

De Midden Paleolitische kleine zoogdierfauna uit de Sesselfels-grot (Zuid-Duitsland), met nadruk op de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae)

Hélène Thomassen

SAMENVATTING

In de Sesselfelsgrot (Zuid-Duitsland) is, in verschillende niveaus, een grote hoeveelheid (4000) resten van kleine zoogdieren gevonden. De samenstelling van deze fauna wijst op een continentaal klimaat met steppeachtige condities gedurende de sedimentatie van de verschillende niveaus. Gebaseerd op het voorkomen van *Spermophilus citelloides* en een moderne *Arvicola terrestris* wordt verondersteld dat de lagen uit het Vroeg tot Midden Weichselien stammen.

Met name de middelgrote groep van de spitsmuizen van de Sesselfels grot is gedetailleerd onderzocht. Morfologisch en morfometrisch onderzoek toont aan dat twee vormen aanwezig zijn die als *Sorex cf. araneus* en *Sorex cf. coronatus* gede-termineerd zijn. Het voorkomen van *Sorex cf. coronatus* suggereert dat deze soort eerder is afgesplitst dan tot nu toe werd aangenomen.

SUMMARY

In the Sesselfels cave (S. Germany) a large amount (4000) of remains of small mammals has been found in different layers. The faunal composition indicates a continental climate with steppe-like conditions. Based on the presence of *Spermophilus citelloides* and a modern *Arvicola terrestris*, it is assumed that these layers in the Sesselfels cave probably date to the Early to Middle Weichselien.

The remains of the middle-sized *Sorex* group are studied in more detail. This group represents two forms, which have been as *Sorex cf. araneus* and *Sorex cf. coronatus* respectively. The presence of *Sorex cf. coronatus* in the Sesselfels cave indicates that this species originated much earlier than was assumed sofar.

