

DAMHERTEN VAN MAASVLAKTE 2 EN DE WESTERSCHELDE: *DAMA DAMA CLACTONIANA* (FALCONER, 1868) NIEUW VOOR HET PLEISTOCEEN VAN NEDERLAND

PETER DE BRUIJN, MARTIJN DE BRUIJN EN INGRID DE BRUIJN, BRUI6471@PLANET.NL

Samenvatting

In Nederland zijn maar zeer weinig fossiele overblijfselen van het damhert, *Dama dama* (Linnaeus, 1758) bekend. In dit artikel beschrijven we een drietal craniale overblijfselen die op grond van grootte en morfologische kenmerken kunnen worden toegeschreven aan het damhert. Van Maasvlakte 2 is een fragment van een linker mandibula afkomstig met daarin een complete p4. Op grond van morfologische kenmerken kan deze worden toegeschreven aan de ondersoort *Dama d. clactoniana* (Falconer, 1868) uit het Midden-Pleistoceen. Voor het Pleistoceen van Nederland is dit een nieuwe ondersoort. Van het strand van de Kaloot is een M1 sup. dex. afkomstig, die kan worden toegeschreven aan *Dama dama* (Linnaeus, 1758) op grond van de mate van fossilisatie en de geassocieerde fauna die uit de Westerschelde bekend is. Tenslotte is van Maasvlakte 2 een M2 sup. sin. afkomstig die op grond van de morfologie en fossilisatiegraad kan worden toegeschreven aan een oudere soort uit het Midden-Pleistoceen, *Dama roberti* Breda & Lister, 2013 of *Dama d. clactoniana*.

Abstract

Fossil remains of fallow deer, *Dama dama* (Linnaeus, 1758) from the beach of Maasvlakte 2 and the Westerschelde are described. Fossil remains of *Dama* are very rare in the Netherlands. The small differences between fossil remains of fallow deer and red deer, *Cervus elaphus* (Linnaeus, 1758) often lead to problems in identification. In this article, three cranial finds are described which can be attributed to fallow deer on the basis of dimensions and morphology. On the beach of Maasvlakte 2, a fragment of a left mandibula with a complete p4 was found. On the basis of morphological features and the degree of fossilization, it can be attributed to the fallow deer *Dama d. clactoniana* (Falconer, 1868) from the Middle Pleistocene. This subspecies has not been previously recorded from the Netherlands. From the beach of De Kaloot (Westerschelde), an M1 sup. dex., can be attributed to *Dama dama* (Linnaeus, 1758) based on the degree of fossilisation and the associated fauna that is known from the Westerschelde. An M2 sup. sin. from the beach of Maasvlakte 2 can be attributed to an older fallow deer from the Middle Pleistocene, *Dama roberti* Breda & Lister, 2013 or *Dama d. clactoniana*.





*Figuur 1. Damhert, Dama d. dama (Linnaeus, 1758) op het strand van Zandvoort.
Fallow deer, Dama d. dama (Linnaeus, 1758) on the beach of Zandvoort.*

INLEIDING

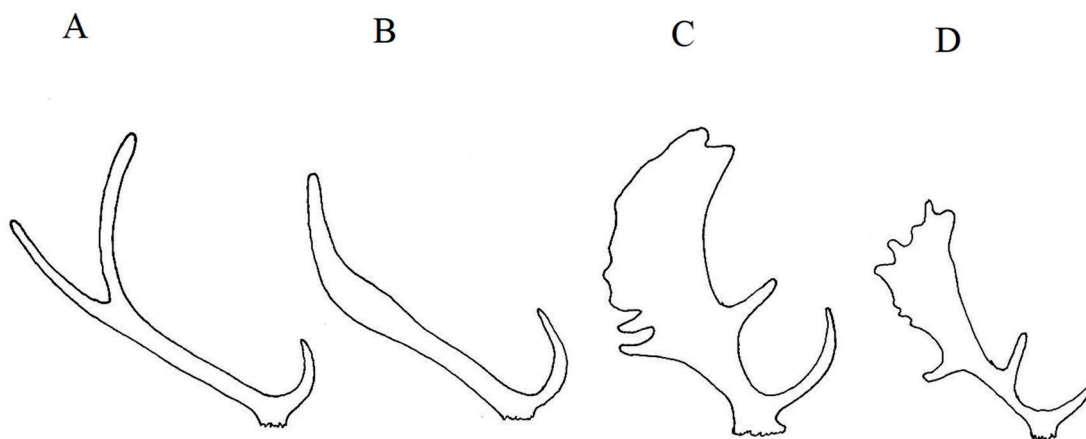
Het damhert, *Dama dama* (Linnaeus, 1758) is een middelgrote hertensoort die met een schofthoogte van 90-100 cm tussen die van de ree en het edelhert in staat (Fig. 1). Aan het einde van het laatste interglaciaal (Eemien) verdween het damhert, naarmate het kouder werd, geleidelijk uit het grootste deel van Europa. Een kleine populatie heeft stand gehouden op Sicilië, in de zuidelijke Balkan en in het zuidelijke deel van Anatolië (Masseti *et al.*, 2008). De Romeinen introduceerden het damhert opnieuw in grote delen van Europa, waaronder ook Nederland (Lister, 1984; Baker *et al.*, 2017). In Nederland vinden we vandaag de dag het damhert voornamelijk in een aantal duingebieden en op de Veluwe. Ze leven in kleine groepen waarbij hun voedsel sterk afhankelijk is van de leefomgeving en voornamelijk bestaat uit bladeren of gras. Alleen de mannelijke individuen bezitten een gewei. Er is sprake van seksueel dimorfisme waarbij de mannelijke individuen groter zijn dan de vrouwelijke. Het gemiddelde lichaamsgewicht van volwassen mannelijke individuen bedraagt 67 kg en van de hinden 44 kg (Dharmani, 2000). Het hedendaagse damhert heeft in verhouding tot zijn lichaamsgewicht het zwaarste gewei van alle hedendaagse herten (Pfeiffer, 2015). Hierdoor zijn er aan de schedel van recente damherten een aantal specifieke kenmerken te zien. Zo staan de pedikels (verlengstukken van de voorhoofdsbeenderen) van het gewei verticaal op de schedel en is het schedeldak meer convex ten opzichte van bijvoorbeeld *Cervus elaphus* (Croitor, 2014).

Gedurende het Laat-Pleistoceen kwam het damhert tijdens het Eemien-interglaciaal ook in Nederland voor, getuige de zeer schaarse fossiele vondsten van verschillende locaties. Zo is er een vrijwel complete linker geweistang gevonden uit een zuigkat in Luttenberg (Overijssel) (Kolfschoten & Zijlstra, 1992) en is uit de Westerschelde bij Nieuwe Sluis een geweistang opgevist met mogelijk een eemien ouderdom, die wordt bewaard in de collectie van Naturalis (coll. no. NNH.104538) (Bosscha Erdbrink, 1983).

