

Herkomst en verspreidingsgeschiedenis van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)) in West-Europa, in het bijzonder in Nederland

Vincent van Laar

4 rue de Melin - lieudit Melin, F-21320 Mont Saint Jean, Frankrijk, e-mail: vincentvanlaar@orange.fr

Abstract: *Origin and distribution history of the root vole (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)) in Western Europe, particularly the Netherlands.*

An attempt is made at reconstructing the postglacial colonisation routes of the root vole (*Microtus oeconomus*) in western Europe, especially those leading to the Netherlands, on the basis of the former and present geographical distribution. Starting point for this attempt is (are) the smaller predecessor(s) of the root vole (*Microtus oeconomus ratticepoides*, *Microtus oeconomus epiratticeps* and *Microtus oeconomus paroperarius*), the distribution areas of which were in or along mountain ranges south of the present range where they probably inhabited alpine meadows. During the Salien and later during the Weichselien ice ages, vast areas of glaciation formed in these mountain ranges, with permafrost plains to the north and south. The glaciers caused large flows of meltwater in spring and early summer, which carved their way through the permafrost areas and inundated low-lying plains. Marshy conditions caused by these floods and by the thawing of the top layer of soil allowed for plant and animal life to thrive in this active layer of seasonal thaw. The vegetation structure of these arctic grasslands was very similar to alpine grasslands, allowing root voles to switch from one to the other biotope. Root voles at this point had probably evolved towards a more modern form, which due to its larger size and preference for lower soil temperatures (25.4 °C) had become adapted to a year-round life in the tundra. In each of the mountain ranges where root voles originated, populations went through bottlenecks, leading to genetically distinct groups. In some cases, these groups have been described as separate subspecies. Subsequently, rivers of often hundreds to thousands of kilometres in length offered the opportunity to disperse from the mountains to the mouths of these rivers. These supposed dispersion routes remained intact during the following Weichselien. Root voles in the north of the Netherlands may have followed both meltwater streams from the retiring ice cap in Denmark and from northern Germany as a route from the Elbe and Weser rivers to the northern coastal areas of the provinces of Groningen, Friesland and Noord-Holland, including the North Sea island of Texel. Due to the construction of dykes, the influence of the tides on fresh water in river mouths has been diminished, causing perimarine circumstances to disappear and with that, the root voles. Along the Rhine and Meuse rivers, root voles reached the areas around the mouths of these rivers, where they have managed to survive until this day. Tidal movements, flow and impoundment at high tide play a crucial role in maintaining dynamic conditions that create marshy riversides and have an effect that is similar to that of meltwater streams. Along the middle and lower reaches of the Rhine and Meuse rivers, natural environmental conditions such as these were destroyed by hydraulic engineering projects in the last century, causing the disappearance of possibly the last populations of root voles on the Niederrhein in Germany and the Meuse in Noord-Brabant in the Netherlands. Currently, similar conditions only occur in Slovakia and Hungary along the Danube, a river which originates in the same area as the Rhine, explaining the genetic affinity between both groups of root voles.

Within the Netherlands, root voles spread further inland to tidal areas along the North Sea coast and within the Almere laguna, a vast area situated where the IJsselmeer now is. Within these areas root voles found suitable conditions mostly in reed and sedge vegetations in perimarine areas, both in river mouths and in riparian vegetation further upstream. Shifts within the distribution area were initially caused by natural changes in geophysical conditions and later, during the Middle Ages, by man-made changes. Due to all this, root voles now live in five areas, all separated from one another. It's possible that these populations have three different areas of origin: the Weser and/or Elbe (the population on the island of Texel), the Rhine (middle Netherlands) and the Meuse (southern Netherlands). There appear to be major differences between root voles from the north, middle and southwestern Netherlands, both genetically and morphologically. Further study could reveal whether these differences have any relation to the different areas of origin and postglacial colonisation routes.

If this should turn out to be the case, it raises the question whether the naming of the subspecies *arenicola*, the type locality of which is near Lisse in Zuid-Holland in the Rhine watershed and the basis of which is in differences in coloration when compared to the German and Hungarian subspecies *stimmingi* and *mehelyi*, should really be applied to all Dutch root voles. Moreover, separate populations of root voles in the Netherlands show so much difference in coat colour that they can hardly be placed under one common denominator. Further study of morphological and genetic differences could shed more light on this, as well as on the origins of the various populations. When the glaciers in the south and the ice cap in the north retreated, the root vole disappeared from southern Europe (Spain, France) and parts of western Europe (Great Britain, the then dry North Sea bed, the northeast of the Netherlands, Belgium, southern and middle Germany, Denmark). In the northern European (southern Norwegian and Swedish), eastern European, Asian and North American parts of its distribution, where large melt-water rivers still flow through areas with continuous or discontinuous permafrost, conditions persist which are similar to those during the ice ages and root voles still occur in large continuous areas. Elsewhere and particularly in western, middle and northern Europe, the species was only able to persist where marshy sedge and reed vegetation occurs due to high groundwater levels and floods during spring and the start of summer, maintaining the cool conditions root voles prefer.

In the Netherlands, the root vole spread further inland from the onset of the Holocene along coastal areas where perimarine conditions had formed on the edge of salt and fresh water tidal areas. These conditions mainly occurred along the shore of the Almere laguna, both in the northeast along the Wadden Sea and the later Zuiderzee and in the west in Holland, Zeeland and upstream along the Meuse. A continuing rise of the sea level caused these areas to shift inland along the major rivers in the course of centuries, leading for example in the 15th century to the formation of the Biesbosch, a freshwater tidal area. From the Roman era onward, man has tried to change the course of these natural changes in the landscape by throwing up dykes along sea shores and river plains. Barriers such as these have a negative impact on perimarine conditions and therefore on a basic characteristic of Dutch root vole habitat. Given the expectation that the level of the sea will continue to rise in the future, ever larger hydraulic engineering projects will need to be undertaken to prevent flooding by the sea and by rivers, and Dutch root vole habitat will be threatened further. However, since the root vole enjoys a biogeographically unique position within Europe and is a characteristic species of the Dutch delta, it should receive special attention and protection during both planning and implementation of these projects.

Trefwoorden / keywords: biogeografie, noordse woelmuis, root vole, *Microtus oeconomus arenicola*, ondersoorten, subspecies, herkomstgebieden, postglaciale verspreidingsroutes, fysisch-geografische kenmerken leefgebied, behoud en bescherming.

Inleiding

Het tegenwoordige verspreidingsgebied van de noordse woelmuis (*Microtus (Alexandromys) oeconomus*) loopt vanaf de Atlantische

kust in West-Europa via Noord-Rusland en Siberië tot in Alaska en Canada in het oosten. De noordgrens wordt er gevormd door de Noordelijke IJszee, behalve bij de Noord-Siberische schiereilanden Jamai en Gydan en het



Figuur 1. Het circumpolaire verspreidingsgebied van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) (rood omlijnd) geprojecteerd op de ligging van de gebieden met permafrost (groen gekleurd). De mate waarin permafrost voorkomt is aangegeven in verschillende tinten: aaneengesloten (donker groen), onderbroken of geïsoleerd (lichter groen). De verspreidingskaart is gebaseerd op kaarten en gegevens van Abramson & Tikhonova (2005), Musser & Carleton (2005), Corbet (1987), Gromov & Polyakov (1992), Linzey et al. (2008) en Van Wijngaarden (1969). De ligging van de gebieden met permafrost is ontleend aan een kaart van de International Permafrost Association.

Figure 1. The circumpolar position of the range of the root vole (*Microtus oeconomus*) (indicated by the red frame) projected onto the evidence of permafrost (indicated by different colour grades: continuous permafrost dark green, discontinuous and sporadic permafrost lighter green). Compiled from maps and datas in Abramson & Tikhonova (2005), Musser & Carleton (2005), Corbet 1987, Gromov & Polyakov (1992), Linzey et al. (2008) and Van Wijngaarden (1969). Source of the underlying map: International Permafrost Association.

Byrranga Gebergte (Abramson & Tikhonova 2005, Linzey et al. 2008). Figuur 1 laat deze circumpolaire ligging van het verspreidingsgebied duidelijk zien. De zuidgrens van het verspreidingsgebied loopt grofweg langs de noordzijde van de Midden- en Oost-Europese gebergteketen, die zich in Azië als een min of meer gesloten reeks voortzetten, vanuit Kirgizië door Noord-China (Tiensjan, Tsaidam en Binnen Mongolië), Mongolië (Mongoolse Altaj, Hövsköl, Hentii, Mongol Daguur steppe en wetlands) en Siberië (het Altaj Gebergte, Ablonov Gebergte en Aldan Plateau) (Li & Xue 2008). Daarnaast liggen hier door gebergten en de zee geïsoleerde verspreidingsgebieden op schiereilanden en eilandgroepen, zoals Kamtsjatka met de Koerilen, die min of meer aansluiten op het verspreidingsgebied in het uiterste oosten van Siberië, met name dat langs de rivier de Anadyr (van Wijngaarden 1969, Abramson & Tikhonova 2005). Een scherpe scheiding vormt de Beringstraat, ontstaan als gevolg van de zeespiegelrijzing na de laatste ijstijd, waardoor het Noord-Amerikaanse gedeelte van het verspreidingsgebied ten opzichte van het Euraziatische geïsoleerd is komen te liggen. Het vormt echter, met uitzondering van het gebergte in de Brooks Range, een uitgestrekt aaneengesloten geheel dat het noordelijk deel van Alaska en Noordwest-Canada beslaat. Ook op veel van de eilanden die langs de kust van de Golf van Alaska liggen komen noordse woelmuizen voor (Rausch 1963).

Door veel auteurs (o.a. Reichstein 1970, Ligtvoet 1992, Kurtén 2017) worden de kleinere, geografisch van elkaar gescheiden verspreidingsgebieden beschouwd als overblijfselen van een ooit groter aaneengesloten areaal, zoals dat na de laatste ijstijd met het terugtrekken van het landijs naar het noorden was ontstaan. Door de temperatuurstijging is het ijstijd-landschap met zijn uitgestrekte toendragebieden - en daarmee het leefgebied van de noordse woelmuis - uit grote delen van het noordelijk halfrond verdwenen. Hier en daar zouden dan echter buiten de huidige toen-

dragebieden fragmenten van het oorspronkelijke areaal zijn achtergebleven, die thans bewoond worden door relict-populaties. Dergelijke geïsoleerd gelegen gebieden liggen in Zuid-Noorwegen en Zweden, op de Noorse eilanden Vesterålen, op enkele plaatsen langs de Zweedse en Finse kust van de Botnische Golf (Siivonen 1968), in Noord- en West-Nederland en in het grensgebied van Oostenrijk, Slowakije en Hongarije (Tast 1982).

Mede door de opkomst van genetisch onderzoek wint tegenwoordig de veronderstelling veld dat deze afzonderlijke populaties ieder een eigen, gescheiden verspreidingsgeschiedenis hebben gehad en dat eventuele contacten tussen verschillende groepen op een andere plaats en in een andere periode hebben plaats gevonden. Een voorbeeld hiervan vormen de noordse woelmuizen in de beide Noorse verspreidingsgebieden. De noordse woelmuizen uit Zuid-Noorwegen hebben dit gebied na de terugtrekking van het landijs waarschijnlijk via Denemarken bereikt (zij behoren tot de Midden-Europese groep en zijn genetisch verwant aan de Nederlandse, Duitse, Oostenrijkse, Slowaakse, Hongaarse en Poolse dieren), terwijl die in Noord-Noorwegen dit gebied vanuit Finland bereikt hebben (en daarmee genetisch tot de Noord-Europese groep behoren; Brunhoff et al. 2003). Voor dat er details over de genetische verschillen tussen beide Noorse groepen bekend waren, werden zij tot dezelfde ondersoort, *Microtus oeconomus medius* (Nilsson 1844), gerekend, mede doordat Nilsson bij de beschrijving van de soort twee typelokaliteiten heeft opgegeven: gebergten bij het Gudbrandsdal in Zuid-Noorwegen en Lapland in Noord-Noorwegen. De dieren in Noord-Noorwegen zouden dan eerder taxonomische overeenkomsten met *Microtus oeconomus ratticeps* (Keyserling & Blasius, 1841) of *Microtus oeconomus petschorae* Ognev, 1944 uit Rusland vertonen (Tast 1982) dan met de Zuid-Noorse.

Vanaf Noors, Zweeds en Fins Lapland loopt het verspreidingsgebied via Letland, Litouwen, Noord-Duitsland, Polen, Belarus,



Noordse woelmuis. Alde Feanen, Friesland. Foto: Paul van Hoof.