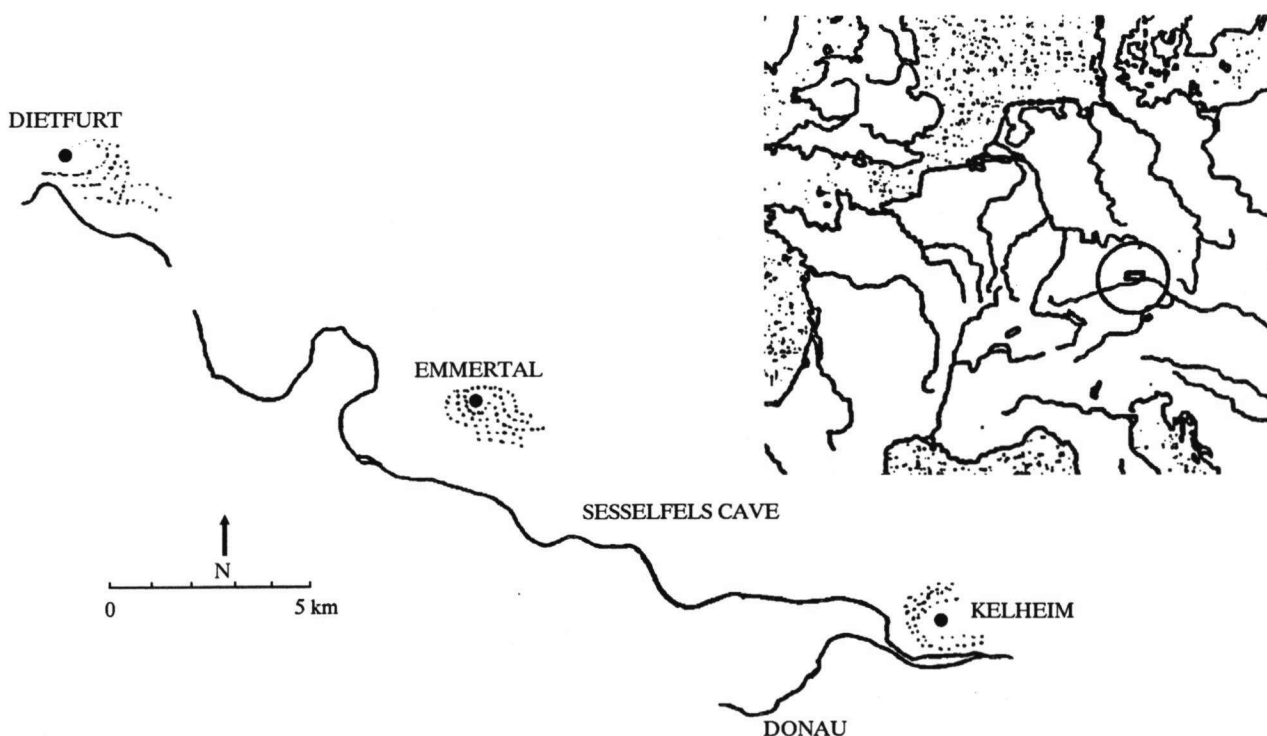


Fig. 1: De locatie van de Sesselfelsgrot in Zuid-Duitsland.

Fig. 1: The location of the Sesselfels cave in Southern Germany.

Inleiding

In de jaren zestig is door een team van de Universiteit van Erlangen, onder leiding van Prof. Dr G. Freund, gestart met opgravingen in de Sesselfelsgrot in Zuid-Duitsland. In verschillende niveaus zijn er naast archeologische vondsten ook resten van zowel grote en kleine zoogdieren verzameld (FREUND, 1968; 1973/1974).

De Sesselfels grot ligt in het dal van de Altmühl, een kleine zijrivier van de Donau, in de deelstaat Beieren, Zuid-Duitsland (fig. 1). In het gebied komen talrijke vindplaatsen met goed gedateerde fauna's voor. Op basis daarvan kan de faunaontwikkeling van de tweede helft van het Weichselien tot in het Holoceen, goed gereconstrueerd worden. Voor de overgang van het Eemien naar het Weichselien en voor het Vroeg Weichselien is die ontwikkeling niet zo duidelijk. De fauna openvolging uit de Sesselfels grot stamt uit deze relatief onbekende periode en is daarom van biostratigrafisch belang.

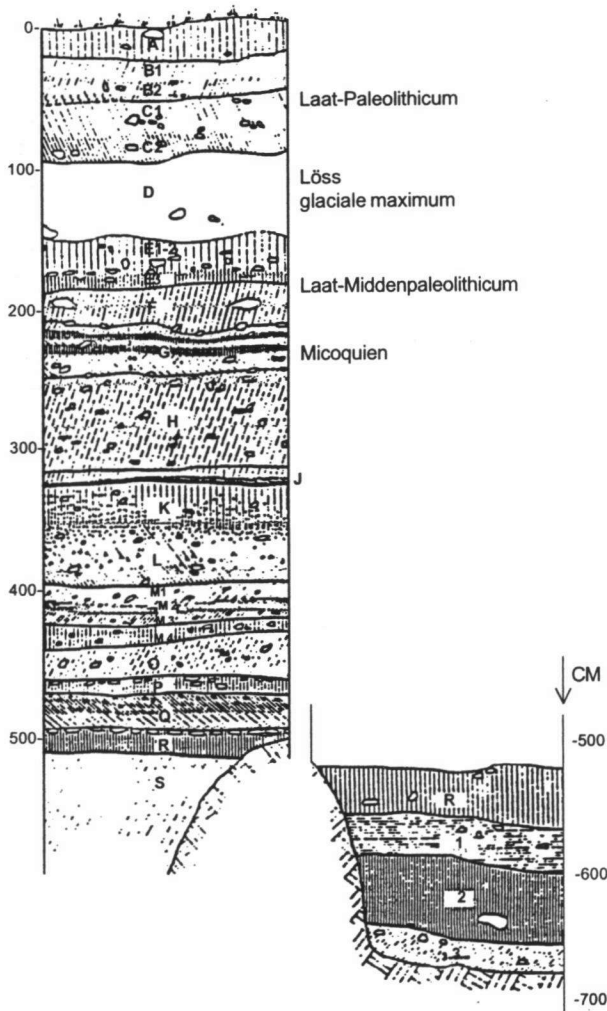


Fig. 2: Een schematisch profiel van de opgegraven lagen in de Sesselfels-grot.

Fig. 2: A schematic profile of the excavated layers in the Sesselfels cave.

