

# De Midden Pleistocene kleine zoogdierfauna (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) van Kärlich G (Neuwieder Becken, Duitsland)

Juliette Richter

## SAMENVATTING

In de groeve Kärlich (Neuwieder Becken, Duitsland) zijn aan de basis Tertiaire kleien ontsloten, met daarop afzettingen uit het Vroeg en Midden Pleistoceen. In verschillende niveaus zijn fossielen van zowel grote als kleine zoogdieren aangetroffen. Het niveau Kärlich G is bijzonder rijk; de kleine zoogdierfauna bestaat uit 23 soorten: 5 Insectivora, 1 Lagomorpha en 17 Rodentia. De samenstelling van de fauna wijst op de aanwezigheid van gebieden met een open vegetatie afgewisseld met enkele bossen en open of stromend water. De bosbewoners in de fauna indiceren interglaciale klimaatomstandigheden. De fauna Kärlich G is stratigrafisch te correleren met Interglaciaal IV (of III) van het Cromer complex. Een vergelijking met de Cromerien IV fauna Miesenheim I toont dat beide fauna's voornamelijk ecologisch verschillen. Er zijn geen aanwijzingen voor een groot verschil in ouderdom.

## SUMMARY

The Kärlich pit, situated in the Neuwied Basin (Middle Rhine area, Germany) exposes at the base Tertiary clay with on top Quaternary (mainly Lower and Middle Pleistocene) deposits. Fossil mammalian remains are found in several levels. Level Kärlich G is particularly rich: the smaller mammal fauna from Kärlich G contains 23 taxa: 5 Insectivora, 1 Lagomorpha and 17 Rodentia. The fauna association reflects moist conditions in an open area with patches of forest. The presence of species with a preference for forested habitats indicates that we are dealing with an interglacial fauna. The Kärlich G fauna can be correlated with Interglacial IV (or III) of the Cromer complex. A comparison with the Cromerian IV fauna Miesenheim I shows that the faunas differ mainly in their ecology. There are no indications for a large difference in age.

## Introductie

De vindplaatsen Kärlich en Miesenheim I zijn gelegen in het Neuwieder Becken (Midden Rijngebied, Duitsland) (fig. 1). In de grote kleigroef van Kärlich wordt hoogwaardige Tertiaire klei ontgonnen. Op de donkergekleurde klei ligt een 40 meter hoge opeenvolging van lagen uit het Kwartair (fig. 2). In de Kärlichgroef is een afwisseling van meerdere warme en koude perioden te herkennen (VAN KOLFSCHOTEN, 1988; BOSINSKI, 1992). Het onderste deel van de Pleistocene afzettingen bestaat uit grofgrindige afzettingen van de Rijn en de Moezel. In dit deel ligt een omkering van het aardmagnetisch veld die gecorreleerd wordt met de Matuyama-Bruhnes grens met een ouderdom van 783.000 jaar. Op de grindige afzettingen liggen lössachtige sedimenten afgewisseld door vulkanische lagen. In het profiel is ook bodemvorming te herkennen, met name aan de top van Kärlich G.

In verschillende niveaus van de Kwartaire sequentie van Kärlich zijn dierlijke resten en stenen werktuigen, aanwijzingen voor menselijke aanwezigheid, gevonden (BOSINSKI, 1992) (fig. 2). De lagen E, G en H worden gekenmerkt door een grote rijkdom aan kleine zoogdierresten (Insectivora, Lagomorpha en Rodentia) (VAN KOLFSCHOTEN, 1988). In niveau Kärlich G komen ook resten van grote zoogdieren voor. Mollusken zijn zeldzaam en paleobotanische resten ontbreken. De kleine zoogdierfossielen uit Kärlich G bestaan voor het overgrote deel uit losse kiezen. Over het algemeen is de conserveringstoestand goed.

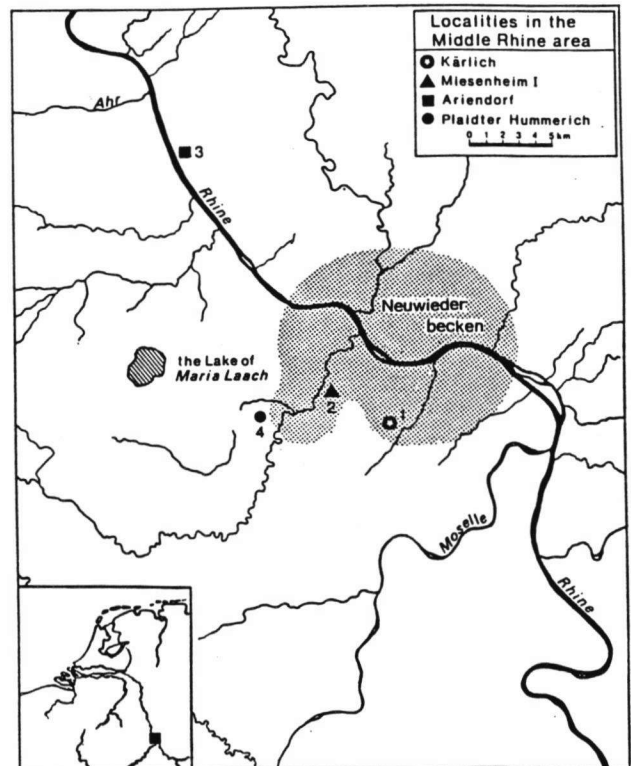


Fig. 1: Geografische positie van Kärlich en Miesenheim I in het Midden Rijn-gebied (Duitsland) (Van Kolfschoten, 1988).

Fig. 1: Map of the Middle Rhine area (Germany), showing the position of the Miesenheim and Kärlich localities.

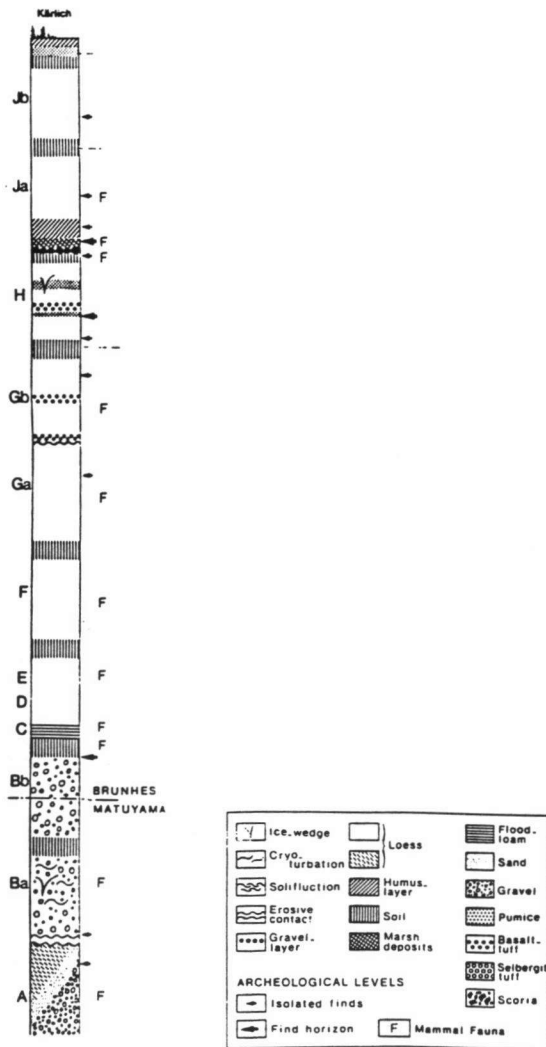


Fig. 2: De stratigrafische kolom van Kärlich.

