het nooit weten.

CONCLUSIES

Deze inventarisatie laat zien dat Nederland toch ook een rijke pleistocene en holoceen herpetofauna heeft gehad. Helaas is wel duidelijk dat deze groep minder stratigrafische waarde heeft dan bijvoorbeeld woelmuizen, maar dat betekent niet dat het bestuderen van deze dieren niet nuttig is. De aanwezigheid van een bepaalde kikkersoort geeft bijvoorbeeld aan of het een warm of koud klimaat was. Het aspect waarin de reptielen en amfibieën beter tot hun recht komen is dus bij de reconstructie van het vroegere leefmilieu. De inventarisatie geeft een goed idee van de rijkdom aan (sub-) fossiele reptielen- en amfibieënvondsten uit Nederland. Een aantal dingen valt op:

Ten eerste blijkt dat er in het Holoceen twee soorten leefden die we nu niet meer tot de huidige herpetofauna rekenen. Het gaat om de Europese moerasschildpad (*Emys orbicularis*) en de groene pad (*Bufo viridis*). Deze vondsten tonen aan dat de grens van het verspreidingsgebied van deze soorten noordwestelijker lag dan tegenwoordig.

Ten tweede blijkt dat er geen subfossielen van hagedissen en watersalamanders, op een mogelijke vondst na (Glastra, 1983), beschreven zijn uit het Holoceen. Dit vraagt om nader onderzoek.

Ten derde lijkt het er nu op dat de Europese moerasschildpad het meest voorkomende pleistocene en holoceen reptiel van Nederland is. Maar dit is schijn, want in de tabellen

Pleistoceen			
Soorten AMFIBIEËN	Tegelen	Maastricht-Belvédère 3	Maastricht-Belvédère 4
<i>Bombina</i> sp.	X		
<i>Pelobates fuscus</i>	X		
<i>Bufo</i> sp.			X
<i>Bufo bufo</i>	X	cf.	X
<i>Epidalea calamita</i>			X
<i>Palaeobatrachus</i> sp.	X		
<i>Hyla</i> sp.	X		
<i>Rana</i> sp.	X		X
<i>Rana arvalis</i>			X
<i>Rana temporaria</i>		X	X
<i>Pelophylax</i> sp.	X		
<i>Pelophylax (ridibundus)</i> sp.			X
<i>Triturus cristatus</i>	X		
<i>Lissotriton</i> sp.	X		
<i>Lissotriton helveticus</i>			X
<i>Lissotriton vulgaris</i>			X

Tabel 1: Overzicht van de pleistocene amfibievondsten van Nederland. Afkorting: cf.: mogelijk deze familie, genus of soort. Overview of the Pleistocene amphibian remains from the Netherlands. Abbreviation: cf.: possibly this family, genus or species.

wordt voornamelijk gekeken naar het aantal meldingen in de literatuur van een bepaalde diersoort en niet van het aantal gevonden botten per diersoort. Qua aantal resten is het nog de vraag of andere dieren niet in grotere hoeveelheden gevonden worden, zoals de kikkers.

Ten vierde lijken er soorten te ontbreken in de lijst, zoals de vroedmeesterpad (*Alytes obstetricans*), de roodbuikvuurpad (*Bombina bombina*), de geelbuikvuurpad (*B. variegata*) en de groengestipte kikker (*Pelodytes punctatus*). Sommige van deze soorten leven tegenwoordig in Nederland en/of zijn in onze buurlanden wel fossiel bekend (Holman, 1998). De vraag is waar en of ze er geweest zijn.

Ten slotte: men kan zich afvragen of de herpetofauna uit het Noordzegebied hetzelfde is als de herpetofauna uit het binnenland. Dit punt moet nog verder onderzocht worden.