DE EVOLUTIE VAN HET DAMHERT

De evolutionaire lijn van het damhert is al vele jaren onderwerp van discussie. Zo worden verschillende vormen van *Dama* door sommige auteurs als soorten beschouwd, maar door andere weer als ondersoorten, die later mogelijk weer tot soort worden opgevaardeerd. Voorouders van het huidige damhert zijn te herleiden tot pliocene/vroeg-pleistocene vormen, die door sommige auteurs in het geslacht *Dama* worden geplaatst, maar door andere auteurs onder de “*Pseudodama*”. Deze fossielen worden gekarakteriseerd door een gewei bestaande uit een oogtak en één of twee zijtakken, die echter geen schoffel vertonen. Azzaroli (1992) schaarde de vroeg-pleistocene soorten *Cervus pardinensis* Croizet & Jobert, 1828 en het klein Tegels hert, *Cervus rhenanus* Dubois, 1904 (synonym *C. philisi* Schaub, 1941 en *C. perolensis* Azzaroli, 1952) uit het Tiglien (2,4 - 1,8 miljoen jaar geleden (Ma)) onder deze “*Pseudodama*” (Spaan, 1992; De Vos *et al.*, 1995). Een andere vertegenwoordiger is *Cervus nestii* (Azzaroli, 1947), soms aangeduid als *Pseudodama nestii* (Azzaroli, 1947), *Dama nestii*, *Euraxis nestii* of *Axis nestii*, die voorkwam tijdens het Laat-Villafranchien (1 Ma) (Petrov *et al.*, 2013). Van Untermassfeld (Thüringen, Duitsland)

is de “*Pseudodama*” *Dama vallonnetensis* (De Lumley *et al.*, 1988) bekend (synoniem *Pseudodama nestii vallonnetensis*) uit het vroege Midden-Pleistoceen (Epivillafranchien, ca. 0,98 Ma) (Kahlke, 2000; Croitor, 2001). De afwisseling van koude en warme periodes tijdens het Pleistoceen zorgde ten noorden van de Alpen voor een proces van herhaaldelijke migraties, waarbij het damhert zich tijdens de koude periodes terugtrok naar het zuiden om zich vervolgens tijdens de interglacialen weer naar het noorden te verplaatsen. Elke nieuwe migratie naar het noorden zorgde voor nieuwe morfologische veranderingen, met name in de geweien (Fig. 2). Het eerste voorkomen van het geslacht *Dama* stamt uit de overgang tussen het Vroeg-Pleistoceen en het Midden-Pleistoceen. Uit het vroege Midden-Pleistoceen is de oudste soort beschreven, *Dama roberti* Breda & Lister, 2013, waarvan o.a. resten bekend zijn uit Pakefield (Suffolk, Engeland) met een ouderdom van ca. 700.000 jaar (ka), waarbij het gewei een beginnende distale schoffel begint te vertonen (Breda & Lister, 2013; Lister & Breda, 2016). Fossiele resten uit o.a. de Valdemino-grot (Noordwest-Italië) worden eveneens aan deze soort toegeschreven (Breda, 2015). Ook van de locatie Isernia la Pineta (Molise, Italië) behoren de overblijfselen van het damhert met enige voorzichtigheid tot *Dama roberti*, nadat ze eerst waren toegeschreven aan *Dama d. clactoniana* (Falconer, 1868). Dit wordt gesteld op grond van een aantal kenmerken aan geweifragmenten (Breda *et al.*, 2015). Gedurende het D-Holsteinien-interglaciaal (400 ka) kwam in West-Europa *Dama d. clactoniana* voor, die qua grootte overeen kwam met *Dama roberti* en groter was dan het huidige damhert (Breda & Lister, 2013). Het gewei van *Dama d. clactoniana* verschilt van dat van het hedendaagse damhert door een extra derde punt boven de tweede en een smallere schoffel (Lister, 1984; De Vos, 1993). Deze soort is onder andere beschreven van verschillende locaties uit het Midden-Pleistoceen (ca. 320 ka) van Engeland (Clacton-on-Sea, Swanscombe; Schreve & Bridgland, 2002; Breda & Lister, 2013; Pfeiffer, 2018). Van de vindplaats Neumark-Nord (Duitsland) zijn een groot aantal skeletten van *Dama d. geiselana* Pfeiffer, 1998 bekend. In eerste instantie werd gedacht dat deze fossiele overblijfselen afkomstig waren uit een intra-Saalien-periode, het Oostermeer-interglaciaal (240 ka), maar nader onderzoek heeft aangetoond dat deze overblijfselen geplaatst moeten worden in het Eemien-interglaciaal (132 ± 12 ka) (Gaudzinski-Windheuser *et al.*, 2014). *Dama d. geiselana* was duidelijk groter dan het huidige damhert en de verspreiding beperkte zich tot het noordoosten van Duitsland (Pfeiffer, 1998). Verder naar het westen, het gebied tussen Lehringen en de Boven-Rijnse Laagvlakte, behoren de fossiele overblijfselen van damherten vrijwel zeker niet tot deze soort (Van Kolfschoten, 2000; Pfeiffer, 2018). Fossiele resten afkomstig van een aantal locaties in Noordwest-Europa laten zien dat het damhert *Dama dama* tijdens het laatste interglaciaal, het Eemien, in Noordwest-Europa voorkwam. Na het laatste interglaciaal verdween het damhert uit Europa. In vergelijking met het huidige damhert, was *Dama dama* uit het Eemien groter, maar kleiner dan *Dama roberti* en *Dama d. clactoniana*. Aan de hand van de verschillende fossiele resten in Europa, zijn er twee mogelijke migratieroutes vanuit het middellandse-zeegebied in het Midden en Laat-Pleistoceen van *Dama* in kaart gebracht (Pfeiffer, 2018). Gedurende het Midden-Pleistoceen liep een oostelijke route vanuit de oostelijke mediterrane kust, langs de kust van



Figuur 2. Ontwikkeling en morfologie van het gewei van de vroeg-pleistocene "Pseudodama" (A), de vroeg midden-pleistocene *Dama roberti* (B), de laat-pleistocene *Dama d. geiselana* (C) en het recente damhert *Dama d. dama* (D).

Antler evolution and morphology of the Early Pleistocene "Pseudodama" (A), the early Middle Pleistocene *Dama roberti* (B), the Late Pleistocene *Dama d. geiselana* (C) and the recent fallow deer *Dama d. dama* (D).

de Zwarte Zee en de Donauvallei verder naar het noorden en noordwesten, de Elbe en Saale volgend. *Dama d. clactoniana* heeft waarschijnlijk deze route gevolgd, getuige de vondsten in Edesheim, Duitsland (Sickenberg, 1965). Gedurende het Laat-Pleistoceen volgde *Dama d. geiselana* eveneens de oostelijke route naar het noorden en tevens naar het westen tot aan de Rijnvallei. Een tweede, westelijker migratieroute van *Dama* liep vanuit de westelijke mediterrane kust naar het noorden tot eveneens de Rijnvallei en verder naar het noordwesten naar Groot-Brittannië en Noordwest-Duitsland en de kusten van de Noordzee.

TOESCHRIJVEN VAN FOSSIELE OVERBLIJFSELEN AAN DAMHERT OF EDELHERT

Het toeschrijven van fossiele overblijfselen aan de verschillende soorten herten kan voor problemen zorgen. De meeste problemen doen zich voor bij het onderscheid tussen overblijfselen van damhert en edelhert. Het edelhert is over het algemeen groter dan het damhert, maar ook bij het edelhert is er sprake van seksueel dimorfisme waarbij de mannelijke individuen duidelijk groter zijn dan de vrouwelijke. Daarnaast wordt de gemiddelde lichaamsgrootte van edelherten beïnvloed door meerdere factoren, waarvan voedselaanbod er één is. Zo zijn edelherten uit bosgebieden kleiner dan die uit meer open gebieden. Tevens is er een grote variatie in grootte door de tijd heen. Het hedendaagse damhert is kleiner dan het damhert dat hier tijdens het Eemien rondliep, terwijl edelherten uit het Laat-Pleis-

toceen over het algemeen kleiner waren dan de huidige edelherten. Van de vindplaatsen Swanscombe en Hoxne uit Engeland zijn overblijfselen van *Cervus elaphus* uit het laat Midden-Pleistoceen bekend, die ongewoon klein zijn ten opzichte van het hedendaagse edelhert (Lister, 1986; Singer *et al.*, 1993, p.176-190). Daarentegen waren edelherten die hier tijdens de middeleeuwen voorkwamen gemiddeld weer groter dan het huidige edelhert (Walvius, 1961). Het kan dus gebeuren dat overblijfselen van kleine edelherten binnen de afmetingen vallen die voor damherten gelden. Zo zijn van de locatie Neumark-Nord (Duitsland) de fossiele overblijfselen van vrouwelijke individuen van *Cervus elaphus* even groot als de mannelijke individuen van *Dama d. geiselana*. Op grond van grootte alleen van fossiele overblijfselen kan er dus in sommige gevallen geen onderscheid gemaakt worden tussen edelhert en damhert, en dan zal er gekeken moeten worden naar een combinatie van vaak kleine morfologische verschillen (Lister, 1996; Pfeiffer, 2018).