Fig. 2: Stratigraphy of the Kärlich section.

Zoogdierfauna's zijn zeer geschikt om bepaalde afzettingen te dateren en om paleo-ecologische omstandigheden te reconstrueren. Voor Kärlich G gold dat door middel van de bestudering van de fauna met name is getracht inzicht te krijgen in de ouderdom van de archeologische objecten, die tot de oudste van Europa behoren. Daarnaast kon met behulp van de faunaresten een reconstructie gemaakt worden van de paleo-ecologische omstandigheden, waaronder de paleolithische bewoning plaatsvond.

#### Faunalijs Kärlich G:

##### Orde Insectivora

|                                    |                |
|------------------------------------|----------------|
| <i>Talpa minor</i>                 |                |
| <i>Talpa europaea</i>              | mol            |
| <i>Sorex minutus</i>               | dwergspitsmuis |
| <i>Sorex cf. runtonensis</i>       |                |
| <i>Sorex (Drepanosorex) savini</i> |                |

##### Orde Lagomorpha

|                              |        |
|------------------------------|--------|
| <i>Oryctolagus cuniculus</i> | konijn |
|------------------------------|--------|

##### Orde Rodentia

|                                         |                         |
|-----------------------------------------|-------------------------|
| <i>Sciurus vulgaris</i>                 | eekhoorn                |
| <i>Eliomys quercinus</i>                | eikelmuis               |
| <i>Allocricetus bursae</i>              |                         |
| <i>Cricetus cricetus</i>                | hamster                 |
| <i>Cricetus major</i>                   |                         |
| <i>Sicista sp.</i>                      | berkemuis               |
| <i>Clethrionomys glareolus</i>          | rosse woelmuis          |
| <i>Pliomys episcopalus</i>              |                         |
| <i>Microtus (Terricola) arvaldens</i>   |                         |
| <i>Microtus (Terricola) gregaloides</i> |                         |
| <i>Microtus arvalis</i>                 | veldmuis                |
| <i>Microtus agrestis</i>                | aardmuis                |
| <i>Microtus gregalis</i>                | smalschedelige woelmuis |
| <i>Microtus oeconomus</i>               | noordse woelmuis        |
| <i>Arvicola terrestris cantiana</i>     | woelrat                 |
| <i>Apodemus sylvaticus</i>              | bosmuis                 |
| <i>Apodemus maastrichtiensis</i>        |                         |

##### INSECTIVORA

##### Talpidae

In Kärlich G komen twee soorten mollen voor (*Talpa europaea* en *Talpa minor*). Deze soorten zijn op grond van morfologie en grootte van de kiezen moeilijk van elkaar te onderscheiden. RODERS (1988) en VAN KOLFSCHOTEN (in press) geven een aantal morfologische kenmerken voor het onderscheid tussen de twee soorten. Het talonid van de m3 zou beter ontwikkeld zijn bij *T. minor* dan bij *T. europaea* en de verbinding tussen hypoconid en trigonid is bij *T. minor* in linguale richting gebogen. Het mesostyl van de bovenkaakskiezen is bij *T. minor* gespleten. Ook de afwezigheid van een parastyl bij de bovenkaakskiezen zou karakteristiek zijn voor deze soort. Bij het Kärlich G materiaal is de tweedeling in *T. europaea* en *T. minor* op grond van deze morfologische kenmerken van de kiezen echter niet te maken. Ook is er geen duidelijk onderscheid in de afmetingen van de kiezen waar te nemen.

De humeri van Kärlich G verschillen wel voldoende in grootte om onderscheid te kunnen maken tussen beide soorten. Met name de breedte van de epiphysen geeft aan dat twee *Talpa*-soorten aanwezig zijn, die hier gedetermineerd zijn als *T. minor* en *T. europaea*. Beide soorten zijn bekend uit het Midden Pleistoceen.

##### Soricidae

De spitsmuizen van Kärlich G behoren tot het genus *Sorex* op grond van een aantal morfologische criteria, waaronder de roodkleuring van de toppen van de kiezen en de kervingen in de onderkaaksincisieven. Op basis van de morfologie en de grootte van het materiaal worden de volgende soorten onderscheiden: *Sorex minutus*, *Sorex cf. runtonensis* en *Sorex (Drepanosorex) savini*.

De kleinste spitsmuis die in de Kärlich G fauna voorkomt is de dwergspitsmuis *Sorex minutus*. De onderkaaksincisieven zijn tricuspulaat en bij enkele incisieven is een cingulum zichtbaar. Het spiculum coronoideum aan de posterieure kant van het kroonuitsteeksel is zwak ontwikkeld. Het tussengewrichtsveld van de condyle is breed. Het meest opvallende aan de kiezen is de grootte; ze zijn veel kleiner dan de meeste andere *Sorex*-soorten zoals *S. araneus* en *S. runtonensis*. De maten van het Kärlich G materiaal liggen dicht in de buurt bij de maten van *Sorex minutissimus*. Deze soort kan echter uitgesloten worden op grond van de ligging van het foramen mentale. Bij *S. minutissimus* ligt het foramen mentale onder de m1 tussen trigonid en talonid en bij *S. minutus* is het foramen mentale onder de paraconid van de m1 gesitueerd.

De kiezen van *Sorex* cf. *runtonensis* zijn beduidend groter dan die van *Sorex minutus*. De onderkaaksincisieven zijn tricuspulaat (fig. 3a); de bovenkaaksincisieven zijn merendeels (zwak) fissident. De coronoid is naar boven toe iets verbreed (fig. 3b); de buitenzijde toont een spiculum coronoideum. De externe fossa temporalis is diep en strekt zich ver naar boven toe uit. Het tussengewrichtsveld van de condyle is aan de binnenzijde concaaf. Het onderste gewrichtsveld is breder dan het interarticulaire deel (tussengewrichtsveld) en het linguale deel van het onderste veld wijst naar beneden (fig. 3c). Het foramen mentale ligt onder de m1, onder het paraconid en in enkele gevallen tussen het trigonid en het talonid.