Oekraïne en Rusland, meer aaneensluitend in oostelijke richting door (Tast 1982, Abramson & Tikhonova 2005, Balčiauskas 2014). Maar ook hier zijn onderbrekingen in de vorm van gebergten, zoals de Oeral en het Wercojansk en het Tsjerski Gebergte in Siberië. In Zuid-oost-Azië liggen verschillende van elkaar gescheiden verspreidingsgebieden in gebergten in Midden- en West-China (Li & Xue 2008, Smith & Xie 2013). Bezien we de ligging van de vindplaatsen binnen dit uitgestrekte gebied, zoals die onder andere wordt weergegeven op de door Abramson & Tikhonova (2005), Tast (1982), Puzek & Raczyński (1983) en Van Wijngaarden (1969) samengestelde verspreidingskaarten in detail, dan valt op dat het vooral de gebieden zijn die door grote rivieren worden doorsneden waar de noordse woelmuis voorkomt. De hier stromende rivieren lopen vanuit gebergteketens in zuidoostelijke, zuidelijke, maar vooral noordelijke richting en doorkruisen het verspreidingsgebied van de noordse woelmuis over zeer grote afstanden. Enkele zijn tot wel 4.000 km lang en kunnen tot 2,5 miljoen km² grote stroomgebieden beslaan. De meeste zijn smeltwater-

rivieren, hetzij gevoed door gletsjers, hetzij door sneeuwdekken, die vanaf half april tot in begin mei overstromingen kunnen veroorzaken, zodat er, mede door de aanwezigheid van permafrost-bodems in het noorden en noordoosten van het verspreidingsgebied, regelmatig langdurende drassige omstandigheden ontstaan. Het is een situatie die waarschijnlijk gelijkenis vertoont met die tijdens de laatste glaciale in het zuiden en midden van Europa en Azië (vergelijk: Jancewicz et al. 2015).

Belangrijke stroomgebieden in Europa waarbinnen de noordse woelmuis voorkomt, zijn, gaande van noord naar zuid en van west naar oost, enkele rivieren in Zuid-Noorwegen, in Midden- en Noord-Zweden en in Noord-Finland, de Maas en de Rijn in Nederland, de Elbe en de Oder in Duitsland en de Donau in Oostenrijk, Slowakije en Hongarije. In de tussen Rijn en Elbe gelegen stroomgebieden van de Eems en de Weser is de noordse woelmuis recent niet waargenomen. Vanaf de Oder zet het verspreidingsgebied zich in Polen voort langs de Wisla met onder andere de Biebrza en de San, de Noordelijke Dwina en de Petsjora met de Dnjepr in Oekraïne en Euro-

pees Rusland. Vervolgens in Azië de Ob met zijrivieren, waaronder de Isjim, de Jenisej met haar zijrivieren de Beneden-Toengoeska en Midden-Toengoeska, de Lena vanaf het Baikalmeer tot haar monding in de Noordelijke IJszee, de Indigirka, de Kolyma en tenslotte de Anadyr. De laatste rivier stond voor het ontstaan van de Beringstraat in verbinding met het mondingsgebied van de Yukon in Alaska waar de noordse woelmuis ook thans nog wijd verbreid is (Lance & Cook 1998).

De vroegere verspreiding van de noordse woelmuis in Europa

Zuidwest-Europa - Iberisch schiereiland

Aanvankelijk, vanaf het Midden-Pleistoceen, had de noordse woelmuis, met name de kleinere voorganger *Microtus (oeconomus) ratticepoides* Hinton 1923 in Europa een veel westelijker en zuidelijker gelegen verspreidingsgebied (Schreuder 1945, Yalden 1999, Kurtén 2017). In het zuidwesten reikte dit, blijkens fossiele vondsten uit het Laat-Pleistoceen tot op de noord- en zuidhellingen van het Castiliaans Scheidingsgebergte in Midden-Spanje (Sevilla et al. 2011). Ook in het noorden van het Iberisch schiereiland, in grotten van de Bureba Corridor in de Sierra de Atapuerca en van El Mirón, beide gelegen in het Cantabrisch Gebergte in Noord-Spanje, zijn fossiele resten uit het Midden- en het Laat-Pleistoceen gevonden (Cuenca-Bescós et al. 2009, Banuls-Cardona et al. 2014). Op de eerstgenoemde vindplaats leefde de noordse woelmuis al samen met onder andere de waterspitsmuis (*Neomys fodiens*), Millers waterspitsmuis (*Neomys anomalus*), de gewone en/of tweekleurige bosspitsmuis (*Sorex araneus/coronatus*) en de woelrat (*Arvicola amphibius/sherman*). In El Mirón behalve met de aardmuis en/of de veldmuis (*Microtus agrestis/arvalis*) ook met een andere woelmuissort, *Microtus gregalis*, een soort die tegenwoordig alleen uit de steppe-toendra bekend is (Cuenca-Bescós et al.

2010). Deze soortencombinatie wijst op de aanwezigheid van gevarieerde graslanden, waaronder ook natte tot vochtige met open water.

In de oostelijke Pyreneeën zijn vondsten uit het einde van het Laat-Pleistoceen bekend uit de Arbreda-grot, gelegen nabij de Serinyadell rivier, waar in dezelfde lagen resten van West-europese woelrat (*Arvicola sapidus*) en aardmuis en/of veldmuis werden aangetroffen. De gelijktijdige aanwezigheid van de Provençaalse woelmuis (*Microtus duodecimcostatus*) daarentegen laat al de invloed van een mediterraan klimaat zien (Fernández-García et al. 2016). In die tijd waren de Pyreneeën en het Cantabrische Gebergte bedekt met gletsjers, waarvan het smeltwater in het voorjaar op de hellingen en in de dalen tot het ontstaan van drasse gebieden geleid zal hebben. Fernández-García et al. (2015) vermoeden dan ook dat de noordse woelmuis in deze omgeving bergweiden bewoonde. Ook tegenwoordig komt de noordse woelmuis nog in vergelijkbare alpiene graslanden voor, zoals in bergen van het Tibetaans Hoogland (Qinghai-Tibet Plateau) en gebergten in noordwest China (Sun et al. 2005, Li & Xue 2008). Bergweiden vertonen in klimatologisch en ecologisch opzicht grote overeenkomst met arctische weiden (toendra's) (Lam 1965). Beide bestaan uit een boomloze sponsachtige mat van grassen (Poaceae), russen (Juncaceae) en cypergrassen (Cyperaceae), voorts kleine overblijvende xeromorfe planten, dikwijls met een vegetatieve voortplanting, mossen, korstmossen en dwergstruiken. De vegetatieperiode duurt er door de langdurige winterse omstandigheden met een ijs- of sneeuwdek slechts zes tot acht weken. De natuurlijke waterafvoer van de terreinen verloopt langzaam, vaak door een ondoordringbare ondergrond, in de arctische graslanden vooral door de aanwezigheid van permafrost van ca. 25 cm tot meer dan een meter diepte, hetgeen kan leiden tot de vorming van moerassen en meertjes. De noordse woelmuis legt in deze vochtige en daardoor koude omgeving een stelsel van ondergrondse gangen aan met nestkamers en voorraadruimten met zaden

van grassen en kruidachtige planten en rhizomen. Hierop sluit een stelsel van bovengrondse looppaadjes aan dat in zeer natte omstandigheden ook toegang kan geven tot bovengronds gebouwde grasnesten in zeggenpollen (Tast 1982). Met deze activiteiten oefent de noordse woelmuis trouwens een vrij grote invloed uit op de soortensamenstelling van de vegetatie (Sun et al. 2005).

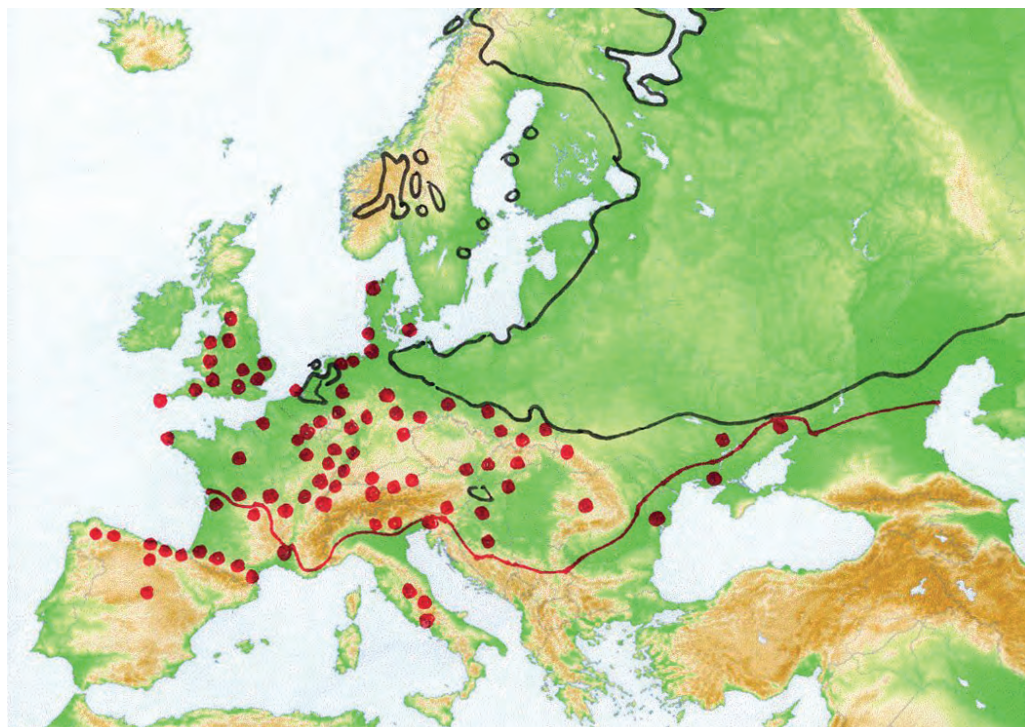
Een kenmerkende fysiologische aanpassing van de noordse woelmuis aan dit koude milieu is, zoals is gebleken uit laboratoriumproeven, zijn voorkeur voor een relatief lage bodemtemperatuur (Herter 1962, van Laar 1969). Die bedraagt ongeveer 25,4 °C, terwijl hij bij de aardmuis in de buurt van de 30,9 °C en bij de veldmuis van de 35,0 °C ligt. Ook heeft de noordse woelmuis als grootste van deze drie woelmuissoorten een gunstiger verhouding tussen lichaamsinhoud en lichaamsoppervlak, waardoor warmteverlies door uitstraling geringer is. Overigens ligt de voorkeurstemperatuur bij een nog grotere woelmuissoort als de langs oevers levende woelrat toch nog hoger (28,6 °C) dan bij de noordse woelmuis. Deze bijzondere eigenschap van de noordse woelmuis maakt het aannemelijk dat hij behalve alpiene graslanden ook graslanden langs smeltwaterivieren heeft weten te koloniseren en langs deze weg zich steeds verder noordwaarts door toendralandschappen heeft kunnen verspreiden. Dit geldt mogelijk ook voor de waterspitsmuis en de woelrat, die geregeld op dezelfde vindplaatsen tijdens opgravingen zijn aangetroffen. Aan het begin van het Holoceen verdwenen de gletsjers en raakte het landschap meer en meer bebost. Daarmee veranderde ook de samenstelling van de kleine zoogdierfauna en uiteindelijk verdween de noordse woelmuis van het Iberische schiereiland (Banuls-Cardona et al. 2014).

West-Europa

Ook aan de noordkant van de Pyreneeën kwam de noordse woelmuis vanaf het Midden-Pleis-

toceen (Elster- en Mindel-glaciaal) langs rivierlopen voor. Vooral vanaf het einde van het Weichselien tot in het begin van het Holoceen (Vroeg-Atlanticum) kwam de noordse woelmuis in een groot deel van Frankrijk voor (Chaline 1972, Pascal et al. 2006). Het verspreidingsbeeld na de laatste ijstijd, zoals dat op een kaart met archeologische vindplaatsen van de Inventaire National Patrimoine Naturel (Muséum nationale d'Histoire naturelle 2016) wordt aangegeven, laat zien dat het met name rivieren zijn die, behalve uit de Pyreneeën, uit andere vergletsjerde gebergten afkomstig waren, zoals het Centraal Massief, de Jura, de Alpen en de Vogezen.

De jongst gedateerde vondst van de noordse woelmuis in Frankrijk betreft er een uit het Holoceen. Deze vondst werd gedaan in een archeologische vindplaats uit de IJzertijd (ca. 700 jaar voor het begin van de jaartelling) op het voor de Bretonse kust gelegen eilandje Île-Molène. Deze vindplaats ligt echter eerder langs de voormalige Kanaal-Rivier en sluit daarmee aan op die van de Engelse eilandje Nornour (Scilly Eilanden), waarvan vondsten uit de Bronstijd of IJzertijd bekend zijn (Pernetta & Handfort 1970, Yalden 1999). Ook de vindplaats aan de benedenloop van de rivier de Somme (Pascal et al. 2006) stond waarschijnlijk in verbinding met de Kanaal-Rivier. Deze zeer grote rivier, verdwenen als gevolg van de zeespiegelrijzing na de laatste ijstijd en thans de zeestraat Het Kanaal, werd voor een groot deel, onder andere via de Thames, gevoed met het smeltwater van het landijs dat het noordelijk deel van Groot-Brittannië bedekte. Na het wegsmelten van deze ijskap ontstonden binnen de toenmalige toendra's op het Britse vasteland en wellicht ook in het aangrenzende gebied van de Noordzee, voor de noordse woelmuis gunstige milieuomstandigheden. Dit was vooral tijdens het warmere Bølling Interstadiaal het geval. In het latere, eveneens warmere, Allerød-interstadiaal is de aardmuis de meest aangetroffen woelmuissoort, maar komt de noordse woelmuis, evenals *Microtus gregalis*, nog geregeld voor. Na de Bronstijd en/of IJzer-



Figuur 2. De tegenwoordige (zwart omljnd) en vroegere (fossiele vondsten, aangegeven als rode stippen) verspreiding van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) in Europa. De vindplaatsen van de fossiele vondsten zijn ontleend aan in de tekst geciteerde auteurs en aan de PANGAEA European Quaternary Mammals Database (EUQUAM). De rode lijn geeft de zuidgrens van de permafrost aan tijdens het Saalien. Tijdens het Weichselien lag deze meer noordelijk.