Species	Layer H	Layer J	Layer K	Layer L
<i>Talpa europea</i>	+	+		
<i>Sorex cf. araneus</i>	++	++	+	
<i>Sorex cf. coronatus</i>		+	++	++
<i>Sorex minutus</i>	+	+	+	
<i>Neomys fodiens</i>	+	+	+	
<i>Ochotona pusilla</i>	+		+	+
<i>Spermophilus citelloides</i>	+	++	+	
<i>Cricetulus migratorius</i>		++		
<i>Dicrotonyx sp.</i>		++		
<i>Lagurus lagurus</i>	+	+	++	+
<i>Clethrionomys glareolus</i>	++	++	++	
<i>Arvicola terrestris</i>	+	+		
<i>Micromys gregalis</i>	+	+	+	+
<i>Micromys agrestis/M. arvalis</i>	+++	+++	+++	+++
<i>Micromys oeconomus</i>	+	+	+	
<i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+		
<i>Sicista sp.</i>	+	+		

Fig. 3: De samenstelling van de kleine zoogdierfauna uit de lagen H, J, K en L, opgegraven in de Sesselfels-grot (+ zeldzaam; ++ goed vertegenwoordigd; +++ dominant).

Fig. 3: The composition of the small fauna from the layers H, J, K and L, excavated in the Sesselfels cave. (+ rare; ++ well represented; +++ dominant).

In het kader van een promotieonderzoek worden de overblijfselen van de kleine zoogdieren bestudeerd met het doel iets te kunnen zeggen over de ouderdom van de verschillende lagen en het klimaat ten tijde van de afzetting. Een belangrijk deel van het onderzoek richt zich op de taxonomie van bepaalde soorten. Een groep waar nog weinig over bekend is zijn de spitsmuizen, met name de middelgrote. In de literatuur worden ze over het algemeen beschreven als de *Sorex araneus* groep.

Kleine zoogdieren

De ongeveer 4000 determineerbare resten van de kleine zoogdieren uit de Sesselfelsgrot zijn voornamelijk afkomstig uit de lagen H, J, K, en L (fig. 2, 3). De grote hoeveelheden knaagdier- en insecteneterfossielen in die lagen zijn waarschijnlijk afkomstig uit braakballen van uilen. Deze vogels hadden ten tijde van de afzetting van de verschillende lagen, voor een kortere of langere tijd een roestplaats in de grot. De lagen J, K en L zijn artefactvrij, in laag H zijn slechts enkele artefacten gevonden.

De conservering van het materiaal is zeer goed. De collectie bestaat voor een belangrijk deel uit onderkaken, vaak met enkele elementen; losse tanden en kiezen zijn relatief ondervertegenwoordigd. Het bijna geheel ontbreken van bovenkaken en losse gebitselementen is waarschijnlijk een gevolg van het fragiele materiaal waardoor bovenkaken snel uit elkaar vallen. Zeventien verschillende kleine zoogdiersoorten in de Sesselfelsgrot zijn geïdentificeerd (tab. 1).

Insectivora

<i>Talpa europaea</i>	Mol
<i>Sorex cf. araneus</i>	Bosspitsmuis
<i>Sorex cf. coronatus</i>	Tweekleurige bosspitsmuis
<i>Sorex minutus</i>	Dwergspitsmuis
<i>Neomys fodiens</i>	Waterspitsmuis

Lagomorpha

<i>Ochotona pusilla</i>	Fluithaas
-------------------------	-----------

Rodentia

<i>Spermophilus citelloides</i>	Kleine siesel
<i>Cricetus migratorius</i>	Trekhamster
<i>Dicrostonyx</i> sp.	Halsbandlemming
<i>Lagurus lagurus</i>	Steppelemming
<i>Clethrionomys glareolus</i>	Rosse woelmuis
<i>Arvicola terrestris</i>	Woelrat
<i>Microtus gregalis</i>	Smalschedelige woelmuis
<i>Microtus arvalis</i> /M. <i>agrestis</i>	Veld- en aardmuis
<i>Microtus oeconomus</i>	Noordse woelmuis
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Bosmuis
<i>Sicista</i> sp.	Berkenmuis

Tab. 1. Fauna samenstelling van de kleine zoogdieren in Sesselfels-grot.

Tab. 1. The smaller mammal fauna from Sesselfels Cave.

