

CARNIVORA UIT HET PLEISTOCÉEN IN NEDERLAND

Door D.P. Bosscha Erdbrink

Illustraties: Hans van Essen

Regelmatig komt men in allerlei collecties van fossiele zoogdierbotten ook vondsten tegen van landroofdieren. Oecologisch gezien bekleden de diverse vertegenwoordigers van deze orde, die der Carnivora ('Vleeseters'), een plaats aan de top van de voedselpyramide. Tot voedsel hebben zij andere dieren, hetzij zelf ook roofdieren, dan wel planteneters. Dientengevolge zal hun aantal nooit zo groot kunnen zijn als dat van hun prooidieren. De verhouding in levend (spier-) gewicht tussen een warmbloedig landroofdier en het totaal van zijn prooidieren zal, zéér globaal gerekend, per 'momentopname' ongeveer één op veertig zijn. Dat betekent dan ook dat de kans een fossiele rest van een carnivoor te vinden uitermate veel kleiner is dan die op een fossiel van een niet-carnivoor; waarbij dan bovendien nog de omstandigheid komt, dat vele planteneters in groepsverband plegen te leven (mede uit veiligheidsoverwegingen), en vele carnivora juist solitair of bijna solitair. De mogelijkheid dat het skelet van een dier, of zelfs maar één onderdeel daarvan, na de dood fossiel wordt - o.a. door KURTÉN (1971) heel voorzichtig geschat op één op een miljoen - geeft dan wel aan hoe relatief zeldzaam een fossiel bot van een roofdier zal voorkomen. Het valt daarbij nog te bedenken dat botten van roofdieren die in kleine groepjes plegen te leven, zoals wolven en hyena's, waarschijnlijk iets frequenter fossiel zullen worden dan overblijfselen van echte individualisten zoals de meeste katachtigen; hoewel bijvoorbeeld de recente leeuwen ook in groepjes leven en in groepsverband jagen. Ook zal KURTÉN's schatting wel een al te sterke generalisatie zijn, immers, geografische plaats en milieu waarin een bot fossiel kan worden, spelen ook een grote rol. Indien een skelet onder het grondwaterniveau terechtkomt - hetgeen in ons drassige land eerder zal gebeuren dan in het meer heuvelachtige Midden Europa - is de kans op fossiel worden heel wat groter. Misschien dat een bijstelling van KURTÉN's schatting dan wel op 1:100.000 uitkomt. Het feit blijft echter bestaan, dat fossiele overblijfselen van roofdieren uit het Pleistoceen steeds een tamelijk grote zeldzaamheid vormen, dus voor de verzamelaars daarom van meer dan gewone interesse zijn.

Om een overzicht te krijgen van de verschillende soorten landroofdieren die men als pleistoceen fossiel in onze streken heeft aangetroffen, dan wel kan verwachten aan te treffen, is het nodig dat we een basiswetenschap voor elke paleontoloog en bioloog te hulp roepen: de Zoölogische Systematiek. Deze begint bij de uitgave van de 10e druk van Linnaeus' Systema Naturae in 1758 en heeft de pretentie en de opdracht,

een totaal overzicht te geven van alle levende en uitgestorven diersoorten op aarde. Daartoe worden ze in verschillende categorieën, de één de ander omvattend, gerangschikt. Eén zo'n veelomvattende categorie is de Orde (Ordo).

De (zoogdier-) orde der Carnivora omvat in de klassieke opvatting een drietal suborden: die der geheel uitgestorven (tertiaire) Creodonta, die der Pinnipedia ('Vinpotigen') of robben en zeehonden (1) en die der Fissipeda ('Gespletenpotigen'), de landroofdieren. Uitsluitend deze laatste groep interesseert ons hier.

Ze wordt meestal weer onderverdeeld in drie superfamilies: die der in het Tertiair uitgestorven Miacoidea en de twee der nog steeds bestaande Canoidea en Feloidea.

De superfamilie Canoidea, op haar beurt, kan weer in vier families worden verdeeld: de Canidae of Hondachtigen, de Ursidae of Eeerachtigen, de Procyonidae of Wasbeerachtigen en de Mustelidae of Marterachtigen.

De andere superfamilie, die der Feloidea, wordt meestal opgebouwd gedacht uit drie families: de Viverridae of Civetkatachtigen, de Hyaenidae of Hyena's en de Felidae of Kattachtigen.

Vertegenwoordigers van elk van deze in totaal zeven families leven recent op aarde, terwijl er van elk ook in het Pleistoceen de nodige hebben bestaan. In onze streken kunnen we daarvan de leden van de Procyonidae en die van de Viverridae uitsluiten, die of na het Pliocene al uit Europa waren verdwenen, of alleen veel verder naar het Zuiden hebben geleefd (o.a. in het mediterrane gebied). Te verwachten en ook gevonden - als pleistocene fossielen in Nederland en directe omgeving - zijn dus uitsluitend één of meer vormen uit de families Canidae, Ursidae, Mustelidae, Hyaenidae en Felidae. Er is wat dat betreft dus toch nog keus genoeg!

In de praktijk blijkt, dat botten en kiezen of tanden van die soorten, die tamelijk tot zeer fors van grootte werden, eerder worden verzameld dan de overblijfselen van klein blijvende roofdieren. Wellicht worden de laatste niet gauw genoeg opgemerkt, hoewel daar weer tegenover staat dat men de laatste tijd weer wel resten van knaagdieren verzamelt. In ieder geval zou het nuttig zijn als men eens meer aandacht besteedde aan het zoeken naar resten van kleine rovers zoals wezels, hermelijntjes, bunzings en dergelijke, want

- 1) Tegenwoordig is men er eerder toe geneigd de Pinnipedia, die ongetwijfeld verwant zijn aan en afstammen van de landroofdieren, als een afzonderlijke orde op te vatten. Zoals vaak in de systematiek, is ook dit een kwestie van persoonlijke smaak.

daarvan is nog nauwelijks iets bekend in ons land, terwijl ze er in het Pleistoceen ongetwijfeld wel geleefd hebben. Hun prooidieren, o.a. de net genoemde knasgdieren, waren er tenslotte ook.

Behalve het feit dat grote fossielen blijkbaar eerder opvallen en verzameld zijn, heeft men met nog een andere selectiereden te maken: resten van fossiele roofdieren uit oudpleistocene afzettingen zijn veel zeldzamer in de diverse collecties omdat er van deze afzettingen - zoals die van het Tiglien, het Waalien, het Eburonien en van het Cromeriencomplex - veel minder ontsloten zijn, terwijl ze over het geheel genomen ook minder voorkomen. Heel globaal kan men zeggen dat de fossielen uit afzettingen die van na het midden van het Pleistoceen dateren grotendeels van diersoorten zijn die ook nu nog in ons land voorkomen. De meeste openbare en particuliere collecties waarin fossiele roofdieren zijn opgenomen, bezitten er wel enkele tot zelfs ettelijke van.

Voordat de afzonderlijke families hier besproken kunnen worden, moeten er nog enkele algemeenheden over het carnivoren-skelet worden vermeld. Wat het craniale deel daarvan, dus de schedel, betreft, het volgende: Vele roofdieren bezitten een sterk ontwikkeld kauwspieren- en nekspieren-apparaat. We zien, naarmate dit volumineuzer is en naarmate het dier zelf - in absolute zin - groter, dat zich op de schedel ter vergroting van de aanhechtingsmogelijkheden voor deze spieren allerlei kammen en richels hebben ontwikkeld. Het is niet strikt nodig dat alleen pure vleeseters een dergelijk spierapparaat bezitten. Ook secundair weer planteneters geworden Carnivora, zoals de (uitgestorven) grottenbeer Ursus spelaeus, of de recent nog levende bamboebeer of reuzenpanda Ailuropoda melanoleuca, vertonen het verschijnsel omdat ze veel kracht bij het kauwen van de dikwijls taaie plantenkost moesten of moeten zetten. Naast dit vaak aanwezig zijn van beenkammen vindt men nog een kenmerk bij zeer vele Carnivora: de aanwezigheid (links en rechts) van een bulla tympanica, een soort benen ballon die een groot deel van elk gehoorgebied omsluit en die onmiddellijk opvalt als men een carnivorenschedel minus de onderkaak omdraait. Deze bulla is in de evolutie blijkbaar onafhankelijk ontstaan bij de Canoidea en bij de Feloidea, waardoor de vorming, vooral inwendig, verschilt. Bij de Feloidea lijkt het of er twee afzonderlijke bullae (één uit het os tympanicum en één uit het os endotympanicum) willen ontstaan, die met elkaar vergroeien maar een scheidingswand vertonen. Bij de Canoidea is deze inwendige wand (septum) afwezig; hier is de bulla alleen uit het tympanische bot ontstaan. De functie van de bulla tympanica schijnt te bestaan in het vergroten van de ruimte achter het tympanische membraan, waardoor resonantieverschijnselen voor bepaalde trillingsfrequenties op kunnen treden. De soms uitermate indrukwekkende gehoorscherpthe van allerlei Carnivora wordt zo verklaard, vooral wanneer het gaat om bepaalde geluiden die door hun prooidieren worden veroorzaakt. Het is dus een

zeer efficiënte inrichting bij het bemachtigen van het geregeld nodige voedsel.

Het gebit van de Carnivora vertoont steeds de kenmerkende combinatie van de zogenaamde *s c h e u r k i e z e n*, bij de typische vleeseters tot een soort snoeischaarbladen voor het 'knippen' van het vlees geworden. De scheurkiezen worden steeds gevormd door de vierde premolare van de bovenkaak (P^4), scharend tegen de er tegenover liggende eerste molare uit de onderkaak (M_1). Het eigenlijke 'snoeiwerk' wordt geleverd door de achterste twee kiesknobbels van de P^4 samen met de voorste twee knobbels van de M_1 . Het achterste stuk van de M_1 hoort, evenals de meer achterin de bek gelegen kiezen, tot dat deel van het kauwapparaat dat het vlees fijndrukt en vermaalt. Naarmate een carnivoor secundair meer op plantenkost overgaat, zal de nadruk meer op de ontwikkeling van dit laatste deel van zijn gebit gaan vallen, terwijl het knippende, scharende deel van P^4/M_1 minder in het oog zal vallen. Het is natuurlijk een duidelijke zaak dat verder de hoektanden het eigenlijke offensieve wapen zijn, in gebruik bij de aanval op de prooi of in het gevecht, en dat de snijtanden de functie hebben vast te houden.

De gebitsformules der Carnivora vertonen nogal wat variatie, zowel per soort als per individu. Toch lijkt het wel nuttig in de tabel 1 (ontleend aan o.a. EWER 1973) een globaal overzicht te geven van wat er per familie, en soms ook per Genus (geslacht), kan worden verwacht (waarbij men dan die variatie per individu wel in het oog moet blijven houden).

Het postcraniale gedeelte van het skelet, d.w.z. alles behalve de schedel, vertoont in het algemeen een minder ver gaande mate van specialisatie (=aanpassing aan een bepaalde leefwijze) dan het postcraniale skelet van andere zoogdierenorden. Dat komt doordat een doeltreffend optreden als roofdier met zich meebrengt dat een groot aantal nogal uiteenlopende bewegingen gemaakt moet kunnen worden: rennen (over korte of over lange afstanden), klimmen, graven en zwemmen. Het skelet is dus vrij algemeen qua type gebleven, reden waarom het skelet van een hond of kat bij het inleidende dierkunde-onderwijs zo dikwijls als voorbeeld van een typisch zoogdierskelet wordt gebruikt.

De toch wel aanzienlijke uiterlijke verschillen tussen de families onderling worden vooral veroorzaakt door de uiteenlopende grootten en door de relatieve verschillen die bestaan tussen de lengten van ledematen en lichaam. Het aantal wervels in de ruggestreek blijkt bij de Carnivora niet bijzonder sterk te variëren, zoals uit de (eveneens op EWER 1973 gebaseerde) tabel 2 blijkt.

Men ziet hieruit dat eigenlijk alleen de staart nogal verschillend van lengte kan zijn, ongetwijfeld doordat er nogal wat uiteenlopende leefwijzen te noteren vallen. Lange staarten worden meestal als balanceerorgaan gebruikt (bij boombewoners, maar ook bij uiterst snelle renners zoals de jachtluipaard).