Een aantal diagnostische kenmerken in de tanden en kiezen kunnen gebruikt worden om onderscheid te maken tussen damhert en edelhert. Hierbij moet worden opgemerkt dat de genoemde kenmerken niet altijd aanwezig zijn en ook kan het voorkomen dat bepaalde kenmerken zowel bij damherten als edelherten aanwezig zijn (Lister, 1996; Pfeiffer, 2018). In sommige gevallen, wanneer we te maken hebben met geïsoleerde craniale overblijfselen, is het niet mogelijk om met zekerheid dit onderscheid te kunnen maken.

In dit artikel beschrijven we een drietal vondsten die hebben toebehoord aan het damhert. Twee vondsten zijn af-

komstig van Maasvlakte 2 en betreffen een M2 uit een linker bovenkaak en een fragment van een linker mandibula met daarin nog een complete p4. Maasvlakte 2 maakt deel uit van het Eurogeulgebied. Het zand dat gebruikt is voor de aanleg wordt gewonnen voor de kust van Zuid-Holland, tot op een diepte van 20 meter onder de zeebodem. Fossielen die op Maasvlakte 2 gevonden zijn beslaan het gehele pleistocene tijdvak (Den Ouden *et al.*, 2013; Mol & Langeveld, 2014). Veel bijzondere vondsten van deze locatie zijn inmiddels beschreven (Reumer *et al.*, 2010; Moeliker & Reumer, 2014; De Bruijn & De Bruijn, 2017; Mol, 2018). De derde vondst betreft een kies uit een rechter bovenkaak die in 2002 werd gevonden op het strand van de Kaloot (Westerschelde). De Kaloot staat bekend om fossiele schelpen die hier aanspelen en afkomstig zijn uit het Pliocen en het Mioceen, maar biedt ook fossiel materiaal van zoogdieren uit het Pleistoceen (Laban, 2007; Moerdijk *et al.*, 2010; Post & Reumer, 2016). Op basis van de morfologie zal duidelijk worden dat de genoemde overblijfselen hebben toebehoord aan het damhert en zal getracht worden een antwoord te vinden op de vraag welke soort(en) het betreft.

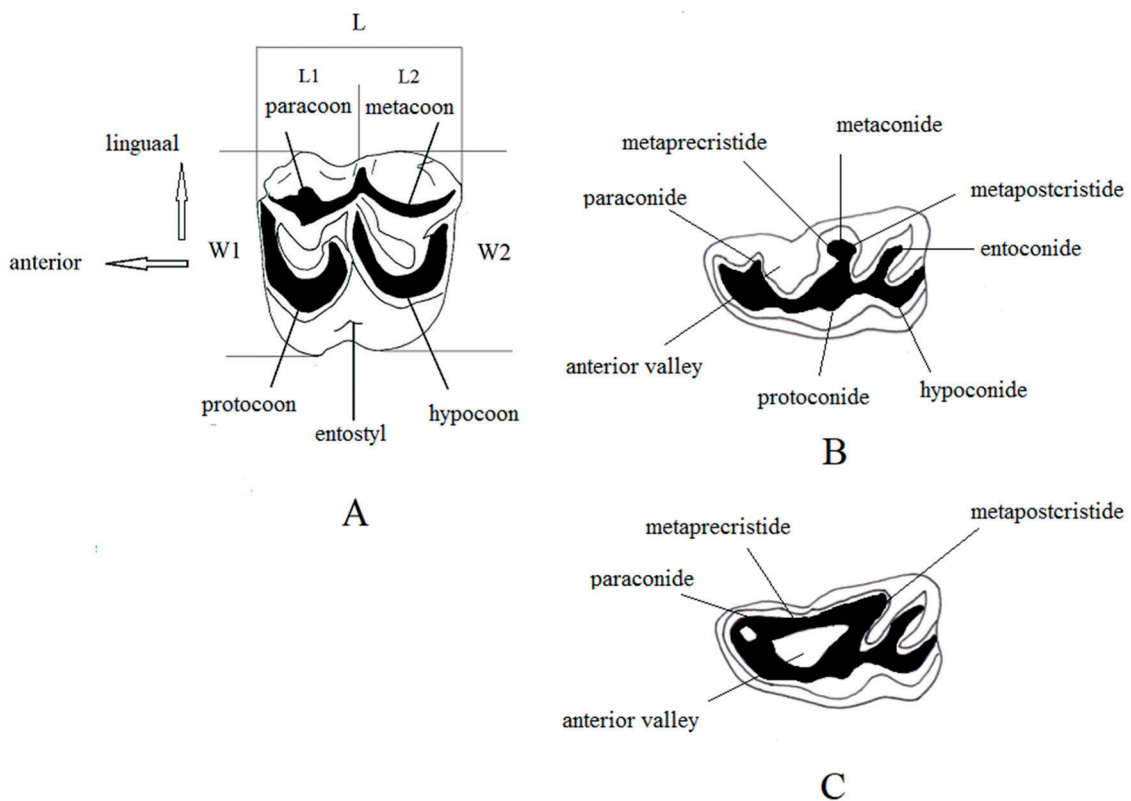
METHODEN

De hier beschreven stukken bevinden zich in de collectie De Bruijn (Zuidland) met nummers DB 2310 en DB 2805, en de collectie Bram Goetheer (Ovezande, geen collectienummer). Voor de benoeming van de verschillende

onderdelen van de molaren en afkortingen van opgenomen maten, wordt de beschrijving van Heintz (1970), Gentry *et al.* (1999) en Bärmann & Rössner (2011) aangehouden (Fig. 3). Afmetingen zijn genomen met een schuifmaat met een nauwkeurigheid van 0,1 mm. De gegeven afmetingen zijn een gemiddelde van drie afzonderlijke metingen.

Aangezien er geen vergelijkingsmateriaal van damherten uit het Pleistoceen aanwezig is in de verschillende collecties in Nederland, hebben we gebruik gemaakt van de collectie in het Natural History Museum in Londen. Het *Dama*-materiaal dat we hebben geraadpleegd, is afkomstig van de volgende locaties:

- Hoe Grange Quarry (Derbyshire, Engeland), Eemien-interglaciaal (*Dama dama*)
- Clacton-on-Sea (Essex, Engeland), Holsteinien-interglaciaal (*Dama d. clactoniana*)
- Swanscombe Barnfield Pit, lower loam area c3 (Kent, Engeland), Holsteinien-interglaciaal (*Dama d. clactoniana*)
- Grays (Essex, Engeland), Holsteinien-interglaciaal (*Dama d. clactoniana* en *Cervus elaphus*)
- Pakefield (Suffolk, Engeland), Cromerien-interglaciaal (*Dama roberti*)
- West-Runton, upper Freshwater Bed (Norfolk, Engeland), Cromerien-interglaciaal (*Dama roberti*)



Figuur 3. Schematische weergave van een M1/M2 (A), een niet gemolariseerde premolaar p4 (B) en een premolaar p4 die een hoge mate van molarisatie heeft (C).

Schematic diagram of an M1/M2 (A), a premolar p4 that is not molarized (B) and a premolar p4 that has a high degree of molarization (C).

Daarnaast is gebruik gemaakt van recent materiaal afkomstig uit de collecties van De Bruijn, Dick Mol en Gideon de Jong, en fossiel materiaal van *Cervus elaphus* en *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) (ree) in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam (NMR) en collectie De Bruijn.