Faunasamenstelling, milieu en ouderdom

De lagen van de Sesselfelsgrot verschillen wat betreft hun faunasamenstelling. *Dicrostonyx* komt alleen in laag K voor, evenals *Cricetus migratorius* (fig 3.). *Talpa europaea*, *Sorex minutus*, *Apodemus sylvaticus*, *Arvicola terrestris* en *Sicista* sp. zijn alleen in de jongere lagen H en J gevonden. Door alle lagen heen is de *Microtus agrestis*/M. *arvalis* groep dominant. Echte bosclementen, zoals de Gliridae (slaapmuizen), ontbreken. De aanwezigheid van de woelrat en waterspitsmuis is een aanwijzing voor open water. Andere soorten zoals *Spermophilus citelloides*, *Ochotona pusilla* en *Lagurus lagurus* duiden op een open landschap met steppeachtige condities.

Het voorkomen van bepaalde soorten kan iets zeggen over de ouderdom van de lagen. De ontwikkeling van het email van de woelrat uit de Sesselfelsgrot, duidt op een ouderdom vanaf het Laat Saalien tot Midden Weichselien (KOLFSCHOTEN et al., in prep). Het voorkomen van de kleine siesel geeft echter een preciesere ouderdom aan. In het Laat Saalien wordt het genus *Spermophilus* vertegenwoordigd door *Spermophilus undulatus*, welke in het Vroeg Weichselien wordt opgevolgd door *Spermophilus superciliosus*. In Villa Seckendorff, een vindplaats in Duitsland uit het Vroeg Weichselien, is *Spermophilus citelloides* aanwezig (VON KOENIGSWALD, 1985). Deze soort verdwijnt echter weer in het Midden Weichselien en wordt dan opnieuw opgevolgd door *Spermophilus superciliosus* (HEINRICH, 1983). Het voorkomen van *Spermophilus citelloides* in

de Sesselfelsgrot impliceert dus een Vroeg tot Midden Weichselien ouderdom. Deze soort is te herkennen aan de p4, die 3-wortelig is of een relict daarvan laat zien.

Spitsmuizen

Alle gevonden gebitselementen van de spitsmuizen uit de Sesselfels grot zijn rood gepigmenteerd, op grond waarvan ze tot de subfamilie van de Soricinae gerekend kunnen worden (REUMER, 1994); de Crocidurinae, die geen pigmentatie vertonen, kunnen worden uitgesloten. Over het algemeen zijn deze goed bewaard gebleven en kunnen ze tot op het soortsniveau gedetermineerd worden. De onderkaaksincisieven zijn op enkele uitzonderingen na tricuspulaat (fig. 4). Voor wat betreft de Laat Pleistocene spitsmuizen van Noordwest Europa kan dit alleen het geslacht *Sorex* zijn. De onderkaaksincisieven, met 1 knobbel, monocuspulaat (fig.4), behoren tot het geslacht *Neomys* (NIETHAMMER & KRAPP, 1990).

De spitsmuizen die in de Sesselfels grot voorkomen zijn:

- | | |
|-------------------------------|----------------|
| 1. <i>Neomys fodiens</i> | waterspitsmuis |
| 2. <i>Sorex minutus</i> | dwergspitsmuis |
| 3. <i>Sorex araneus</i> groep | bosspitsmuis |

Van *Neomys fodiens* en *Sorex minutus* komen maar een paar stukken voor. *Sorex minutus* is alleen gevonden in de lagen H en J. De middelgrote spitsmuizen, de *Sorex araneus* groep, is verreweg dominant. De taxonomie van deze spitsmuizen is niet duidelijk. De fossiele resten worden in de literatuur vaak als *Sorex araneus* groep beschreven: een variabele groep van spitsmuizen die veel op *Sorex araneus* lijken.

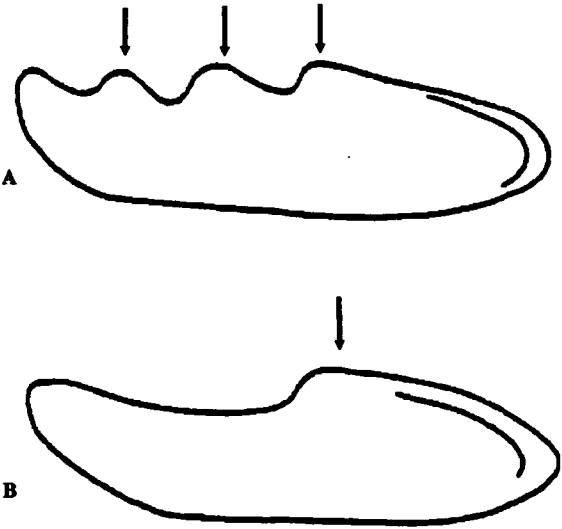


Fig. 4: De onderkaaksincisieven van het geslacht *Sorex* (A: tricuspulaat) en het geslacht *Neomys* (B: monocuspulaat) (naar REUMER, 1994).