Tabel 1. Tandformules van Carnivora

<u>CANIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2}{3}}$	(totaal: 42)		
<u>Cuon</u> :	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2}{2}}$	(totaal: 40)		
<u>Nyctereutes</u> :	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2-3}{2}}$	(totaal: 42-44)		
<u>URSIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2}{3}}$	(totaal: 42)		
Eij <u>U. arctos</u> varieert het aantal premolaren nogal, vaak is het minder dan 4. Eij <u>U. spelaeus</u> (de grottenbeer) zijn de premolaren gewoonlijk - op P^4/P_4 na - afwezig.				
<u>PROCYONIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2}{2}}$	(totaal: 40)		
<u>MUSTELIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{2-4}{2-4}}$, $M_{\frac{1}{1-2}}$	(totaal: 28-38)		
<u>Gulo</u> , <u>Martes</u> :	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{1}{2}}$	(totaal: 38)		
Melinae (dassen):	" " " "	"		
Lutrinae (otters):	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{3-4}{3}}$, $M_{\frac{1}{2}}$	(totaal: 34-36; de kleine P^1 is vrij vaak afwezig)		
<u>VIVERRIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{4}}$, $M_{\frac{2}{2}}$	(totaal: 40)		
<u>HYAENIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{4}{3}}$, $M_{\frac{1}{1}}$	(totaal: 34)		
<u>FELIDAE</u>				
gewoonlijk:	$I_{\frac{3}{3}}$, $C_{\frac{1}{1}}$, $P_{\frac{3}{2}}$, $M_{\frac{1}{1}}$	(totaal: 30; de voorste premolaren kunnen individueel afwezig zijn (totaal; soms 26), vooral bij soorten met een 'plat' gezicht, zoals de Amerikaanse lynx, <u>L. rufus</u> , de jachtluipaard <u>Acinonyx</u> en <u>Caracal</u>)		

Tabel 2. Rugwervels bij Carnivora, verdeeld in verschillende delen van de ruggestreng

	Nekwervels	Borstwervels	Lendenwervels	Heiligbeenwervels	Staartwervels
CANIDAE	7	13 - 14	6 - 8	3 - 4	14 - 23
URSIDAE	7	14 - 15	5 - 6	4 - 6	9 - 11
PROCYONIDAE	7	13 - 14	4 - 7	3	18 - 29
MUSTELIDAE	7	13 - 16	4 - 6	2 - 4	15 - 25
VIVERRIDAE	7	13 - 15	6 - 7	2 - 3	15 - 34
HYAENIDAE	7	15 - 16	4 - 5	2 - 4	19 - 26
FELIDAE	7	13	7	3	14 - 28

Verschillen in de bouw der ledematen brengen natuurlijk met zich mee dat er een samenhang bestaat met de gewone wijze van lopen. Deze kan variëren van bijna (niet helemaal!) zoolganger (plantigradie) bij de Ursidae, tot teen-ganger (digitigradie) bij de snelle lopers (vele Canidae, ettelijke Felidae), en alle overgangen daartussen. Bij snelle en bij lange-afstandslopers zullen de ledematen in het algemeen vrij lang en slank gebouwd zijn, en de afzonderlijke botten van voor- en achterpoot dus ook. Zware, stevige beenderen met veel extra aanhechtingskammen voor diverse spieren van voor- en achterpoot vinden we bij de goede gravers zoals de koren en de dassen, terwijl bij Carnivora die hun prooi trachten neer te slaan voordat de dodende beet wordt toegebracht, zoals vele Felidae, de ledematen dikwijls ook behoorlijk zwaar zijn uitgevoerd. Bij de afzonderlijke beschouwing der families komt een en ander ter sprake. Het is als met zoveel dingen: men dient een zekere ervaring te krijgen in het herkennen van de aparte botten door ze vaak in handen te krijgen en door telkens weer te vergelijken met recent skeletmateriaal in één der ettelijke museumcollecties die zich in ons land bevinden. Er zal dan al gauw blijken, hoeveel individuele variatie er wel bestaat bij elk skeletonderdeel van iedere soort, één der weinige omstandigheden die onvoldoende uit de verf komen in de - overigens voortreffelijk uitgevoerde - Franse osteologische atlas van PALES en LAMEERT, resp. PALES en GARCIA.



Beginnen we een - noodzakelijkerwijs uiterst vluchtige en oppervlakkige - bespreking van de afzonderlijke groepen waarvan resten uit ons land bekend of te verwachten zijn, dan is de eerste groep de familie der

canidae

Ongetwijfeld de veelvuldigst aangetroffen en ook een blijkbaar algemeen aanwezige vorm is de wolf, Canis lupus LINNAEUS 1758, waarvan in de bekende Zoogdierengids van VAN DEN ERINK (1978) als karakteristiek staat: 'Lichaamslengte 110 - 140 cm, staartlengte 30 - 40 cm, achtervoet 22 - 26,5 cm, schouderhoogte 70 - 80 cm; gewicht 25 - 65 kg. G r o o t e n g r i j s, met vrij lange staart en vrij korte oren. Lijkt op een grote herdershond.' Het dier pleegt in sociaal verband, meestal (uitgebreide) familiegroepen, te leven en te jagen waardoor (zie boven) de kans op fossilisatie natuurlijk vergroot wordt.

Een groot probleem wordt gevormd door het feit dat men vaak met de vraag geconfronteerd wordt, of een bepaald bot dan wel schedelonderdeel (of een totale schedel) toe te schrijven is aan een wolf of aan een hond. Afgezien van de omstandigheid dat niets heel dikwijls niet met zekerheid te zeggen valt, moet worden opgemerkt dat naar de thans vrijwel algemeen geaccepteerde opvattingen de hond een gedomesticeerde (getemde) vorm is van de wolf. Waarschijnlijk heeft de mens uit het Jonge Paleolithicum (of uit de overgang van de Oude Steentijd naar de Jonge Steentijd, een vrij korte cultuurperiode die Mesolithicum wordt genoemd en die in onze contreien qua tijd in het begin van het Holoceen gesitueerd wordt) een geduchte concurrentie ondervonden van de wolf. Beide voorzagen in hun levensonderhoud uitsluitend door jacht, voedselverzamelen en (eventueel) visvangst. Mens en wolf waren ieder in sociaal verband opererende roofdieren die grotendeels op dezelfde prooien uit waren. Homo sapiens zal dus wel een genadeloze strijd tegen deze concurrent gevoerd hebben, en daarbij zal het heus wel eens voorgekomen zijn dat hij jonge exemplaren van de wolf te pakken kreeg. Domesticatie is dan nog maar een kwestie van tijd: al gauw zal ontdekt zijn dat getemde wolvenjongen, net als onze hedendaagse huishonden, 'hun' mens als de opperwolf van de familiegroep beschouwden en met hem op jacht gingen, hem behulpzaam waren bij het opsporen van buit in ruil voor een deel van de prooi. Als meest waarschijnlijke ondersoort(en) of subspecies van de wolf, waaruit onze tegenwoordige talrijke rassen van de huishond door een kunstmatige, haast extreme selectie zijn ontstaan, worden één of twee subspecies uit het Nabije Oosten en het westelijke Indiase subcontinent gezien: Canis lupus arabs en Canis lupus pallipes. Beide ondersoorten worden qua absolute afmetingen wat minder groot dan de wolven uit meer noordelijke en koudere streken, in overeenstemming met de bekende regel van E e r g m a n n, volgens welke er

een direkt verband bestaat tussen absolute grootte (lichaamsvolume) en gemiddelde omgevingstemperatuur in het leefgebied van de diersoort. De grootste exemplaren leven steeds daar, waar het 't koudst is, omdat zij relatief het minst van hun lichaamswarmte via hun buitenoppervlakte aan de omgeving afstaan. Zo komt het o.a. ook, dat onder de recente wolven de Timkerwolf uit Alaska en de noordsiberische wolf de grootste ondersoorten zijn.

Om terug te komen op het probleem, hoe honden en wolven van elkaar te onderscheiden zijn: dat is meer iets voor specialisten dan voor amateurs, en ook dan zal het lang niet altijd mogelijk zijn om een definitief besluit te bereiken. Beschikt men over schedel en/of onderkaak, dan vormt de relatieve grootte van het scheurkiezen-complex (t.o.v. het overige gebit of van de kaak) dikwijls een bruikbare indicatie. Bij de 'echte' wolven, d.w.z. die van Noord en Noordwest Europa, zijn de scheurkiezen altijd relatief veel groter in het hele gebit dan bij zelfs de zwaarst gebouwde honden. Zo kan men, door in een eenvoudig grafiekje bijvoorbeeld de lengte van P^4 uit te zetten tegen de gecombineerde lengten van M^1 en M^2 , al een indruk krijgen of een bepaald stuk thuis hoort in de groep van nordeuropese wolven of bij die der honden. Hetzelfde kan men in de onderkaak doen, bijv. door de lengte van M_1 uit te zetten tegen de gecombineerde lengte van alle premolaren. Maar een wet van Meden en Perzen is het niet! Pas wanneer een groot aantal van dergelijke, steeds weer andere, schedelmaten vergeleken wordt en men dan telkens weer in het gebied van de 'echte' wolven terecht komt op de diverse grafieken, mag men met reden aannemen dat het gemeten stuk als Canis lupus L. 1758 mag worden gedetermineerd. Overigens, gezien de welhaast zekere afstamming van de gedomesticeerde hond uit C.l. pallipes/C.l. arabs, is het niet juist de huishond met de naam Canis familiaris aan te duiden. Het lijkt exacter te spreken over Canis lupus domesticus of Canis lupus familiaris, waardoor de hond als een subspecies van de wolf op zijn ware plaats gezet wordt. Zoals veelal gebruikelijk is bij subspecies zijn deze - ook de hond en 'de' wolf - onderling kruisbaar, waarbij volledig vruchtbare nakomelingen worden geproduceerd. Krijgt men het fossiel van zo'n kruising, een hybride dus, in handen, dan al dat pas echt determinatieproblemen met zich meebrengen!

In ons land gedane baggervondsten vormen soms een sterke indicatie voor het hier al in het vroegste Holoceen aanwezig zijn van honden, die dus als begeleiders van de toenmalige, mesolithische mens hier optraden. Soms zijn daar zéér grote exemplaren bij, ter grootte van een Deense Dog of een St. Bernhardshond (zie HOOIJER 1947). Maar dat er onder de 'echte' in het wild levende wolven ook kanjers waren blijkt o.a. uit het afgebeelde stuk uit de collectie Stolzenbach (fig.1), afkomstig van de Noordzeebodem in de omgeving van het lichtschip Smith's Knoll en hoogstwaarschijnlijk van Weichselien-

ouderdom. Ook uit de Rijn (Elst bij Amerongen, collectie Sekeres) en uit de omgeving van Zoelen in de Eetuwe' (collectie Flonk) zijn mij resten van zulke reuzenwolven bekend, die de Alaska-Timberwolf in grootte haast nog overtreffen.

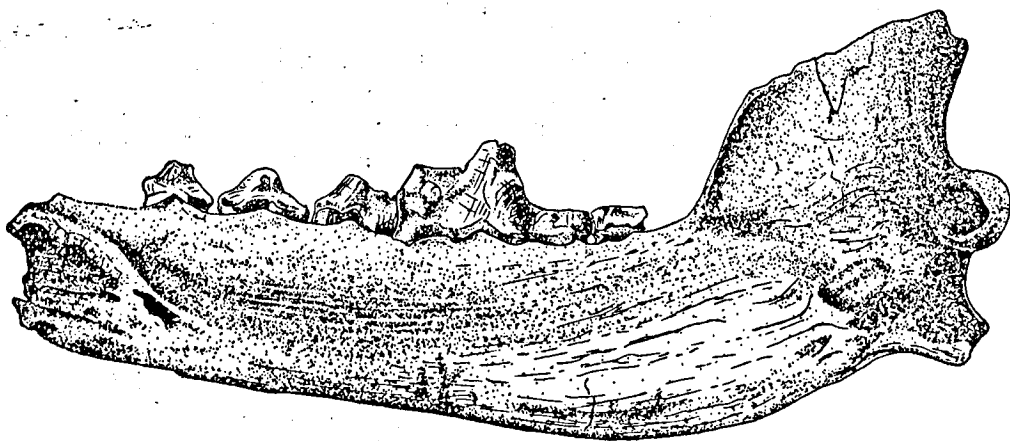


Fig.1 Canis lupus LINNAEUS 1758, mandibula dex., linguaal. Opgevist uit de Noordzee. Collectie Stolzenbach NZ49. Lengte:174 mm.

Zoals het ook hoort bij de manier van jagen van wolven en vele andere hondachtigen, die dat bijna steeds in groepsverband doen en grote afstanden al dravend kunnen afleggen, daarbij het wild opjagend en uitputtend, is het loopapparaat goed ontwikkeld. Opperarmbeen en dijbeen zijn relatief lang en slank, net als de middenhands- en middenvoetsbeenderen (metacarpalia resp. metatarsalia). Typerend is de omstandigheid dat het distale uiteinde van de humerus, het opperarmbeen, steeds een supratrochleaire perforatie, een venster, vertoont. Dit komt trouwens ook voor bij de hyena's, die eveneens over grote afstanden achter hun prooi aan kunnen rennen. Waarschijnlijk is die supratrochleaire perforatie slechts het gevolg van het totaal onbelast zijn van dat stuk van de humerus, zodat de natuur, zuinig als ze nu eenmaal is, het hier niet noodzakelijke beenweefsel ook niet laat ontstaan.