MORFOLOGISCHE BESCHRIJVING

DB 2805 (Maasvlakte 2)

Nummer DB 2805 betreft een linker mandibulafragment met daarin een complete premolaar (p4) (Fig. 4). De p4 heeft een maximale lengte, gemeten ter hoogte van de kroon, van 12,8 mm en een maximale breedte van 8,4 mm. De kroonhoogte bedraagt 8,0 mm. De p4 is in hoge mate gemolariseerd, dat wil zeggen dat aan de metaconide een metaprecristide aanwezig is die tot de paraconide reikt. De hoogte van de mandibula onder de premolaren p2, p3 en p4 bedraagt respectievelijk 20,2 mm, 20,7 mm en 21,7 mm (Fig. 5). De lengte gemeten vanaf het begin van de eerste alveole van de p2 tot het eind van de laatste alveole van de p4, bedraagt 33,6 mm, en de totale lengte van het stuk bedraagt 90,0 mm. Het mandibulafragment laat een hoge mate van fossilisatie zien waarbij de aanwezige premolaar een lichtgrijze kleur heeft en het email een zwak ruw oppervlak heeft. Het cingulum van de aanwezige p4 is niet ontwikkeld.

DB 2310 (Maasvlakte 2)

Nummer DB 2310 is gevonden op het strand van Maasvlakte 2 en betreft een kies uit een linker bovenkaak (sup. sin.) en is weergegeven in Fig. 6A. De maximale lengte (L), gemeten aan de basis, bedraagt 17,4 mm en de maximale breedte 20,1 mm. Zowel aan de anterieure als posterieure zijde is een duidelijk facet aanwezig dat aangeeft dat aan weerszijde van deze kies een andere kies heeft gezeten en we hier dus te maken hebben met een M1 of M2. De linguale-buccale diameter van de protocon/paracon (W1) is 20,5 mm. De linguale-buccale diameter van de hypocoon/metacoon (W2) is 19,4 mm. De kies is laagkronig waarbij het cingulum en de entostyl zwak zijn ontwikkeld. Gezien vanaf de anterieure of posterieure zijde is de kies diep gevorkt (Fig. 6A). De hoek tussen de buccale en de linguale zijde bedraagt 45°. De kleur van de kies is dof lichtgrijs en het email vertoont een zwak ruw oppervlak. Aan de onderzijde van de kies is afzetting van ijzeroer te zien.

Molaar uit de Westerschelde (Kaloot)

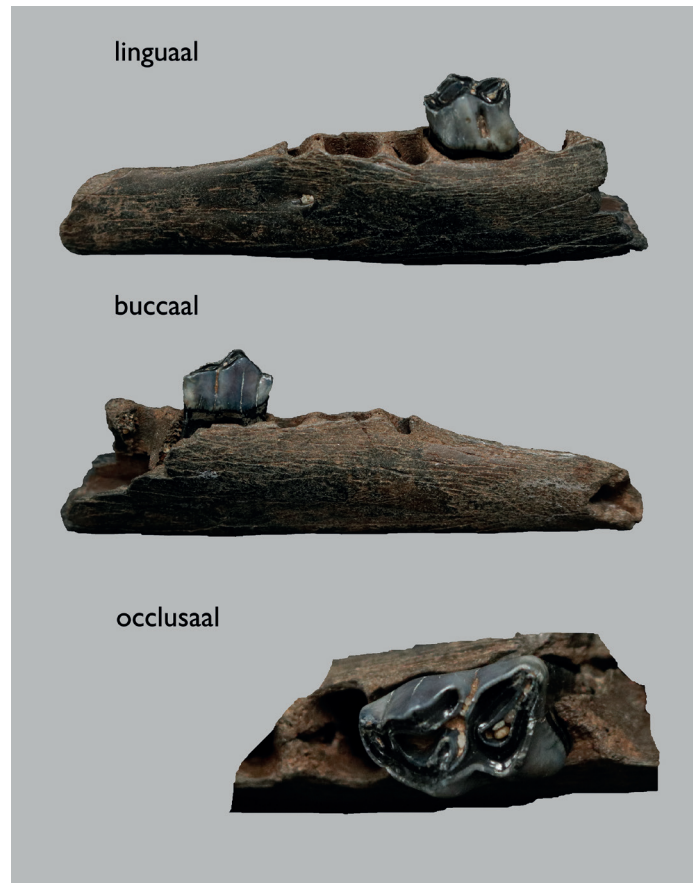
De kies uit de collectie van Bram Goetheer komt uit de Westerschelde, is gevonden in 2002 op het strand van de Kaloot en is weergegeven in Fig. 6B. Het betreft een kies uit een rechterbovenkaak (sup. dex.). De maximale lengte, gemeten aan de basis, bedraagt 16,1 mm en de maximale breedte 19,2 mm. De linguale-buccale diameter van de protocon/paracon is 18,1 mm. De linguale-buccale diameter van de hypocoon/metacoon is 18,8 mm. Zowel aan de posterieure als de anterieure zijde is een duidelijk facet aanwezig. Het is dus een M1 of M2. De kies is laagkronig waarbij het cingulum vrijwel niet ontwikkeld is. Gezien vanaf de anterieure of posterieure zijde, is de kies eveneens diep gevorkt. De hoek tussen de buccale en de linguale zijde bedraagt 48°. De kleur van de kies is licht- tot donkergrijs en het email vertoont een licht tot matig ruw oppervlak.

DISCUSSIE

Het mandibulafragment met collectienummer DB 2805 is in 2017 gevonden op het strand van Maasvlakte 2 en staat qua grootte tussen die van ree en edelhart in (Tabel 1). Dit geldt zowel voor de hoogte van de mandibula onder de p2-p4, als voor de lengte van de premolaarserie p2-p4. Vergeleken met mandibula's van *Dama d. clactoniana* van de locatie Swanscombe Barnfield Pit, lower loam area c3 (collectienummers NHM 21678 en NHM M16957), komt het stuk van Maasvlakte 2 goed overeen, met een hoogte van de mandibula onder de p4 respectievelijk van 23 en 20 mm. De aanwezige p4 van het mandibulafragment van Maasvlakte 2 heeft een maximale lengte van 12,8 mm en breedte van 8,4 mm, wat goed overeen komt met premolaren (p4) van *Dama d. clactoniana* en *Dama roberti* uit het Midden-Pleistoceen, maar aan de grote kant is voor premolaren p4 van *Dama dama* uit het Laat-Pleistoceen (Tabel 1). De p4 is in hoge mate gemolariseerd, waarbij de metaprecristide verbonden is met de paraconide en daarmee de anterior valley volledig omsluit. Binnen de subfamilie Cervinae is de variabiliteit van de premolaar p4 groot, maar de frequentie van molarisatie is vrij constant binnen de *Dama*-groep (Croitor, 2018). De mate van molarisatie die terug te vinden is in het anterieure gedeelte van de p4, kan als karakterisering gebruikt worden voor het onderscheiden van soorten, maar de variatie is groot (Janis & Lister, 1985). Zo zijn binnen de p4 voor *Dama d. geiselana* vier verschillende stadia van molarisatie bekend (Pfeiffer, 2018), terwijl in *Dama dama* molarisatie ongewoon is (Breda & Lister, 2013; Breda, 2015). In Figuur 3 is schematisch het verschil weergegeven tussen een premolaar die niet gemolariseerd is (B) en een premolaar die een hoge mate van molarisatie laat zien (C). De anterieure tak van de hypoconide (awhd) in de p4 van Maasvlakte 2 is aanwezig, dit in tegenstelling tot *Dama roberti* waarbij in al het onderzochte materiaal deze afwezig is of zeer klein is (Fig. 7A), met uitzondering van het skelet van *Dama roberti* uit de Valdemino-grot (Noordwest-Italië), waarbij deze normaal ontwikkeld is (Breda, 2015). In vrijwel al het Holsteinien-materiaal (*Dama d. clactoniana*) en de recente *Dama d. dama* is deze anterieure tak van de hypoconide aanwezig. Van *Dama dama* uit het Eemien en de recente *Dama d. dama* is in de p4 de entoconide (ed) volledig gefuseerd met de anterieure tak van de hypoconide (awhd), waarbij deze parallel aan de posterieure tak van de hypoconide (pwhd) loopt (Fig. 7D). Ook in *Dama d. clactoniana* zijn de entoconide en de anterieure tak van de hypoconide gefuseerd, maar daar loopt deze via een hoek naar de posterieure tak van de hypoconide toe (pwhd) (Fig. 7B). Dit is ook het geval in de p4 van Maasvlakte 2 (Fig. 7C). De posterieure tak van de protocon (pwpd) is in de p4 van Maasvlakte 2 niet volledig verbonden met de metaconide (Fig. 7C). Bij het onderzochte materiaal van *Dama dama* uit het Eemien is frequent een uitstulping aan de posterieure-linguale zijde aanwezig. Dit is waargenomen in het materiaal afkomstig uit o.a. Hoe Grange. Dit kenmerk is bijna altijd afwezig in het materiaal uit het Holsteinien-interglaciaal en recente *Dama d. dama* (Lister, 1981, p.161-165), en ook in de p4 van Maasvlakte 2 ontbreekt deze uitstulping. Het mandibulafragment is donkerbruin van kleur en droogt zeer snel op aan de buitenzijde, wat een hoge mate van fossilisatie aangeeft. De fossilisatiegraad doet denken aan de vele vroeg- of midden-pleistocene resten van *Trogotherium cuvieri* Fischer de Waldheim, 1809 die bekend zijn van Maasvlakte 2 (Mol & Langeveld, 2014). Alle hierboven genoemde kenmerken (anterieure tak van de