Fig. 4: The lower incisor of the genus *Sorex* (A: tricusulate) and *Neomys* (B: monocuspulate) (after REUMER, 1994).

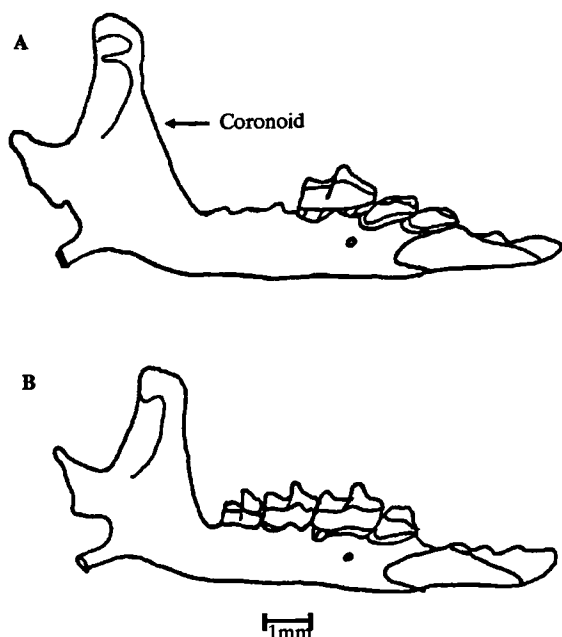


Fig. 5: De onderkaken van *Sorex* cf. *araneus* (a: J/Z5 no.4) en *Sorex* cf. *coronatus* (b: K/A4/III no.3) uit de Sesselfels-grot.

Fig. 5: Mandibles of *Sorex* cf. *araneus* (a: J/Z5 no.4) and *Sorex* cf. *coronatus* (b: K/A4/III no. 3) from the Sesselfels cave.

Morfometrisch zijn de middelgrote spitsmuizen uit de Sesselfelsgrot in te delen in een "kleine" en een "grote" vorm (fig. 5, 6). Deze vormen vertonen ook morfologische verschillen: de "kleine" groep heeft een relatief kortere kaak en een iets naar voren gebogen coronoid (fig. 7). Ook de condyle vertoont opvallende verschillen. De "grote" vormen hebben een gedrongen concyle met een breed onderste en een relatief smal bovenste facet, terwijl de "kleine" vormen een smaller onderste facet hebben en de condyle zelf langer en smaller is (fig. 8).

Opvallend is dat de twee soorten in tijd gescheiden zijn; het overgrote deel van de "kleine" vorm stamt uit de oudere lagen (K en L/M) en de "grote" vorm komt voor in de jongere lagen (H en J). Dit wordt nog eens bevestigd door de metingen aan de condyle.

Samenvattend bevat de *Sorex araneus* groep uit de Sesselfelsgrot twee vormen:

1. een "grote" vorm met een gedrongen, korte condyle met een relatief lang onderste facet en
2. een "kleine" vorm met een smalle, lange condyle met een relatief kort onderste facet.

Om deze vormen uiteindelijk op soort te kunnen determineren is er ook gekeken naar een collectie recente spitsmuizen uit het Senckenbergmuseum te Frankfurt. Deze collectie bestaat uit de volgende soorten:

Sorex isodon
Sorex alpinus
Sorex articus

Sorex caucasicus
Sorex raddei
Sorex asper
Sorex araneus
Sorex minutus
Sorex minutissimus
Sorex coronatus
Sorex daphaenodon
Sorex samniticus
Neomys fodiens
Neomys anomalus

Morfologisch en morfometrisch komt de "grote" vorm het meest overeen met *Sorex araneus* (bosspitsmuis) en de kleine vorm met die van *Sorex coronatus* (tweekleurige bosspitsmuis). De m1 van de "grote" vorm is echter duidelijk groter dan die van de recent levende bosspitsmuizen. Deze is daarom gedetermineerd als *Sorex* cf. *araneus*. Deze schrijfwijze zegt dus eigenlijk dat de fossielen veel op de bosspitsmuis lijken maar in bepaalde kenmerken, in dit geval de m1, duidelijk verschillen. Ook bij de "kleine" vorm is dit het geval; de gelijkenis met de recent levende tweekleurige bosspitsmuis is erg groot. Het coronoid is echter kleiner dan bij de recent levende tweekleurige bosspitsmuizen waardoor de fossielen geclassificeerd worden als *Sorex* cf. *coronatus*.