Figure 2. The present range (indicated by the black frame) of the root vole (*Microtus oeconomus*) in Europe compared with Late Pleistocene and Early Holocene evidence of the species (locations of fossil finds, marked with red dots). The sites of the fossil finds have been taken from authors cited in the text and from the PANGAEA European Quaternary Mammals Database (EUQUAM). The red line indicates the southern limit of the permafrost during the Saalian. During the Weichselian it was situated more to the north.

tijd is de noordse woelmuis zowel uit Frankrijk als uit Groot-Brittannië verdwenen (Yalden 1999, Pascal et al. 2006). Het verdwijnen van de smeltwaterstromen in deze gebieden kan hierbij een hoofdrol hebben gespeeld.

Zuidoost-Europa

Aan de zuidzijde van de Alpenboog zijn, zowel langs de Alpen zelf (Berto & Rubinato 2013) als in haar uitlopers, de Apennijnen (Abbazzi et al. 1998), de Dinarische ketens (Mauch

Lenardic 2011) en de Karpaten, fossiele resten van de (voorganger van) de noordse woelmuis aangetroffen; zij dateren uit het Vroeg- of het Laat-Pleistoceen en wijzen er op dat behalve het Iberisch schiereiland ook Italië tijdens het Saalien een refugium voor de noordse woelmuis vormde. De zuidgrens van permafrost lag toen langs de zuidzijde van de Alpen (figuur 2). Ook ten oosten van de Karpaten, in afzettingen langs de Dnjepr, zijn (verspoelde) vondsten van fossiele woelmuizen bekend, waaronder de noordse woelmuis, veldmuis en aardmuis; de oudste daarvan dateren uit

het Laat-Pleistoceen (Popova 2004). Nog weer oostelijker, langs de midden- en benedenloop van de Don en daterend uit het einde van het Midden- en Vroeg-Pleistoceen (Cromerien) is de noordse woelmuis (*Microtus (Pallasinus) ex gr. oeconomus*) eveneens aangetroffen (Markova 1998, 2005, Baygusheva et al. 2014). Deze vondsten doen vermoeden dat er aan de noordzijde van de Zwarte Zee tijdens het Saalien omstandigheden aanwezig waren waar de noordse woelmuis kon overleven. Later, tijdens de laatste ijstijd, lag de zuidgrens van de permafrost veel noordelijker en verschoof blijkbaar ook het verspreidingsgebied van de noordse woelmuis in noordelijke richting. Een aanwijzing hiervoor zijn de fossiele resten uit braakballen van uilen die aan de noordzijde van de Karpaten in Polen werden gevonden. Zij geven aan dat hier tot het begin van het Midden-Weichselien onder zowel koude als milde klimaatomstandigheden noordse woelmuizen leefden (Nadachowski 1989).

Noordoost-Europa

Vergelijkbare omstandigheden lijken zich te hebben voorgedaan aan de zuidzijde van de zeer grote Skandinavische annex Noord-Russische ijskap. Deze voedde gedurende zeer lange tijd de enorme Oost-Rivier of Eridanos-Rivier, waarvan de ligging en de contouren van de bovenloop nog in de vorm van de Oostzee, de Botnische golf en de Finse Golf zijn terug te zien. De delta van deze rivier bereikte ook Noord-Nederland en de Noordzee, waar tot ca. een miljoen jaren geleden sedimentlagen tot een dikte van 1.500 meter werden afgezet. Aan het eind van het Vroeg-Pleistoceen verdween de rivier uit het landschap. In de sedimenten zijn geen resten van de noordse woelmuis aangetroffen. Echter, het kan zijn dat de voormalige zijrivieren van de Eridanos die thans nog in de Oostzee uitmonden, later nog een rol hebben gespeeld in de verspreidingsgeschiedenis van de recent

verdwenen geïsoleerd gelegen vindplaatsen langs de Zweedse kust en de nog bestaande aan de Finse kust (zie het verspreidingskaartje in Siivonen 1968).

Vraagstelling

Uit het vorenstaande blijkt dat de noordse woelmuis fossiel bekend is uit alle gebieden met gebergteketens, ook in Azië en Noord-Amerika (MacDonald & Cook 2009). Daarnaast blijkt dat, ook in het verleden, zowel tijdens het Pleistoceen als het Holocene, smeltwater-rivieren de verspreidingsroutes van de noordse woelmuis door de Europese toendragebieden zijn geweest. Dit werpt de vraag op in hoeverre dit ook voor de stroomgebieden geldt van de rivieren die aan de noord- en de westzijde van het Nederlandse kustgebied uitmondden, zoals de Elbe en de Weser, de Rijn, de Maas en de Schelde. Zij zijn, wellicht met uitzondering van de Schelde, van oorsprong smeltwater-rivieren die gedurende het Pleistoceen en het Holocene vanuit Midden-Europese gebergten hun weg naar het gebied van de Noordzee hebben gezocht en daarmee de verspreidingsroutes voor de Nederlandse noordse woelmuizen konden gaan vormen.

Om deze veronderstelling te toetsen worden hieronder de stroomgebieden van de Duitse rivieren de Weser en de Elbe die in de Waddenzee uitmonden, en van de Rijn, de Maas en de Schelde die in Nederland in een estuarium aan de Noordzeekust samenkomen, nader bekeken op hun betekenis als prehistorische verspreidingsroutes van de noordse woelmuis. De begrenzing van hun stroomgebieden in Nederland is gebaseerd op Lenaers et al. (2010). Voor de geologische geschiedenis van de westeuropese rivieren wordt verder verwezen naar Gibbard (z.j.), Woldstedt (1956), Zonneveld (1971), Berendsen (2004), Ménot et al. (2006), Buschers (2008), Kiden (2010), Leenaers (2010), Vos et al. (2011) en Hendrickx et al. (2012) en, voor die van de veenplassen, naar Van Zinderen Bakker (1947).

Migratieroutes langs de smelt-waterrivieren naar Nederland

Het stroomgebied van de Rijn

Bovenloop

De tegenwoordige Rijn ontspringt aan de noordzijde van de Alpen. Dit gebied is zowel tijdens het Saalien als het Weichselien sterk vergletsjerd geweest (Hendrickx et al. 2012). Ook de Donau ontspringt in deze omgeving. Het is zelfs zo dat beide rivieren ondergronds met elkaar in verbinding staan (Zonneveld 1971, Persat & Keith 2011). De ligging van de bronnen van beide rivieren in één groot oorsprongsgebied verklaart waarschijnlijk waardoor de populaties van de noordse woelmuis in Nederland genetische verwantschap vertonen met die in Oostenrijk, Slowakije en Hongarije. Zij behoorden met de Noord-Duitse en Poolse noordse woelmuizen aanvanke-lijk tot één genetische groep (Brunhoff et al. 2003, Jancewicz et al. 2015), die waarschijnlijk de Alpen met de aangrenzende Karpa-ten bewoonde. Van hieruit konden zij zich zowel naar het oosten langs de Donau als naar het noorden langs de Rijn, respectievelijk de Elbe en Oder, verspreiden. In een later sta-dium, naarmate de Alpengletsjer zich terug-trok, raakten deze groepen meer en meer van elkaar gescheiden.

In het westelijk gedeelte van de bovenloop van de Donau, in de Zigeunerfels bij Sigma-ringen, is de noordse woelmuis aangetroffen in verschillende opeenvolgende fossiele lagen, daterend uit de overgangperiode van het Pleistoceen naar het Holoceen (Pleniglaciaal tot Boreaal) (Fahlke 2009). Ook in de nabijge-legen Schwäbische Alb, in het Lonetal, en in de Frankische Alb, bij Sulzbach-Rosenberg, zijn uit ongeveer dezelfde periode schedelres-ten van noordse woelmuizen bekend gewor-den (Storch 1978a, 1978b). Opmerkelijk is overigens ook de vondst van Laat-Pleistocene resten uit een grot (La Adam) in het Dobro-gea Gebergte in Roemenië (Storch 2004). Deze vindplaats ligt aan de benedenloop van

de Donau, een gebied waar de noordse woel-muis thans ontbreekt, zelfs in het uitgestrekte deltagebied van de Donau, waar ogenschijn-lijk gunstige milieuomstandigheden voor de noordse woelmuis heersen. Recent komt de noordse woelmuis nog wel voor langs de mid-denloop van de Donau in Slowakije en Hon-garije en langs de Neusiedler See in Oosten-rijk, waar het voorkomen sterk afhankelijk is van zeggen- en rietvegetaties in gebieden met in het voorjaar en het begin van de zomer een hogere waterstand, overigens van slechts enkele centimeters (Rácz et al. 2005, Thissen et al. 2015).

Langs de Rijn zijn zowel in de bovenlopen als in de middenloop en benedenloop op ver-scheidene plaatsen fossiele resten van noordse woelmuizen opgegraven. Langs de boven-lopen is dat onder andere in Frankrijk het geval bij een zijrivier van de Ill, de Bruche, die aan de oostzijde van de Vogezes ontspringt. Het gaat hier om vondsten uit een opgra-ving bij Mutzig gedateerd als afkomstig uit het Midden-Paleolithicum, dus uit het Bore-aal. Ook langs de zuidkant van de Vogezes, in het stroomgebied van de Doubs, zijn bij Villers-sur-Saulnot en Condenans-les-Mou-lins vondsten uit ongeveer dezelfde perioden gedaan (Muséum nationale d'Histoire natu-relle 2015). Meer stroomafwaarts, in Duits-land, langs de Pegnitz, een zijrivier van de Main, werd in een grot bij Sackdilling (Oberp-falz) een kleine vertegenwoordiger van de "*Microtus oeconomus-ratticeps*-Formenkreis" gevonden, daterend uit het Boven-Cromerien (Brunner 1933). Deze kleinere voorganger van de noordse woelmuis, *Microtus oeconomus ratticepoides*, is ook bekend uit de Frankische Jura, voorts uit Nagyhasányberg en van een aantal andere plaatsen in Hongarije (Schreu-der 1943, 1945).

Middenloop

Langs de middenloop van de Rijn, aan de zijrivier de Nette bij Plaidter-Hummerich (Rheinland-Pfalz), zijn fossiele resten van de noordse woelmuis aangetroffen daterend

uit het Vroeg-Weichselien (van Kolfschoten 2002). Voorts bij Gönnersdorf aan het riviertje de Kyll, dat in de Eifel ontspringt en via de Moezel in de Rijn uitmondt, uit het Pleniglaciaal en het Meiendorf-interstadiaal (Oudste Dryas) (Fahlke 2009). Bij het meer noordelijk, aan de oostzijde van de Rijn gelegen Ariendorf, is de noordse woelmuis eveneens aangetroffen: drie vondsten die dateren uit het Vroeg-Saalien. Behalve de noordse woelmuis werden er de woelrat, de aardmuis en/of veldmuis, de mol (*Talpa* cf. *europaea*) en de dwergspitsmuis (*Sorex* cf. *minutus*) als andere graslandsoorten aangetroffen. De overige soorten kleine zoogdieren zijn eerder vertegenwoordigers van een toendra-steppe fauna: *Microtus gregalis*, een siezelsoort (*Spermophilus* cf. *undulatus*), de hamster (*Cricetus cricetus*), de berglemming (*Lemmus lemmus*) en de halsbandlemming (*Dicrostonyx* cf. *torquatus*), hetgeen eveneens geldt voor de hier gevonden grote zoogdiersoorten (van Kolfschoten 1990). Een aantal belangrijke vindplaatsen van fossiele zoogdiersoorten, waaronder de noordse woelmuis, is aan het licht gekomen bij het afgraven van vulkaanas in de omgeving van Andernach en Neuwied. Zij dateren uit het eind van het Allerød-interstadiaal, ongeveer 200 jaar voordat de koude periode van het Jongere Dryas inzette (ca. 13.000 jaren geleden). Het landschap bestond er toen onder andere uit een ondiep meer met een oevervegetatie van riet- en mosgordels, overgaand in open bossen van ratelpopulier (*Populus tremula*), zachte berk (*Betula pubescens*) en verschillende wilgensoorten (*Salix* spp.) met een rijke ondergroei van kruiden, grassen en zeggen. De aanwezige zoogdierfauna vertoonde grote overeenkomst met die van tegenwoordig en bestond uit een achttal hoefdiersoorten, zo'n zes roofdiersoorten, vijf insekteneters, waaronder de mol, de bosspitsmuis, de dwergspitsmuis en de waterspitsmuis, twee vleermuizen (rosse vleermuis (*Nyctalus* sp.) en gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*)) en tien soorten knaagdieren. Naast de noordse woelmuis waren dat onder meer de bever (*Castor fiber*),