De grootte van de kiezen en de kaakelementen toont aan dat dit materiaal behoort tot de middelgrote spitsmuizen uit het Pleistoceen zoals *Sorex kennardi*, *S. runtonensis*, *S. araneus* en *Sorex helleri*. Toewijzing aan *Sorex araneus* of *S. helleri* is uitgesloten, vanwege het grote verschil in vorm van de condyle en de ligging van het foramen mentale; *S. helleri* heeft als kenmerk dat het foramen mentale onder de m2 gesitueerd is. De maten van de elementen komen ook niet overeen met die van de elementen van *S. kennardi hundsheimensis* of van *Sorex* cf. *helleri* (RABEDER, 1972). *S. kennardi* en *S. araneus* hebben als kenmerk dat het deel van het coronoid is iets verbreed is. Dit bovenste deel loopt bij *S. runtonensis*

relatief spits toe (HINTON, 1911). Het materiaal van Miesenheim I (gedetermineerd als *Sorex runtonensis*) toont echter een coronoid, dat naar boven toe in geringe mate verbreed is (VAN KOLFSCHOTEN, in press). Het Kärlich G materiaal komt qua morfologie verder goed overeen met dat van Miesenheim I.

De grootste spitsmuis die in de fauna Kärlich G voorkomt is *Sorex (Drepanosorex) savini*. De onderkaaksincisief is tricuspulaat, waarbij de voorste kerf minder diep is. De P4 vertoont een "bol/opgeblazen" vorm (exaenodontie), een verschijnsel dat wijst op het eten van slakjes en karakteristiek is voor het (sub-)genus *Drepanosorex*. De M1 heeft een bolle brede rand onder de 'hypoconal ridge'. De M1 en M2 hebben niet zo'n sterke distale inbochting zoals bij andere *Sorex*-soorten het geval is.

Opmerkelijk is het ontbreken van fissidentie bij de enige bovenkaaks snijtand (I sup.), omdat volgens Kretzoi (1965) een (zwakke) fissidentie bij I sup. kenmerkend is voor *Drepanosorex*. De spitsmuis uit Kärlich G lijkt verder veel op *Sorex (D.) savini*, voor het eerst beschreven door HINTON (1911) uit de West Runton fauna. De maten van de kiezen komen goed overeen met die van deze soort uit de vindplaats Miesenheim I (VAN KOLFSCHOTEN, in press).

## LAGOMORPHA

In de Kärlich G collectie bevinden zich ook resten van *Oryctolagus cuniculus*, het konijn. De resten bestaan uit losse boven- en onderkaakskiezen, die voor een groot deel erg fragmentarisch zijn. De grootte komt overeen met die van het recente konijn; de kiezen zijn veel kleiner dan die van de recente haas *Lepus europaeus*.

## RODENTIA

### Sciuridae

Een m3 is afkomstig van *Sciurus vulgaris* (de eekhoorn). De kies is nauwelijks afgesleten. Het protoconid is relatief groot en er zijn drie wortels aanwezig (fig. 4). De maten van de kies zijn: lengte 2.64 mm; breedte 2.52 mm.

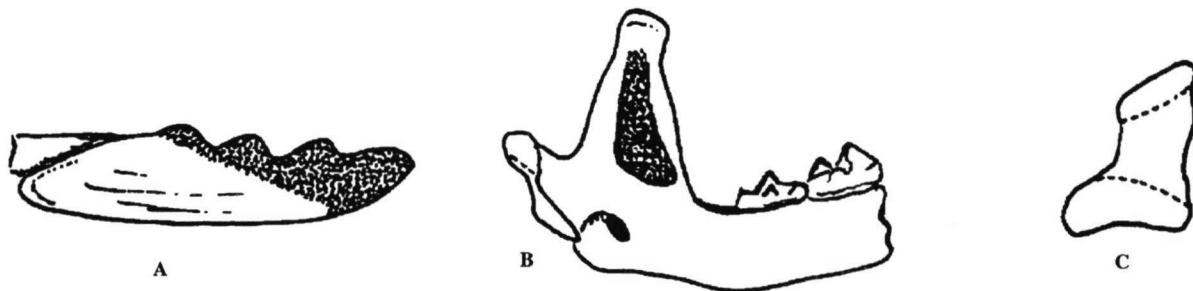


Fig. 3: *S. runtonensis* I inf. (Kä801) 25 x; B: Posterior mandibulum fragment (Kä637) 16 x; C: condyle. (Kä653) 25x.

Fig. 3: *S. runtonensis* I inf. (Kä801) 25 x; B: Posterior fragment of a mandible (Kä627) 16 x; C: condyle. (Kä653) 25 x.

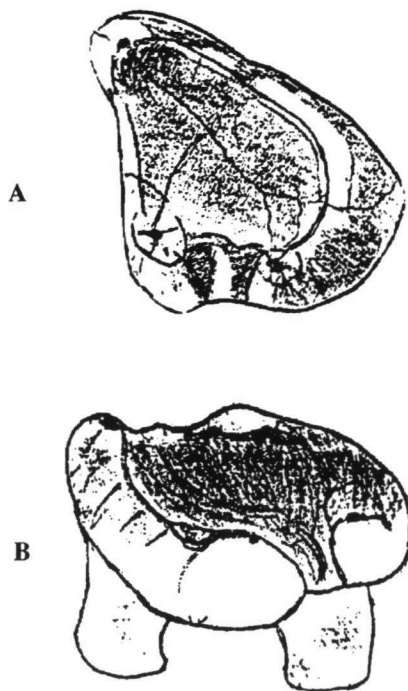


Fig. 4: *Sciurus vulgaris* m3 sin. (Kä1951) 25 x. A: occlusaal beeld; B: linguaal beeld.

Fig. 4: *Sciurus vulgaris* m3 sin. (Kä1951) 25 x. A: occlusal view; B: lingual view.

#### Gliridae

De slaapmuis *Eliomys quercinus* is ook aanwezig in de fauna van Kärlich G. De kiezen van de slaapmuizen hebben kenmerkende vrijwel parallel lopende richels op het kauwvlak (fig. 5). De maten van de kiezen komen goed overeen met die van de kiezen van de huidige *E. quercinus*.

#### Zapodidae

De Kärlich G collectie bevat het achterste gedeelte van een linker onderkaak met m2 en m3 van *Sicista* sp. De kiezen zijn ver afgesleten; het kauwvlak bezit nauwelijks reliëf. Deze zeer kleine maten en de karakteristieke morfologie (onder andere de aanwezigheid van een klein venster in de onderkaak achter de m3, een verschijnsel dat bij andere Europese knaagdieren niet voorkomt) wijzen op het genus *Sicista*.

Recent komen er in Europa twee soorten slingermuizen voor, *Sicista betulina* en *S. subtilis*. De kiezen van *S. betulina* vertonen een complexere morfologie dan die van *S. subtilis* (NIETHAMMER & KRAPP, 1982; HEINRICH, 1983); er zijn mediaal gerichte uitsteeksels ('Zusatzgrate') aan de dwarsrichels ('Querjochen') te zien bij de onderkaakskiezen (VON KOENIGSWALD, 1983). De m2 van het Kärlich-materiaal vertoont dit kenmerk niet. JANOSY (1953) heeft er echter al op gewezen dat dit kenmerk niet diagnostisch is.