Conclusie

Het lijkt er op dat er in de Sesselfelsgrot, naast *Sorex* cf. *araneus*, nog een middelgrote spitsmuis voorkomt die nauw verwant is aan *Sorex coronatus*, de tweekleurige bosspitsmuis. Tot nu toe is er geen *Sorex coronatus* beschreven uit het Vroeg Weichselien. De soort zou sub-recent van *Sorex araneus* zijn afgesplitst (HAUSER, 1978). Vondsten van *Sorex* cf. *coronatus* in de Sesselfels grot suggereren dat de splitsing eerder dan tot nu toe verondersteld heeft plaatsgevonden.

De twee middelgrote spitsmuizen wisselen elkaar min of meer in tijd af: lagen H en J bevatten relatief veel *Sorex* cf. *araneus* en enkele *Sorex* cf. *coronatus* typen. In

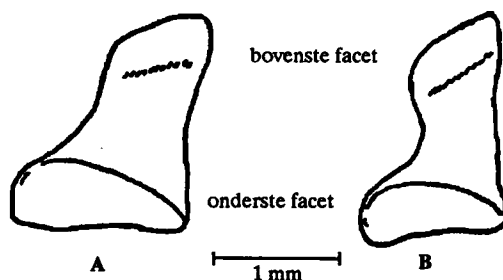


Fig. 6: De condyles van *Sorex* cf. *araneus* (A: J/Z5 no.4) en *Sorex* cf. *coronatus* (B: K/A4/III no.3) uit de Sesselfels grot.

Fig. 6: The condyles of *Sorex* cf. *araneus* (A: J/Z5 no.4) and *Sorex* cf. *coronatus* (B: K/A4/III no.3) from the Sesselfels cave.