de grote bosmuis (*Apodemus flavicollis*), de rosse woelmuis (*Myodes glareolus*), de woelrat, de aardmuis en wellicht de veldmuis (Baales et al. 2002). Omdat het zowel wat de planten- als de dierresten betreft om vondsten in situ gaat, geeft dit een redelijke indruk van hoe de leefomgeving van de noordse woelmuis in een rivierengebied er toen moet hebben uitgezien. Uit nog recentere tijd zijn de resten van een kleine zoogdierfauna die bekend is geworden uit een opgraving uit het begin van het Holocene (Preboreaal) bij Bedburg-Königshoven (deelstaat Noordrijn-Westfalen). Deze vindplaats ligt langs de Erft, een zijrivier van de Rijn, ruim 100 km stroomopwaarts vanaf de Nederlandse grens. Hier werden in een rivierafzetting, een gyttja-laagje, de resten van drie of vier woelmuissorten aangetroffen. Hiervan was de woelrat de meest algemeen voorkomende soort (aanwezig in 42% van de vondsten), gevolgd door de veldmuis en/of de aardmuis (17%) en tenslotte door de noordse woelmuis (13%). Andere soorten kleine zoogdieren die op deze plek werden aangetroffen waren de dwergspitsmuis (4%), de bosspitsmuis (*Sorex araneus*) (8%) en de mol (*Talpa europaea*) (17%) (van Kolfschoten 1994). Het is een soortencombinatie die ook in de tegenwoordige tijd langs oevers en andere moeras-sige gebieden kan voorkomen, zij het thans niet meer langs de (West-Europese) grote rivieren.

Benedenstroom - Nederland

De enkele fossiele vondsten van de noordse woelmuis in het Nederlandse deel van het stroomgebied van de Rijn stammen uit de Romeinse tijd. Het gaat om een vondst bij de Fortunatempel op het Maasplein in Nijmegen uit de tweede eeuw (Zeiler 1997). Tussen ca. 300 resten van (verbrande) kip (*Gallus gallus domesticus*) werden opvallend veel skeletdelen van kleine zoogdieren aangetroffen, waaronder die van de noordse woelmuis, de veldmuis, de huismuis (*Mus musculus*), de bosspitsmuis en een aantal niet op naam gebrachte andere knaagdieren en spitsmuis-

zen. Naar wordt aangenomen leefden deze in de nabijheid van de tempel en waren zij door het geofferde voedsel aangetrokken (Zeiler 1997). De tempel lag nabij de oever van de Waal, zodat verondersteld mag worden dat de samenstelling van deze kleine zoogdierfauna, met uitzondering van de huismuis, wijst op de aanwezigheid van een min of meer natuurlijke vegetatie langs de rivieroever. In het mondingsgebied van de Oude Rijn bij Valkenburg zijn bij archeologisch onderzoek in een waterput uit de Romeinse tijd (meer precies, omstreeks het jaar 200), de resten van tenminste zeven noordse woelmuizen aangetroffen. Daarnaast van de woelrat, de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*), de dwergmuis (*Microtus minutus*), de bosspitsmuis en, zeer verrassend, de zwarte rat (*Rattus rattus*) en de eikelmuis (*Eliomys quercinus*) (Laarman 1987). De laatste twee soorten zullen wel als “verstekeelingen” met schepstransporten uit bovenstrooms gelegen gebieden in Duitsland zijn meegekomen. Blijkens de gevonden plantenzaden bestond het kustgebied in die tijd uit hooggelegen kwelders, het achterland uit zoet water met aan de oevers rietlanden en vochtige graslanden. Meer landinwaarts, in de bij het Romeinse castellum gelegen nederzetting Matilo (Roomburg), op de zuidoever van de Oude Rijn bij Leiden, zijn tijdens archeologisch onderzoek in 1995 en 2003 in afvalkuilen en greppels botresten van zoogdieren, vogels, amfibieën en vissen gevonden. Zij dateren uit de eerste eeuw. Hieronder waren ook resten van de noordse woelmuis, de woelrat, de bosmuis, de huismuis, de mol, de dwergspitsmuis, het edelhert (*Cervus elaphus*) en de ree (*Capreolus capreolus*). Behalve uit afzettingen van de Rijn, bestond het landschap er in het westen uit een kustgebied, in het noorden, oosten en zuiden uit uitgestrekte veengebieden (R.C.G.M. Lauwerier 2001 in: Bone-Info database). Of de noordse woelmuis ook verder stroomopwaarts langs de Oude Rijn en Kromme Rijn voorkwam, is tot op heden niet gebleken. Aanvankelijk was de Oude Rijn een brede, verwilderde rivier die

veelvuldig buiten haar oevers trad en daarmee langs haar loop mogelijk gunstige milieuvoorwaarden voor de noordse woelmuis creëerde. Na 1122 werd zij door de afdamming bij Wijk bij Duurstede aan banden gelegd. Tenslotte verzandde ook de monding. De rivier volgde daarna, via de Lek, een meer zuidwaarts gerichte loop om tenslotte met de Maas een breed mondingsgebied te vormen. Deze afdamming had tevens tot gevolg dat de verbinding naar de Zuiderzee via de Utrechtse Vecht afgesneden werd.

Veel ouder is de vondst van een kies (M1) van *Microtus oeconomus ratticepoides* uit een boring ten oosten van Leeuwarden (Noordbergum) die op een diepte van ca. 60 meter werd aangetroffen (Schreuder 1943, 1945, Anonymus 2016a, 2016b). Het gaat hierbij om een rivierafzetting van grove bonte zanden en grind (Formatie van Urk), die door de voorganger van de Rijn tijdens het vroeg Midden-Pleistoceen werden aangevoerd. De kies bleek afgerold, zodat het niet onmogelijk is dat hij van een andere, wellicht meer bovenstrooms gelegen plek afkomstig was (Schreuder 1943). Een andere M1 uit dezelfde periode en aanvankelijk gedetermineerd als *Microtus malei* Hinton 1927, die morfologisch zeer veel overeenkomst vertoont met *Microtus oeconomus ratticepoides* (Chaline 1972), werd aangetroffen op een diepte tussen 68 en 70 m in een boring bij Driehuis, Velsen (Schreuder 1943). Waarschijnlijk stamt deze kies uit de Formatie van Kedichem (Saalien). In die tijd, het Cromerien (775.000-440.000 jaar geleden) kwam de voorloper van de noordse woelmuis ook aan de westzijde van de Noordzee voor, onder andere in een rivierdal bij de Engelse kustplaats Cromer (Yalden 1999), tevens de type-lokaliteit van *Arvicola ratticepoides*. De zuidelijke bocht van de Noordzee was toen een uitgestrekte laagvlakte, afwisselend begroeid met steppen, bossen, moerasen en toendra's. Er mondden ook grote rivieren, komende vanuit zowel het oosten als het westen uit (Mol et al. 2008). Wellicht dat de noordse woelmuis zich hierlangs steeds ver-

der westwaarts kon verspreiden. Ook tijdens het Weichselien daalde de zeespiegel meer dan 100 meter en lag het estuarium van Rijn en Maas veel verder westwaarts, in het zuidelijk gedeelte van de Noordzee (Mol et al. 2008). Op bouwterreinen in het binnenland (Boele 2002) en in langs de Noordzeekust aangebrachte suppletiezanden (Dieleman 2010a, 2010b, 2013) zijn eveneens kiezen van de noordse woelmuis aangetroffen, die oorspronkelijk uit de Noordzee afkomstig waren. Deze kiezen kunnen daardoor afkomstig zijn van zowel noordse woelmuizen die in dit toenmalige rivierengebied leefden als van dieren die met de stroom waren meegevoerd en vervolgens met het suppletiezand verder zijn getransporteerd.

Ook uit recente tijd zijn meldingen van het voorkomen langs de Rijn bekend geworden. Het betreft een vondst uit de jaren dertig van de vorige eeuw bij Keulen (Schäfer 1935) en een bij Rhenen (ten Dam 1938). Van de eerste wordt de determinatie betwijfeld (Tast 1982); van de tweede, een braakbalvondst, is geen materiaal bewaard gebleven, zodat de determinatie niet viel te controleren (Schreuder 1945).

Meer zekerheid is er over het recente voorkomen van de noordse woelmuis in het mondingsgebied van de IJssel. Hier kwam hij tot in de jaren veertig van de vorige eeuw algemeen voor op het onbedijkte eilandje de Ramspol voor de kust van het Kampereiland en het op ca. vijf km afstand ten westen hiervan gelegen eiland Schokland (Schreuder 1945). Meer noordwaarts, langs het Zuiderdiep bij Blokzijl werd nog in 1966 een noordse woelmuis gevangen (van Wijngaarden 1967, 1969) en in 1971 in het Beulakerwijde (Heinen & Hoeven 1999). Deze vindplaatsen liggen op ca. tien km afstand van het Kampereiland. Het is niet duidelijk of zij ooit een geheel vormden met die van de de noordse woelmuizen in de IJsselmonding. In de riet- en moerasstrook die langs het Zwarte Meer is gelegen, schijnt de noordse woelmuis noch in het verleden, noch in het heden aangetroffen te zijn. Mogelijk

liep het verspreidingsgebied toen nog verder in noordelijke richting door langs de voormalige Zuiderzeekust, waar het voorkomen uit “weiden langs (het) IJsselmeer” (Schreuder 1945) bekend was. Door de afsluiting van de Zuiderzee in 1932, de daarop volgende inpoldering van de Noordoostpolder en de herinrichting van het Kampereiland is de invloed van door noordwestenwinden opgestuwd water op deze omgeving sterk verminderd (van Schaick & Haverkamp 1939). Hiermee zal ook de waterdynamiek in het leefmilieu van de noordse woelmuis in deze omgeving gewijzigd zijn. Een andere mogelijkheid is dat hun verspreidingsgebied oorspronkelijk met dat van de noordse woelmuizen in Friesland en aan de westzijde van het Zuiderzeegebied een geheel vormde, maar dat zij door het wegslaan van de tussengelegen veengronden er van gescheiden zijn geraakt. Men zou als migratieroute ook aan de Gelderse IJssel zelf kunnen denken. Als zijtak van de Rijn is de IJssel waarschijnlijk pas omstreeks 400 na het begin van de jaartelling ontstaan uit de verbinding van beken in het dal aan de oostzijde van de Veluwe (Vos et al. 2011). Er zijn tot nu toe geen fossiele vondsten langs deze rivier bekend geworden.

Het stroomgebied van de Maas

De tegenwoordige Maas vindt haar oorsprong op het plateau van Langres in Frankrijk, maar in een verder verleden in de Vogezes. Dit gebied was tijdens de twee laatste ijstijden sterk vergletsjerd. In het Laat-Weichselien werden er tijdens een koude periode (Jonge Dryas) grote hoeveelheden smeltwater afgevoerd. Doordat de Maas haar bijrivier de Moezel aan de Rijn kwijtraakte (Zonneveld 1971), moest zij het vervolgens hebben van sneeuws meltwater. Thans is zij weer vooral een regenrivier en kunnen depressies en neerslagfronten, met name in de Ardennen, stroomafwaarts aanzienlijke hoogwaters veroorzaken. Fossiele vondsten van de (voorlo-

per van) noordse woelmuis uit het einde van het Weichselien/begin van het Holoceen zijn in de Belgische Ardennen langs de Maas en haar zijrivieren gevonden, onder andere in grotten bij Bomal-sur-Ourthe en bij Haute-Wastia bij Dinant (Toussaint & Toussaint 1983). De noordse woelmuis werd in de Ardennen algemeen tijdens de Bølling en Allerød interstadialen en de Dryas III, perioden met een koud en vochtig klimaat. Aan het begin van het Holoceen, tijdens het late Preboreaal, dat een klimaat had dat vergelijkbaar is met het tegenwoordige, verdween de soort uit dit gebied (Cordy 1991). In Nederland zijn resten van de noordse woelmuis uit de groeve Belvédère bij Maastricht bekend, daterend uit het Saalien (Belvédère 3 en 4) en het Weichselien (Belvédère 5) (van Kolfschoten 1985). Het landschap moet er aanvankelijk bepaald zijn door een langzaam stromende rivier die vervolgens veranderde in stilstaand water dat meer en meer verlandde.