Fig. 5: *Eliomys quercinus* m1 sin. (Kä1806) 25 x

Fig. 5: *Eliomys quercinus* m1 sin. (Kä1806) 25 x

Maten *Sicista* sp. (in mm):

|    | lengte | breedte |
|----|--------|---------|
| m2 | 1.14   | 0.83    |
| m3 | 0.82   | 0.70    |

#### Cricetidae

Hamsterkiezen worden onder andere gekenmerkt door de aanwezigheid van twee rijen knobbels. Drie hamstersoorten zijn aangetroffen in de Kärlich G collectie: *Allocricetus bursae*, *Cricetus cricetus* en *Cricetus major*.

De morfologie van de kiezen van *Allocricetus bursae* (fig. 6) komt overeen met die van de recente soort *Cricetulus migratorius* (CHALINE, 1972). De maten van de Kärlich G kiezen zijn echter groter dan die van *Cricetulus migratorius* en komen beter overeen met die van *Allocricetus bursae* van Pleistocene vindplaatsen uit Frankrijk (St.-Estève-Janson), Duitsland (Hohensulzen) en Oost Europa (onder andere Tarkö, Pongor Hole, Kozi Grzbiet) (CHALINE, 1972; JANOSY, 1962, 1965, 1969, 1976; STORCH, 1973; HIR, 1989; PRADEL, 1988).

Kenmerkend voor de soort *Cricetus cricetus* is dat er bij de M1 een trechter tussen de beide tuberculen van de anteroconus aanwezig is, de lengte van de M1 groter is dan 2.5 mm, meta- en hypoconus van de M3 niet duidelijk gescheiden zijn en de m2 en m3 geen duidelijk mesolophid bezitten (NIETHAMMER, 1982). De morfologie van de Kärlich G kiezen lijkt op die van de recente *C. cricetus*; de m2 heeft geen mesolophid en de M3 heeft geen duidelijk gescheiden meta- en hypoconus. De kiezen zijn beduidend groter dan die van *Allocricetus bursae*. De grootte van de kiezen komt redelijk goed overeen met de maten van de kiezen van de recente *C. cricetus* (NIETHAMMER & KRAPP 1982; FAHLBUSCH, 1976).



Fig. 6: *Allocricetus bursae* M1 dex. (Kä2103) 25 x

Fig. 6: *Allocricetus bursae* M1 dex. (Kä2103) 25 x

De grootste hamstersoort die in Kärlich G voorkomt is *Cricetus major*. Van die soort is een kiesfragment aangetroffen. De morfologie toont aan dat het een fragment van een kies van de zeer grote hamster *Cricetus major* is, een soort die o.a. uit de Midden Pleistocene afzettingen Petersbuch I en Miesenheim I bekend is.

#### Arvicolidae

Soorten die behoren tot de Familie Arvicolidae (woelmuizen) hebben typische 'zig-zag'-kiezen: alternerende driehoeken omringd door een emailrand (fig. 7). In de fauna van Kärlich G zijn negen verschillende soorten woelmuizen aangetroffen, zes daarvan behoren tot het genus *Microtus*.

De kiezen van *Pliomys episcopalus* zijn geworteld en hebben een dikke emailrand. De concave zijden van de

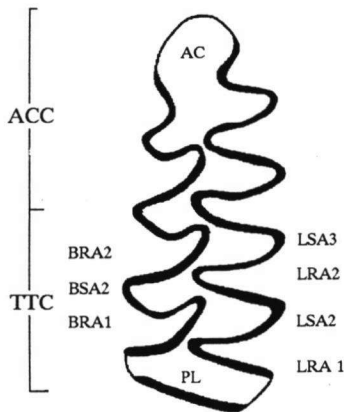


Fig. 7: Kauwoppervlak van een *Microtus* m1 sin. met (A) de terminologie (AC = anterior cap; ACC = anteroconid complex; BRA = buccal re-entrant angle; LRA = lingual re-entrant angle; LSA = lingual salient angle; PL = posterior lobe; TTC = trigonid-talonid complex).

Fig. 7: Occlusal surface of a *Microtus* m1 sin. showing a. the terminology used (AC = anterior cap; ACC = anteroconid complex; BRA = buccal re-entrant angle; LRA = lingual re-entrant angle; LSA = lingual salient angle; PL = posterior lobe; TTC = trigonid-talonid complex).

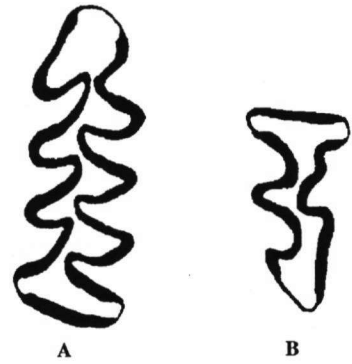


Fig. 8: *Pliomys episcopalus* A: m1 sin. (Kä3331) 25 x ; B: M3 sin. (Kä3603) 25 x.

Fig. 8: *Pliomys episcopalus* A: m1 sin. (Kä3331) 25 x ; B: M3 sin. (Kä3603) 25 x.

driehoeken zijn dikker dan de convexe zijden. Er bevindt zich geen of zeer weinig cement in de synclinalen. De m1 kies bezit vijf driehoeken. De voorlob vertoont enige variatie. Kenmerkend voor *Pliomys* is de morfologie van de m1 en de M3 (fig. 8). De M3 heeft een sterk gereduceerde middelste linguale anticlinale.

De kiezen van *Clethrionomys glareolus* (rosse woelmuis) bezitten evenals *Pliomys episcopalus* dikke emailranden en wortels. De driehoeken zijn afgerond. In de synclinalen bevindt zich cement. De m1 kiezen bezitten vijf driehoeken en er zijn verschillende morfotypen te onderscheiden: morfotypen waarbij de verbinding tussen de T4 en de T5 confluent is en de verbinding tussen de T5 en de voorkap breed of smal is (fig. 9A), een type met een morfologie waarbij de T5 afgesnoerd is van de T4 en de T5 met de voorkap confluent is en een type met zowel een smalle verbinding tussen T4 en T5 als een smalle verbinding tussen de T5 en de voorkap. De M3 vertoont ook enige variatie. Globaal zijn er twee typen te onderscheiden; namelijk de 'Simplex'-vorm (3 buccale en 3 linguale anticlinalen; fig. 9B) en de 'Normal'-vorm (3 buccale en 4 linguale anticlinalen; fig. 9C) (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