Villa *et al.* (in prep) laten zien dat er ook zeker nog het een en ander op dit gebied te ontdekken valt voor Nederland. Zo leverde dat onderzoek twee nieuwe en belangrijke vondsten op. De eerste is een nieuwe schildpad voor Nederland. Het toont aan dat er gedurende het Vroeg-Pleistoceen in ieder geval meerdere soorten schildpadden hebben geleefd in

Pleistoceen			
Soorten REPTIELEN	Tegelen	Maastricht-Belvédère 3	Maastricht-Belvédère 4
<i>Lacerta</i> sp.	X		
<i>Zootoca vivipara</i>			X
<i>Podarcis</i> sp.	cf.		
<i>Anguis fragilis</i>	X		X
<i>Colubrinae</i> indet.	X		
<i>Natrix natrix</i>	X		X
<i>Vipera</i> sp.	X		
<i>Emys orbicularis</i>	X		X
<i>Mauremys</i> sp.	X		

Tabel 2: Overzicht van de pleistocene reptielvondsten van Nederland. Afkorting: cf.: mogelijk deze familie, genus of soort. Overview of the Pleistocene reptile remains from the Netherlands. Abbreviation: cf.: possibly this family, genus or species.

Nederland. Als tweede leverde dat onderzoek ook nog een nieuwe locatie van een pleistocene *Palaeobatrachus* sp. (een uitgestorven kikker) op. Een dier waarvan werd gedacht het zou zijn uitgestorven rond die tijd en in dat gebied. Al met al dus nog reden genoeg om het onderzoek naar deze reptielen en amfibieën voort te zetten.

PERSOONLIJKE OBSERVATIE EN DISCUSSIE

Tijdens het onderzoeken viel iets op, namelijk de variatie in de ilia van de bruine kikker (*Rana temporaria*). Deze vind ik persoonlijk best groot. Met de variatie bedoel ik het uiteenlopende formaat van de dorsale kam van het ilium. Anderen viel dit ook al op, bijvoorbeeld Irving (1995) en Kysely (2008). Figuur 6 toont wat van deze variatie. De vraag is waarom deze variatie zo groot is. Dat probeer ik in dit stuk uit te zoeken en te beargumenteren.

De verklaring dacht ik te hebben gevonden in Kysely (2008). Kysely (2008) stelt dat de dorsale kam (naast andere functies) een aanhechtingspunt is voor spieren, waardoor de grootte en vorm kan verschillen door: het formaat van het individu, het geslacht, de leeftijd, het seizoen waarin het dier stierf en andere factoren. Kort gezegd stelt Kysely (2008) dus eigenlijk dat van alles van invloed is op deze variatie. Dit leek wat algemeen. Ik ben verder gaan zoeken en kwam voorlopig op onderstaande resultaten.

Het eerste waar ik naar keek is het geslacht. Een constant morfologisch verschil tussen de twee geslachten noemt men seksuele dimorfie. Bijvoorbeeld een grootteverschil: mannetjes worden groter dan vrouwtjes of andersom. Er is zeker seksuele dimorfie bij kikkers maar dit lijkt niet van invloed op de morfologie van ilia. Blain *et al.* (2015) keken namelijk of het geslacht invloed heeft bij het determineren van ilia van

Holoceen										
Reptielen en amfibieën	Yangtzehaven-Maasvlakte	Middelweerdbaan in De Meern, Utrecht	Noordoostpolder	Bovenkarspel	Naaldwijk	Empel	Hardinxveld-Giessendam	Voorschoten	Haarlem	Beverwijk
<i>Pelobates fuscus</i>		X	X							
<i>Bufo bufo</i>		X	X							
<i>Bufo viridis</i>		X		X						
<i>Epidalea calamita</i>			X		X				X	
<i>Hyla arborea</i>			X							
<i>Rana arvalis</i>		X	X	X						
<i>Rana temporaria</i>			X	X	X				X	
<i>Pelophylax ridibunda/ P. esculenta</i>	X									
<i>Urodela</i> indet				X						
<i>Natrix natrix</i>	X			X						
<i>Vipera berus</i>			X							
<i>Emys orbicularis</i>						X	X	X		X

Tabel 3: Overzicht van de holocene amfibie- en reptielvondsten van Nederland. Afkorting: cf.: mogelijk deze familie, genus of soort. Overview of the Holocene amphibian and reptile remains from the Netherlands. Abbreviation: cf.: possibly this family, genus or species.