We hebben het tot dusverre alleen over 'echte' wolven gehad, die gevonden zijn en die we kunnen verwachten in afzettingen van even voor het begin van het Saalien af tot in recente lagen. Tenslotte werden vrijwel de laatste wolven die

in ons land nog in het wild leefden, gedood tijdens een speciaal daartoe georganiseerde drijfjacht aan het eind van de achttiende eeuw, tussen Zeist en De Filt op het terrein van de tegenwoordige golfclub 'De Pan'. In oudere afzettingen, uit het Holsteinien en het Cromerien-complex, zijn ook nog wel wolven te verwachten, maar dan van een wat kleiner formaat, vergelijkbaar met de reeds genoemde subspecies pallipes en araks. Deze kleinere vorm is fossiel bekend uit Moshach en door SOERGEL in 1928 beschreven als een afzonderlijke species, later door THENIUS (1954) teruggebracht tot subspecies, Canis lupus moskachensis. Wellicht een synoniem voor deze kleine wolf is Canis neschersensis (CROIZET 1809) uit Midden Frankrijk. Volgens sommigen zou het de direkte voorouder van C. lupus lupus zijn. Nog eerder dan het Cromerien, maar nog altijd uit het Pleistoceen, zijn er elders in Europa vertegenwoordigers van het geslacht Canis bekend: de wolfsgrote Canis etruscus MAJOR 1877 en de nog iets grotere Canis falconeri MAJOR 1877 uit Villafranchien afzettingen van het Arno-dal (dus theoretisch te verwachten in het Tiglien in ons land, maar bij mijn weten nog niet aangetroffen); de iets kleinere, jakhalsgrote Canis arnensis DEL CAMPANA, die wel als voorvader van de tegenwoordige jakhals Canis aureus L. wordt aangezien. Wat Europa betreft komt deze jakhals momenteel slechts in sommige delen van de balkan voor (Joegoslavië, Hongarije, Bulgarije en Griekenland). Het is niet uitgesloten dat er in warmere, interglaciale of interstadiale tijden wel eens jakhalzen doorgedrongen zijn tot in west Europa en dus ook tot in ons land. Het zal echter een hele klus zijn, ook voor de specialist, om resten van fossiele jakhalzen van die van kleine 'echte' wolven te onderscheiden! Uitgebreid anatomisch vergelijkend onderzoek is daarvoor zeker nodig.

Naast de vertegenwoordigers van het genus Canis zijn er gedurende het Pleistoceen ook nog, maar dan veel zeldzamer, leden van een ander geslacht aangetroffen op diverse plaatsen in Europa: het genus Cuon met zijn iets afwijkende gichtsformule (zie tabel 1). Momenteel leven deze wilde rode honden ('dholes', zoals ze in India/Pakistan genoemd worden, of 'adjaks', de Javaanse naam ervoor) vooral in Azië. Ook in het gebied rond de Kaukasus schijnen ze - nog net in Europa - aanwezig te zijn. Deze laatste vorm werd door PALLAS beschreven als Cuon alpinus. Het is volgens een andere opvatting wellicht alleen maar een subspecies van de uit Java beschreven Cuon javanicus DESMAREST. Het zijn stevig gekouwde hondachtige dieren ter grootte van een flinke jakhals, die steeds in vrij grote groepen (zogenaande roedels) jagen en zich bij voorkeur in bosachtige omgeving of in parklandschappen ophouden. Een roedel Cuons gaat voor niets uit de weg en is uiterst bloeddorstig; ooggetuigenverslagen uit zuidelijk India vermelden hoe zij een kij zijn net geslagen kuit verraste grote koningstijger levend verscheurden.

Gedurende het Pleistoceen zijn er (THENIUS 1954) ettelijke species van geweest: in het Boven Pleistoceen een subspecies, Cuon alpinus europaeus (met een dwergvorm, C.a. sardous, op Sardinië), bekend van enkele middeneuropese vindplaatsen; in het Midden Pleistoceen de forse, wolfs grote Cuon priscus THENIUS, ook vrij zeldzaam en wellicht synoniem met de als apart genus en species door KRETZOI in 1938 uit Gombaszög, Hongarije, beschreven Xenocyon lycaonoides, die ook uit Engeland (de Mendip Hills bij het kanaal van Bristol) is gerapporteerd; en uit het Onder Pleistoceen (Villafranchien) de ook zeer grote Cuon dubius (= Cuon majori DEL CAMPANA?), die nog een M₃ bevat en die anatomisch gezien een argument vormt voor de opvatting dat het genus Cuon uit het genus Canis zou zijn ontstaan. Eij mijn weten is er in het Nederlandse Pleistoceen nog geen fossiele Cuon aangetroffen, maar hoewel altijd zeldzaam, is het theoretisch wel een te verwachten vorm. De reeds genoemde publicatie van THENIUS (1954) bevat een aantal gegevens en afbeeldingen op grond waarvan ettelijke craniale en post-craniale skeletdelen van Cuon van die van Canis onderscheiden kunnen worden. In het gebit bijvoorbeeld is het scheurkies-complex meer knippend/snijdend bij Cuon; in het algemeen is de bouw van de (van opzij licht convex aandoende) schedel en van het skelet wat robuuster en plomper dan bij Canis.

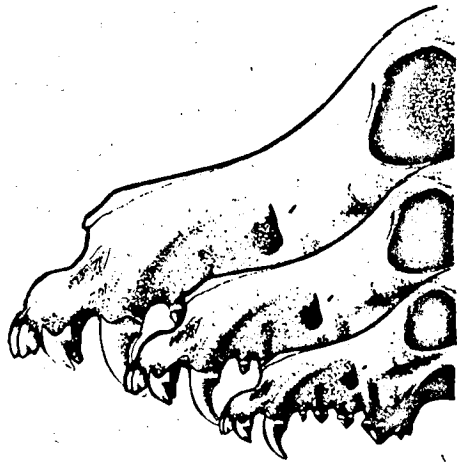
Tot de Canidae horen verder nog de vossen, Vulpes vulpes (L.), de gewone vos, en de iets kleinere Alopex lagopus (L.), de poolvos. Zoals de naam reeds aangeeft is de laatste, die 's winters een witte vacht heeft (als uitzondering is er dan de zeldzame kleurvariant die bekend staat als blauwvos), een bewoner van extreem arctische gebieden, vooral de toendra en het gebergte. Het is in ieder geval een duidelijke indicator van een koud klimaat. De gewone vos daarentegen geeft de voorkeur aan goed begroeid terrein, bos en struikgewas. Typisch is de witte staartpunt (bij de poolvos in de zomerfase afwezig). Hoewel, voor zo er mij bekend, noch van de gewone vos noch van de poolvos fossiele resten uit het Nederlandse Pleistoceen beschreven zijn, zijn ze zeker te verwachten. Uit ons omringende landen zijn ze wel bekend (o.a. Engeland), terwijl van de bodem van de Noordzee in het Leidse Rijksmuseum van Geologie een nog niet beschreven onderkaakfragment van (vermoedelijk) een gewone vos aanwezig is.

Er is weinig bekend over de afstamming van vossen en poolvossen. Reeds aan het begin van het Pleistoceen, in het Villafranchien, zijn (o.a. in Italië) vondsten gedaan die nauwelijks van de recente V. vulpes te onderscheiden zijn: o.a. de zeldzame kleine Vulpes alopecoides MAJOR 1877, die enkele kenmerken van de poolvos vertoont, maar overwegend toch een 'echte' vos is en vandaar dan ook tot het genus Vulpes wordt gerekend. Op het eerste gezicht zijn vos en poolvos vooral qua grootte uit elkaar te houden, al moet men er wel rekening mee houden dat er een vrij grote mate van sexuele dimorfie bestaat bij beide soorten. De mannetjes (de rekels)

zijn vrijwel steeds groter dan de wijfjes (de moeren), zodat er, indien men er bij voldoende statistisch materiaal een onderzoek naar zou doen, wel eens zou kunnen blijken dat diverse afmetingen van poolvos-rekels die van gewone vosmoeren zouden overlappen. In de al genoemde publicatie van THENIUS (1954) wordt een kleine 'echte' vos uit Holsteinienafzettingen in Oostenrijk beschreven als aparte soort, Vulpes angustidens. In hoeverre dit juist is valt m.i. nog te bezien.

Een zeer merkwaardige hondachtige is de recente wasbeerhond, Nyctereutes procyonoides (GRAY 1834), een dier dat zo genoemd is wegens de tekening van zijn kop, gelijkend op die van de Noordamerikaanse wasbeer Procyon lotor (L.). Deze wasbeerhond, die een lengte van 55-70 cm kan bereiken, hoort thuis in oostelijk Azië (China, Mandsjoerije, Japan), waar hij bij voorkeur vochtig bos en ietwat moerassig gebied bewoont (men vindt hem niet in bergachtig terrein). Van die streken uit heeft het dier zich in recente tijden meer westwaarts verspreid en is o.a. in Europees Rusland ingevoerd. Van daar is er een verbreiding op gang gekomen die (zeer recent) tot in West Duitsland reikt.

Deve N. procyonoides heeft in het eind van het Pliocéen en in het begin van het Pleistoceen een paar voorlopers gehad van iets groter formaat dan het huidige dier, zowel in Oost Azië (N. sinensis (SCHLOSSER) uit het Onder tot het Midden Pleistoceen) als in Europa (N. donnezani (DEPERRET), Eoven Pliocéen, en N. megamastoides (PCMEEL) uit het Villafranchien (= Onder Pleistoceen), die volgens KURTÉN & CRUSAFONT (1977) uit N. donnezani zou zijn ontstaan). Deze N. megamastoides is van een aantal Europese onderpleistocene vindplaatsen bekend (vooral in Spanje en Frankrijk, o.a. St.-Vallier). Als het dier ongeveer zoals zijn recente nakomelingen geleefd heeft, zouden de vochtige rivierbossen uit het Tiglien van Tegelen een ideaal terrein voor hem zijn geweest. Maar wanneer hij, zoals de recente wasbeerhond, als individualist leefde, betekent dat dat de kansen op fossilisatie vrij gering moeten worden geacht.



Tot de superfamilie Canoidea worden voorts, zoals reeds in het begin is opgemerkt, de beren, familie

ursidae

gerekend. Een vier- tot vijftal soorten in deze familie zijn hier voor ons van belang omdat ze hetzij reeds als fossiel in ons land zijn aangetroffen, dan wel kunnen worden verwacht. Het bekendst is wel de recent op het gehele noordelijk halfrond nog voorkomende bruine beer, Ursus arctos L. 1758. Zoals de meeste leden van zijn familie is het een sterk variabel dier, dat van vrij klein tot indrukwekkend groot kan worden (de grootste exemplaren komen in het algemeen tegenwoordig voor aan beide zijden van de Eeringstraat: de bruine beren van Kamchatka en die van de Kodiak-eilanden voor de zuidkust van Alaska kunnen soms, op de achterpoten staande, een hoogte van ca. 2,5 m bereiken, gekoppeld aan een gewicht van bijna 1,5 ton!). Ook allerlei kleurslagen en kleurvarianten zijn bekend: bijna zwartbruin, kastanjebruin, roodbruin, geelbruin, lichtgeel, met allerlei bijmengsels van grijs, wit en zwart. De licht geelbruine exemplaren die overwegend in het Nabije Oosten nog sporadisch voorkomen, worden wel Syrische beren (U. arctos 'syriacus') genoemd, m.i. (ERDERINK 1953) geheel ten onrechte omdat het individuele variaties zijn; er is geen sprake van het optreden van een subspecies. Ook qua voedselvoorkeur en gedrag zijn er grote individuele verschillen. In het algemeen kan gesteld worden dat bruine beren in meerdere of mindere mate alleseters, omnivoren, zijn. Hun gebit wijst daar ook op: hoewel het scheurkiezen-complex P^4/M_1 herkenbaar blijft, zijn de individuele knobbels goed tot ontwikkeling gekomen. De kiesgedeelten waarop die knobbels zitten, voornamelijk talons (in de kiezen van de kovenkaak) en taloniden (in die van de onderkaak), zijn min of meer sterk ontwikkeld. De aantallen premolaren onder en boven kunnen individueel nogal variëren. Het meest ontbreken de tweede en de derde premolaren, ofschoon ze even vaak wel aanwezig zijn. Het skelet is uiterst robuust en zwaar gebouwd; het weerspiegelt de kuitengewoon sterke musculatuur, o.a. blijkend uit waarnemingen dat grizzlies (zoals bepaalde bruine beren in Noord Amerika genoemd worden die een bijmenging van grijs in hun vachtkleur vertonen en tevens witgekleurde, beitelvormige klauwen bezitten; uiterlijke kentekenen die even vaak bij Europese en Siberische bruine beren aanwezig kunnen zijn) met één klap van een voorpoot de nekervels van een bison kunnen breken. Ook is er een Roemeense bruine beer waargenomen, die op de achterpoten lopend een door hem gedood volwassen mannelijk edelhert (Cervus elaphus L.) in de voorpoten geklemd, over een afstand van 18 km in bergachtig terrein vervoerde. Eenkammen, o.a. op de humerus, zijn krachtig ontwikkeld. In het algemeen komt men geen supra-trochleaire perforatie tegen. Eeren zijn geen snelle lange-

afstandslopers zoals de hondachtigen; alleen op de korte baan kunnen ze een verrassend snelle galop ontwikkelen.

In ons land worden bruine beren volgens CLASON (1967), die hiervoor IJSSELING & SCHEYGROND (1950) citeert, in jacht-rechten van Utrechtse bisschoppen uit de jaren 943, 944, 1006 en 1025 genoemd. Ze zijn dus waarschijnlijk wel tot omstreeks negenhonderd jaar geleden in het wild hier aanwezig geweest. Meestal prefereren ze bos of begroeid terrein, al zijn er ook beren die vrijwel uitsluitend in open steppegebied leven (o.a. in Centraal Azië, waar een belangrijk deel van hun voedsel gevormd wordt door de veel voorkomende fluithaas Ochotona, die in enorme onderaardse kolonies leeft; het opgraven daarvan kan de steppe er doen uitzien alsof er een intens luchtbombardement op is uitgevoerd, zoveel 'bomkraters' bedekken het terrein!).