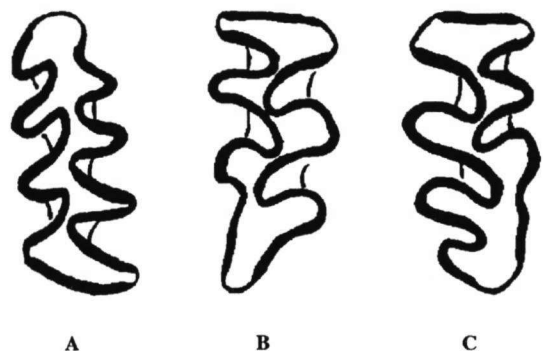


Fig. 9: *Clethrionomys glareolus* A: m1 sin. (Kä4842) 25 x; B: M3 dex. (Kä5114) 40 x; C: M3 sin. (Kä5109) 40 x

Fig. 9: *Clethrionomys glareolus* A: m1 sin. (Kä4842) 25 x; B: M3 dex. (Kä5114) 40 x; C: M3 sin. (Kä5109) 40 x



Fossiele kiezen van *Clethrionomys glareolus* met overeenkomstige afmetingen en morfologie zijn onder andere gevonden in Maastricht-Belvédère 3 en 4 (VAN KOLFSCHOTEN, 1985), Wageningen-Fransche Kamp II (VAN KOLFSCHOTEN, 1988), Petersbuch (VON KOENINGSWALD, 1970), Husarenhof 4 (VON KOENINGSWALD, 1973), Hohensülzen (STORCH, 1973) en Hunas (HELLER, 1983).

Alle kiezen van het genus *Microtus* bezitten een aantal gemeenschappelijke kenmerken die karakteristiek zijn voor het genus:

- geen wortels
- cement in de synclinalen
- duidelijke differentiatie in de dikte van het email; de concave zijde van de driehoeken is het dikst.
- 4 tot 5 driehoeken tussen de voorkap en het posterieure deel van de m1

De M3 en m1 vertonen een duidelijke morfologische variatie in het kauwvlak-patroon. Bij de m1 kunnen morfologische groepen onderscheiden worden die aan een bepaalde soort toegeschreven kunnen worden. De overige kiezen, met uitzondering van de M2 van *Microtus agrestis*, vertonen geen soortspecifieke kenmerken.

Een aantal m1's wordt gekenmerkt door een confluenta T4 en T5: een open verbinding tussen de vierde en vijfde driehoek. In de literatuur worden *Microtus*-kiezen met een confluenta T4 en T5 ('*Pitymys*-Rhombus') veelal als het (sub-)genus *Pitymys* beschouwd. Volgens VAN DER MEULEN (1978) zijn de oudere *Pitymys*-vormen uit Amerika echter niet nauw verwant met de Europese Vroeg Pleistocene soorten met een *Pitymys*-Rhombus en uit biochemische en paleontologische gegevens blijkt dat ook de recente *Pitymys* uit Amerika niet direct verwant is met de Europese *Pitymys*. Volgens CHALINE *et al.* (1988) dienen daarom de Noord-Amerikaanse soorten in het (sub)genus *Pitymys* ondergebracht te worden en de Europese soorten in het (sub)genus *Terricola*.

De kiezen van *Microtus (Terricola) arvalidens* (= *Pitymys arvaloides*) zijn wortelloos en hebben cement in de

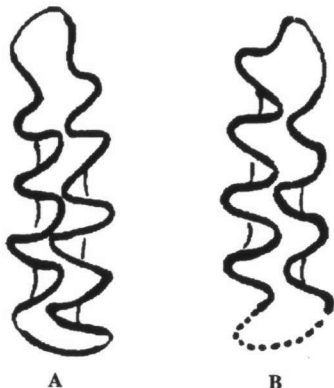


Fig. 10: A: *Microtus (Terricola) arvalidens* m1 sin. (Kä7503) 25 x; B: *Microtus (Terricola) gregaloides* m1 dex. (Kä7549) 25 x.

Fig. 10: A: *Microtus (Terricola) arvalidens* m1 sin. (Kä7503) 25 x; B: *Microtus (Terricola) gregaloides* m1 dex. (Kä7549) 25 x.

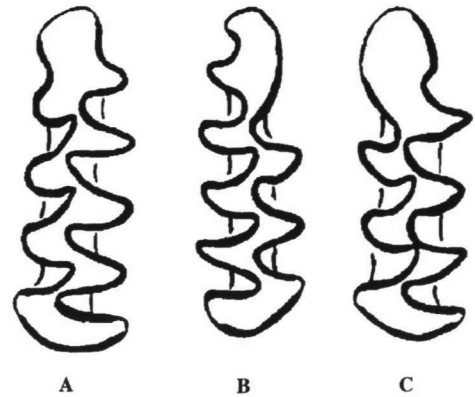


Fig. 11: *Microtus arvalis* of *Microtus agrestis* m1 sin. (Kä7517) 25 x; B. *Microtus gregalis* m1 dex. (Kä7600) 25 x; C. *Microtus oeconomus* m1 sin. (Kä7730) 25 x.

Fig. 11: *Microtus arvalis* of *Microtus agrestis* m1 sin. (Kä7517) 25 x; B. *Microtus gregalis* m1 dex. (Kä7600) 25 x; C. *Microtus oeconomus* m1 sin. (Kä7730) 25 x.

synclinalen. De m1 bezit vijf prisma's, een confluenta T4 en de T5 en een goed ontwikkelde T6 en T7 (fig. 10A). De voorkap varieert weinig in morfologie.

De kiezen van *Microtus (Terricola) gregaloides* (= *Pitymys schmidtgeni*) onderscheiden zich van *M.(T.) arvalidens* door het ontbreken van een goed ontwikkelde T6 (fig. 10B). De voorkap vertoont enige variatie: de T6 kan afwezig zijn of zeer zwak ontwikkeld zijn, waarbij de positie kan variëren.

*Microtus arvalis* en *Microtus agrestis* (de veldmuis en de aardmuis) zijn op grond van de morfologie en de grootte van de onderkaakskiezen moeilijk te onderscheiden. De m1 heeft vijf gesloten driehoeken en goed ontwikkelde labiale en linguale plooien met daarin cement (fig. 11A). De voorkap toont een grote morfologische variatie. De ontwikkeling van de BRA 4 kan variëren, evenals de diepte van de LRA 5. Ook de ontwikkeling van de BSA 5 en de LSA 6 is variabel. De twee soorten kunnen wel worden onderscheiden op basis van de morfologie van de M1 en de M2. *M. agrestis* heeft een extra postero-linguaal lobje aan de M1 en aan de M2 (NIETHAMMER & KRAPP, 1982).



Fig. 12: *Arvicola terrestris cantiana* m1 sin. (Kä7691) 25 x

Fig. 12: *Arvicola terrestris cantiana* m1 sin. (Kä7691) 25 x

De m1 van *Microtus gregalis* (de smalschedelige woelmuis) heeft vijf gesloten driehoeken en geen T6 (fig. 11B). De m1 van *Microtus oeconomus* (de noordse woelmuis) (fig. 11C) heeft vier gesloten driehoeken en de open verbinding tussen T5 en de voorkap. Er is enige variatie aanwezig in de kiezen uit de Kärlich G collectie, met name in de ontwikkeling van de BSA 4, de BRA 4, de LRA 5 en de LSA 5.