Strandvondsten					
Reptielen en amfibieën	Maasvlakte 1	Maasvlakte 2	Cadzand/Zwarte Polder	Hoek van Holland	De Zandmotor
<i>Rana</i> sp.		cf.			cf.
<i>Rana temporaria</i>		cf.			cf.
<i>Pelophylax</i> sp. cf. <i>kl. esculentus</i> / <i>P.</i> sp. cf. <i>lessonae</i>			x		
<i>Emys orbicularis</i>	X	X		X	X

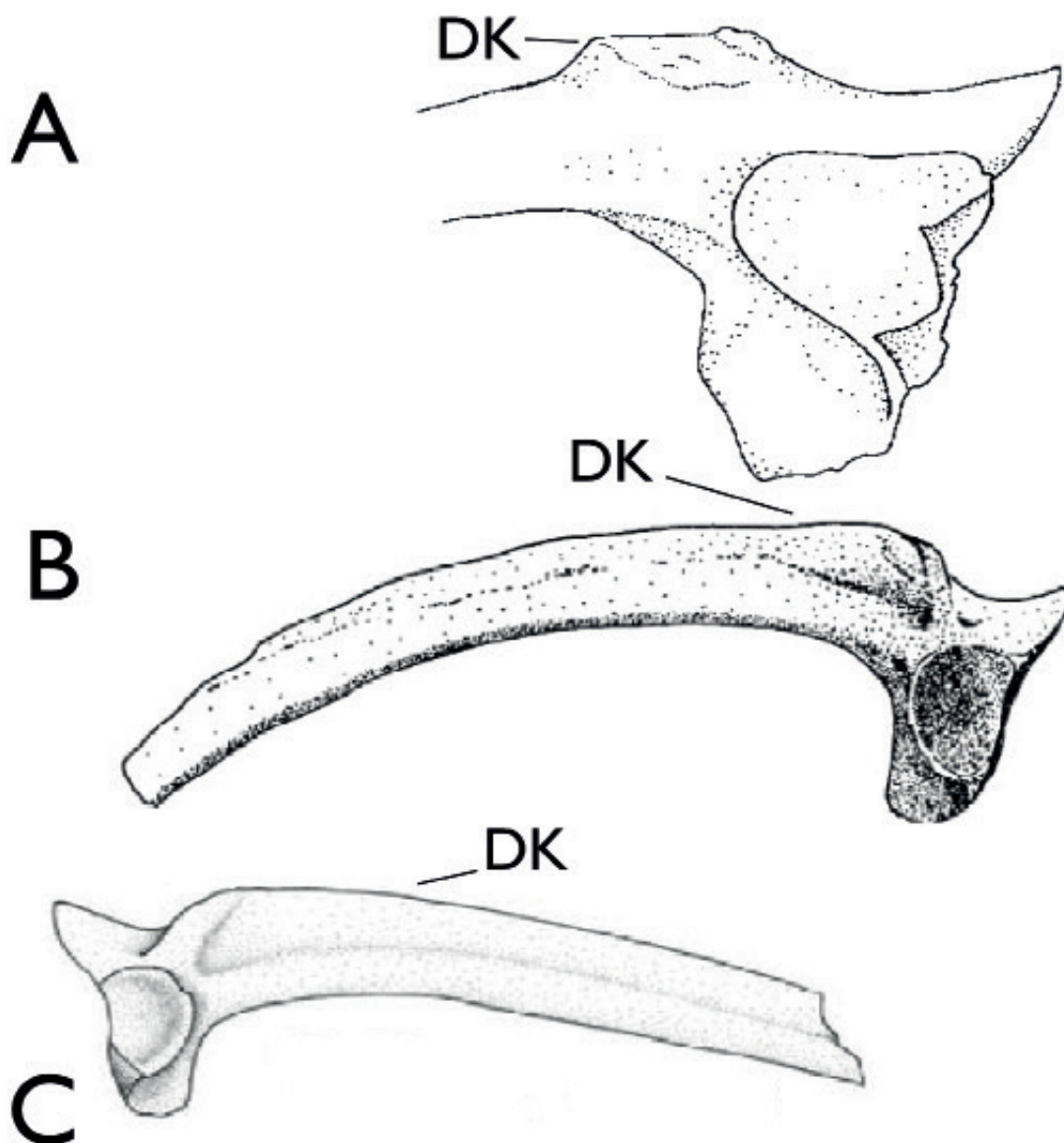
Tabel 4: Overzicht van de amfibie- en reptielstrandvondsten van Nederland. Afkorting: cf.: mogelijk deze familie, genus of soort. Overview of the amphibian and reptile remains recovered from Dutch the beaches. Abbreviation: cf.: possibly this family, genus or species.