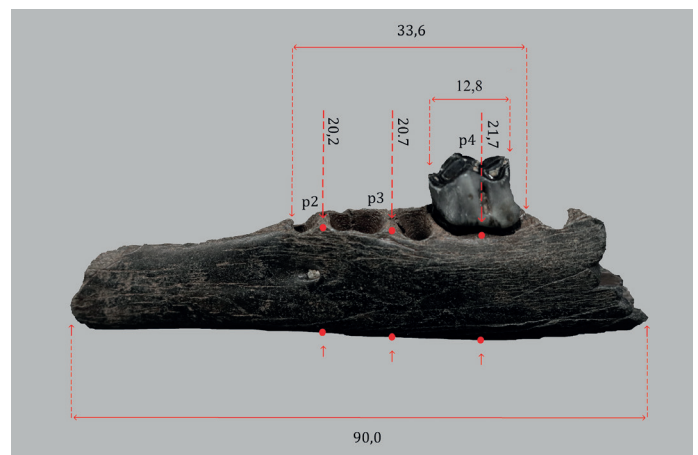
Figuur 4. Mandibula van Maasvlakte 2, collectie De Bruijn met nummer DB 2805, verzameldatum 2017.

Mandibula from Maasvlakte 2, collection De Bruijn with number DB 2805, collection date 2017.



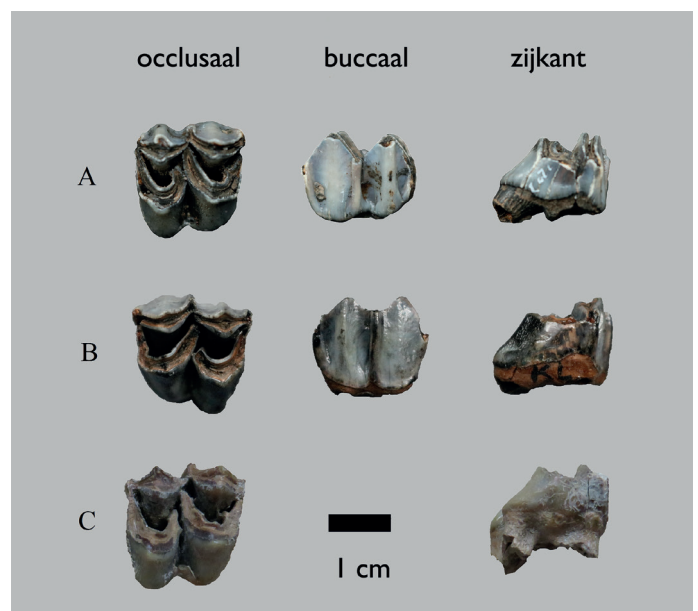
Figuur 5. Afmetingen mandibula van Maasvlakte 2, DB 2805, collectie De Bruijn.

Measurements of the mandibula of Maasvlakte 2, DB 2805, collection De Bruijn.



Figuur 6. Molaren vergelijken.
(A) M2 uit de linker bovenkaak, Maasvlakte 2, DB 2310;
(B) M1 uit de rechter bovenkaak, Westerschelde, collectiedatum: 2002;
(C) M2 van Dama d. clactoniana, Grays (Essex, Engeland), NHM 622781.

Comparing molars.
(A) M2 from a left upper jaw, Maasvlakte 2, DB 2810;
(B) M1 from a right upper jaw, Westerschelde, collection date: 2002;
(C) M2 of Dama d. clactoniana, Grays (Essex, Engeland), NHM 622781.



hypoconide aanwezig, entoconide en de anterieure tak van de hypoconide gefuseerd die via een hoek naar de posterieure tak van de hypoconide loopt, het ontbreken van de uitstulping aan de posterieure-linguale zijde en de fossilisatiegraad) wijzen erop dat het mandibulafragment van Maasvlakte 2 toebehoort aan *Dama d. clactoniana*.

De molaar uit de bovenkaak met collectienummer DB 2310 is in 2016 gevonden op het strand van Maasvlakte 2 (Fig. 6A) en de molaar van het strand van de Kaloot is in 2002 door Bram Goetheer verzameld (Fig. 6B). Zowel de afmetingen als een combinatie van kenmerken tonen aan dat deze molaren kunnen worden toegeschreven aan het damhert. In Figuur 6C is een M1/M2 van *Dama d. clactoniana* van de locatie Clacton-on-Sea, NHM 622781 te zien. De kenmerken waarmee onderscheid gemaakt kan worden tussen molaren van het damhert en edelhert zijn uitgebreid beschreven (Lister, 1986; Pfeiffer, 2018). Vaak zijn deze kenmerken niet soort-specifiek; ze kunnen bij beide aanwezig of afwezig zijn. Alleen door een combinatie van kenmerken kan onderscheid gemaakt worden. In Fig. 8 zijn een aantal kenmerken weergegeven die aantonen dat de molaar van Maasvlakte 2 en die uit de Westerschelde kunnen worden toegeschreven aan het damhert. Ter vergelijking is een M2 van *Cervus elaphus* uit de linker bovenkaak uit de collectie De Bruijn (collectienummer DB 2566) genomen. De zuilen aan de linguale zijde van M1-M3 zijn in *Cervus elaphus* sterker ontwikkeld dan in *Dama* sp. (kenmerk 1 in Fig. 8 en kenmerk 1 in Lister, 1996). Het cingulum is in *Dama* sp. zwak tot matig ontwikkeld, dit in tegenstelling tot *Cervus elaphus* waarbij het cingulum over het algemeen matig tot sterk is ontwikkeld (kenmerk 2 in Fig. 8 en kenmerk 3 in Lister, 1996). De hoek tussen de buccale en de linguale zijde is in zowel de molaar van Maasvlakte 2 als die uit de Westerschelde duidelijk groter (45° en 48°) dan bij *Cervus elaphus* (37°) (kenmerk 3 in Fig. 8 en kenmerk 3 voor premolaren in Lister, 1996). Dit kenmerk wordt voornamelijk gezien bij de premolaar P4, maar in enkele gevallen ook bij de molaren. Het laatste kenmerk is enkele malen waargenomen in het damhert-materiaal uit de collectie van het Natuurhistorisch Museum in Londen, en niet in het onderzochte *Cervus elaphus* materiaal uit Grays (Essex, Engeland) afkomstig uit het Midden-Pleistoceen. De molaar die door Bram Goetheer op de Kaloot is gevonden, is minder gefossiliseerd dan de molaar van Maasvlakte 2. Gezien de geassocieerde fauna die uit de Westerschelde bekend is (met name geen midden-pleistocene soorten), kan deze worden toegeschreven aan *Dama dama*, afkomstig uit het laatste interglaciaal. De linguale zijde loopt enigszins taps toe zodat we kunnen vaststellen dat het hier gaat om een M1 sup. dex. De molaar van Maasvlakte 2 is duidelijk meer gefossiliseerd dan de M1 sup. dex. uit de Westerschelde. De maximale lengte en breedte, gemeten ter hoogte van de basis van de kroon, bedraagt respectievelijk 17,4 mm en 20,1 mm en is daarmee iets groter dan die van de molaar uit de Westerschelde. Deze afmetingen komen goed overeen met M2-molaren van *Dama roberti* afkomstig van de locaties Pakefield (NHM M92386), West-Runton (NHM M17711) en Boxgrove (NHM F4) (Lister & Breda, 2013). Het onderzochte materiaal in het Natuurhistorisch Museum in Londen laat zien dat op grond van afmetingen en morfologie van geïsoleerde molaren uit de bovenkaak er geen onderscheid gemaakt kan worden tussen *Dama roberti* en *Dama d. clactoniana*. Ook zijn er geen specifieke kenmerken in de