De kiezen van *Arvicola terrestris cantiana* (de woelrat of noordelijke waterrat) zijn groter dan de *Microtus* kiezen. De kiezen zijn wortelloos en in de syncinalen bevindt zich cement. De m1 bestaat uit een voorkap, drie gesloten driehoeken en een posterieur gedeelte. De Kärlich G m1 (fig. 12) is van een jong individu met vrij langwerpige en spitse driehoeken. De m1 heeft een goed ontwikkelde *Mimomys*-kant en vertoont ook zwak de aanwezigheid van een *Mimomys*-eiland. Alle *Arvicola*-kiezen vertonen een duidelijke differentiatie van het email. Het email is bij de onderkaakskiezen aan de convexe zijde (achterkant) van de driehoeken iets dikker dan aan de concave zijde (voorkant). Voor de bovenkaakskiezen geldt het omgekeerde.

Gedurende het Midden en Laat Pleistoceen vertoont *Arvicola* een evolutionaire trend, waarbij er een verandering in email differentiatie optreedt. De veronderstelde voorouder van *Arvicola*, *Mimomys savini* heeft, in tegenstelling tot *Arvicola*, wortels. In de loop van de tijd heeft er een ontwikkeling plaatsgevonden waarbij de hoogte van de kroon sterk toenam. De hoogte toename van de kroon gaat in een latere fase gepaard met een uitstel van de vorming van wortels. Het uitstel leidt uiteindelijk tot het ontbreken van wortelvorming tijdens de normale levensduur van de woelrat, zoals bij de recente *Arvicola terrestris*.

*Arvicola terrestris cantiana* is ongeworteld en toont een *Mimomys*-differentiatie in het email: het email aan de convexe zijde van de driehoeken is dikker dan dat aan de concave zijde. De differentiatie van het email blijkt echter onderhevig aan evolutionaire veranderingen. Assemblages uit het Midden Pleistoceen vertonen een duidelijke trend waarbij de relatieve dikte van het email verandert. De jongere vorm *Arvicola terrestris* subspecies A vertoont driehoeken waarbij de emaildiktes aan beide zijden gelijk zijn. *A. terrestris* subspecies B, die daarop volgt, heeft een zogenaamde *Microtus* emaildifferentiatie, waarbij de convexe emailzijden gereduceerd zijn. Ook de levende *Arvicola terrestris terrestris* en vele andere recente subsoorten vertonen een *Microtus* emaildifferentiatie (VAN KOLFSCHOTEN, 1988). Volgens RÖTTGER (1986, 1987) is er een geografische gradiënt in de emaildifferentiatie binnen de soort.

De verschillen in diktes van het email worden uitgedrukt in SDQ-waarden (HEINRICH, 1982). De oudere populaties worden gekenmerkt door hoge SDQ waarden en de jongere populaties door lage SDQ waarden.

De trend zoals die boven is geschetst, is geen simpele rechtlijnige trend met afnemende SDQ waarden, maar een trend met fluctuaties. Het gebruik van SDQ waarden is daarom niet zonder enig risico: de SDQ waarden fluctueren in de tijd en geografisch binnen de soort.

## Muridae

De Muridae ofwel de ware muizen worden in hun kiesmorfologie gekenmerkt door bovenkaakskiezen met drie rijen knobbels. Het materiaal van Kärlich G is metrisch op te splitsen in twee groepen die twee soorten vertegenwoordigen: *Apodemus sylvaticus* en *Apodemus maastrichtiensis*. Een karakteristiek kenmerk voor *Apodemus sylvaticus* is de goed ontwikkelde t9 en t3 bij de M2. En voor de kleinere soort *Apodemus maastrichtiensis* is een zwakke ontwikkeling van de t9 en t3 bij de M2 kiezen kenmerkend (VAN KOLFSCHOTEN, 1985). De M1 van laatst genoemde soort bezit een minder goed ontwikkelde t7 en t9 (fig. 13A en 13B). De m1 (fig. 13C) en de m2 van *Apodemus maastrichtiensis* tonen een geringe ontwikkeling van de accessoirische labiale knobbels.

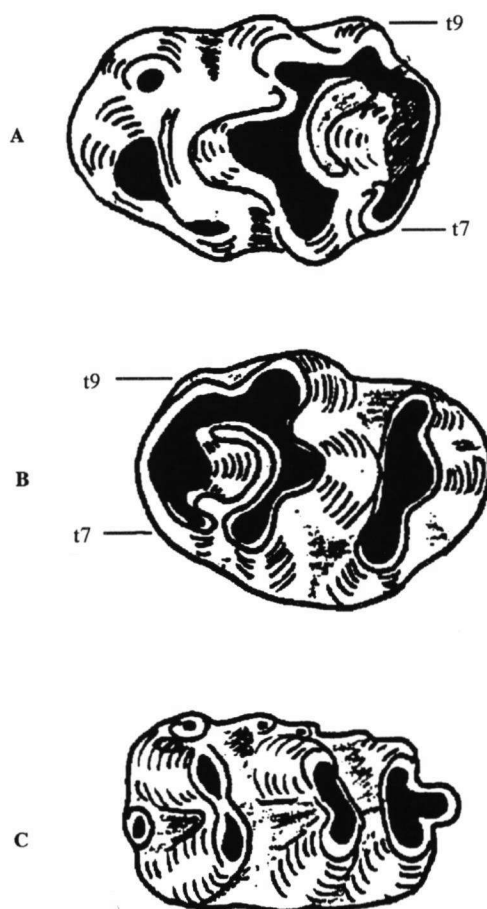


Fig. 13: A. *Apodemus sylvaticus* M1 sin. (Kä9001) 40 x  
B. *Apodemus maastrichtiensis* M1 dex. (Kä9005) 40 x  
C. *Apodemus maastrichtiensis* m1 sin. (Kä9457) 40 x

Fig. 13: A. *Apodemus sylvaticus* M1 sin. (Kä9001) 40 x  
B. *Apodemus maastrichtiensis* M1 dex. (Kä9005) 40 x  
C. *Apodemus maastrichtiensis* m1 sin. (Kä9457) 40 x

## PALEO-ECOLOGISCHE OMSTANDIGHEDEN EN KLIMAAT

Het recente verspreidingsgebied van dieren wordt in belangrijke mate bepaald door het klimaat en de vegetatie. Veel dieren zijn aangepast aan het leven onder zeer specifieke omstandigheden, maar er zijn ook soorten die veel toleranter zijn. De ecologische tolerantie verschilt dus sterk per soort. Als we aannemen dat de ecologische voorkeur en tolerantie van de recente soorten overeenkomstig is met die van soortgenoten uit het Pleistoceen, dan leveren fossiele fauna's indirect informatie over het paleomilieu.