groene kikkers. Zij constateerden dat er een verschil is tussen de ilia van mannelijke en vrouwelijke groene kikkers, namelijk dat de ilia van de vrouwtjes meestal groter zijn dan van de mannetjes (bij de poelkikker is het verschil het grootst).

Dat resultaat is niet zo verrassend omdat Shine (1979) aantoonde dat bij 90% van de kikkersoorten de vrouwelijke dieren groter zijn dan de mannelijke dieren. Behalve formaatverschillen lijken er dus geen morfologische verschillen te zijn in de dorsale kam.

Hierbij wil ik nog opmerken dat men in wetenschappelijke publicaties nooit een geslacht bij een kikker-ilium ziet staan. Waarschijnlijk omdat het niet vast te stellen is bij dat bot. Zoals ik al eerder noemde is er wel seksuele dimorfie in het kikkerskelet maar die morfologische verschillen betreffen alleen de opperarmbeenderen. Het is dus onwaarschijnlijk dat de variatie in de dorsale kam moet worden toegeschreven aan seksuele dimorfie.

De leeftijd van een individu kan zeker een rol spelen bij het determineren van botten van kikkers. De ontogenie of ontwikkelingsfysiologie is zeer uitgesproken bij kikkers. Ze gaan, na het uit het ei kruipen, door verschillende groeistadia gedurende hun leven (van kikkervisje tot volwassen kikker). Deze veranderingen tijdens ieder groeistadium hebben invloed op de morfologische kenmerken (vorm en proporties) van bepaalde botten zoals het opperarmbeen, het ilium, het schouderblad en het heiligbeen. Ondanks de grote ontogenitische stappen veranderen de botten toch, onder bepaalde situaties, niet altijd zo sterk als men zou denken (Holman, 2003). Bij de ilia van jonge dieren (juvenielen) zijn vaak de belangrijke morfologische kenmerken nog niet goed ontwikkeld en dat maakt het determineren van dergelijke ilia lastig. Dit is ook een reden dat ilia van jonge dieren zelden worden gepubliceerd. Behalve jonge individuen vind men soms ook individuen van een hoge leeftijd. Holman (2003) stelt dat degeneratie van botten en pathologiën in oudere individuen



Figuur 6: Morfologische variatie in de ilia van de bruine kikker (*Rana temporaria*). A) naar Holman (1998), B) naar Bailon (1997), C) naar Blain & Villa (2006). DK dorsale kam.

Morphological variation in the ilia of the brown frog (*Rana temporaria*). A) after Holman (1998), B) after Bailon (1997), C) after Blain & Villa (2006). DK dorsal crest.

ook een rol kunnen spelen bij het op naam brengen van de gevonden beenderen.

Het formaat van het dier is een ander discutabel punt. Kyselý geeft in zijn eigen publicatie (Kyselý, 2008) ook de variatie weer in een afbeelding (fig. 6). De ilia die in zijn artikel worden afgebeeld zijn wel anders qua uiterlijk maar wel van hetzelfde formaat. Zelf heb ik er ook voor gekozen om de variatie te laten zien door middel van bruine kikker ilia van hetzelfde formaat, zie figuur 6 (dit artikel).