M1/M2 aanwezig om onderscheid te kunnen maken tussen *Dama d. geiselana* en de andere soorten. Aangezien *Dama d. geiselana* zich beperkte tot het noordoosten van Duitsland, behoren de fossiele overblijfselen van *Dama* meer naar het westen tot andere soorten. Bij geïsoleerde M1/M2-molaren kan onderscheid tussen de verschillende soorten vaak alleen gemaakt worden op grond van ouderdom. Aangezien we hier niet te maken hebben met in-situ-materiaal, is de exacte ouderdom niet bekend. De linguale zijde loopt niet taps toe zodat we hier te maken hebben met een M2 uit een linker bovenkaak (M2 sup. sin.). De aanwezigheid van ijzeroer en de dofte aanblik van het email, laten zien dat deze molaar meer gefossiliseerd is dan de laat-pleistocene en holocene molaren die bekend zijn van Maasvlakte 2, die over het algemeen nog een glanzend email laten zien. Deze waarnemingen duiden op een vroeg- of midden-pleistocene ouderdom. Vervoort-Kerkhoff & Van Kolfschoten (1988) vermelden damhert niet in de fauna-associatie van Maasvlakte 1. Opvallend is dat door Van Kolfschoten & Vervoort-Kerkhoff (2010) melding gemaakt wordt van het voorkomen van *Dama dama* in de Maasvlakte-fauna-associatie. Het gaat hierbij om resten van damherten die mogelijk afkomstig zijn uit verschillende periodes van het Pleistoceen. Deze vermelding wordt echter later nergens meer teruggevonden en bij navraag blijkt van al dit materiaal er slechts één molaar uit een onderkaak (m3) te zijn die mogelijk heeft toebehoord aan een damhert op grond van morfologie en afmeting, die zich momenteel bevindt in de collectie van Naturalis in Leiden (pers. comm. Th. van Kolfschoten, 2018). Helaas is deze molaar ten tijde van het schrijven van dit artikel wegens verbouwing van Naturalis niet beschikbaar voor verder onderzoek. Ook bij onderzoek dat verricht is naar fossiele overblijfselen afkomstig uit het Holsteinien-interglaciaal van de vindplaats Neede (Needse berg, Gelderland) is het damhert niet aangetroffen en zijn de aangetroffen overblijfselen van herten toegeschreven aan *Cervus elaphus* (Van Kolfschoten, 1990). Een aantal privécollecties die materiaal bevatten afkomstig van de Zandmotor en Maasvlakte 2 zijn onderzocht op het voorkomen van craniale overblijfselen van damherten. Tot op heden is er naast de hierboven beschreven stukken geen materiaal aangetroffen dat we met zekerheid kunnen toeschrijven aan het damhert.

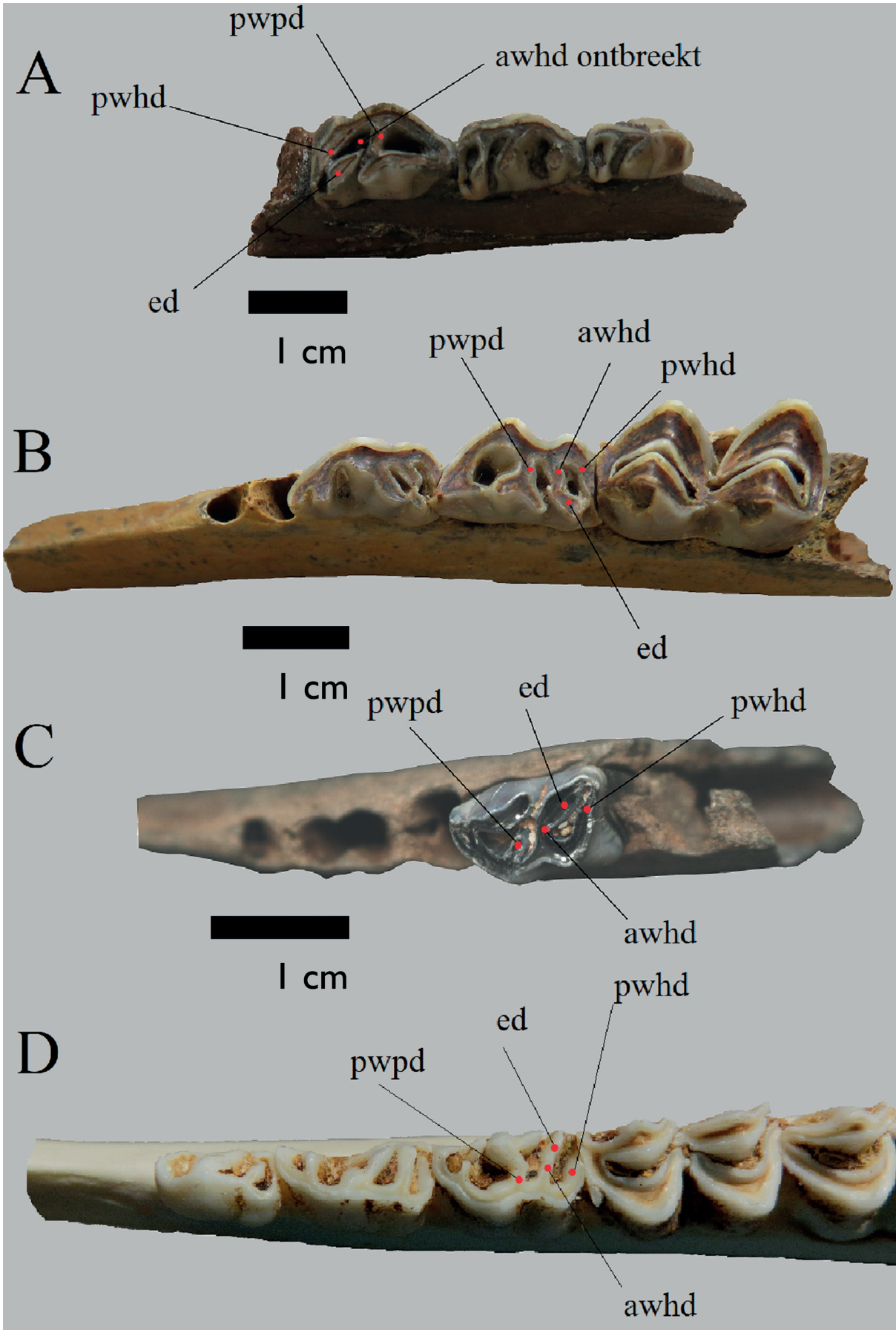
CONCLUSIE

Fossiele resten van damherten zijn in Nederland uitermate schaars en er zijn van onze stranden tot dusver nog geen craniale vondsten beschreven. In dit artikel worden drie vondsten beschreven die op grond van een combinatie van verschillende kenmerken met zekerheid kunnen worden toegeschreven aan het damhert. Een M1 sup. dex. uit de collectie van Bram Goetheer kan worden toegeschreven aan *Dama dama* uit het laatste interglaciaal, het Eemien. Een M2 sup. sin. van het strand van Maasvlakte 2 behoort toe aan een damhert afkomstig uit het Midden-Pleistoceen, *Dama roberti* of *Dama d. clactoniana*. Helaas kan op grond van morfologie hiertussen geen onderscheid gemaakt worden. Een mandibulafragment met daarin een complete p4, afkomstig van Maasvlakte 2, wordt toegeschreven aan *Dama d. clactoniana* op grond van morfologie en fossilisatie. *Dama d. clactoniana* uit het Midden-Pleistoceen is nieuw voor het Pleistoceen van Nederland.