In het benedenstroomse gebied van de Maas zijn uit het boorgat Zuurland-2 bij Brielle op Voorne, waarvan de aangeboorde lagen fluviale kenmerken vertonen, kiezen van noordse woelmuizen gevonden die behalve uit het Holoceen ook uit het Laat-Eemien of het Weichselien stammen. Opmerkelijk is dat de kies uit de laatste periode groter is dan die uit de eerst genoemde. Dit zou er op kunnen wijzen dat deze noordse woelmuis onder glaciële omstandigheden leefde. Uit onderzoek verricht in Engeland is namelijk gebleken dat kiezen van noordse woelmuizen uit glaciële perioden groter zijn dan die uit interglaciële (van Kolfschoten 1988). Ook tegenwoordig zijn noordse woelmuizen die in het noorden van Europa onder koude omstandigheden leven, zoals die in Lapland, groter dan hun meer zuidwaarts levende soortgenoten. Zij passen hiermee in de Regel van Bergmann (dieren die in koudere omstandigheden leven zijn groter en zwaarder; zie Tast 1982). Een andere vindplaats in deze omgeving is de Yangtzehaven op de Maasvlakte bij Rotterdam. Hier werden op een diepte van ca. 20 m

op een rivierduin zeer veel zoölogische resten uit het Vroeg-Holoceen (Mesolithicum, 8800-4900 jaar voor het begin van de jaartelling) aangetroffen. Het ging hier om een waterrijke omgeving die in de loop der tijd als gevolg van tijdelijk versnelde zeespiegelrijzing steeds natter werd en in een zoetwatergetijdengebied veranderde. Tussen 6400 en 6300 voor het begin van de jaartelling verdronk het gebied en veranderde het in een brak estuarium (Schiltmans 2014). De faunaresten wijzen op een grensgebied tussen een zoetwatergetijdengebied en zoetwatermoeras met als kenmerkende zoogdiersoorten de mol, de woelrat, de noordse woelmuis, de aardmuis en/of veldmuis, de bever, een kleine marterachtige (*Mustela* sp.), de bunzing (*Mustela putorius*), de otter (*Lutra lutra*), nog een martersoort (*Martes* sp.), de wilde kat (*Felis silvestris*), het wilde zwijn (*Sus scrofa*) en het edelhert (Zeiler et al. 2014). Meer stroomopwaarts gelegen, en uit veel latere tijd afkomstig, zijn er de vondsten van de noordse woelmuis uit de Carniselande, te weten op een oeverwal gelegen aan de noordzijde van de Oude Maas bij Barendrecht. Zij stammen uit het Neolithicum en de Bronstijd (2450-1800 voor het begin van de jaartelling). Het soortenspectrum vertoonde veel overeenkomst met dat uit de Yangtzehaven: resten van de mol, de woelrat, de noordse woelmuis, de aardmuis, de bever, de otter, de bunzing, een martersoort, de wilde kat, de vos (*Vulpes vulpes*), de eland (*Alces alces*), het edelhert en de ree. Een bijzonder verschil was de vondst van de eland (J.T. Zeiler 1996 in Bone-info database).

Uit recente tijd zijn langs de Maas vondsten van schedelresten uit kerkuilbraakballen (*Tyto alba*) bekend uit de jaren vijftig van de vorige eeuw en wel uit Den Dungen, een plaatsje enkele kilometers ten zuidoosten van 's-Hertogenbosch (Mostert 2014) en uit drie plaatsen in Zuid-Limburg, Stein (van Wijngaarden 1969), Heer en Cadier en Keer (Mostert 2014). De eerstgenoemde vondst wordt door Van Wijngaarden (1969) onverklaarbaar geacht omdat volgens hem de noordse

woelmuis in deze omgeving niet voorkomt (zie echter onderstaand). Van de vondsten uit Heer en Cadier en Keer wordt vermoed dat het om “verslepingen” gaat (Mostert 2014). Dit zou dan betekenen dat trekkende kerkuilen zich langs rivierdalen verplaatsen. De Limburgse vindplaatsen liggen op een afstand van een tot vier kilometer van de Maas en daarmee binnen de actieradius van jagende uilen. Zowel in de omgeving van Stein, bij Meers, als van Maastricht, bij Heugem, lagen in het verleden uiterwaarden en konden hoge waterstanden voorkomen, waardoor wellicht geschikte levensomstandigheden voor noordse woelmuizen aanwezig waren. Thans zijn deze uiterwaarden door zand- en grindwinning en/of stedelijke uitbreidingen sterk van karakter veranderd. De vondsten van vijf schedelresten uit Den Dungen zouden kunnen duiden op een populatie die inmiddels is verdwenen (Mostert 2014). Dit ten oosten van ’s-Hertogenbosch gelegen gebied, de Maaskant, was tot de kanalisatie van de Maas in de jaren 1930 en het dichten van de Beerse Overlaat in 1942, een uitgestrekt inundatiegebied waar tot ver in het voorjaar overstromingen voorkwamen. Het waren omstandigheden waaraan de noordse woelmuis op zich is aangepast en het is daarom niet onwaarschijnlijk dat hij hier tot halverwege de vorige eeuw nog voorkwam. Ook in het stroomgebied van het riviertje de Dommel, dat in deze omgeving via de Dieze in de Maas uitmondt, zijn begin jaren 1960 langs de bovenloop op Belgisch grondgebied in ransuilbraakballen resten van noordse woelmuizen aangetroffen (van Winkel 1962). Van Wijngaarden (1969) vermoedt dat zij als een vergissing bij het determineren moeten worden beschouwd. Het Dommeldal kende in het verleden regelmatig grote overstromingen, maar het is de vraag of hierdoor in de oeverlanden gunstige milieuomstandigheden voor de noordse woelmuis aanwezig waren. Het kunnen in dit geval ook trekkende ransuilen zijn geweest die de schedelresten in hun krop hebben meegevoerd. Het verschijnsel dat skeletresten van kleine zoogdieren,

waaronder die van noordse woelmuizen, over grote afstanden in de magen van trekkende ransuilen vervoerd kunnen worden, is ook van elders bekend, zoals van de Waddeneilanden (van Laar 1981).

Ten westen van ’s-Hertogenbosch komen het debiet en het waterpeil van de Maas meer en meer onder invloed van de getijdenbewegingen van de Noordzee in het Haringvliet. Hierbij kan het gaan om peilverschillen van maximaal enkele tientallen centimeters (Runhaar et al. 2012). Uit het eerste deel van dit traject zijn uit het verleden geen vondsten van de noordse woelmuis bekend geworden. De eerst volgende vindplaatsen zijn hier de Brabantse en Zuid-Hollandse Biesbosch, waarvan sinds de jaren 1930 en 1940 (braakbal)vondsten bekend zijn uit de Brabantse Biesbosch (ten Dam 1938), Dordrecht (Schreuder 1945, handgeschreven toevoeging in overdruk), Eiland van Dordt en het meer noordelijk aan de Beneden-Merwede gelegen Giessendam (Schreuder 1947). Nadien is het voorkomen in zowel de Brabantse als de Dordtse Biesbosch vele malen door vangsten bevestigd en blijkt de soort zich hier nu te handhaven, ook na de afsluiting van het Haringvliet in 1970 waardoor de getijdenbewegingen in het gebied (aanvankelijk) verdwenen. Extreem hoge waterstanden in de Waal en de Maas, of het in combinatie optreden van springtij en harde noordwesten wind, kunnen echter tijdelijke zeer hoge waterstanden in de Biesbosch veroorzaken. Het zijn milieuomstandigheden waaraan de noordse woelmuis beter dan de andere hier voorkomende woelmuissoorten, zal zijn aangepast (La Haye 2001). Op de Zuid-Hollandse en Zeeuwse eilanden Voorne, Schouwen en Noord-Beveland is de noordse woelmuis al sinds de jaren dertig-veertig van de vorige eeuw bekend (ten Dam 1938, Schreuder 1945). Op Schouwen en Noord-Beveland was hij in het verleden de enige woelmuissoort (Schreuder 1945). Later is het voorkomen ook bekend geworden van Goeree-Overflakkee, de Alblasserwaard en Tiengemetten (van Wijngaarden 1969) en van Walcheren (Maas 1983).



Workumerwaard (Warkumerbûtenwaard) voor de kust van het IJsselmeer (Friesland; 2017). Buitendijks gelegen voormalig kweldergebied dat na de afsluiting van de Zuiderzee kwam droog te liggen en thans met gras- en riet-vegetaties begroeid is. Het gebied wordt licht begraasd. *Foto: Dick Bekker.*



Het rivierengebied met onder andere de restanten van het zoetwatergetijdengebied de Biesbosch (Zuid-Holland en Noord-Brabant; 2017) met kreken en killen, vloedbossen, ruige oevervegetaties en rietlanden. *Foto: Kees Mostert.*



Vloedmerk in de Slufter op Texel (2018): onder het aanspoelsel werden bewoningssporen van woelmuizen aangetroffen. In 2006 werden in de Slufter op vier plaatsen noordse woelmuizen, als enige woelmuissoort, gevangen (Bekker et al. 2011). Foto: Jan Boshamer.



Poel in de Kwade Hoek op Goeree (Zuid-Holland; 2009), een natuurgebied dat bestaat uit buitendijks gelegen slikken en schorren met krekens en vochtige duinvalleien. Foto: Kees Mostert.

Het stroomgebied van de Schelde

De Schelde ontspringt op het Plateau van Saint-Quentin in Noord-Frankrijk. De hoogteligging van dit gebied bedraagt ca. 100 meter. Het is gedurende de laatste ijstijd niet vergletsjerd geweest, maar het zal 's winters met een sneeuwlaag bedekt zijn geweest. Het eerste gedeelte, de Bovenschelde, stroomt al sedert die tijd tot bij Gent, waar de Rupel zich erbij voegt. Vanaf dit punt bogen beide rivieren aanvankelijk naar het zuiden af om samen met de Maas, Rijn en Thames door het toen nog niet door zeewater overspoelde Nauw van Calais verder zuidwaarts te stromen. Later, aan het eind van het Weichselien, verlegde de Schelde zijn bedding in noordelijke richting om ter hoogte van de Brabantse Wal via de Oosterschelde naar de Noordzee te stromen. De Westerschelde of Honte ontstond pas in de Middeleeuwen door de overstroming van een kreek als gevolg van de stijging van de zeespiegel (Janssen 2009). Door de aanleg van de Sloedam (in 1871) tussen Walcheren en Zuid-Beveland en de Kreekrakdam (in 1867) tussen Zuid-Beveland en het vaste land van Noord-Brabant werden beide riviertakken van elkaar gescheiden.

Fossiele vondsten van de noordse woelmuis schijnen tot nu toe alleen in situ in het Franse deel van het stroomgebied van de Schelde te zijn aangetroffen en wel langs een rivier bij Biache-Saint-Vaast (departement Pas-de-Calais). Zij dateren uit het einde van het Saalien (Chaline 1978). Tegenwoordig stroomt hier de Skarpe, een bovenloop van de Schelde, maar het is onduidelijk of dit ook al tijdens het Saalien het geval was. Naar het schijnt zijn in de Belgische delen van het stroomgebied geen fossiele overblijfselen aangetroffen. Ook uit de in Nederland gelegen delen, zoals Zeeuws-Vlaanderen, Walcheren, Zuid-Beveland en Noord-Beveland zijn dergelijke vondsten niet bekend. Vondsten van kiezen van de noordse woelmuis uit westelijk Zeeuwsch-Vlaanderen (Cadzand-Bad/het Zwin; Nieuwvliet-Bad/Zwarte

Polder; Groede/Zwarte gat; Breskens/Steenbanken), Goeree-Overflakkee (Ouddorp) en de Maasvlakte II kunnen wat dit aangaat voor verwarring zorgen, omdat zij uit suppletiezand afkomstig zijn dat oorspronkelijk werd gewonnen in meer noordwestelijk gelegen delen van de Noordzee (Dieleman 2010a, 2010b, 2013). De vondsten op het strand van de Kaloot bij Borssele (Zuid-Beveland) kunnen echter van de Plaat van de Vlei voor de ingang van de nieuwe Sloehaven afkomstig zijn. Met het hiervan afkomstige zand werd de weg langs de dijk langs de Kaloot opgespoten. Dit zou dan, mede gezien de vondsten van de halsbandlemming en de berglemming betekenen dat in het Midden-Pleistoceen (Saalien) of het Laat-Pleistoceen (Weichselien) in deze omgeving noordse woelmuizen leefden (Dieleman 2010a, 2010b).

De Schelde heeft in het Laat-Pleistoceen een voorganger gehad, de oer- of paleo-Schelde, die naar wordt aangenomen in België ontsprong (Slupik et al. 2013), in noordelijke richting stroomde en waarschijnlijk ter hoogte van het Haringvliet bij Rotterdam zich bij Maas en/of Rijn voegde (Janssen 2009). Dit rivierdal is nadien overdekt geraakt met kustsedimenten en veen, waardoor er thans niets meer in het landschap van te zien is. Wel is het stroomgebied van deze verdwenen rivier op een aantal plaatsen tijdens geologisch en paleontologisch onderzoek aangeboord, maar hierbij werden geen kiezen van de noordse woelmuis aangetroffen. Wel van de aardmuis en van een niet nader gedetermineerde *Microtus*-soort, daterend uit het Laat-Pleistoceen of Holoceen (Slupik et al. 2013).