De Kärlich G fauna is zeer soortenrijk. Er zijn maar liefst 23 soorten aanwezig: 5 Insectivora, 1 Lagomorpha en 17 Rodentia. Opmerkelijk is het ontbreken van egels (Erinaceidae) en vleermuizen (Chiroptera). Het niet voorkomen kan te maken hebben met het selectieproces: de verschillende soorten uilen en dagroofvogels hebben een verschillend dieet. Bovendien komen vleermuizen in het algemeen in braakballen zeer weinig voor (VAN KOLFSCHOTEN, in press). We kunnen dus aannemen dat de Kärlich G fauna divers is maar geen volledige weerspiegeling is van de toenmalige fauna.

In de kleine zoogdier fauna van Kärlich G komen soorten voor die vochtige biotopen prefereren zoals: *Sorex (Drepanosorex) savini*, *Arvicola terrestris cantiana* en *Microtus oeconomus*. Andere soorten, zoals de eekhoorn (*Sciurus vulgaris*), de eikelmuis (*Eliomys quercinus*), de rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) en de bosmuis (*Apodemus* sp.) leven bij voorkeur in een bebost gebied of aan een bosrand. De aanwezigheid van deze soorten wijst erop dat het biotoop tenminste voor een deel bebost geweest moet zijn.

De veldmuis (*Microtus arvalis*) en de aardmuis (*Microtus agrestis*) mijden het gesloten bos en prefereren een meer open biotoop. Aanwijzingen voor een droog, steppe-achtig biotoop zijn afkomstig van de hamstersoorten *Cricetus cricetus* en *Allocricetus bursae* en de woelmuis *Microtus gregalis*.

De soortensamenstelling wijst, samenvattend, op de aanwezigheid van open water, een bebost biotoop langs de oeverlanden van de rivier en open, steppe-achtig gebieden buiten het rivierdal. Het voorkomen van bosbewoners zoals de rosse woelmuis, de bosmuis en de afwezigheid van soorten die op een koud klimaat wijzen, duidt erop dat het klimaat tijdens de depositie van laag G gematigd tot warm was.

## STRATIGRAFISCHE POSITIE VAN KÄRLICH G

De fauna van Kärlich G omvat naast de nog recent voorkomende soorten ook vormen die karakteristiek zijn voor faunas uit het Midden Pleistoceen: *Talpa minor*, *Arvicola terrestris cantiana* en *Microtus (Terricola) arvalis*. Aan de andere kant ontbreken typische Vroeg Pleistocene elementen zoals *Mimomys* en *Micro-*

*tus (Allophaiomys)*. Opvallend is het voorkomen van de Vroeg en Midden Pleistocene *Pliomys*. Het voorkomen van *Arvicola terrestris* en *Microtus* en de afwezigheid van *Mimomys* wijst erop dat de fauna te plaatsen is in de *Arvicola-Microtus* Superzone van het Toringian. Van stratigrafisch belang is het gezamenlijk voorkomen van *Sorex (Drepanosorex) savini* en *Arvicola terrestris cantiana*. Deze soorten geven aan dat de fauna te plaatsen is in de *Arvicola terrestris cantiana* - *Sorex (Drepanosorex)* sp. Concurrent-range-Subzone, een tijdspanne die gecorreleerd wordt met het laatste deel van het Cromer complex (Interglaciaal III en IV) (VAN KOLFSCHOTEN, 1988). In dezelfde subzone worden de fauna's van Maurer, Mosbach II, Boxgrove, Erpfingen 1+3, Sudmerberg-2 en Miesenheim I geplaatst (VAN KOLFSCHOTEN, 1988).

## VERGELIJKING MET DE FAUNA VAN MIESENHEIM I

De vindplaats Miesenheim I ligt in het Nettedal, 3 kilometer voor de monding van de Nette in de Rijn en ongeveer 4 kilometer ten westen van Kärlich (fig. 1). Resten van slakken, knaagdieren en insecteneters evenals pollen van planten in de vondstlaag duiden op een vochtig biotoop met zowel bos als graslanden (Van Kolfschoten, in press).

De fauna van Miesenheim I bevat vergeleken met Kärlich G relatief meer bosmuizen en minder aard- en veldmuizen. Fig. 14 geeft de faunasamenstelling van Miesenheim I. Fig. 14 laat zien dat de fauna van Kärlich G een meer open biotoop vertegenwoordigt en de fauna van Miesenheim I een meer beboste omgeving. Er dient rekening gehouden te worden met het feit dat de verschillen het gevolg kunnen zijn van selectie. Ook kan de afwezigheid van de semi-aquatische soorten *Neomys* (waterspitsmuis), *Desmana* (watermol) en *Trogontherium* (een bever) en de geringe aanwezigheid van de waterliefhebbende *Arvicola terrestris cantiana* en *S. (D.)*

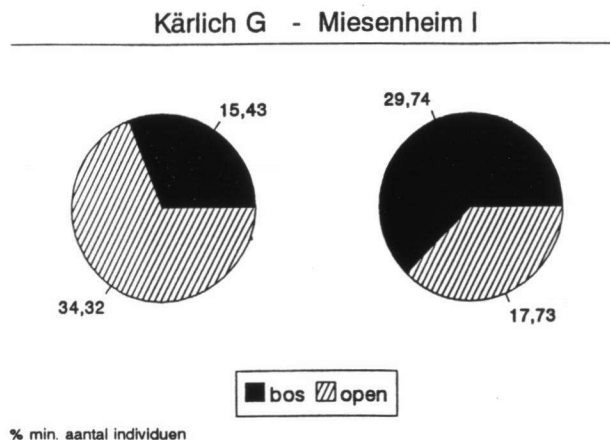


Fig. 14: Grafische weergave van de verdeling tussen bos- en open biotoop bewoners van Kärlich G en Miesenheim I.

Fig. 14: Relative distribution of forest dwellers and species preferring an open habitat for Kärlich G and Miesenheim I.



*savini* in de fauna Kärlich G erop wijzen dat deze fauna in vergelijking met die van Miesenheim I onder drogere omstandigheden leefde.

Miesenheim I is biostratigrafisch en lithostratigrafisch (op basis van zware mineralen) gecorreleerd met het Interglaciaal IV van het Cromer-complex (VAN KOLFSCHOTEN, in press). Uit correlaties met behulp van zware mineralen blijkt dat de fauna van Kärlich G ouder is dan die van Miesenheim I.

De grote overeenkomst tussen de fauna's suggereert dat beide fauna's echter niet veel in ouderdom verschillen. Mogelijk stammen beide fauna's uit Interglaciaal IV van het Cromer complex. Het kan ook mogelijk zijn dat Kärlich G met Interglaciaal III van het Cromer complex gecorreleerd moet worden. Hiervoor zijn echter duidelijke aanwijzingen nodig, die tot nu toe ontbreken. Er zijn ook nog geen fauna's bekend die met zekerheid uit Interglaciaal III van het Cromer complex stammen.