Soort	Coll. no.	Datering	L p4	W p4	L p2-p4	H p2	H p3	H p4
<i>Capreolus capreolus</i>	NMR 999100014488	LP	11,2	7,9	27,5	19,0	19,2	18,0
	NMR 999100009420 (r)	H	10,3	6,2	27,0	18,2	17,9	16,4
	NMR 999100009420 (l)	H	10,0	6,2	27,1	17,9	17,9	16,0
		r	9,4	6,8	28,3	14,6	13,8	13,1
		r	10,1	6,7	27,8	14,6	14,5	13,3
	Gem.		10,2	6,8	27,5	16,9	16,7	15,4
<i>Cervus elaphus</i>	NHM 4885 (Hoxne)	LP	16,3	12,1				
	NHM 4886 (Hoxne)	LP	16,7	11,7				
	NMR 999100009197	LP				36,2	37,2	39,0
	NMR 999100009387	LP	21,2	13,2	54,8	32,1	31,9	ND
	NMR 999100009199	LP				29,3	33,9	37,3
	Gem.		18,1	12,3	54,8	32,5	34,3	38,2
<i>Dama d. dama</i>	M16956	LP	11,1					
<i>Dama d. clactoniana</i>	NHM M49719	MP	12,7					
	NHM M16957	MP	11,8		29,3	18,6	19,7	20,4
	NHM M49728	MP	12,6					
	NHM M49711	MP	12,2					
	NHM M49720	MP	13,0					
	NHM M49713	MP	12,1					
	NHM M49723	MP	12,0					
	NHM M49724	MP	12,7					
	NHM M49718	MP	11,9					
		Gem.		12,3				
<i>Dama d. roberti</i>	NHM M82464	MP	13,5	9,7	36,5			
	NCM 1898.51 (3811)	MP	12	9				
	NCM 1996.182.0.0.1	MP	13,2	9,4				
	NCM 1948.42.15 (3815)	MP	12,1	8,3				
	NCM 1945.7.145 (3548)	MP	12,5	8,8				
	NCM 1945.7.145 (3813)	MP	12,6	8,6				
	NHM M17456	MP	13,0	8,9	36,3			
	NHM M6297	MP	14,0	8,4				
	NHM F264	MP	13,6	8,7				
	NHM M48427	MP	11,9	7,8	31,2			
	MC 2003-4-376	MP	12,7	9,3	37			
	359	MP	12,1	9,2				
	? (Valdemino Cave)	MP	13,3	9,3				
	Gem.		12,8	8,9	35,3			
Mandibula MV2	DB 2805	MP	12,8	8,4	33,6	20,2	20,7	21,7

Tabel 1. Afmetingen mandibula's. r: recent; H: Holoceen; LP: Laat-Pleistoceen; MP: Midden-Pleistoceen; NHM: Natural History Museum, Londen; NCM: Castle Museum, Norwich; MC: Musée Crozatier, Le-Puy-en-Velay; NMR: Natuurhistorisch Museum Rotterdam. Maten genomen naar Heintz (1970); zie Fig. 2.

Measurements of mandibles. r: recent; H: Holocene; LP: Late Pleistocene; MP: Middle Pleistocene; NHM: Natural History Museum, London; NCM: Castle Museum, Norwich; MC: Musée Crozatier, Le-Puy-en-Velay; NMR: Natural History Museum Rotterdam. Measurements taken after Heintz (1970); also Fig. 2.



Figuur 7. Mandibula's vergelijken. (A) *Dama roberti*, West Runton, NHM M17456; (B) *Dama d. clactoniana*, Grays, NHM 21675; (C) mandibula van Maasvlakte 2, DB 2805; (D) *Dama d. dama*, DB 2917.

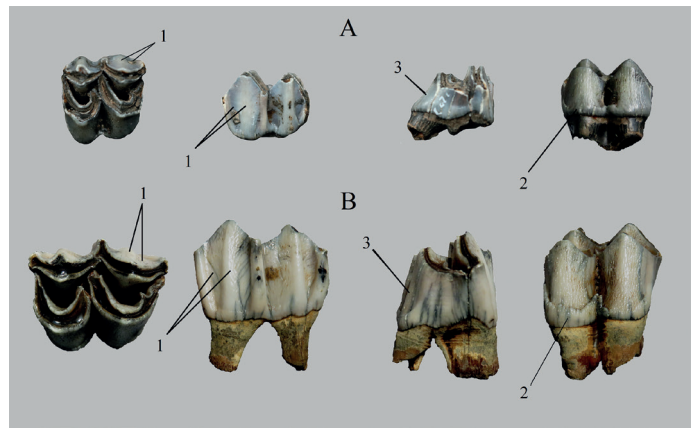
pwpd: posterieure tak van protoconide; pwhd: posterieure tak van hypoconide; awhd: anteriore tak van hypoconide; ed: entoconide.

Comparing mandibulae. (A) *Dama roberti*, West Runton, NHM M17456; (B) *Dama d. clactoniana*, Grays, NHM 21675; (C) mandibula from Maasvlakte 2, DB 2805; (D) *Dama d. dama*, DB 2917.

pwpd: posterior wing of protoconid; pwhd: posterior wing of hypoconid; awhd: anterior wing of hypoconid; ed: entoconid.

Figuur 8. Morfologische verschillen in molaren (M2) uit de bovenkaak van damhert (A) en edelhert (B).

Morphological distinctions in upper molars (M2) of fallow deer (A) and red deer (B).



DANKWOORD

Onze dank gaat in de eerste plaats uit naar Dick Mol. Ten eerste voor het organiseren van de vele determinatiesessies waaruit deze damhertvondsten naar boven zijn gekomen, en omdat hij ons de mogelijkheid heeft geboden om onze vondst te vergelijken met recent materiaal van het damhert. Ten tweede ook voor zijn deskundige input en het kritisch doorlezen van een eerdere versie van dit artikel. Bram Goetheer danken we voor het mogen lenen van zijn damhertmateriaal. Many thanks to Prof. Adrian Lister at the Quaternary Mammal Research Group of the Natural History Museum, London, and curator Roula Pappa for access to the collection. Prof. Lister is also thanked for his guidance during our visit in London and sharing his knowledge. Verder dank aan Bram Langeveld voor het verlenen van toegang tot de collectie in het Natuurhistorisch Museum Rotterdam en het kritisch doorlezen van een eerdere versie van dit artikel.