Enkele losse beenderen, soms een tand of een halve onderkaak, behoren tot de fossiele vondsten (Needse Eerg, de Maastunnel te Rotterdam, de Maas bij Empel) in ons land, terwijl er van de Noordzeebodem ettelijke losse botten, een schedel zonder onderkaak (een reus ter grootte van een Kodiak-beer) en een halve onderkaak bekend zijn (ERDERINK 1967, 1982, 1983). Omdat bruine beren niet in grote groepen leven, hoogstens een moeder met een paar jongen van verschillende leeftijd, is de kans op fossilisatie minder groot dan bij de wolven. Overwinteren doet de bruine beer in gelegenheden onderkomens, bijvoorbeeld in de wortelstoel van een omgevallen grote boom of in een door plantengroei toegedekte natuurlijke kuil. Van een echte, diepe winterslaap is nauwelijks sprake; bij tijdelijk nachter weer of als de honger knaagt, verlaat het dier zijn winter-onderkomen.

In tegenstelling tot Ursus arctos rocht de grottenbeer Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH 1794 meestal een veilig onderkomen in een of andere grot om daar zijn vermoedelijk wat intensiever verlopende winterslaap te houden. De veel gekruikte naam h o l e n beer is een lelijk germanisme, zoals reeds door wijlen Mej.Dr. A. SCHREUDER werd betoogd (1951, pp.154-155); het dier is als fossiel gevonden in grotten ('Höhlen'), niet in holen. Deze beer, die ook weer sterk van grootte kon wisselen doch in het algemeen een flink stuk groter dan de bruine beer werd, is secundair overgegaan op een grotendeels plantaardige voeding. Dat blijkt o.a. uit de extreem ontwikkelde knobbelaantallen op alle onderdelen van het gebit en uit de vergroting van de kauwoppervlakken, vooral van de ware kiezen. De premolaren worden sterk in aantal gereduceerd, zodat tenslotte eigenlijk alleen P⁴ en P₄ overblijven en de andere alle afwezig zijn; natuurlijk ook weer met de nodige uitzonderingen. Van opzij gezien vertoont het schedelprofiel een sterkere mate van 'bomkering', van opgezwollen zijn van het voorhoofd (zodat er een knik op de snuit ontstaat), dan bij de bruine beer. De onderkaak is niet relatief lang en vlak als bij Ursus arctos, maar eerder massief en iets rondgekogen.

De absolute afmetingen van de botten overtreffen in veel gevallen die van zelfs de grootste bruine beren, ofschoon er altijd wel een gebied van 'overlap' blijft bestaan. Daar komt nog bij dat er soms sprake kan zijn van sexuele dimorfie, waarbij mannetjes (zowel van arctos als van spelaeus) de vrouwtjes in grootte overtreffen, wat o.a. tot uiting komt in de grootte van de hoektanden; maar dit varieert weer in iedere locale populatie. Bij de grottenbeer zijn de hoektanden heel vaak afgebroken (door kauwen op weerkarstig materiaal?) en dan rondachtig bijgeslepen door voortgaand intensief gebruik, terwijl secundaire dentine de wortelkanalen vulde.

U. spelaeus heeft geleefd van ongeveer het begin van het Saalien tot net op de grens Pleistoceen/Holoceen, en vrijwel uitsluitend in Europa. Ook in ons land zijn er enkele vondsten van bekend, hoewel het altijd een wat zeldzamer voorkomend dier is dan zijn neef de bruine beer. Naar alle waarschijnlijkheid stammen U. arctos en U. spelaeus namelijk af van dezelfde voorvader, die in het Villafranchien in Europa leefde, Ursus etruscus G. CUVIER 1823. Dit was een wat kleinere beer dan U. arctos, ongeveer van het type van de recente zwarte beer of Earibal van Noord Amerika, Ursus americanus PALLAS 1780, die in zijn gebit al ettelijke trekjes vertoont die zowel de arctos- als de spelaeus-kant op kunnen gaan. Enkele zeldzame gebitsresten van U. etruscus zijn uit Tegelen bekend.

Nog twee andere berenspecies zijn weliswaar nog niet in Nederland gevonden, maar ze kunnen theoretisch wel verwacht worden. Eén daarvan is weer iets kleiner dan etruscus, is enigzins van arctos-type, maar bezit toch ettelijke afwijkende kenmerken. In het gebit is bijvoorbeeld de slanke M1 voorzien van een kenmerkende zigzag-groef op het kauwvlak. Dit is Ursus (Selenarctos) thibetanus G. CUVIER 1823. Zoals de naam aangeeft, leeft dit dier recent nog in Azië en wel vooral in het gebied rondom de Himalaya. In de iets warmere interglacialen en interstadialen van het Pleistoceen zijn er enkele malen vertegenwoordigers van deze soort in Europa geweest, die, als ze fossiel gevonden werden, meestal als een afzonderlijke 'soort' beschreven werden. Zo is er bijvoorbeeld 'Ursus schertzi' uit interstadiale Saalien-lössafzettingen in de Elzas, beschreven door DEHM in 1943. Zonder de minste twijfel is dit een gewone Tibetaanse beer geweest. Men zou er in Nederland vertegenwoordigers van kunnen verwachten in Holsteinien- en Eemien-afzettingen. Een directe voorloper van deze vorm, misschien zelfs al volledig identiek ermee, d.w.z. met Ursus thibetanus, was de vrij kleine Ursus minimus DEVÈZE & BOUILLET 1827 uit Villafranchien-afzettingen van Midden Frankrijk. Er is theoretisch een kansje dat deze vorm ook nog eens in Tegelen gevonden zal worden.

De andere in ons land als fossiel te verwachten soort is de ijsbeer, Ursus (Thalarctos) maritimus PHIPPS 1774. Naar

alle waarschijnlijkheid heeft dit grote dier (regel van Bergmann!) zich pas na het Saalien, bijvoorbeeld in het Bemien, uit U. arctos ontwikkeld als speciale aanpassingsvorm aan arctische omstandigheden (de locus typicus, waar de Engelse zeeofficier Phipps een geldige beschrijving van het dier op baseerde, was Spitsbergen). In het gebit is het scheurkiezen-complex P^4/M_1 weer veel meer snijdend/knippend geworden in overeenstemming met de weer hoofdzakelijk carnivore leefwijze. Het voedsel bestaat vooral uit rokken, vis en rendieren; en een enkele keer ook rendiermos, wieren en ook wat bessen. De gebitselementen worden relatief kleiner ten opzichte van de rest van de schedel. Het zijdelingse schedelprofiel is lang en laag, vrijwel zonder 'stop', de knik op de snuit, soms iets convex. Fossiele resten van ijsberen zijn o.a. uit jongpleistocene afzettingen in Denemarken (Vendsyssel in Noord Jutland) en de steden Hamburg en Londen bekend. Als zeldzaamheid zullen ze ook in ons land wellicht aanwezig zijn geweest. Ijsbeer en bruine beer blijken evolutionair gezien nog zo dicht bij elkaar te staan dat ze in dierentuinen volledig vruchtbare bastaarden kunnen produceren, waarmee reeds tot in het derde geslacht verder is gefokt.

De gezamenlijke voorouder van U. arctos en U. spelaeus is, zoals gezegd, Ursus etruscus. Direct na het Villafranchien zien we een vorm optreden, waarvan niet te zeggen is of het nu een arctos of een spelaeus is, terwijl hij al te groot is voor een etruscus. Ettelijke exemplaren bereikten reeds afmetingen die niet veel verschillen van die der recente reuzen uit Alaska en Siberië, terwijl hun gebitten soms al sterk geknobbeld zijn en daardoor gaan lijken op die van U. spelaeus. Maar desondanks zijn hun zijdelingse schedelprofielen meestal sterk arctos-achtig, terwijl ook het aantal premolaren in onder- en bovenkaak meer overeenkomt met dat van arctos dan met dat van spelaeus. Twee van de ettelijke vindplaatsen waar men zulke mengvormen heeft verzameld die tussen bruine en grottenberen in stonden en die stratigrafisch gezien steeds na het Villafranchien, maar vóór het Saalien geplaatst dienen te worden, zijn Mauer en Moshach in West Duitsland. VON REICHENAU beschreef de mengvormen van daar in 1904 als een nieuwe soort, Ursus deningeri, een naam die helaas ingeburgerd dreigt te raken doordat men (vooral Duitse auteurs!) elkaar al te klakkeloos naschrijft. Een werkelijke species dient te beantwoorden aan een nauwkeurige om- en beschrijving van zijn vormkenmerken, die standvastig dienen te verschillen van die van elke andere species. Dat laatste nu is in het geval van 'deningeri' een onmogelijkheid. Men kan deze vormen, gezien de variatiebreedte van de morfologie der bruine beren, onmogelijk onderscheiden van U. arctos, zodat dan alleen de ouderdom van de afzetting de doorslag zou kunnen geven. Dat laatste is geen geldig argument voor het onderscheiden van een species, zodat men als consequentie de naam deningeri dan ook dient

te schrappen en alleen mag spreken van een 'primitieve' (in de zin van: eerste, oudste) Ursus arctos, uit U. etruscus ontstaan en weer als voorvader fungerend voor de recente U. arctos, voor U. spelaeus en (wellicht, vrij kort geleden) ook voor U. maritimus. Ik heb sedert 1953 deze mening verkondigd en blijf dat ook nu nog doen, ondanks het nog recente gebruik van de naam deningeri door STUART (1982) voor Cromerien- en Hoxnien-vondsten in Engeland.

De laatste groepering uit de Canoidea, de familie

mustelidae

, bestaat in feite uit een aantal vaak nogal uiteenlopende subfamilies. Niet van elke daarvan kunnen we fossiele vertegenwoordigers in Nederland verwachten. Het zijn vrijwel allemaal kortpotige dieren met lange, wendbare lichamen, die een sterk knippend scheurkiezencomplex bezitten (dus overwegend vleesetend zijn); maar in een aantal subfamilies ziet men desondanks secundaire veranderingen in het gebit, die aanpassingen voorstellen aan of een meer omnivore leefwijze of een specialistische in die zin, dat het voedsel bestaat uit Crustaceeën (kreeftachtigen), Mollusca (weekdieren) of Echinodermata (stekelhuidigen, speciaal zeeëgels). Vrijwel steeds is er een seksuele dimorfie, die tot uiting komt in de grotere afmetingen der mannetjes.

Tot de subfamilie Mustelinae worden gerekend: Mustela erminea LINNAEUS 1758, de hermelijn (met een dwerggras in het hogere deel der Centrale en Westelijke Alpen), een bosbewoner; Mustela nivalis LINNAEUS 1766, de wezel, met ongeveer tweederde tot de helft van de afmetingen van de hermelijn en eveneens met een dwerggras in Centraal en Oost Europa en Finland, weer ongeveer half zo groot. Eewoont een variabel biotoop, meestal met wat ruigte en begroeiing, en droger (zandiger) dan de hermelijn;

Mustela lutreola LINNAEUS 1761 (= Lutreola lutreola (L.)), de nerts, groter dan de hermelijn (lengte 35-40 cm), solitair levend bij voorkeur in vochtige omgeving (rietvelden, moerassen) en veel en goed zwemmend;

Mustela putorius LINNAEUS 1758 (= Putorius putorius (L.)), de bunzing (lengte 31,5-45 cm), met een Oosteuropese ondersoort, de steppebunzing M. putorius eversmanni, die ongeveer de grootte van een nerts bereikt. De fret, M. p. furo, is een vaak albinistische, getemde vorm met nog onbekende oorsprong, die soms verwilderd (o.a. op Sardinië en Sicilië) voorkomt. De bunzing bewoont een sterk variabel biotoop, meestal met begroeiing, terwijl de steppebunzing meer open terrein uitzoekt;

Vormela peregusna (GULDENSTAEDT 1770), de gevlekte bunzing, is vrijwel even groot (iets kleinere maxima) als de West-

europese bunzing, maar dunner, met grotere oren en kortere poten. Thans voorkomend in open terrein en droge bossen alleen in Roemenië, Bulgarije, Thracië en Klein Azië en verder oostwaarts tot in Mongolië;

Martes martes (LINNAEUS 1758), de boommarter, 42-52 cm lang, kwoont bossen en wel bij voorkeur naaldbossen. Klimt en springt goed maar graaft weinig;

Martes foina (ERXLEBEN 1777), de steenmarter, iets kleiner (41-49 cm) en iets plomper dan de boommarter, met welke deze soort niet kruist. Graaft soms een hol. Komt oorspronkelijk veel in rotsachtig gebied voor, maar ontbreekt in Noord Europa en op de Eritse Eilanden;

Martes zibellina (LINNAEUS 1758), de sabelmarter (32-46 cm), heeft een korte staart en is iets plomper van bouw dan de vorige. Bewoont als solitair naaldbossen, meestal langs de bovenloop van kleine rivieren. Komt thans alleen nog in Noord Scandinavië (Finland) voor, maar vroeger ook veel verder in Europa;

Gulo gulo (LINNAEUS 1758), de veelvraat, grootste der marters (70-85 cm, gewicht 15-35 kg), is kort en plomp, leeft meestal solitair in open terrein en bergbossen, jaagt uit een hinderlaag (o.a. op rendieren) en is bijzonder onbevreesd en meestal slecht gehumeurd en agressief. Hij is een voedselconcurrent van wolven en beren en komt wat Europa betreft alleen nog in Scandinavië voor;

In de subfamilie Melinae hoort, in onze contreien:

Meles meles (LINNAEUS 1758), de Europese das (61-72 cm, 10-27 kg), een zwaargebouwd dier met korte (graaf-) poten en een lange snuit. Deze bewoner van loofhoutbossen houdt een winterrust en leeft vaak in gezelschappen (gecompliceerde holenbouw, dassenburcht). Hij is een alleseter, hetgeen ook blijkt uit het gebit;

De subfamilie Lutrinae heeft, naast vele andere leden, ook als (Europees) lid:

Lutra lutra (LINNAEUS 1758), de otter, die verder nog in geheel Azië (tot in Japan) en in Noord Afrika wordt aangetroffen (62-83 cm, 6-16,5 kg). Hij is vrijwel steeds aan te treffen nabij water (ook riviermondingen en in zout water), soms een heel eind van water af (zwerf- en trektochten).