Na al deze punten in overweging te hebben genomen, lijkt een goede mogelijke conclusie dat het verschil in individuele leeftijd (adult vs seniel) en de klimaat- en omgevingsomstandigheden de meest logische verklaringen vormen voor de variatie in de ilia. Daarbij is het belangrijk om in gedachten te houden dat er altijd een natuurlijke variatie is binnen elke soort.

Een interessante stap binnen dit variatie-onderzoek zou zijn om de variatie van de fossiele en (sub)fossiele ilia van de Nederlandse bruine kikkers (en eventueel andere soorten) vast te leggen en te bestuderen. Dit bijvoorbeeld om de kijken of het geografisch aspect een eventuele rol kan spelen voor de variatie in de ilia van kikkers en padden.

DANKWOORD

Het Natuurhistorisch Museum Rotterdam dank ik voor het gebruik van hun bibliotheek. Francien Dieleman (Naturalis Biodiversity Center) dank ik voor het meedenken met het onderzoek, het helpen bij het zoeken naar literatuur en het in contact brengen met Dhr. Glastra. Lars van den Hoek Ostende (Naturalis) dank ik voor het meedenken met het onderzoek en het in contact brengen met Andrea Villa (Universiteit van Milaan). Rob Glastra (Bussum) dank ik voor het beschikbaar maken van literatuur. Verder dank ik Andrea Villa (Universiteit van Milaan) voor informatie over de nieuwe vondsten van de herpetofauna van Tegelen. De Craniumredactie dank ik voor hun aanvullende opmerkingen en het maken van de mooie platen. En ten slotte wil ik Anton Schouten (1954-2015) bedanken voor het meedenken met het onderzoek tijdens de beginfase.

LITERATUUR

Bailon, S. (1997) La grenouille rousse (*Rana temporaria*). Une source de nourriture pour les habitants de Chalain 3. In: Petrequin, P. (Ed.), *Littoraux néolithiques de Clairvaux-les lacs et de Chalain (Jura), III, Chalain station 3, 3200-2900 av. J.-C., vol. 2*. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme Paris, Paris: 711-716.