#### Literatuur:

- BOSINSKI, G., 1992. Eiszeitjäger im Neuwieder Becken: Archäologie des Eiszeitalters am Mittelrhein, Bd. 1, 3. erweiterte und veränderte Auflage.
- CHALINE, J., 1972. Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie). Cahiers de Paléontologie, Ed. C.N.R.S., 410; Paris.
- CHALINE, J., P. BRUNET-LECOMTE & J.-D. GRAF, 1988. Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les Campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles. - C. R. Acad. Sci. Paris, 306, III, 475-478.
- FAHLBUSCH, V., 1976. *Criceus major* Woldrich (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch I. - Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 16, 71-81, München.
- HELLER, F., (1958). Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäb. Alb). - N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., 107, 1-102, 75 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.
- HELLER, F., (1983). Die Höhlenruine Hunas bei Hartmannshof (Landkreis Nürnberger Land). - Quartär-Bibliothek, 4, 407 pp. 61 Abb., 12 Taf.; Bonn.
- HEIM DE BALSAC, H., 1940. Un Soricidé nouveau du Pléistocène: considérations paléo-biogéographiques. - C.R. Acad. Sci. (Paris) 211, 808-810, 1 fig.
- HEINRICH, W.-D., 1981. Fossile Kleinsäugerreste aus dem unteren Travertin von Weimar-Ehringsdorf (Thüringen, DDR) (Vorläufige Mitteilung). - Quartärpaläontol., 4, 131-143.
- HEINRICH, W.-D., 1982. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. - Z. geol. Wiss. Berlin, 10, 6, 683-735.
- HEINRICH, W.-D., 1983. Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Teil 1. Taxonomische und biometrische kennzeichnung des Fundgutes. - Wiss. Z. Humboldt-univ. Berlin Math.-naturwiss. R., 32, 6, 681-698.
- HEINRICH, W.-D. & JÁNOSSY, D., 1978. Insektivoren und Rodentier aus dem Travertin von Burgtonna in Thüringen. - Quartärpaläontol., 3, 167-170.
- HINTON, M.A.C., 1911. The British fossil shrews. - Geol. Mag. 8, 529-539.
- HÍR, JÁNOS, 1989. A Tar-Köfülke *Allocricetus anyagának* ujravizsgálata. - Fol. Hist.-nat. Mus. Matr., 14, 43-72, 33 fig., 18 tab.
- JÁNOSSY, D., 1953. Neueres Vorkommen seltener Säugetiere (*Sicista*, *Apodemus*, *Asinus*) aus dem ungarländischen Spätpleistozän. - Földt. Közl., 83, 430-436; Budapest.
- JÁNOSSY, D., 1962. Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (NO-Ungarn, Bükkgebirge). - Ann. Hist. Nat. Hungarici., 54, 155-176, 2 Abb., 2 Taf., Budapest.
- JÁNOSSY, D., 1965. Nachweis einer jungmittelpleistozänen Kleinvertebratenfauna aus der Felsnische Uppony I (Nordungarn). - Karszt-es Barlangkutató, BD. IV, J.G. 1962, 55-68.
- JÁNOSSY, D., 1969. Stratigrafische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. - Ber. Deutsch. Ges. geol. Wiss. A. Geol. Paläont., 14, Teil 1, 367-438, 8 Abb., Teil 2, 573-643, 20 Abb.; Berlin.
- JÁNOSSY, D., 1976. Die Revision jungmittelpleistozäner Vertebratenfaunen in Ungarn. - Fragm. Min. Pal. 7, 29-54.
- JAMMOT, D., 1974. Les Insectivores (Mammalia) du gisement Pleistocene Moyen des Abimes de La Fage a Noailles (Corrèze). - Nouv. Arch. Mus. nat. Lyon, fasc. 11, p. 41-51, fig. 16-21, pl. 1-4
- KOENIGSWALD, W. VON, 1970. Mittelpleistozäne kleinsäuger aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10, 407-432.
- KOENIGSWALD, W. VON, 1972. Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 141, 194-221
- KOENIGSWALD, W. VON, 1973. Husarenhof 4, eine alt- bis mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus Württemberg mit *Petaurium*. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 143, 23-38, 10 Abb.; Stuttgart.
- KOENIGSWALD, W. VON, 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicoliden (Rodentia). Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 539, 1-94.

- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1985. The Middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère, Southern Limburg, the Netherlands). - Med. Rijks Geol. Dienst, 39-1, 45-74.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1988. The evolution of the Mammal Fauna in the Netherlands and the Middle Rhine region (Western Germany) during the Late Middle Pleistocene.- Diss. Rijksuniversiteit Utrecht, Holland, 157p.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, in press. Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna von Miesenheim I.
- KRETZOI, M., 1965. *Drepanosorex* - neu definiert. - Vertebrata Hungarica. Mus. hist. nat. Hung., 8, 117-129, 3 Abb.; Budapest.
- MEULEN, A.J. VAN DER, 1978. *Microtus* and *Pitymys* (Arvicolidae) from Cumberland Cave, Maryland, with a comparison of some new and old world species. - Ann. Carnegie Mus., 47, 101-145, 16 Figs.
- NADACHOWSKI, A., 1982. Late Quarternary Rodents of Poland with special references to morphotype dentition analysis of voles. - PWN, Warszawa - Krakow, 108 pp.
- NIETHAMMER, J. & KRAPP, F., 1982. Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/I. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- PRADEL, A., 1988. Fossil hamsters (Cricetinae, Rodentia) from the Pliocene and Quarternary of Poland. Acta Zool. Cracov., 31, 6, 235-296, 12 text-fig., Plates VIII-XI; Krakow.
- RABEDER, G., 1972. Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Nieder-Österreich). - Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 76, 375-474, 14 Taf., 8 Abb.; Wien.
- RODERS, J. T., 1988. Een vergelijking van twee recente populaties van *Talpa europaea* uit Nederland en de beschrijving van een *Talpa*-soort (*Talpa minor*) uit Tegelen. - Universiteit Utrecht, Geologie/Paleontologie, niet gepubliceerd.
- RÖTTGER, U., 1986. Schmelzbandbreiten an Molaren der Gattung 'Arvicola' Lacépède, 1799.- Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Hohen Medizinischen Fakultät der Rheinischen-Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, pp 5-121, Bonn.
- RÖTTGER, U., 1987. Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799). - Bonn. zool. Beitr., 38, 2, 95- 105.
- STORCH, G., 1973. Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. - G. Riek: Das Paläolithikum der Brillenhöhle von Blaubeuren, II, 106-123.
- STUART, A. J., 1982. Pleistocene Vertebrates in the British Isles. - Longman, 221; London/New York.

Adres van de auteur:

Julliette Richter  
 Instituut voor Prehistorie  
 Rijksuniversiteit Leiden  
 Reuvensplaats 4  
 2300 RA Leiden