Van al de hierboven opgesomde soorten is te verwachten dat er ooit fossiele resten uit pleistocene afzettingen in Nederland gevonden (en hopelijk ook beschreven) zullen worden of wellicht zelfs al gevonden zijn. Alleen van de hermelijn (M. erminea) wordt door KORTENEOUT VAN DER SLUYS (1960) een door HOIJER gedetermineerd fragment van een humerus genoemd, opgezogen te Ellewoutsdijk en qua ouderdom niet nader bepaalbaar dan Pleistoceen.

Het uit elkaar houden van overblijfselen, vooral van leden der subfamilie Mustelinae, is een lastig karwei, ook voor de specialist. Vergelijkend anatomisch onderzoek met series

recent materiaal zal, zoals altijd, wellicht tot een bevredigende determinatie kunnen leiden. Een eerste, grove bepaling zal meestal op basis van de grootte gemaakt kunnen worden.

In andere Westeuropese landen zijn overblijfselen van ettelijke marterachtigen uit diverse oud-, midden- en jongpleistocene afzettingen gevonden. Zo is van de veelvraat, Gulo gulo, een oud- tot middenpleistocene (voorvaderlijke?) vorm bekend met iets grotere afmetingen, nl. Gulo schlosseri. In het Cromerien van Engeland komt een voorloper van Martes martes, de boommarter, voor, die Martes vetus is genoemd. Ook pleistocene wezels, Mustela nivalis, zijn bekend, terwijl een voorloper van de recente das, Meles thoralis, door VIRET (1954) beschreven werd uit de Villafranchien-löss van St.-Vallier in oostelijk Frankrijk. KOPY (1951) beschreef diverse vondsten van de steppebunzing Mustela putorius eversmanii uit bovenpleistocene vindplaatsen van Zwitserland en Frankrijk.

Naast deze vormen, die min of meer direkt aansluiten op wat nog recent in Europa voorkomt, zijn er ook vondsten bekend van marterachtigen die verwant zijn aan vormen die thans ver van Europa gevonden worden. Zo zijn uit de Tegelse klei, dus van Villafranchien-ouderdom, een paar losse hoektanden bekend die door SCHREUDER (1935) op goede gronden toegeschreven zijn aan respectievelijk 'Pannonictis' (tegenwoordig: Enhydriactis, zie KURTÉN 1963) pilgrimi KORMOS 1934, en aan de iets grotere 'Pannonictis pliocaenica' KORMOS 1934 (thans: Enhydriactis ardea BRAVARD), beide bekend uit oudpleistocene afzettingen in Hongarije. Deze marterachtigen hebben als naaste recente verwanten thans nog twee Zuidamerikaanse vormen, nl. Eira barbara (LINNAEUS 1758), de tayra, en Galictis vittatus (SCHREBER 1777), de grison, allebei grote marters uit Midden- en Zuid Amerika, waarvan de laatste de grootste is. Een verschil in levenswijze is zoals vaak de verklaring voor de omstandigheid dat de twee naast elkaar in hetzelfde gebied leven: de tayra leeft ongeveer als de bunzing en de grison als de nerts. Voor de twee Villafranchien-vormen moet waarschijnlijk iets dergelijks worden aangenomen. Dat er geografisch zulk een afstand ligt tussen de beide recente Zuidamerikaanse en de twee oudpleistocene Europese marters lijkt vreemd, maar van zo'n in de tijd disjuncte verspreiding bestaan meer voorbeelden.

Nog een dier waarvan momenteel alleen vertegenwoordigers in Afrika worden gevonden, namelijk de klauwloze otter Aonyx, heeft enkele verwanten gehad in het Pleistoceen van Europa. Het gebit van de klauwloze otter is zeer typisch stomp en veelknobbelig, ontwikkeld als aanpassing aan het vooral uit Crustacea en Mollusca bestaande dieet. Onlangs heeft WILLEMSEN (1984) hieraan een overzichtelijk artikel gewijd, waarin hij aankondigt in de naaste toekomst terug te willen komen op het probleem dat bestaat in de al of niet verantwoorde toekenning van hetzelfde genus Aonyx aan deze Europese vor-

men uit het Onder- tot en met het Boven Pleistoceen. Zoals zo vaak in de Systematiek is het feitelijk een kwestie van persoonlijke smaak of men de nadruk wil leggen op overeenkomsten of juist op verschillen en in dat laatste geval nieuwe genera scheppen (de strijd tussen de 'lumpers' en de 'splitters'). In ieder geval zijn vertegenwoordigers van deze klauwloze otters (van elders o.a. bekend als bijv. Baranogale antiqua (BRAVARD)) tot dusverre, voor zover ik weet, nog niet uit Nederland beschreven, maar wel te verwachten.

Evenmin aan mij bekend en evenzo te verwachten zijn vondsten van een 'echte' otter, Lutra simplicidens THENIUS 1965, die uit het Midden Pleistoceen van Duitsland en Oostenrijk bekend is en al verder 'gespecialiseerd' was op het gebied van het waterleven dan de recente otter L. lutra. Deze laatste schijnt pas in het Boven Pleistoceen zijn intrede in Europa te doen en is wellicht afkomstig uit Noord Amerika. Uit misschien bovenpleistocene afzettingen (waarvan de ouderdom echter niet te bepalen valt) van de Maas (De Bergen bij Maren-Kessel) als baggervondst afkomstig, beschreef ik (1983) enkele fossiele resten van L. lutra in de collectie van ons lid A. Verhagen (fig.2).

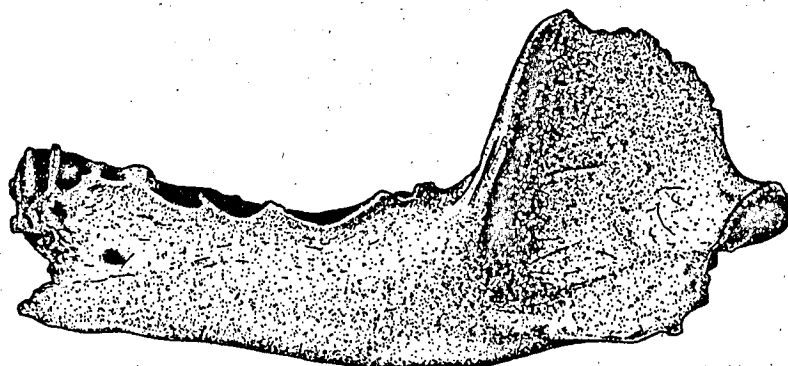


Fig. 2 Lutra lutra (LINNAEUS 1758), fragment van een mandibula sin. van Maren-Kessel. Collectie Verhagen. Lengte: 61 mm.

Zijn dus de meeste vertegenwoordigers van de familie Mustelidae uit het Pleistoceen van Nederland nog te ontdekken - hetgeen wel zal samenhangen met de relatief geringe kans op fossilisatie van deze meestal niet in groepsverband levende dieren - anders is het gesteld met de volgende familie, die bovendien behoort tot de volgende superfamilie, de Feloidea: de familie

hyaenidae

Zoals men weet, plegen recente hyena's in groepen te leven en te jagen. Het zijn lang niet de 'laffe aaseters' van de klassieke opvatting, maar blijken wel degelijk actief te jagen op levende prooi, terwijl ze ook andere grote Carnivora, zoals leeuwen, wel eens van de door deze geslagen buit verjagen (het omgekeerde gebeurt eveneens; het hangt van de aantallen en het toeval af). Vrij recente waarnemingen door KRUIK (1966, 1968) hebben dat alles duidelijk gemaakt.

De belangrijkste genera van dit ogenblik zijn feitelijk alleen Hyaena (waartoe de gestreepte en de bruine hyena behoren) en Crocota (de gevlekte hyena). De laatste komt nu alleen nog in Afrika voor, de gestreepte hyena behalve in Afrika ook in een vrij groot deel van Azië.

In het begin van het Pleistoceen vond men in Europa reeds vertegenwoordigers van Hyaena hyaena, de gestreepte vorm, naast de door CROIZET en JOBERT uit Auvergne (Midden Frankrijk) in 1828 beschreven Hyaena arvernensis en vooral ook de veel op de recente bruine hyena lijkende Hyaena perrieri, die een gebit heeft dat reeds in ettelijke opzichten op dat van Crocota lijkt: vermoedelijk een geval van convergente specialisatie. Dat heeft ertoe geleid dat men abusievelijk heeft gemeend, dat H. perrieri de voorouder van Crocota crocota (ERXLEBEN 1777) zou zijn, terwijl deze laatste integendeel (waarschijnlijk, althans volgens THENIUS 1972) afstamt van Crocota sivalensis uit het alleronderste Pleistoceen van India. Vandaar dat men in de literatuur wel de naam Crocota perrieri tegenkomt (o.a. bij VAN DER VLERK & FLORSCHÜTZ 1950), hetgeen dus onjuist is.

Hoe dan ook, deze perrieri is aangetroffen in de klei van Tegelen en hoort dus tot onze pleistocene fauna. Elders komt hij tot in het Cromerien voor. Hyaena hyaena is bij mijn weten hier nog niet gevonden, evenmin als H. arvernensis. De gestreepte hyena blijft overigens tot in het Jong Pleistoceen in Europa aanwezig, als de subspecies Hyaena hyaena prisca. Nog steeds volgens THENIUS is uit H. perrieri nog wel een reusachtige afstammeling ontstaan, H. brevirostris, die van ettelijke oudpleistocene (eind Villafranchien tot Cromerien-) vindplaatsen in West Europa bekend is, o.a. van Süssenborn en Mosbach in Duitsland en het Cromer Forest Bed in Oost Engeland; hij werd zo groot als een leeuw! Toch verdwijnt deze soort ook weer vrij snel, misschien wel verdrongen door de (meer succesvolle?) Crocota (zie STUART 1982).

In ieder geval heeft men deze brevirostris tot dusverre niet uit Nederlandse afzettingen beschreven, hoewel hij zeker wel verwacht kan worden. Het voorkomen van verwarring met grote exemplaren van Crocota crocota (in Europa o.a. te Mosbach in de zogenaamde 'Hauptfauna' uit het Elster-II glaciaal aanwezig) is wel een specialistisch werkje. Van C. crocota, meer in het bijzonder van de daarvan vaak onderscheiden subspecies spelaea (GOLDFUSS 1810), zijn zo langzamerhand de nodige vondsten uit ons land bekend geworden sedert HOOIJER er voor het eerst een beschreef (in 1952). Stratigrafisch gezien kan men ze verwachten van Cromerien-afzettingen af tot in het Weichselien, waarna ze niet alleen in ons land, maar blijkbaar in geheel Europa uitsterven om tot dusverre nog duistere redenen. Wellicht werd de hoeveelheid prooi te gering of was de concurrentie door o.a. wolven te sterk. Het is dikwijls uiterst moeilijk te zeggen of men met de ondersoort spelaea te doen heeft of met een gewoon maar binnen de variatiebreedte van de recente gevlekte hyena Crocota crocota vallend exemplaar. De voornaamste reden om de twee uiteen te houden schijnt gelegen te zijn in het feit dat spelaea een stuk groter werd; elders in Europa zijn grotten bekend die in het Pleistoceen als horst van deze dieren gediend hebben, vandaar de naam spelaea voor deze 'grotten'-hyena (en dus niet: 'holen'-hyena; zie het betoog bij de grottenbeer).

In het Europese Villafranchien, dus Oud Pleistoceen, zijn resten gevonden van een nogal afwijkende hyena-soort: Chasmaporthetes lunensis (DEL CAMPANA) (= Ch. bielawskyi). Deze had relatief lange, slanke ledematen en moet heel hard hebben kunnen rennen; men duidt hem daarom wel als de jachtluipaard-hyena aan. Waarschijnlijk is het dan ook een concurrent geweest van Acinonyx, de jachtluipaard; weer een geval van convergente ontwikkeling. Het is de enige hyena die ook in het Onder Pleistoceen als immigrant in Amerika is gekomen, waar hij de aparte naam Chasmaporthetes johnstoni heeft gekregen, hoogstwaarschijnlijk dus een synoniem van Chasmaporthetes lunensis. Het is de vraag of er ooit uit ons Nederlandse Villafranchien (dus: het Tiglien) resten van deze hardloper bekend zullen worden. Een erg geschikt terrein om hardlopend achter buit aan te zitten lijkt me het drassige deltagebied, dat toentertijd de Nederlandse bodem vormde, nu niet bepaald.

De laatste familie die te behandelen valt is die der

felidae

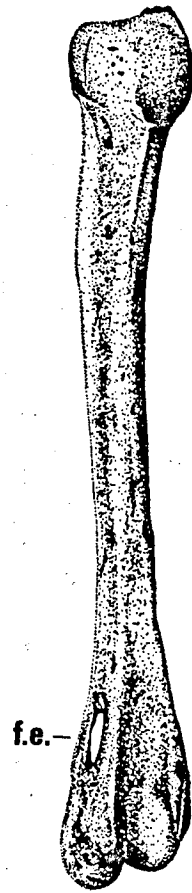
de katachtigen.