Het recente voorkomen van de noordse woelmuis in Zeeland is sedert 1944 bekend van Schouwen en van Noord-Beveland, waar de noordse woelmuis tot de aanleg van de verbindingsdammen met Walcheren (de Veerse-gatdam, 1960) en Zuid-Beveland (de Zandkreekrakdam, 1962) de enige woelmuisssoort was (van Wijngaarden 1969, Ligtvoet 1992). Het is mogelijk dat zich via deze dammen noordse woelmuizen naar Walcheren en Zuid-Beve-

land verspreid hebben, waar respectievelijk in 1964 en tussen 1960 en 1968 vindplaatsen bekend werden: binnen de restanten van het fort Den Haak aan het Veersegat, in de Westerschenge en bij Weel (van Wijngaarden 1969), al is van de laatste vindplaatsen ook vermoed dat de soort hier al vroeger voorkwam, maar toen over het hoofd is gezien (Hollander 1991). Andere vanuit Noord-Beveland in 1964 door de noordse woelmuis gekoloniseerde gebieden zijn enkele eilandjes in het Veerse Meer (van der Reest et al. 1998). Of de noordse woelmuis nog steeds op Noord-Beveland zelf aanwezig is wordt thans betwijfeld (de Kraker 2010). Opmerkelijk is ook dat er uit het verleden en heden geen vondsten van noordse woelmuizen bekend zijn uit buitendijks gelegen terreinen in de Ooster- en Westerschelde, zoals de vele platen, slikken en schorren, het Verdrongen land van Zuid-Beveland en, zoals uit recent onderzoek is gebleken (Calle 2017), het Verdrongen land van Saeftinghe. Dat de noordse woelmuis op zich ook buitendijkse, zilte gebieden kan bewonen bewijst zijn vroegere voorkomen op het Groene Strand van Voorne (van Wijngaarden & Zimmermann 1965, van Wijngaarden 1967) en het buitendijks aan het Slikgat gelegen schorren- en slikkengebied de Kwade Hoek op Goeree, waar hij in begroeiingen van zeerus (*Juncus marinus*) en heen (*Bolboschoenus maritimus*) werd gevangen (van Wijngaarden 1961).

De stroomgebieden van de Elbe en de Weser

Zowel langs de Deense, de Duitse als de Nederlandse Noordzeekust zijn fossiele resten van de noordse woelmuis aangetroffen. In Denemarken gaat het om Nørre Lyngby in Noord-Jutland, waar in een zoetwaterafzetting uit het Laat-Weichselien (ca 11.500 jaar geleden) twee skeletresten werden gevonden. Elders in Denemarken, op het in de Oostzee gelegen eiland Møn, zijn nog holocene resten bekend daterend uit het Boreaal-Subboreaal (Aaris-Søren-

sen 2009). De noordse woelmuis is nadien in Denemarken uitgestorven. De Noord-Duitse vindplaatsen betreffen Föhr (vierde eeuw na het begin van de jaartelling (Borkenhagen 2011)) en Tönning aan de monding van de Eider (achtste tot elfde eeuw). Uit de afmetingen van de ca 20 skeletresten van de laatst genoemde vindplaats valt af leiden dat het, vergeleken met huidige noordse woelmuizen uit Nederland en Noord-Duitsland, om grote dieren gaat (Reichstein 1970). In de jaren 1920 zijn nog enkele vangsten uit Schleswig-Holstein gemeld, maar hiervan is geen bewijsmateriaal bewaard gebleven. De noordse woelmuis geldt er thans als uitgestorven (Borkenhagen 2011). Meer zuidwaarts, aan de monding van de Weser, zijn de resten van ten minste zes noordse woelmuizen bij een opgraving van het dorp Fedderse Wierden gevonden (Romeinse tijd, eerste tot vijfde eeuw). Ook bij deze resten wezen de schedelafmetingen uit dat zij waarschijnlijk groter waren dan de tegenwoordige noordse woelmuizen in Noord-Duitsland (Reichstein 1972).

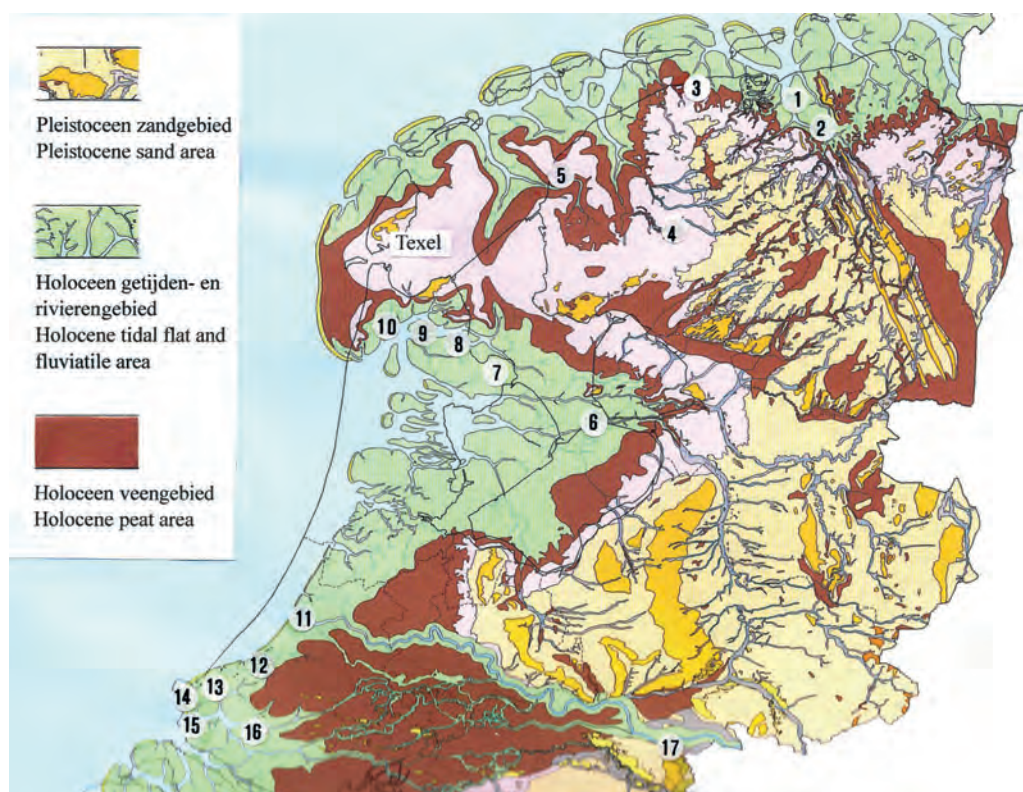
In Nederland zijn resten uit archeologische opgravingen uit de toenmalige kweldergebieden langs de Groningse en Friese kust bekend. Dit uitgestrekte kweldergebied lag langs de noordzijde van een hooggelegen rug van pleistoceen materiaal, waarvan ook Texel, Wieringen en Gaasterland deel uitmaakten (figuur 3). Deze rug vormde tot ongeveer 3000 jaar voor het begin van de jaartelling de scheiding met het aan de zuidkant gelegen uitgestrekte getijden-bekken in Noord-Holland en Flevoland, ook wel het Zeegat van Bergen respectievelijk de Almere-lagune genoemd (Zagwijn 1986, Vos et al. 2011). Deze randgebieden stonden zowel onder invloed van de zee als van de toevoer van zoetwaterstromen. Mogelijk hangt het voormalige voorkomen van de noordse woelmuis aan de noordrand van deze pleistocene rug samen met de smeltwaterstromen die via de Elbe vanuit het tijdens het Saalien en Weichselien vergletsjerde Reuzengebergte (Hendrickx et al. 2012) deze kustgebieden bereikt hebben.

Het stroomgebied van de Elbe vormt ook tegenwoordig nog de verspreidingsgrens tussen de West- en Oost-Europese noordse woelmuisen (Jorga 1971). Ook vanuit de Harz, waar in het gebied van de Leine, een bovenloop van de Weser, resten uit de overgangperiode van het Pleistoceen naar het Holoceen zijn gevonden (Storch 1994), kunnen noordse woelmuisen de monding van de Weser bereikt hebben. De Harz was gedurende de laatste twee ijstijden met een gletsjer bedekt, terwijl in het Saalien ook het nordeuropese landijs tot aan de noordrand van de Harz reikte (Thome 1998).

Of de noordse woelmuis Noord-Nederland ook vanuit het oosten, via de smeltwaterdalen van de Hunze en de Overijsselse Vecht, bereikt heeft, is onduidelijk. In het mondingsgebied van de Hunze, thans Reitdiep, zijn op het verdronken pleistocene eiland Wetsingermaar onder Winsum (Groningen) resten van onder andere de noordse woelmuis aangetroffen. Zij

dateren uit ca. 3500 jaar voor het begin van de jaartelling (Raemaekers et al. 2011/2012). In de ten zuiden hiervan gelegen gemeente Zuidhorn zijn op de wierde van Englum resten uit de Romeinse tijd (12 jaar voor tot 150 jaar na het begin van de jaartelling) opgegraven (Prummel 2007). Beide vindplaatsen stonden onder invloed van wisselende waterstanden, vooral bij spring- en stormvloed. Met het stijgen van de zeespiegel zijn de voor de noordse woelmuis gunstige perimariene milieuomstandigheden waarschijnlijk verder landinwaarts opgeschoven, wat het tijdsverschil van ruim 3000 jaren tussen beide vindplaatsen zou kunnen verklaren.

De vindplaatsen in Noord-Friesland betreffen terpen bij Oosterbeintum en Wijncum-Tjitsma en dateren eveneens uit latere perioden tussen de Romeinse tijd en de Vroege Middeleeuwen (Prummel & Heinrich 2005). Daarentegen is de meer landinwaarts gele-



gen vindplaats aan de rand van het dal van de Boorne in Friesland weer veel ouder (1700 tot 1500 jaar voor het begin van de jaartelling). Deze rivier mondde uit in de voormalige Middelsee en stond daarmee onder invloed van de zee in het aangrenzende kwelgebied. De visfauna die er werd aangetroffen was echter kenmerkend voor zoet water; brakwatersoorten ontbraken geheel. Als amfibisch levende zoogdiersoorten kwamen er behalve de noordse woelmuis ook de woelrat, de bever en de otter voor (L.S. de Vries 2000 in: Bone-Info database). Ook de huidige Texelse noordse woelmuis zou een relict van deze noordelijke groep noordse woelmuizen kunnen zijn. Hoewel hiervoor geen bewijzen in de vorm van fossiele vondsten van het eiland bekend zijn, vindt dit vermoeden wel steun in het feit dat de Texelse noordse woelmuis de gastheer is van de vlo *Hystrichopsylla (talpae) orientalis*,

een (onder)soort die verder alleen in Duitsland ten oosten van de Elbe en in Denemarken en Scandinavië voorkomt, terwijl de (onder)soort *Hystrichopsylla (talpae) talpae* het overige vasteland van West-Europa, ook dat van Nederland, bewoont (van den Broek & Jansen 1969, van Laar 1981, Brinck-Lindroth & Smit 2007).

Resumé

Alles overziend lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat de noordse woelmuis tijdens de beide ijstijden zich vanuit de Vogezen en de Alpen langs de smeltwaterrijven Maas en Rijn naar het Nederlandse laagland verspreid heeft. Hierbij zou de Maas aanvankelijk als belangrijkste route naar het deltagebied gefungeerd hebben, terwijl het midden van Nederland via de Rijn gekoloniseerd werd.

Figuur 3. De ligging van archeologische vindplaatsen vanaf het Neolithicum tot aan de Vroege Middeleeuwen waar resten van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) zijn aangetroffen. Het onderliggende kaartbeeld geeft het landschap weer van Noord-Nederland omstreeks 3850 jaar voor het begin van de jaartelling (naar: Vos et al. 2014). Het Fries-Drents Plateau is dan nog via een pleistocene rug verbonden met Texel. Ten noorden (waddengebied) en ten zuiden (Almere-lagune en het kustgebied van Holland) bevinden zich uitgestrekte getijdengebieden. Aan de randen van het pleistocene gebied begint de vorming van het veen. Op plaatsen waar de zee invloed uitoefent in de mondingsgebieden van de rivieren, ontstaan perimariene omstandigheden met moerasvegetaties die de natuurlijke habitat van de noordse woelmuis vormden. Als gevolg van de voortgaande stijging van de zeespiegel overstromde duizend jaar later de pleistocene rug en ontstond tenslotte de Zuiderzee. Alleen de hooggelegen delen van Schokland, Urk, Gaasterland, Wieringen en Texel steken dan nog boven het water uit. Overzicht van de vindplaatsen met vermelding van hun ouderdom in jaren voor (-) en/of na (+) het begin van de jaartelling.