LITERATUUR

- Azzaroli, A. (1992) The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia italiana* 79, 1-41.
- Baker, K.H., H.W.I. Gray, V. Ramovs, D. Mertzaniidou, Ç. Akin Pekşen, C.C. Bilgin, N. Sykes, A.R. Hoelzel (2017) Strong population structure in a species manipulated by humans since the Neolithic: The European fallow deer (*Dama dama dama*). *Heredity* 119, 16-26.
- Bärmann, E.V., G.E. Rössner (2011) Dental nomenclature in Ruminantia: Towards a standard terminological framework. *Mammalian biology* 76, 762-768.
- Bosscha Erdbrink, D.P. (1983) Sundry fossil bones of terrestrial mammals from the bottom of the North Sea. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 86-4, 427-448.
- Breda, M. (2015) The early Pleistocene fallow deer *Dama roberti*: New insight on species morphology from a complete postcranial skeleton from Valdemino (Northwestern Italy). *Geological Journal* 50, 257-270.
- Breda, M., A.M. Lister (2013) *Dama roberti*, a new species of deer from the early Middle Pleistocene of Europe, and the origins of modern fallow deer. *Quaternary Science Reviews* 69, 155-167.
- Breda, M., C. Peretto, U. Thun Hohenstein (2015) The deer from the early middle pleistocene site of Isernia la Pineta (Molise, Italy): Revised identifications and new remains from the last 15 years of excavation. *Geological Journal* 50, 290-305.
- Bruijn, P. de, I. de Bruijn (2017) De eerste vondst in Nederland van een premolaar (P4) van het luipaard, *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) gevonden op het strand van Maasvlakte 2. *Cranium* 34-1, 13-18.
- Croitor, R. (2001) Early pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic journal of geosciences* 41, 89-117.
- Croitor, R. (2014) Deer from Late Miocene to Pleistocene of Western Palearctic: Matching fossil record and molecular phylogeny data. *Zitteliana Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* 32, 115-153.
- Croitor, R. (2018) *Plio-pleistocene deer of Western Palearctic: Taxonomy, systematics, phylogeny*. Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Moldova, Chişinău.
- Dharmani, A. (2000) *Dama dama*, Fallow deer, https://animaldiversity.org/accounts/Dama_dama (oktober 2018).
- Gaudzinski-Windheuser, S., L. Kindler, E. Pop, W. Roebroeks

(2014) The eemian interglacial lake-landscape at Neumark-Nord (Germany) and its potential for our knowledge of hominin subsistence strategies. *Quaternary International* 331, 31-38.

Gentry, A.W., G.E. Rössner, E.P.J. Heizmann (1999) Suborder Ruminantia. in: Rössner, G.E., K. Heissig (Eds.) *The miocene land mammals of Europe*, 225-258.

Heintz, E. (1970) *Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 22.

Janis, C., A. Lister (1985) The morphology of the lower fourth premolar as a taxonomic character in the Ruminantia, and the systematic position of *Triceromeryx*. *Journal of paleontology* 59, 405-410.

Kahlke, R.-D. (2000) The early pleistocene (epivillafranchian) faunal site of Untermassfeld (Thuringia, Central Germany): Synthesis of new results. in: Lordkipanidze, R., O. Bar-Yosef, M. Otter (Eds.) *Early humans at the gate of Europe*, 123-138.

Kolfschoten, T. van (1990) The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 43-3, 1-69.

Kolfschoten, T. van (2000) The eemian mammal fauna of central Europe. *Geologie en mijnbouw / Netherlands Journal of geosciences* 79-2/3, 269-281.

Kolfschoten, T. van, Y. Vervoort-Kerkhoff (2010) Maasvlakte I – bron van informatie voor paleontologen en archeologen. *Cranium* 27-3, 58-62.

Kolfschoten, T. van, L. Zijlstra (1992) Het fossiele damhart (*Dama dama*) van Luttenberg, Overijssel. *Cranium* 9-2, 109-112.

Laban, C. (2007) Aardkundig excursiepunt 14. *Grondboor & Hamer* 43-2, 42-45.

Lister, A.M. (1981) *Evolutionary studies on pleistocene deer*. Unpublished PH.D. thesis, University of Cambridge.

Lister, A.M. (1984) Evolutionary and ecological origins of British deer. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 82B, 205-229.

Lister, A.M. (1986) New results on deer from Swanscombe, and the stratigraphical significance of deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe. *Journal of archaeological science* 13, 319-338.

Lister, A.M. (1996) The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*). *International journal of osteoarchaeology* 6, 119-143.

Lister, A.M., M. Breda (2016) Validity of the name *Dama roberti* Breda & Lister, 2013, a small European pleistocene deer, and the status of *Cervus polignacus* Robert, 1829 and *Cervus roberti* Pomel, 1853. *Bulletin of zoological nomenclature* 73-1, 81-82.

Masetti, M., E. Pecchioli, C. Vernesi (2008) Phylogeography of the last surviving populations of Rhodian and Anatolian fallow deer (*Dama dama* L., 1758). *Biological Journal of the Linnean Society* 93, 835-844.

Moeliker, K., J. Reumer (2014) De makaak van Maasvlakte 2: Unieke vondst bewijst nut Oervondstchecker. *Straatgras* 26-2, 18.

Moerdijk P.W., A.W. Janssen, F.P. Wesselingh, G.A. Peeters, R. Pouwer, F.A.D. van Nieulande, A.C. Janse, M. Vervoenen, L. van der Slik, J.J. ter Poorten (2010) Bivalvia (Tweekleppigen). in: Moerdijk, P.W. (Ed.) *De fossiele schelpen van de Nederlandse kust*, 1-332.

Mol, D. (2018) Melkslagtanden en kleine permanente slagtanden van de wolharige mammoet, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), gevonden op onze stranden. *Cranium* 35-1, 26-35.

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.

Ouden, N. den, F. Wesselingh, A. Janse, F. Dieleman, O. van Tongeren (2013) *Inventariserend onderzoek op de buitencontour; Rapport 3 van het geo-archeologisch en paleontologisch onderzoek zandwingebied en buitencontour Maasvlakte 2*. Naturalis Biodiversity Center, [Leiden].

Petronio, C., L. Bellucci, G. Di Stefano (2013) *Axis eurygonos* from Pirro Nord (Apricena, Southern Italy). *Palaeontographica, Abteilung B: Palaeozoology – Stratigraphy* 298, 169-181.

Pfeiffer, T. (1998) Die fossilen Damhirsche von Neumark-Nord (Sachsen-Anhalt) *D. dama geiselana* n. ssp. *Eiszeitalter und Gegenwart* 48, 72-86.

Pfeiffer, T. (2015) Deer from the pliocene site of Bad Deutsch-Altenburg 26 (Lower Austria, Leithagebirge): Conclusions based on skeleton morphology. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie* 118, 133-173.

Pfeiffer, T. (2018) The fossil fallow deer *Dama geiselana* (Cervidae, Mammalia, upgrade to species level) in the context of migration and local extinctions of fallow deer in the Late and Middle Pleistocene in Europe. *Paläontologische Gesellschaft*, 1-33.

Post, K., J.W.F. Reumer (2016) History and future of paleontological surveys in the Westerschelde Estuary (Province of Zeeland, the Netherlands). *Deinsea* 16, 1-9.

Reumer, J., D. Mol, W. Borst (2010) The first late pleistocene coprolite of *Crocota crocuta spelaea* from the North Sea. *Deinsea* 14, 15-18.

Schreve, D.C., D.R. Bridgland (2002) Correlation of English and German middle pleistocene fluvial sequences based on mammalian biostratigraphy. *Netherlands journal of geosciences / Geologie en mijnbouw* 81-3/4, 357-373.

Sickenberg, O. (1965) *Dama clactoniana* (Falc.) in der Mittelterrasse der Rhume-Leine bei Edesheim (Landkreis Northeim). *Geologisches Jahrbuch* 83, 353-396.

Singer, R., B.G. Gladfelter, J.J. Wymer (1993) *The lower paleolithic site at Hoxne, England*. The University of Chicago Press, Chicago.

Spaan, A. (1992) A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Scripta Geologica* 98, 1-85.

Vervoort-Kerkhoff, Y., T. van Kolfschoten (1988) Pleistocene and holocene mammalian faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands) *Mededelingen Werkgroep Tertiaire Geologie* 25, 87-98.

Vos, J. de (1993) Enige notities over geweien en fossiele herten in Nederland. *Cranium* 10-2, 75-85.

Vos, J. de, D. Mol, J.W.F. Reumer (1995) Early pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde (The Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea* 2, 95-121.

Walvius, M.R. (1961) A discussion of the size of recent red deer (*Cervus elaphus* L.) compared with prehistoric specimens. *Beaufortia* 9, 75-82.