Dit zijn de het meest aan een puur vleesdieet aangepaste Carnivora. Hier kunnen we dus verwachten dat knobbelkiezen en knobbels op kiezen minimaal zullen zijn, terwijl het scheurkiezen-complex zo volledig mogelijk scharend/knippend zal zijn. De M_1 is dan ook tot een smal, tweespitsig lemmet geworden, de P_4 ook bijna, met nog maar een heel klein, dicht bij de tandhals gelegen knobbeltje aan de tongzijde (de zgn. deuterocoon). De premolaren (zie tabel 1) gaan in aantal achteruit, en aan ware kiezen is er in elke kaakhelft maar één.

Een typisch kenmerk van alle katachtigen wordt gevormd door de aanwezigheid van het zogenaamde entepicondylaire foramen aan de binnenzijde van het distale uiteinde van de humerus (het opperarmbeen; zie fig. 3). Het is een in het oog lopende perforatie die in voor-achterwaartse richting verloopt, even boven de gewrichtsrol aan de elleboogzijde. Anatomisch gezien is het naar alle waarschijnlijkheid te danken aan de achterwaartse uitbreiding van de spieraanhechtingen der oppervlakkige flexoren (buigspieren) van de onderarm aan de epicondylus medialis van de humerus. In eerste instantie heeft zo'n spieraanhechtingsvergroting plaats door vergroting van het ligament (de peesband) aan het uiteinde van elke spier; maar botvorming kan steeds optreden in een ligament. Zo ook hier, waar het aanleiding zal geven tot het ontstaan van zo'n benen brug op de binnen-buitenzijde van de onderkant van de schacht van de humerus. Het foramen wordt dan tegelijk gebruikt als doórtrede-plaats van de nervus ulnaris plus de collaterale arterie en vena. Een enkele keer komt zo'n entepicondylair foramen ook bij de mens voor. Behalve s t e e d s bij alle katachtigen komt men het ook tegen bij vrijwel alle marterachtigen, maar verder niet bij de Carnivora. Ongetwijfeld heeft het te maken met het 'slaan' van de prooi. Bij vele Pinnipedia komen we dit anatomische kenmerk ook tegen, maar daar zal het te maken hebben met de zwembewegingen van deze dieren. Overigens is het foramen daar blijkbaar onderhevig aan reductie; men kan tenminste robben-individueen vinden bij welke het foramen ten dele onvolledig door bot omsloten wordt of zelfs geheel afwezig is.

In het algemeen zijn de gebitten van de leeuw, *Panthera leo* (L.), de tijger, *Panthera tigris* (L.), de panter (= luipaard), *Panthera pardus* (L.), de lynx of los, *Lynx lynx* (L.) en de wilde kat *Felis silvestris* SCHREBER 1777 of *Felis catus* L. (zie over het probleem van de naamgeving van wilde en tamme katten o.a. ERDBRINK 1983) qua vorm vrijwel gelijk aan elkaar, maar direkt uit elkaar te houden op grond van de grootte. Slechts bij *P. leo* en *P. tigris* gaat dat niet op. Vondsten van fossiele overblijfselen van katachtigen blijven steeds relatieve zeldzaamheden, ongetwijfeld omdat deze

Fig. 3 Felis catus LINNAEUS 1758,
humerus dex. van Maren-Kessel.
 Posterieur. Collectie Verhagen.
 Lengte: 93,6 mm. f.e.= foramen
 entepicondylare



dieren vrijwel steeds sterk individualistisch leven. Enkele soorten, zoals de leeuw, plegen in familie-groepen te leven, dikwijls min of meer in harem-verband (dus ettelijke wijfjes met jongen in diverse stadia van volwassenheid en één dominant mannetje), maar ook wel eens als familie-groepje onder leiding van een oude, ervaren leeuw, zonder dat er een volwassen, leidend mannetje aan te pas komt.

De grote katachtigen (leeuw, tijger, panter, jaguar) stammen waarschijnlijk als één samenhangende groep van kleinere stamvormen uit het Pliocéen af. Het zijn geologisch gezien nog vrij nieuwe vormen, waarschijnlijk in Eurazië ontstaan.

Daarnaast zijn dus de klein gebleven 'echte' wilde katten van het genus Felis ook sedert het begin van het Pliocéen aanwezig. In het Villafranchien is de wilde kat Felis lunensis MARTELLI 1906 bekend, volgens THENIUS (1972) de direkte voorvader van de huidige wilde Europese kat. Theoretisch zou deze vorm ook in ons land uit afzettingen van het Tiglien tot en met het Cromerien te verwachten zijn. Vergeleken met de recente wilde kat is de afstand tussen hoektand en premolaren in de onderkaak veel korter, terwijl ook P3 en P4 afwijken van vorm (zie KURTÉN 1965); alle gebitselementen zijn relatief groter, terwijl de kaken juist niet veel in grootte verschillen. Te beginnen met het Holsteinien zijn er elders in Europa fossielen gevonden van F. silvestris; in ons land tot dusverre (nog) niet, maar ze zijn wel te verwachten. De ouderdom van een geïsoleerde humerus (fig. 3), door mij in 1983 beschreven, is niet vast te stellen.

De tamme kat zou door de Romeinen in ons land zijn gebracht (CLASON 1967), hetgeen betwijfeld kan worden, o.a. vanwege een oudere vondst, gedaan te Linderbeek, Overijssel, en beschreven door HOOIJER (1947).

De lynxen of lossen zouden, althans volgens KURTÉN en SAVAGE, hun ontstaansgebied hebben gehad in Noord Amerika. Tegen het eind van het Pliocéen komen er zowel daar als in Europa vormen voor die reeds laten zien dat de recente lynxen er van

af moeten zijn gestamd. De Europese (Middenfranse) vorm is Lynx issiodorensis CROIZET & JOBERT 1828 (eventueel ook te verwachten in het Nederlandse Tiglien), met een grotere kop dan de recente Europese vorm van Noord Europa. Deze laatste, die door sommige auteurs (o.a. STUART en KURTÉN) tot het genus Felis wordt gerekend, waarbij de naam Lynx een subgenerische waarde krijgt, heeft sedert het Midden Pleistoceen in sommige delen van Midden Europa gezelschap gehad van een verwant; de naam van de Europese lynx uit Noord Europa luidt m.i. Lynx lynx (LINNAEUS 1758), terwijl die van de verwant, de Pardel-los, Lynx pardina (TEMMINCK) is. Deze L. pardina treedt treedt ook nu nog in sommige streken, o.a. de Karpaten en de Kaukasus, naast L. lynx of zelfs als enige vorm op en zal dus wel een iets andere oecologische nis innemen. Skelet-anatomische verschillen opmerken tussen de twee species - die overigens n i e t met elkaar hybridiseren - is een specialistisch werk wanneer hun onderling sterk verschillende vacht niet meer te zien is (zie VAN DEN BRINK 1978). Ze zijn ongeveer even groot. In ieder geval is theoretisch te verwachten dat in afzettingen in ons land, te beginnen met het Cromerien en doorgaand tot het eind van het Pleistoceen, nog wel eens een fossiel van L. lynx en wellicht ook van L. pardina (die fossiel in Frankrijk is aangetroffen) tevoorschijn zal komen. Eveneens theoretisch van belang, omdat ook hiervan in het Nederlandse Tiglien nog wel eens een fossiel zou kunnen opduiken, zijn de jachtluipaarden, meestal in de subfamilie Acinonychinae ondergebracht. Het zijn extreem op hardlopen gespecialiseerde dieren, die bovendien een verkort, vlak gezicht hebben gekregen ter verbetering van hun stereoscopische visie, nodig voor het correcte afstand kunnen schatten. Hun klauwen zijn onvolledig intrekbaar geworden. Hierin zijn zij de enigen onder de katachtigen. Ongetwijfeld is dit een gevolg van het op hoge snelheid moeten kunnen lopen. Uit het Villafranchien van onder meer Midden Frankrijk en Noord Italië is de vorm Acinonyx pardinensis bekend, die veel en veel groter was dan de recente jachtluipaard A. jubatus. Hoewel THENIUS (1953) meent dat deze A. pardinensis en de iets kleinere, verwante A. pleistocaenicus uit het Oud Pleistoceen van Hundsheim in Oostenrijk het bewijs vormen voor het ontstaan in Eurazië van de subfamilie, die pas omstreeks het midden van het Pleistoceen in Afrika opduikt (o.a. te Olduvai), schijnen de laatste gegevens er op te duiden dat de jachtluipaarden in Noord Amerika zijn ontstaan. Het is in ieder geval niet waarschijnlijk meer dat er na het Cromerien nog vertegenwoordigers van het genus Acinonyx in ons land hebben bestaan.

Een volledig uitgestorven groep, waarvan echter in het Europese Pleistoceen en ook in ons land vondsten bekend zijn, is die der grote sabeltand'tijgers', waarvan de pleistocene vertegenwoordigers in één subfamilie worden gerangschikt, die der Machairodontinae. In het Villafranchien komen we twee

genera tegen. Het ene is Homotherium (met H. sainzelli (AY-MARD) en H. latidens), gekenmerkt door tamelijk slanke ledematen en scheermesscherpe, kromzwaardvormige platte hoektanden in de bovenkaak; vermoedelijk een specialist in het jagen op onvolwassen olifantachtigen (o.a. mammoeten). Het andere genus is Megantereon; daartoe behoren plomp gebouwde, zware, zich waarschijnlijk vrij langzaam bewegende rovers met dolkvormige (op doorsnede ronde tot ovale) bovenkaakshoektanden. Misschien belaagden ze uit een hinderlaag prooidieren die eveneens langzaam en zwaar gebouwd waren, zoals rhinocerossen en olifantachtigen; of wellicht waren het alleen maar aaseters. Deze Megantereon megantereon (CROIZET & JOBERT) is theoretisch in ons Tiglien te verwachten, maar er nog niet in aangetroffen. Na het Villafranchien van Midden Frankrijk en het Arnodal in Italië is dit genus, dat ongeveer zo groot werd als de recente jaguar, verder afwezig. HOOIJER (1962) heeft een fragment van een onderkaak van Homotherium latidens (OWEN 1846) uit de Oosterschelde beschreven, dat vermoedelijk van middenpleistocene ouderdom is.

De 'grote katten' (leeuw, tijger, panter) worden tegenwoordig samen ondergebracht in het genus Panthera. In de oudere literatuur ziet men nog de genusnaam Felis gebruikt, die thans alleen voor de 'kleine katten' gereserveerd is. Van Panthera zijn er in het Villafranchien reeds vertegenwoordigers in Europa en ook in Nederland. Een kat van ongeveer (kleine) panter-afmetingen was Panthera schaubi uit het Villafranchien van Midden Frankrijk, terwijl een grote panter (bijna zo groot als een leeuw) de door KRETZOI (1938) van Gombaszög in Hongarije, uit even oude afzettingen, beschreven Panthera gombaszogensis is. Waarschijnlijk synoniem daarmee is de vorm P. toscana uit het Val d'Arno-gebied bij Florence, evenals de door VON KOENIGSWALD (1960/61) uit Tegel beschreven 'Felis schreuderi'.

Terwijl de tijger steeds tot Azië beperkt schijnt te zijn gebleven - pleistocene vormen zijn daar van diverse vindplaatsen en ouderdommen bekend - en pas tamelijk recent (aan het eind van het Pleistoceen?) tot in de Kaukasus en Oost Turkije is opgedrongen, zijn er sedert het Elster-glaciaal (o.a. te Mosbach in West Duitsland) talrijke fossielen bekend van 'echte' leeuwen, in ieder geval van vormen die (anatomisch aantoonbaar) qua vorm veel meer op een leeuw dan op een tijger hebben geleken. Het zal wellicht bekend zijn dat skeletten van leeuwen en tijgers bijzonder sterk op elkaar lijken en zelfs in bepaalde onderdelen niet van elkaar te onderscheiden zijn (tijgers zijn meestal iets groter en sterker gebouwd). Toch zijn bijvoorbeeld schedels op sommige punten wel uit elkaar te houden, o.a. de onderkaken. De pleistocene Westeuropese vorm(en) waren ongetwijfeld leeuwen. In het Boven Pleistoceen treffen we eigenlijk twee varianten aan: een normale, even groot als de recente leeuw (al zijn daar ook weer heel grote en kleintjes bij!), en een uitermate grote. Wellicht zijn het afspiegelingen

van klimaatsomstandigheden, waarbij meteen weer de regel van Bergmann om de hoek komt kijken. De reusachtig grote vorm zou dan kenmerkend zijn voor glaciële omstandigheden. De menselijke jager/verzamelaar tegen het eind van het Pleistoceen in Europa, de geheel op ons gelijkende Homo sapiens sapiens (de 'Cro Magnon'-mens), heeft de grottenleeuw gekend, zoals blijkt uit enkele (schaarse) gravures, tekeningen en plastieken. Deze mens was zoals alle jagers een scherp opmerker, zodat we redelijkerwijs wel mogen aannemen dat zijn waarnemingen correct zijn geweest. De grottenleeuw, die tegenwoordig meestal als een afzonderlijke subspecies wordt opgevat en dan bekend dient te staan als Panthera leo spelaea (GOLDFUSS 1810), heeft waarschijnlijk nauwelijks of geen manen gehad maar daarentegen wel een soort kinbehaar, een 'baardje', ook wel van recente leeuwen bekend, evenals een pluim van haren aan het staart-uiteinde. De vachttekening heeft vermoedelijk wel wat geleken op die van recente leeuwenwelpen, d.w.z. dat op een grijsachtige ondergrond reeksen wazige, donkere stippen of ronde plekken te zien waren. De uniform crêmime zandkleur van de meeste recente leeuwen vertoonden zij dus niet.