Provincie Groningen: Reitdiep; 1. verdronken pleistoceen eiland Wetsingermaar (-3500); 2. wierde van Englum (-12 tot +150). Provincie Friesland: 3. terpen bij Oosterbeintum (+350 tot +900); 4. Boornedal (-1700 tot -1500); 5. terp Tjitsma bij Wijnaldum (-12 tot +1500). Provincie Flevoland: 6. Swifterband: (-4200 tot -3400). Provincie Noord-Holland: 7. Andijk (-1800 tot -800); De Gouw-Mienakker (-2850 tot -2490); 9. Slootdorp (-4200 tot -2850), Waardpolder bij Kolhorn (-2850 tot -2450) en Groetpolder bij Winkel (-2450 tot -2060). 10. De Hoep bij Schagen (-2000 tot -1800) en Keinsmerbrug in de Zijpe- en Hazepolder (-2580 tot -2450). Provincie Zuid-Holland: 11. mondingsgebied van de Oude Rijn: oude duinen bij Noordwijk (+880 tot +970); Valkenburg bij Katwijk (+150 tot +250) en Roomburg te Leiden (+100). 12. duinen Scheveningseweg te 's-Gravenhage (+150 tot +270) en duinen te Ypenburg bij Rijswijk (-4200 tot -2850). 13. Hogeland bij Naaldwijk (+280 tot +350) en duin te Schipluiden bij Midden-Delfland (-3500). 14. Yangtzehaven op de Maasvlakte (-8500 tot -4900). 15. Zuurland bij Brielle (Holoceen/Laat-Eemien). 16. oeverwal aan de Oude Maas bij Barendrecht -2450 tot -1800). Provincie Gelderland: 17. zuidoever langs de Waal te Nijmegen (+200).

Figure 3. Locations of the fossil finds of the root vole (*Microtus oeconomus*) from Holocene archeological sites, marked by the numbers 1 to 17. They are situated in perimarine areas along the outcropping Pleistocene sand formations (nos. 1 to 5), in the river mouthes in the tidal flat area (nos. 6 to 16) and in the fluvial area (no. 17).



Het IJperveld in Noord-Holland vanuit de lucht gezien. Een mozaïek van graslanden en oeverlanden, veenmosrietlanden en wateren. De afwisseling van biotopen, met grillige en rechte vormen, het ene deel wat intensiever beheert en een ander extensief beheert, vormt een ideaal biotoop voor de noordse woelmuis. *Foto: Niels Hogeweg / Landschap Noord-Holland.*

Ook de voormalige smeltwater-rivieren Elbe en Weser kunnen vanuit midden-Duitsland als verspreidingsroute hebben gediend voor de noordse woelmuizen die tot het begin van de middeleeuwen langs de Friese en Groningse waddenkust voorkwamen. Mogelijk hebben de noordse woelmuizen op Texel eenzelfde herkomst. Het lijkt er op dat het (zuidelijk gedeelte van) het stroomgebied van de Schelde oorspronkelijk niet door de noordse woelmuis bewoond werd en dat waar hij fossiel en recent gevonden wordt hij zich door verspreiding vanuit het noorden, dus waarschijnlijk vanuit het stroomgebied van de Maas, gevestigd heeft. Het is een verschijnsel dat ook tegenwoordig nog speelt, zoals blijkt uit de kolonisatie van de in 1987 aangelegde eilandjes in het westelijk gedeelte van het Krammer-Volkerak. Op het ten zuiden daarvan gelegen Sint-Philipsland ontbreekt de noordse woelmuis (nog steeds), hetgeen ook geldt voor Tholen en het vasteland van West-Brabant (de Kraker 2012).

De (vroegere) leefgebieden in Nederland

De getijdengebieden in de Almere-lagune

Tijdens de voortgaande stijging van de zeespiegel werden de lager gelegen gedeelten van de pleistocene rug tussen Texel, Wieringen en Gaasterland steeds verder overstroomd, zodat er zich tenslotte verbindingen ontwikkelden tussen het Waddengebied en de Almere-lagune. Hiermee ontstond er tevens een doorlopende strook perimarien gebied langs de Groningse, Friese en Overijsselse kust. Deze reikte tot aan het mondingsgebied van de vroegere IJssel en de Overijsselse Vecht (Hageman 1969). Hiermee ontstond voor de noordse woelmuis de mogelijkheid om vanuit het Waddengebied meer zuidwaarts te migreren en zich in de mondingsgebieden van beken en rivieren te vestigen. Tot nu toe zijn er niet

overall aan riviermondingen langs het Fries-Drents plateau, zoals bij voorbeeld die van de Kuinder of Tjonger en van de Linde, toender-tijd ter hoogte van de huidige Noordoostpolder gelegen, vonden van noordse woelmuizen bekend geworden. Dit is wel het geval in het meer zuidwaarts gelegen mondingsgebied van de voorlopers van de IJssel en/of de Overijsselse Vecht. Hier werden bij Swifterbant in Oostelijk Flevoland resten van noordse woelmuizen opgegraven die uit het Neolithicum stammen (4200 tot 3400 jaar voor het begin van de jaartelling), dus wellicht nog voor de tijd dat de pleistocene rug tussen de Wadden en de Almere-lagune was overspoeld geraakt. Andere zoogdiersoorten die hier bleken voor te komen zijn de mol, de bever, de bunzing, de otter, de bruine beer (*Ursus arctos*), de vos, de wilde kat, de gewone zeehond (*Phoca vitulina*), het wilde zwijn, het edelhert, de eland en het oerrund (*Bos primigenius*) (echter ook het tamme varken, het huisrund en mogelijk de fret) (J.T. Zeiler 1997 en L.S. de Vries 2000: gegevens uit de Bone-Info database). Het landschap bestond er, behalve uit rivierlopen uit overstromingsvlakten en rivierduinen. De rivier stond onder invloed van de getijden van de zee, waardoor er perimariene omstandigheden heersten. In deze natte omgeving kwamen vegetaties met riet en zeggen veelvuldig voor.

Ook in het meer westelijk gelegen deel van dit getijdengebied, het Zeegat van Bergen ter hoogte van het tegenwoordige West-Friesland, zijn bij archeologische opgravingen op vrij veel plaatsen resten van noordse woelmuizen tevoorschijn gekomen. De meeste vonden dateren uit het Laat-Neolithicum (2850-2000 jaar voor het begin van de jaartelling), zoals die uit De Gouw-Mienakker bij Hoogwoud, de Waardpolder bij Kolhorn, de Groetpolder bij Winkel, Slootdorp in de Wieringermeerpolder en Keinsmerbrug in de Zijpepolder (Zeiler 1997). De vindplaatsen bij de Hoep Noord te Schagen en 't Valkje bij Bovenkarspel zijn jonger en dateren uit de Vroege Bronstijd (Zeiler et al. 2007), respectievelijk

de Midden en Late Bronstijd (IJzereef 1981). Evenals aan de noordzijde van de pleistocene rug blijkt dat ook in deze streek de vindplaatsen van de noordse woelmuis vrij dicht langs deze rug waren gelegen, kennelijk bij plaatsen waar zoet water naar het getijdengebied afstroomde, zoals mede blijkt uit het gelijktijdig voorkomen van de bever, de woelrat en van amfibieën als padden en kikkers op een aantal van deze vindplaatsen (Bone-Info database). Bij Keinsmerbrug werden ook de resten van de ringslang (*Natrix helvetica*) en enige soorten zoetwatervissen aangetroffen (Zeiler & Brinkhuizen 2012); in de genoemde bronstijdnederzettingen bovendien resten van de waterspitsmuis.

Tenslotte moet er op gewezen worden dat er nog een andere migratiemogelijkheid naar de Almere-lagune heeft bestaan, namelijk vanaf de Rijn langs de Utrechtse Vecht. Via deze route, die tussen ca. 4600 en 1000 jaar geleden aanwezig was (de Gans 2007), kunnen noordse woelmuizen het zuidwestelijk deel van de lagune bereikt hebben, waaronder gebieden langs het Oer-IJ. Deze omgeving, met Waterland en de Zaanstreek, vormt ook tegenwoordig een zwaartepunt in de verspreiding van de noordse woelmuis (Daan 1968).

Het Hollands veengebied

Zowel aan de oostzijde van de Almere-lagune als in het gebied van de benedenrivieren raakten de getijdengebieden vanaf ca. 3850 jaar voor het begin van de jaartelling meer en meer overgroeid met moerasvegetaties. Uit het hieruit ontstane veen valt af te lezen dat de vegetatie uit rietbegroeiingen bestond die vooral langs de veenrivieren voorkwamen, maar ook uit bosvegetaties. Open water was er in de vorm van veenstroompjes en veenrivieren die het regenwater afvoerden. Waar de waterafvoer stagneerde vormde zich in de Almere-lagune een aantal ondiepe meren. Omstreeks 2750 voor het begin van de jaartelling bereikte de veenbegroeiing het wes-

ten van Nederland en daarmee zijn grootste uitbreiding. Alleen op plaatsen waar grotere rivieren uitmondden was de inmiddels gesloten kustlijn nog onderbroken, zoals bij het Zeegat van Bergen, het Oer-IJ bij Castricum, de monding van de Oude Rijn bij Katwijk en de Maasmond bij Hoek van Holland. De Rijn en de Maas veranderden weinig van plaats, de eerste bleef in het noordelijk en de laatste in het zuidelijk deel van het getijdengebied (Vos et al. 2011).

Hiermee waren de verschillende populaties noordse woelmuizen in beide stroomgebieden waarschijnlijk nog steeds van elkaar gescheiden. Was de omgeving in het grote Zeegat van Bergen na de Bronstijd te nat voor bewoning geworden, later raakte het gebied weer bewoond. Vanaf toen vonden er grote landschappelijke veranderingen plaats als gevolg van de veenontginningen door de mens. De ontginning begon ten zuiden van Texel en schoof geleidelijk in zuidelijke en oostelijke richting op. Aan het eind van de 10de eeuw was de omgeving ten noorden van Amsterdam bereikt. Pas daarna, vanaf de 13de eeuw, zette de ontginningen ten zuiden van het IJ in (van Zinderen Bakker 1947).

Gelijktijdig met de ontginningen ontstond een netwerk van smalle en bredere watergangen, waarvan de oevervegetaties de noordse woelmuis nieuwe vestigings- en verspreidingsmogelijkheden boden. Inklinking van de nieuw verworven landbouwgronden vergrootte echter de kansen op overstromingen. Dit leidde tot de aanleg van dijken, waarmee de dynamische invloed van het water en daarmee een belangrijke eigenschap van het biotoop van de noordse woelmuis verloren ging. Met de bedijkingen van West-Friesland schoof de noordgrens van het verspreidingsgebied van de noordse woelmuis op het Noord-Hollandse vasteland verder naar het zuiden. Daarnaast is het mogelijk dat de verspreidingsgebieden in Friesland, de IJssel-monding, Schokland en Hollands Noorderkwartier nog tot in de Late Middeleeuwen samenhangen en dat zij vervolgens door de inklinking als gevolg

van veenontginningen en het gelijktijdig stijgen van de zeespiegel gevoelig waren geworden voor overstromingen, met als gevolg de doorbraak van de Zuiderzee en het ontstaan van de Friese en Noord-Hollandse meren. Deze meren en plassen waren zowel onderling als gezamenlijk met de Zuiderzee verbonden door smallere wateren. Hun drassige oeverlanden waren waarschijnlijk belangrijke leefgebieden en verspreidingsroutes voor de noordse woelmuis.

Hiermee was omstreeks 1300 een nieuwe kern in het tegenwoordige verspreidingsgebied in Noord-Nederland ontstaan. Dit blijkt zowel in Friesland als in Noord-Holland uit de ligging van zowel de historische als huidige vindplaatsen langs of nabij de grote meren. In de oeverlanden van deze meren kan door de wind opstuwing van water plaatsvinden waardoor tijdelijk zeer drassige omstandigheden ontstaan die ook naar met de meren in verbinding staande andere wateren kunnen doorwerken. Het zijn kortdurende milieumomstandigheden waaraan de noordse woelmuis zeer goed is aangepast. In Noord-Holland is deze situatie vanaf de eerste helft van de 16e eeuw drastisch veranderd, aanvankelijk door drooglegging van de kleine meren, vanaf de 17e eeuw ook van de grote meren. Hierdoor verdwenen de Beemster (7197 ha, anno 1612), de Purmer (2712 ha, 1622), de Heerhugowaard (3790 ha, 1626), de Wormer (1666 ha, 1626) en de Schermer (4800 ha, 1635). Na de droogmaking van de Schermer bleven alleen het Alkmaarder- en Uitgeestermeer als open water over. Zij hebben, evenals de aangrenzende Krommenie, nog de contouren die zij al in de 13e en 14e eeuw als gevolg van de overstromingen hadden gekregen. Hier zijn het vooral de onbedijkte boezemlanden, waaronder rietlanden, die als habitat voor de noordse woelmuis zijn overgebleven.