- Blain, H.-A., P. Villa (2006) Amphibians and squamate reptiles from the early Upper Pleistocene of Bois Roche Cave (Charente, southwestern France). *Acta Zoologica Cracoviensia* 49A: 1-32.
- Blain H.A., I. Lózano-Fernández, G. Böhme (2015) Variation in the ilium of central European water frogs *Pelophylax* (Amphibia, Ranidae) and its implications for species-level identification of fragmentary anuran fossils. *Zoological Studies* 54-1, 1-9.
- Böhme, M. (2001) The oldest representative of a brown frog (Ranidae) from the Early Miocene of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 119-124.
- Dieleman, F. (2013) Overzicht van strandvondsten van woelmuizen en andere kleine zoogdieren langs de Nederlandse stranden: stand van zaken 2013. *Afzettingen WTKG* 34-4, 144-172.
- Dubois, E. (1904) Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland. *K.N.A.W. Verslag van de Gewone Vergadering van de Wis- en Natuurkundige Afdeling van 24 september 1904*, 243-251.
- Gehasse, E.F. (1995) *Ecologisch-archeologisch onderzoek van het Neolithicum en de Vroege Bronstijd in de Noordoostpolder met de nadruk op vindplaats P14*. PhD thesis Amsterdam.
- Gehasse, E.F. (2001) Archaeoherpetological remains from the Noordoostpolder in The Netherlands. in: Buitenhuis, H. & W. Prummel (eds.) *Animals and man in the past. Essays in honour of Dr. A.T. Clason, emeritus professor of archaeozoology. ARC-publication 41*, 227-235.
- Glastra, R. (1983) Some archaeoherpetological remains from the Netherlands. *Journal of Archaeological Science* 10, 213-222.
- Gleed-Owen, C.P. (2000) Subfossil records of *Rana cf. lessonae*, *Rana arvalis* and *Rana cf. dalmatina* from Middle Saxon (c.600-950 AD) deposits in eastern England: evidence for native status. *Amphibia-Reptilia* 21-1, 57-65.
- Groenveld, A., G. Smit, E. Goverse (2011) *Handleiding voor het Monitoren van Amfibieën in Nederland*. RAVON Werkgroep Monitoring, Amsterdam.
- Hoek Ostende, L.W. van den, J. de Vos (2006) A century of research on the classical locality of Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 256, 291-304.
- Holman, J.A. (1993) Pleistocene herpetofauna of Westbury-Sub-Mendip Cave, England. *Cranium* 10-2, 87-96.
- Holman, J.A. (1998) *Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe*. Oxford University Press, New York.
- Holman, J.A. (2003) *Fossil frogs and Toads of North America*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Holman, J.A., T. van Kolfschoten (2011) The Middle Pleistocene Herpetofaunas from Kärlich (Neuwied Basin, Germany). *Palaeontologia Electronica* 14, Issue 3-43A, 10.
- Irving, B. (1995) Technical report: Status of the pool frog *Rana lessonae* Camerano as a native British species based on zooarchaeological evidence from the English Fens. *Reports from the Environmental Archaeology Unit, York* 95/30, 6 pp.
- Ivanov, M., S. Hrdlickova, R. Gregorova (2002) *Geïllustreerde fossielen encyclopedie*. Rebo Productions.
- Kerkhoff, N.C. (1986) Een vondst van *Emys orbicularis* L. *Cranium* 3-2, 76-77.
- Kerkhoff, N.C. (1987) Fossiele resten van *Emys orbicularis* Linnaeus, 1758, de Europese moerasschildpad van de Maasvlakte. *Cranium* 4-2, 59-66.
- Kerkhoff, N.C. (1990) Wie het kleine niet eert... *Grondboor & Hamer* 44-3, 55-57.
- Kerkhoff, N.C. (1994) Fossiele resten van de Europese moerasschildpad *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) uit de omgeving van Tegelen, Nederland. *Deinsea* 1, 1-29.
- Kolfschoten, T. van (1985) The Middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère (Southern Limburg, The Netherlands). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 39, 45-74.
- Kolfschoten, T. van (1989) Neushoornvondsten uit de groeve Maastricht-Belvédère. *Cranium* 6-2, 33-44.
- Kolfschoten, T. van, Y. Vervoort-Kerkhoff (2010) Maasvlakte I - Bron van informatie voor paleontologen en archeologen. *Cranium* 27-2, 58-62.
- Kyselý, R. (2008) Frogs as a part of the Eneolithic diet. Archaeozoological records from the Czech Republic (Kutná Hora-Denemark site, Rívnác Culture). *Journal of Archaeological Science* 35, 143-157.