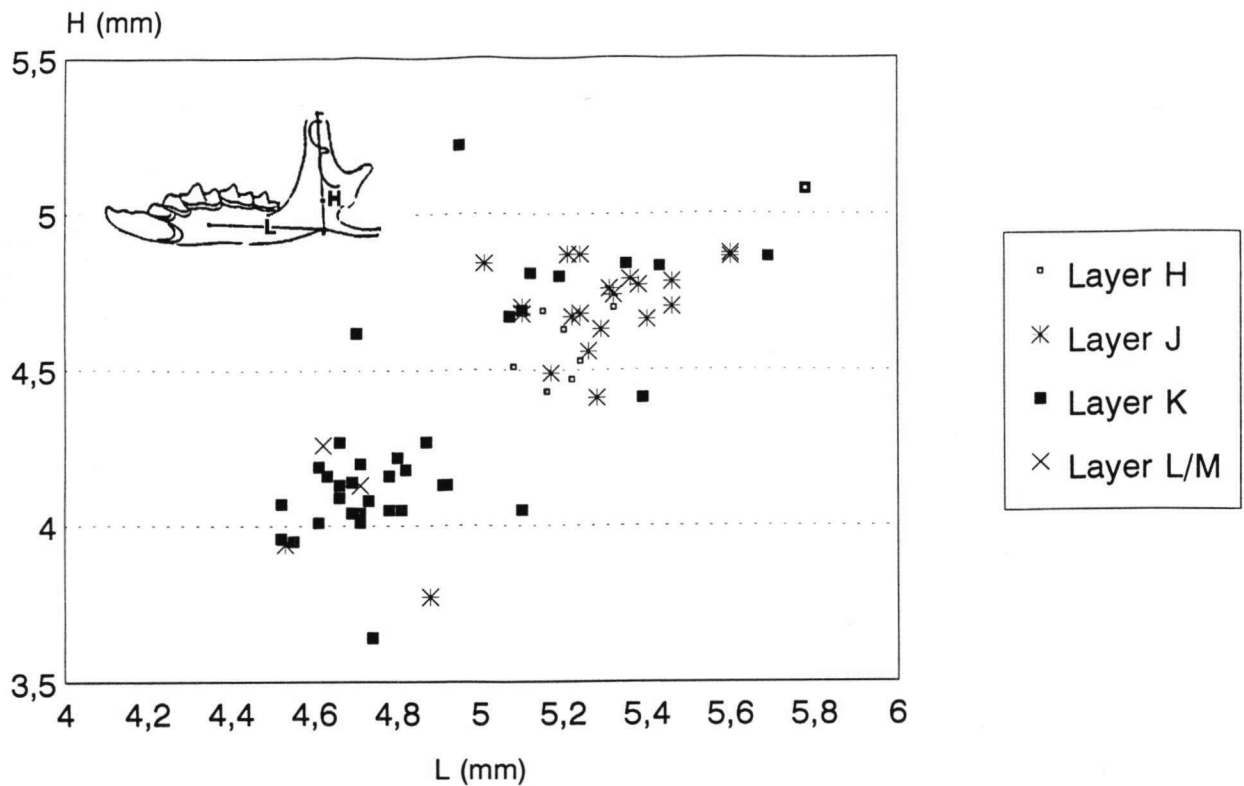


Fig. 7: Hoogte (H) van het coronoid, uitgezet tegen de lengte (L) van het mandibulum, gerelateerd aan de lagen waarin de onderkaken zijn aangetroffen.
 Fig. 7: The height (H) of the coronoid, plotted against the length (L) of the mandibulum, related to the layers in which the lower jaws have been found.