Volgens SCHUTT en HEMMER (1978) zou de bovenpleistocene grottenleeuw (P. leo spelaea of, als men er een aparte species van wil maken zoals sommigen m.i. ten onrechte doen, Panthera spelaea) vooraf zijn gegaan door een oud- tot middenpleistocene (Cromerien tot en met Holsteinien) voorvader, Panthera leo fossilis (VON REICHENAU 1906), die qua afmetingen vooral op statistische wijze te onderscheiden is of zou zijn van de subspecies spelaea. Van deze laatste, 'echte' grottenleeuw zijn vooral de laatste tijd (zie o.a. ERDBRINK 1981, 1983) ettelijke vondsten bekend geworden uit ons land, uit België (de Schelde) en van de bodem van de Noordzee (waarschijnlijk uit de Bruine Bankkleien, die in een zoetwatermeer in het begin van het Weichselien moeten zijn afgezet). Als voorbeeld is hier een halve onderkaak afgebeeld uit de collectie A. Verhagen, afkomstig van Maren-Kessel aan de Maas (fig. 4).

Tegen het eind van het Pleistoceen blijkt de grottenleeuw niet langer meer in Noord Europa voor te komen. Of er sprake is van een uitsterven of van wegtrekken zal wel niet meer uit te maken zijn. Volgens sommigen zou de nog in historische tijden in Macedonië en Thracië aanwezige manenloze (!) leeuw (men denke aan de legende van Androkles en de leeuw) een laatste restant van de pleistocene P. leo spelaea zijn geweest, een leeuwenbestand dat aansloot op de toen ook verder in Klein Azië, Syrië, Perzië en West India aanwezige dieren. Een kleine geïsoleerde groep van deze Aziatische leeuwen, die inderdaad vrijwel manenloos zijn, leeft heden nog onder volledige bescherming in het Gir-reservaat in India, tegen de Pakistaanse grens.

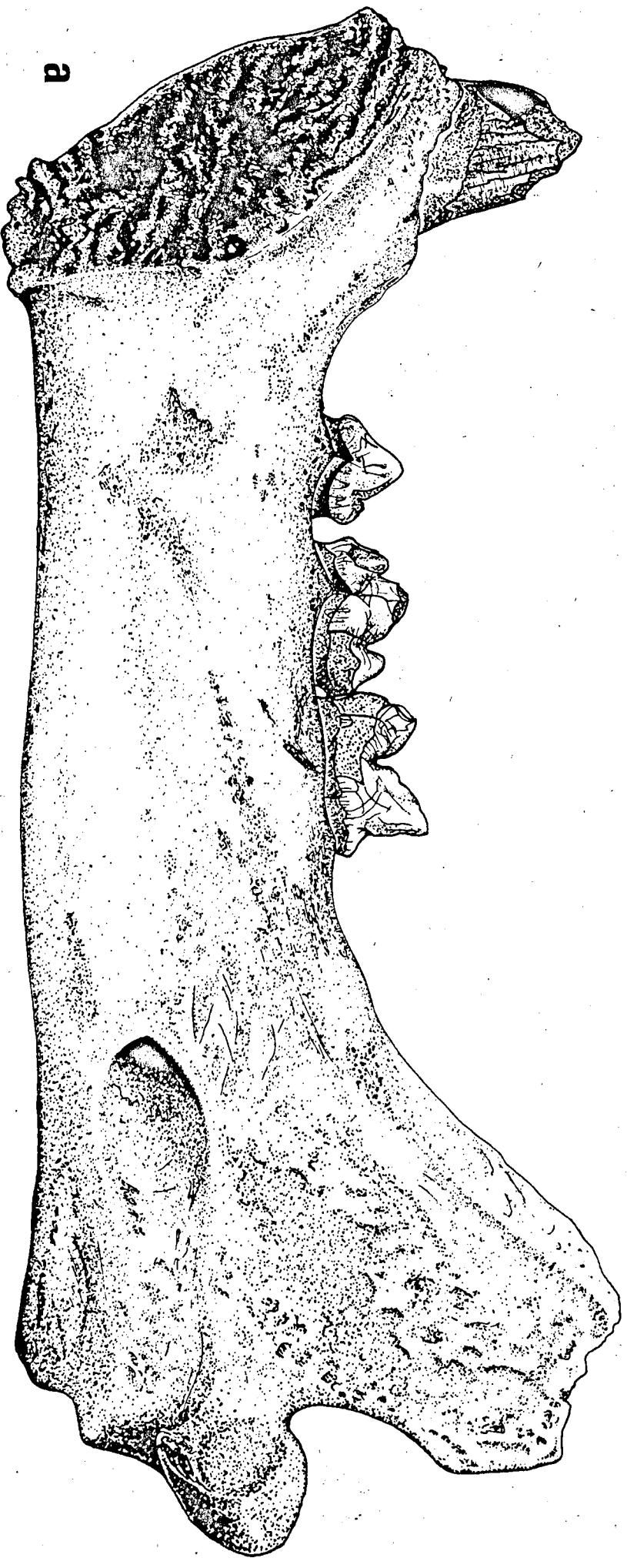
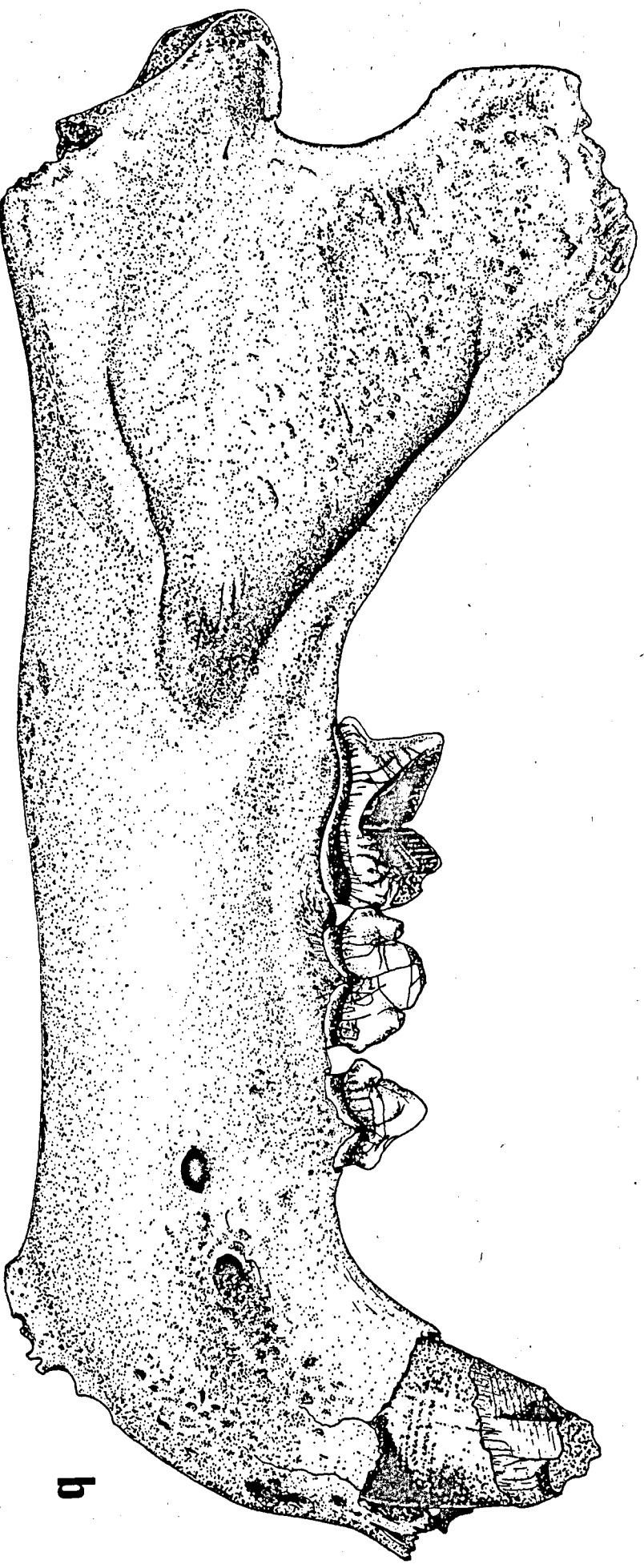
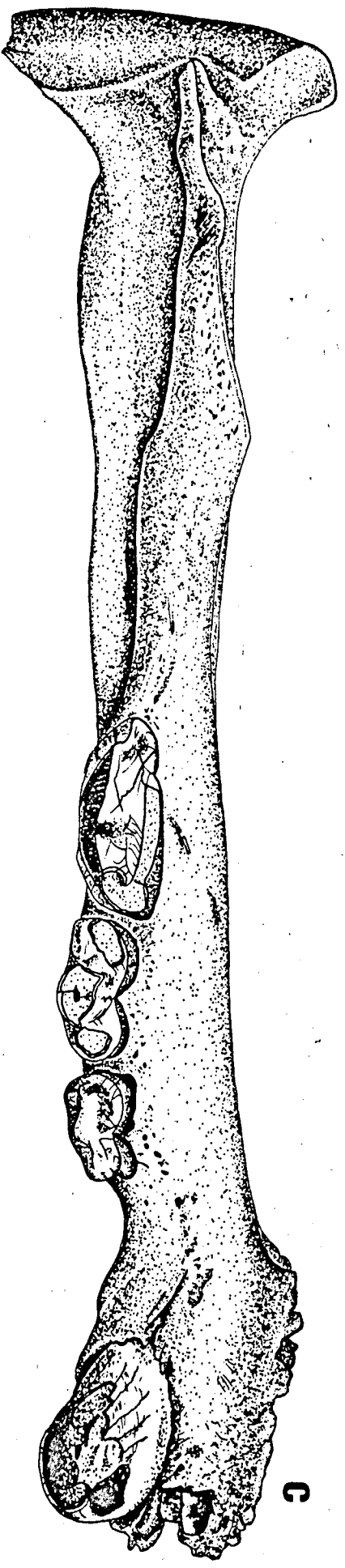


Fig. 4 *Panthera leo spelaea* (GOLDFUSS 1810), mandibula dex. van Maren-Kessel, linguaal (a), buccaal (b) en occlusaal (c). Collectie Verhagen. Ware grootte

Aan het einde gekomen van dit noodzakelijkerwijs uiterst beknopt gehouden overzicht meen ik er goed aan te doen een deel van de gegeven informatie - met het oog op het gebruik in de praktijk - als het ware gecondenseerd in een tabel te herhalen:

Tabel 3. In het Nederlandse Pleistoceen aangetroffen en te verwachten Carnivora

	aangetroffen	te verwachten
CANIDAE		
<u>Canis lupus lupus</u> (rec. N.europ. wolf)	Jong Pleistoc.	Saalien - recent
<u>Canis lupus mosbachensis</u> = ? <u>Canis neschersensis</u>	-	Cromerien - Holsteinien
<u>Canis etruscus</u>	-	Tiglien
<u>Canis falconeri</u>	-	Tiglien
<u>Canis aureus</u> (rec. jakhals)	-	Holsteinien - eind Pleist.
<u>Canis arnensis</u>	-	Tiglien
<u>Canis lupus familiaris</u> (gedomest.hond)	Jong Pleistoc. - recent	-
<u>Cuon alpinus europaeus</u>	-	Boven Pleistoceen
<u>Cuon priscus</u> = ? <u>Xenocyon lycaonoides</u>	-	Midden Pleistoceen
<u>Cuon dubius</u>	-	Tiglien
<u>Vulpes vulpes</u> (rec. vos)	Boven Pleistoc.	-
<u>Vulpes alopecoides</u>	-	Tiglien
<u>Vulpes angustidens</u> (?)	-	Midden Pleistoceen
<u>Alopex lagopus</u> (rec. poolvos)	-	B.(?) Pleist. glacialen
<u>Nyctereutes megamastoides</u>	-	Tiglien
URSIDAE		
<u>Ursus arctos</u> (bruine beer)	Midden Pleist. - subrecent	-
<u>Ursus spelaeus</u> (grottenbeer)	Saalien - eind Pleistoceen	-
<u>Ursus thibetanus</u>	-	Holsteinien, Eemien
<u>Ursus minimus</u>	-	Tiglien, Cromerien
<u>Ursus etruscus</u>	Tiglien	-
<u>Ursus (Thalarctos) maritimus</u> (ijsbeer)	-	Eemien - eind Pleistoceen
MUSTELIDAE		
<u>Mustela erminea</u> (hermelijn)	Pleistoceen	Midden Pleist.- recent
<u>Mustela nivalis</u> (wezel)	-	"
<u>Mustela lutreola</u> (nerts)	-	"
<u>Mustela putorius putorius</u> en <u>Mustela putorius evermanni</u> (bunzing, resp. steppebunzing)	-	resp. - Oud Holoceen
<u>Vormela peregusna</u> (gevlekte bunzing)	-	Midden Pleist. - recent
<u>Martes martes</u> (boommarter)	-	"
<u>Martes foina</u> (steenmarter)	-	"
<u>Martes zibellina</u> (sabelmarter)	-	"
<u>Martes vetus</u>	-	Cromerien