- Langeveld, B. (2013) *Trogonthierium cuvieri* Fischer (Castoridae) van het strand van Hoek van Holland en de Zandmotor. *Cranium* 30-1, 8-12.
- Langeveld, B., S. Schouten (2013) Watermollen *Galemys* sp. en *Desmana* cf. *moschata* (Linnaeus, 1758) (Talpidae; Desmaninae) van het strand van Hoek van Holland (Eurogeulgebied). *Cranium* 30-2, 13-18.
- Langeveld, B., D. Mol, H. Mulder, J. Streutker (2014) Meer dan alleen schildfragmenten: een femur van een Europese moerasschildpad *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) van de Zandmotor. *Afzettingen WTKG* 35-4, 96-100.
- Lenders, H.J.R. (2010) Over boomkickers en mensen. Deel 2: historische verspreiding. *RAVON* 38 12-4, 70-77.
- Marijnissen, K. (2008) Groene kikkers zijn complex. *RAVON* 10-2, 25-30.
- Meijer, Y. (2009) Gewei uit de geul. LR57: Onderzoek naar een bronstijdrestgeul en sporen uit de vroeg-Romeinse tijd aan de Burgemeester Middelweerdbaan in De Meern. *Basisrapportage archeologie* 31, Utrecht.
- Mlynarski, M., Z. Szyndlar, R. Estes, B. Sanchiz (1984) Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Wcze I1 near Działoszyn (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* 29, 209-226.
- Mol, D., B. Langeveld (2014) Wat determinatiesessies aan nieuwe gegevens kunnen opleveren: nieuws van het strand van Maasvlakte 2. *Afzettingen WTKG* 35-2, 40-59.
- Nöllert, A., C. Nöllert (1992) *Die Amphibien Europas*. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Company, Stuttgart, 1992
- Peeters, J.H.M., D.C. Brinkhuizen, K.M.Cohen, L.I. Kooistra, L. Lubiak-Martens, J.M. Moree, M.J.L.Th. Niekus, D.E.A. Schiltmans, A. Verbaas, F. Verbruggen, P.C. Vos, J.T. Zeiler (2014). Synthese. In J.M. Moree, M.M. Sier (Eds.), *Twintig meter diep! Mesolithicum in de Yangtzehaven-Maasvlakte te Rotterdam. Landschapsontwikkeling en bewoning in het Vroeg Holoceen*. Rotterdam: BOOR Gemeente Rotterdam, 289-322.
- Raad, H. (2016) *Zeeuwse strandfossielen: Fauna Zeelandica in de oertijd: fossielengids uitgegeven bij het 50-jarig jubileum Werkgroep Geologie KZGW 1966-2016*. Werkgroep Geologie, Koninklijk Zeeuwsch Genootschap der Wetenschappen.
- Schouten, S. (2014) Een aantal vondsten van fossiele kikkers en padden (Anura) van de Zandmotor en Maasvlakte 2. *Cranium* 31-2, 29-32.
- Schouten, S. (2015) Nieuwe vondsten van fossiele kikkers van het strand van de Zandmotor en Cadzand. *Cranium* 32-2, 22-25.
- Schreuder, A. (1946) De moerasschildpad, *Emys orbicularis* (L.), fossiel en levend in Nederland. *Natuurhistorisch Maandblad* 35, 58-61 en 72-75.
- Shine, R. (1979) Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 2, 297-306.
- Smit, G.F.J., A. Zuiderwijk (2003) *Handleiding voor monitoring van reptielen in Nederland*. RAVON Werkgroep Monitoring, Amsterdam.
- Valk, B. van der, D. Mol, H. Mulder (2011) Mammoetbotten en schelpen voor het oprapen: verslag van een onderzoeksexcursie naar fossielen op 'De Zandmotor' voor de kust tussen Ter Heijde en Kijkduin (Zuid-Holland). *Afzettingen WTKG* 32-3, 51-53.
- Veen, K. van der (2009) *Microfauna van Naaldwijk Determinatie en bespreking van een concentratie microfauna gevonden in een kuil*. Universiteit Leiden, Faculteit der Archeologie.
- Villa, A., M. Delfino, L.W. van den Hoek Ostende (2013) Early Pleistocene Palaeobatrachids from Tegelen (The Netherlands). In: Baldanza, A. & Monaco, P. (eds.) "*XIII Giornate di Paleontologia della Società Paleontologica Italiana. Volume dei Riassunti. (Perugia, Italy, 2013)*": 60.
- Villa, A., L.W. van den Hoek Ostende, M. Delfino, in prep. Early Pleistocene herpetofauna from Tegelen (The Netherlands).
- Wijngaarden-Bakker, van L.H. (1999) Vondsten van de Europese moerasschildpad, *Emys orbicularis* (L.), in Nederland. *Lacerta* 57-4, 120-125.
- Wijngaarden-Bakker, L.H. van, K.D. Troostheide (2003) Bones and eggs. The archaeological presence of the Grass snake *Natrix natrix* (L.) in the Netherlands. *Environmental Archaeology* 8, 111-118.