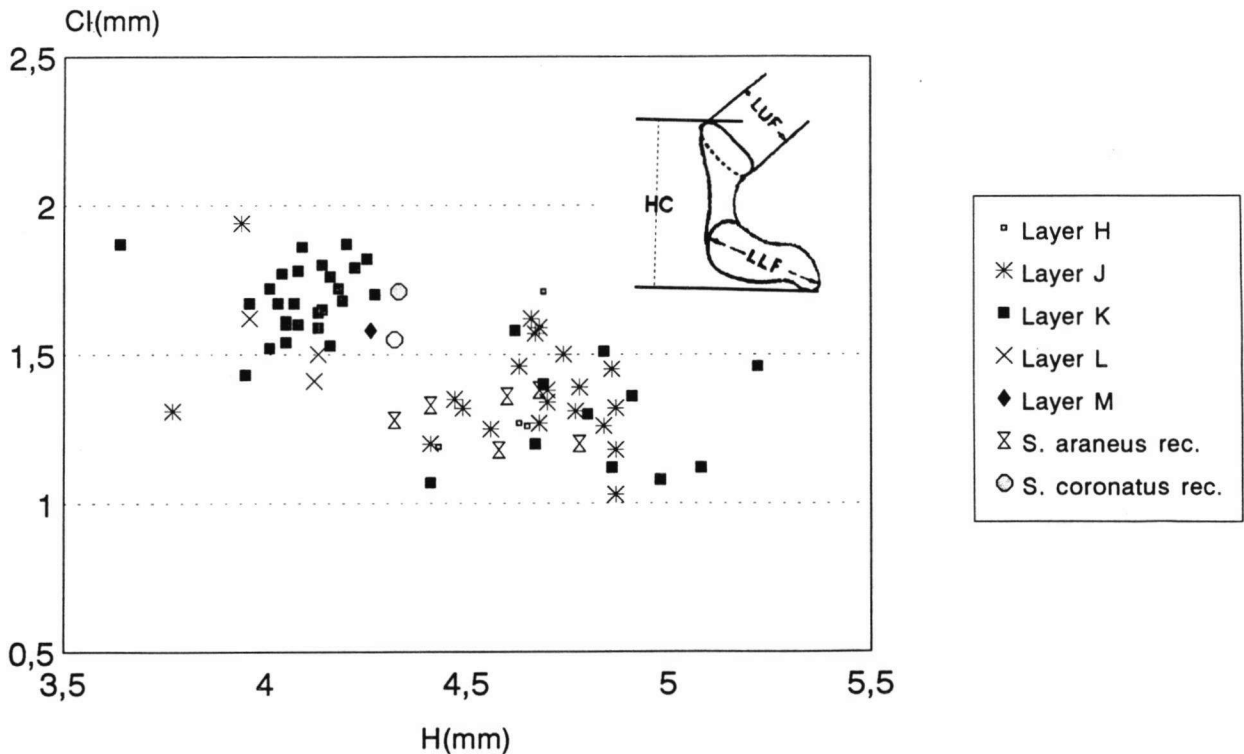


Fig. 6: De condyle-index (CI = HC:LLF) uitgezet tegen de hoogte (H) van het coronoid van de *Sorex araneus* groep uit de Sesselfels grot, gerelateerd aan de verschillende lagen.
 Fig. 6: The condyle index (CI = HC:LLF) plotted against the height (H) of the coronoid of the *Sorex araneus* group from the Sesselfels cave, related to the layers.

laag K is dit precies andersom. In laag L en M is alleen *Sorex cf. coronatus* gevonden. Aangezien beide soorten tot in het heden voorkomen, kan deze afwisseling geen stratigrafische oorzaak hebben en hebben we hier dus te maken met een verandering in de ecologie. Gerelateerd aan het klimaat kunnen de percentages van de twee soorten variëren: de eerste prefereert een relatief vochtiger klimaat terwijl de tweede vaker voorkomt in meer open en drogere omstandigheden (HANDWERK, 1987). De faunasamenstelling van de lagen waarin *Sorex cf. coronatus* dominant is wijst op drogere en opener omstandigheden dan de jongere lagen waarin *Sorex cf. araneus* overheerst. In laag K is de frequentie van *Lagurus lagurus* en *Microtus gregalis* hoger, terwijl *Dicrostonyx* sp. en *Cricetulus migratorius* zelfs alleen in laag K voorkomen. De soorten die op open water wijzen zijn in aantal afgenomen (*Neomys fodiens*) of zelfs verdwenen (*Arvicola terrestris*).

In de jongere lagen (H en J) is, wat betreft de spitsmuisen, de bosspitsmuis, *Sorex cf. araneus*, dominant naast enkele kaakjes van *Sorex minutus*. Dit wijst op een koel en vochtig biotoop met dichte en lage begroeiing. Ook de aanwezigheid van *Apodemus sylvaticus* en *Sicista* sp. wijst hierop. Deze soorten prefereren een gematigd klimaat waarin de omgeving een dicht begroeide ondergrond heeft. De lage frequentie waarin deze soorten voorkomen sluit een interglaciaal echter uit. Gebaseerd op de gehele faunasamenstelling in alle lagen lijkt er ten tijde van de afzetting een continentaal klimaat met steppeachtige condities geheerst te hebben. In tegenstelling tot de lagen K en L is het klimaat in de jongere lagen (H en J) iets vochtiger en misschien ook milder waardoor meer begroeiing aanwezig was.

Literatuur:

- FREUND, G., 1968. Mikrolithen aus dem Mittelpaläolithikum der Sesselfelsgrötte im unteren Altmühltal, Ldkr. Kelheim. Quartär 19: 133-154.
- FREUND, G., 1973/1974. Die Sesselfelsgrötte im unteren Altmühltal (Landkreis Kelheim, Bayern). Arch. Inf. 2 - 3.
- HANDWERK, J., 1987. Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* im Rheinland. Bonn. zool. Beitr. 38 (4): 273-297.
- HAUSER, J., 1978. Répartition en Suisse et en France de *Sorex araneus* L., 1758 et de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). Mammalia, 42: 329-341.
- HEINRICH, W.D., 1983. Sciuriden (Rodentia, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin, Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Mat.-Nat. 32(6): 719-727.
- KOLFSCHOTEN, van T., K. Fennema, H. Kamermans, H.C. Thomassen. (in prep). A critical evaluation of the calculation of the enamelband differentiation in Arvicolids.
- KOENIGSWALD, VON W., 1985. Die Kleinsäuger aus der Allactaga-Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt aus dem Frühen letzten Glazial. Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 110: 1-40.
- NIETHAMMER, J. & F. KRAPP (1990). Handbuch der Säugetiere Europas, Band 3/I. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- REUMER, J.W.F., 1994. De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). I. Anatomie, Evolutie en Biogeografie. Cranium 11(1): 9-35.

Adres v/d auteur:

Hélène Thomassen
Faculteit Pré- & Protohistorie
Reuvenplaats 4
2300 RA Leiden