	aangetroffen	te verwachten
<u>Gulo gulo</u> (veelvraat)	-	Midden Pleist.- Holoceen
<u>Gulo schlosseri</u>	-	Oud - Midden Pleistoceen
<u>Meles meles</u> (das)	-	Midden Pleist. - recent
<u>Meles thoralis</u>	-	Tiglien
<u>Lutra lutra</u> (otter)	-	Boven Pleist. - recent
<u>Lutra simplicidens</u>	-	Midden Pleistoceen
<u>Aonyx</u> sp. (cf. <u>antiqua</u>) (klawloze otter)	-	Oud - Boven Pleistoceen
<u>Enhydrictis pilgrimi</u>	Tiglien	-
<u>Enhydrictis ardea</u>	Tiglien	-
HYAENIDAE		
<u>Crocota crocata</u> (gevlekte hyena) en <u>Crocota spelaea</u> (grottenhyena)	Cromerien - eind Weichselien	-
<u>Hyaena arvernensis</u>	-	Tiglien
<u>Hyaena hyaena prisca</u> (gestreepte hyena)	-	Oud - Boven Pleistoceen
<u>Hyaena perrieri</u>	Tiglien	Tiglien - in Cromerien
<u>Hyaena brevirostris</u>	-	eind Tiglien - Cromerien
<u>Chasmaporthetes lunensis</u> (=Ch. <u>bielawskyi</u>)	-	Tiglien
FELIDAE		
<u>Felis silvestris</u> = <u>Felis catus</u> (wilde kat)?	Boven Pleist.?	Tiglien - recent
<u>Felis lunensis</u>	-	Tiglien
<u>Lynx lynx</u> (= <u>Felis lynx</u>) (lynx, los)	-	Midden Pleist.- Oud Holoc
<u>Lynx pardina</u> (pardel-los)	-	Midden - Boven Pleistoc.
<u>Lynx issiodorensis</u>	-	Tiglien
<u>Acinonyx pardinensis</u>	-	?Tiglien?
<u>Acinonyx pleistocaenicus</u>	-	Cromerien
<u>Homotherium sainszelli</u>	-	Tiglien
<u>Homotherium latidens</u>	Tiglien-Cromer.	-
<u>Megantereon megantereon</u>	-	Tiglien
<u>Panthera schaubi</u>	-	Tiglien
<u>Panthera gombaszoegensis</u> (= <u>Felis schreuderi</u> = ? <u>Felis toscana</u>)	Tiglien	-
<u>Panthera leo spelaea</u> (grote en kleine vorm, grottenleeuw)	Saalien - Boven Pleistoc.	-
<u>Panthera leo fossilis</u>	-	Cromerien - Holsteinien



L i t e r a t u r

- BRINK, F.H. VAN DEN 1978: Zoogdierengids van alle in ons land en overig Europa voorkomende zoogdieren. 4e dr. Elsevier, Amsterdam-Brussel
- CLASON, A. T. 1967: Animal and Man in Holland's Past. A & B. Diss. Wolters, Groningen (en: Palaeohistoria XIII)
- DEHM, R. 1943: Ein besonders kleiner Bär (*Ursus schertzi* n.sp.) aus dem Löss von Achenheim bei Straszburg im Elsass. In: Neues Jahrb. f. Min., Geol. u. Paläont., Abt. B., 137-153
- ERDBRINK, D.P. 1953: A review of fossil and recent bears of the Old World. I & II. Diss. Jan de Lange, Deventer
- ERDBRINK, D.P. 1967: New finds of fossil bears from the Netherlands. In: *Lutra* 9, 2/3, 17-41
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1981: Some more Cave Lion remains. In: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. C 84, 1, 21-43
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1982: More fossil bear remains in some Dutch collections. In: *Scripta Geologica* 66, 1-14
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1983: Still more Cave Lion remains. In: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. B 86, 2, 113-123
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1983: Fossil otters and a fossil cat from flatlands of the Lower Meuse. In: *Lutra* 26, 1, 46-53
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1983: Eleven bones: more fossil remains of Cave Lions and Cave Hyaenas from the North Sea area. In: *Bijdr. tot de Dierk.* 53, 1, 1-12
- ERDBRINK, D.P. BOSSCHA 1983: Sundry fossil bones of terrestrial mammals from the bottom of the North Sea. In: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. B 86, 4, 427-448
- EWER, R.F. 1973: The Carnivores. The World Naturalist, Weidenfeld & Nicholson, London
- HOOIJER, D.A. 1947: Protohistoric mammals from the Linderbeek, province of Overijssel, the Netherlands. In: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. 50, 194-206
- HOOIJER, D.A. 1952: The cave hyaena, *Crocuta crocuta spelaea* (Goldf.), new to the pleistocene fauna of the Netherlands. In: *Geol. en Mijnbouw n.s.* 14, 385-388
- HOOIJER, D.A. 1962: The sabre-toothed cat *Homotherium* found in the Netherlands. In: *Lutra* 4, 1, 24-26
- KOBY, F.-Ed. 1951: Le Putois d' Eversmann fossile en Suisse et en France. In: C.R. d.l. Soc. Pal. Suisse 30me ass., *Eclogae geol. Helvet.* 44, 2, 394-398
- KOENIGSWALD, G.H.R. VON 1960/61: Fossil Cats from the Tegelen Clay. In: *Publ. v.h. Nat.hist. Genootsch. in Limburg XII*, 19-27

- KORTENBOUT VAN DER SLUIJS, G. 1960: Pleistocene zoogdieren, nieuw voor Nederland, gevonden in de jaren 1950 tot begin 1960. In: *Lutra* 2, 2, 17-21
- KRUUK, H. 1966: Clan-system and feeding habits of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta* Erxl.). In: *Nature* (London) 209, 1257-1258
- KRUUK, H. 1968: Hyaenas, the hunters nobody knows. In: *National Geographic Mag.* 134, 44-57
- KURTÉN, B. 1963: Villafranchian faunal evolution. In: *Soc. Sc. Fennica, Comm. Biol.* XXVI, 3, 1-18
- KURTÉN, B. 1963: Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. In: *Soc. Sc. Fennica, Comm. Biol.* XXVI, 4, 1-12
- KURTÉN, B. 1965: On the evolution of the European wild cat, *Felis silvestris* Schreber. In: *Acta zool. fennica* 111, 1-29
- KURTÉN, B. 1971: The Age of Mammals. *The World Naturalist*, Weidenfeld & Nicholson, London
- KURTÉN, B. & M. CRUSAFONT PAIRÓ 1977: Villafranchian Carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). In: *Soc. Sc. Fennica, Comm. Biol.* 85, 1-39
- PALES, L. & CH. LAMBERT 1971: Atlas ostéologique des mammifères I. Les membres. Carnivores. Ed. C.N.R.S., Paris
- PALES, L. & M.A. GARCIA 1981: Atlas ostéologique des mammifères II. Tête - Rachis, Ceintures scapulaire et pelvienne. Carnivores, Homme. Ed. C.N.R.S., Paris
- SCHREUDER, A. 1935: A note on the Carnivora of the Tegelen clay, with some remarks on the Grisoninae. In: *Arch. Néerl. de Zoologie* II, 1, 73-94
- SCHREUDER, A. 1951: Hokenbeer en Hokenleeuw? In: *Opmerkingen van leden, Geol. en Mijnbouw* 13, 3, 154-155
- SCHÜTT, G. & H. HEMMER 1978: Zur Evolution des Löwen (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän. In: *N. Jahrb. Geol. u. Paläont., Mh.*, 4, 228-255
- STUART, A.J. 1982: Pleistocene vertebrates in the British Isles. Longman, London
- THENIUS, E. 1953: Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. In: *N. Jahrb. Geol. u. Paläont., Mh.*, 5, 225-238
- THENIUS, E. 1954: Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. In: *N. Jahrb. Geol. u. Paläont., Abh.* 99, 2, 230-286
- THENIUS, E. 1972: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. G. Fischer, Stuttgart

- VIRET, J. 1954: Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. In: *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 4, 1-200
- VLERK, I.M. VAN DER & F. FLORSCHÜTZ 1950: Nederland in het Ijstijdvak. W. de Haan, Utrecht
- WILLEMSEN, G.F. 1984: Europese otters door de tijden heen. In: *Lutra* 27, 1, 11-18
- IJSSELING, M.A. & A. SCHEYGROND 1950: De Zoogdieren van Nederland. 2e dr. Thieme, Zutphen

A A N V U L L I N G

Na inzending van het manuscript van dit overzicht werd ik toevalligerwijze via correspondentie met de auteur ervan attent gemaakt op twee gegevens die volledigheidshalve nog wel vermelding verdienen. De auteur in kwestie, Dr. A. TURNER, is momenteel als paleontoloog verbonden aan het Transvaal-Museum te Pretoria (Zuid Afrika).

Het eerste gegeven betreft de aanwezigheid in het Europese Pleistoceen van (zeer zeldzame) overblijfselen van de panter, Panthera pardus (L.), in het Engels steeds aangeduid als 'leopard', luipaard. Er zijn in Engeland duidelijk herkenbare resten van gevonden uit afzettingen van Ipswichian en Devensian (= resp. Eemien en Weichselien bij ons)- ouderdom (TURNER 1981). TURNER zegt erover: 'Leopard, as elsewhere in Europe, is rare in Britain' (TURNER 1982). Zorgvuldig nalezen bij de reeds geciteerde THENIUS (1972) en STUART (1982) leverde op, dat de eerste op dit punt vaag blijft en slechts over een verspreiding in Europa in het Pleistoceen spreekt, en dat de tweede (op.cit.,p.158) twee voorkomens in het Engelse Devensian vermeldt. Het schijnt dat STUART (1972) het er al eerder over gehad heeft. Feitelijk dient men dit gegeven dus nog te verwerken in tabel 3: In ons land is Panthera pardus (L.) te verwachten in het Eemien en het Weichselien.

Het tweede gegeven gaat over de twee verschillende grootte-varianten van de grottenleeuw. TURNER (1984) keert zich tegen de opvatting van BALLELIO (1980), dat er in het Jong Pleistoceen in West Europa sprake zou zijn van twee varianten die wellicht niet gelijktijdig optraden omdat er in bepaalde afzettingen steeds vertegenwoordigers van de ene grootte-groep en in andere die van de andere grootte-groep aangetroffen zouden worden. Deze zouden niet verklaard kunnen worden uit individuele- of geslachtsvariatie (... 'il existe dans le gisement de Jaurens deux morphotypes se distinguant par la taille et qui ne sont pas la conséquence de la variation individuelle ou sexuelle'). TURNER toont aan dat BALLELIO's gegevens ook verklaard kunnen worden indien men niet, zoals BALLELIO dat

doet, van de veronderstelling uit gaat dat leeuwen en leeuwinnen steeds s a m e n in één populatie dienen voor te komen. Uit waarnemingen van SCHALLER (1972) blijkt namelijk, dat mannetjes heel dikwijls afzonderlijk in speciale groepen, als het ware 'heren-sociëteiten', met elkaar optrekken gedurende enige tijd, om dan uit zo'n groep vandaan, afzonderlijk, af en toe pogingen te ondernemen een bestaande haremgroep over te nemen door de daar aanwezige enkele mannetjes te verjagen. Deze waarneming werd bevestigd door onderzoek van SMUTS (1976) in het Kruger Park. Zodoende is de kans geschapen dat een fossiele populatie van (grotten-) leeuwen - mits men uitgaat van een verondersteld identiek ethologisch (=gedrags-) patroon - uitsluitend uit mannelijke exemplaren bestaat. Het is bekend dat ook bij leeuwen een geslachtsdimorfie optreedt, zich o.a. uitend in de grootte: mannetjes zijn groter en forser dan vrouwtjes. Als dat alles zo is, dan is er dus alleen sprake van grote tot extreem grote mannelijke grottenleeuwen en wat kleinere tot veel kleinere grottenleeuwinnen. Bij sleepnetvondsten uit de Noordzee zal het wel nooit uit te maken zijn of we nu te maken hebben met twee afzonderlijke groottevarianten (en eventueel dus met twee subspecies), dan wel met een simpele geslachtsdimorfie. Omdat het de eenvoudigste oplossing is (en die is dikwijls ook de juiste) valt er m.i. veel voor TURNERS visie te zeggen. In ieder geval moet er serieus rekening mee worden gehouden!

Aanvullende l i t e r a t u u r

- BALLESIO, R. 1980: Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les carnivores (Mammalia, Carnivora).II. Felidae. In: *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 18, 61-102
- SCHALLER, G.B. 1972: *The Serengeti lion*. Univ. of Chicago Press, Chicago
- SMUTS, G.L. 1976: Population characteristics and recent history of lions in two parts of the Kruger National Park. In: *Koedoe* 19, 153-164
- STUART, A,J. 1974: Pleistocene history of the British vertebrate fauna. In: *Biological Review* 49, 225-266
- TURNER, A. 1981: PhD Thesis (Dissertatie), University of Sheffield
- TURNER, A. 1982: Hominids and Fellow Travellers. In: *South African Journal of Science* 78, 231-237
- TURNER, A. 1984: Dental sex dimorphism in European lions (*Panthera leo* L.) of the Upper Pleistocene: palaeoecological and palaeoethological implications. In: *Ann.Zool. Fennici* 21, 1-8

Adres van de auteur: Prinses Marielaan 27
3743 JA Baarn