Ook in de Zaanstreek en Waterland komt de noordse woelmuis vooral voor in rietkragen langs open wateren (Meijer 1952, Daan 1965, van der Vliet 1993). Als gevolg van het inklinken van de veenbodems is het maaiveld er op



Polderboezem bij Kinderdijk (Zuid-Holland; 2017). Foto: Kees Mostert.

veel plaatsen gelijk of lager geworden dan het waterpeil in de aangrenzende sloten, vaarten en Dieën. Langs de oevers echter ligt het maai-veld wat hoger dan naar het midden van de graslanden, waardoor er tijdens de in de winter ontstane drassige situaties aan de randen uitwijkmogelijkheden voor de noordse woelmuis blijven bestaan. De grondwaterstanden werden in deze streek voorheen sterk beïnvloed door waterstanden in de Zuiderzee en thans nog door die in het Markermeer. Ook in deze gebieden is de zeer natte bodem met wisselende, tot zeer hoge grondwaterstanden blijkbaar gunstig voor de levensomstandigheden voor de noordse woelmuis (en de waterspitsmuis).

Binnen dit drassige milieu zijn in de loop van de eeuwen door dijk aanleg en inpolderingen rigoureuze veranderingen opgetreden. In de cultuurtechnisch strak aangelegde droogmakerijen van Noord- en Zuid-Holland, met hun vaste zomer- en winterpeilen komen natuurlijke fluctuaties in waterstanden niet meer voor, met gevolg dat de noordse woelmuis er ontbreekt. De droge graslanden

bewonende veldmuis is er echter algemeen. Wel bestaat hier de kans dat de noordse woelmuis in buitendijks gelegen ringvaarten en andere boezemwateren, waar hoge waterstanden kunnen optreden, te vinden is. Voorbeelden zijn de Schermerringvaart (Daan 1965, Jonker 1977, van der Vliet 1993), de Purmeringvaart langs het Oudelandsdijkje (Daan 1965, van der Vliet 1993), de Vlaardingse Vlietlanden (Slot 1966), die bij Kinderdijk in de Alblasserwaard (van der Heide 1967) en wellicht de Zouweboezem (Oude Zederik) in de Vijfheerenlanden tussen Ameide en Markerkerk (Ligtvoet 1992).

Tussen het verspreidingsgebied in Waterland, de Zaanstreek en langs het aangrenzende voormalige IJ bestond oorspronkelijk een natuurlijke natte verbindingszone. Deze liep, onder andere langs de rivier het Spaarne door tot aan de zuidelijk daarvan gelegen Haarlemmermeer. Na de afdamming bij de monding in het IJ in 1285, vervolgens door de verstedelijking bij Haarlem en Heemstede en tenslotte door de drooglegging van het Haarlemmermeer zijn de rivier en haar oeverlan-

den sterk van karakter veranderd. Dat geldt ook voor De Mooie Nel en de Liede die door het weggraven van drassige oeverlanden en uitdiepen in een groot open water zijn veranderd. Mogelijke relictpopulaties van de noordse woelmuis in deze omgeving waren in de vorige eeuw nog aanwezig in een terrein langs de Buiten Liede (van Wijngaarden 1967), het Fort benoorden Spaarndam aan de noordzijde van het Buiten Spaarne en langs het Zijkanaal C (inventarisatiegegevens van de NOZOS). Laatstgenoemde vindplaats ligt langs de zuidkant van het poldertje Buitenhuisen, dat bij het graven van het Noordzeekanaal van Zuiderpolder bij Assendelft werd afgescheiden.

Een andere verbinding tussen het IJ en het Haarlemmermeer vormde de slechts enkele honderden meters brede strook land bij Halfweg. Hier was het IJ tot zes km breed, elders echter maar twee tot drie km. Martinet (1778) vermeldt over "Veldmuizen" die in Noord-Holland in die tijd geregeld tijdens plaagjaren in grote aantallen optraden het volgende: "In grote menigte zynde, zwemmen zy dikwerf in stil weder, zeer geregeld, (want golven doen hen omkomen) by geheele troepen over een klein gedeelte der Zuiderzee, of uit Noord-Holland over 't Y naar Amsterdam, om elders voedsel te zoeken." De opmerking over de zwemmende veldmuizen op de Zuiderzee vindt men ook bij Houttuyn (1761). Het verschijnsel dat woelmuisen in Noord-Holland tijdens "muysen jaren" in grote groepen Noord-Hollandse meren en andere brede wateren overzwommen werd al eerder in zeventiende-eeuwse kronieken vermeld (vergelijk: Husson 1956). Het is aannemelijk dat het in deze gevallen echter niet om veldmuizen, maar om noordse woelmuisen ging. Zij zijn de enige onder de inlandse *Microtus*-soorten waarvan bekend is dat zij grote wateren zwemmend kunnen oversteken (vergelijk: Tast 1982, van der Reest et al. 1998).

Zowel langs het IJ en het Wijker Meer als het Haarlemmermeer lagen, zoals historische kaarten laten zien, op veel plaatsen drassige

oeverlanden die een mogelijk biotoop voor de noordse woelmuis vormden. Zij zijn als gevolg van de inpolderingen halverwege de negentiende eeuw vrijwel alle verdwenen. Alleen De Nieuwe Meer onder Amsterdam en de Kager Plassen bij Leiden resteren als open water. In de oeverlanden langs de zuidkant van De Nieuwe Meer kwam de noordse woelmuis in de vorige eeuw mogelijk nog voor, gezien de vondsten van schedelresten in ransuilbraakballen uit 1951 en de periode 1961-1964 uit Het Amsterdamse Bos (van Wijngaarden 1969). Met de eilandjes en oeverlanden in De Kager Plassen en langs zuidzijde van de Wijde Aa (de Jonge & Dienske 1979), alsmede die aan de oostzijde van de Westeinderplassen (Kapteyn 2002) vormen zij relictten van de oorspronkelijke populaties rond het Haarlemmermeer. Ook in literatuur vermelde vindplaatsen uit de vorige eeuw (Schreuder 1945, 1947, van Wijngaarden 1969), zoals Sloterveer, Heemstede, Zandvoort, Lisse, Sassenheim en De Kaag, gebaseerd op braakbalvondsten, wijzen op een min of meer doorlopend verspreidingsgebied rond het Haarlemmermeer dat via de noordelijke oevers van het Haarlemmermeer en via het Spaarne en de Liede in verbinding kan hebben gestaan met dat aan beide zijden van het IJ. Een andere mogelijkheid is dat noordse woelmuisen deze omgeving al zeer vroeg bereikt hebben vanuit het Oer-IJ, een groot getijdengebied dat gelegen was tussen Castricum, Uitgeest, Velsen en Amsterdam. Omstreeks 800 voor het begin van de jaartelling raakte het met de Utrechtse Vecht in verbinding en ging daarmee een noordelijke tak van de Rijn vormen. Het had een grote invloed op de afwatering van de omringende venen, waaronder die op de plaats van het Haarlemmermeer waren gelegen.

Het is blijkbaar zo dat de verspreiding van de noordse woelmuis in deze streek ook vroeger al samenviel met de ligging van primaire gebieden, waar het zoetwatermilieu bepaald werd door, door de getijden opgestuwd grond- en oppervlaktewater. Daarnaast

speelde steeds door de wind opgestuwd water een rol in de waterstanden in de oeverlanden van de meren en de aangrenzende graslanden. De stuwende, tevens eroderende kracht van het water op de oevers blijkt uit de ligging van de meren die ZW-NO georiënteerd is (de Gans 2007). Wat dit betreft is er overeenkomst met de situatie waarin de noordse woelmuis elders in Europa leeft, zoals langs de oevers van de Neusiedlersee, een groot binnenmeer in de regio waar Oostenrijk, Slowakije en Hongarije bij elkaar komen, waar de waterstand eveneens door opgestuwd water bepaald wordt (Bauer 1960, van Laar 2002). Ook in de door vervening ontstane plassen van Holland en Utrecht ten zuiden van het IJ speelt de invloed van de wind een rol. Door de daar heersende wisselingen in de waterstanden vinden we de noordse woelmuis vooral langs het open water van de veenplassen, zoals in de Westeinderplassen (Kapteyn 2002), Polder Nieuwkoop en Noorden, Botshol en Vinkeveense Plassen, Naardermeer en Kortenhoefse Plassen (van der Vliet 2014), Loosdrechtse Plassen, Reeuwijkse Plassen (van Wijngaarden 1969) en de Oostelijke Binnenpolder van Tienhoven, waar in bepaalde rietlandjes het waterpeil sterk (vijf cm binnen 24 uur) kon stijgen (Boonman 1994).

De zuidgrens van het verspreidingsgebied in Holland ligt aan de zuidkant van de Oude Rijn, in de Reeuwijkse Plassen, met name op het hierin gelegen eilandje Ravensbergen. In het ten zuiden hiervan gelegen deel van het laagveengebied tussen de Oude Rijn en de Lek zijn tot nu toe geen noordse woelmuizen gevangen (Mostert & Willemsen 2008). Ook over het eventuele voorkomen in de vroegere, meer zuidelijk gelegen verveende gebieden, zoals in Schieland bij Kralingen, is niets bekend. Ook Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) wezen reeds op het ontbreken van recente waarnemingen van de noordse woelmuis in het gebied tussen de Oude Rijn en de Lek-Nieuwe Waterweg. Langs de noordzijde van de Nieuwe Maas leeft echter een geïsoleerde populatie in de Vlaardingse Vliet-

landen gelegen tussen Maasland en Vlaardingen. Deze ligt opmerkelijk dicht bij de prehistorische vindplaats bij Schipluiden. De noordgrens van het verspreidingsgebied in deze omgeving lijkt thans vanaf hier oostwaarts te lopen via de Nieuwe Maas, de Noord (Kinderdijk) en de Beneden Merwede naar de Biesbosch (Mostert & Willemsen 2008). Voor het ontstaan van de Nieuwe Maas, in feite vooral een mondingsarm van de Rijn, zal echter de Oude Maas, die tot 1421 de benedenloop van de Maas vormde, hier een belangrijk onderdeel van zijn geweest.

In de voormalige kustgebieden ten noorden en ten zuiden van de Oude Rijn zijn echter wel fossiele vondsten van de noordse woelmuis aangetroffen. Zo werd, tijdens het weggraven van duinzand bij Noordwijk een bijna compleet skelet van een noordse woelmuis aan de oppervlakte van de Oude Duinen, een jong-Holocene afzetting, gevonden. De ouderdom ervan wordt tussen 880 en 970 na het begin van de jaartelling geschat. De omgeving bestond er uit nat loofbos met berk (*Betula* spp.) en els (*Alnus* spp.). Behalve de resten van de noordse woelmuis werden ook die van bosmuis, edelhert en bruine beer aangetroffen (Kuijper et al. 2016). Nat loofbos als biotoop van de noordse woelmuis is tegenwoordig vooral uit Oost-Europa bekend; het gaat dan wel om open bossen met een ondergroei van zeggen en grassen.

Ook ten zuiden van de Oude Rijn, uit een Romeinse nederzetting aan de Scheveningseweg in 's-Gravenhage en gedateerd als 150-270 jaar na het begin van de jaartelling, is de noordse woelmuis bekend. Andere hier gevonden soorten kleine zoogdieren waren de egel (*Erinaceus europaeus*), de mol, het konijn (*Oryctolagus cuniculus*), de woelrat en de zwarte rat, de vos, het edelhert en de ree (Carmiggelt et al. 1998). Bij Ypenburg (gemeente Rijswijk) werden in een neolithische nederzetting (4200-2850 jaar voor het begin van de jaartelling) de resten van behalve de noordse woelmuis, die van de bosspitsmuis, de rosse woelmuis, de aardmuis, de woelrat, de wilde

kat, de bunzing (of mogelijk de fret (*Mustela putorius furo*), de otter, de vos, het edelhert en het wilde zwijn gevonden (de Vries 2004). Dit gebied sluit aan op de meer zuidwaarts gelegen vondsten in de archeologische vindplaatsen bij Naaldwijk/Hoogeland en die aan de zuidkant van Schipluiden (Midden-Delfland).

De vindplaatsen bij Naaldwijk worden gedateerd als uit de Romeinse tijd (280-350 na het begin van de jaartelling) en Vroege Middeleeuwen. De opgravingen leverden ook een aardmuis en een bever op. Zij stamden respectievelijk uit de Vroege en uit de Late Middeleeuwen (van Dijk et al. 2015). De vondsten van Schipluiden zijn ouder, zij dateren uit ca 3500 jaar voor het begin van de jaartelling. De omgeving bestond er uit een duin en een brede kreek. Het maakte deel uit van het mondingsgebied van de Maas. Andere soorten kleine zoogdieren die in deze opgraving werden aangetroffen, zij het in veel geringere aantallen, waren de mol, de bosspitsmuis en/of tweekleurige bosspitsmuis, de woelrat, de rosse woelmuis, de bosmuis en de dwergmuis (Zeiler 2006). Zowel in het neolithicum als in de Romeinse tijd lagen deze plaatsen in getijdengebieden die aansloten op de meer oostwaarts gelegen riviervlakte van de Rijn en de Maas. Er heersten milieuomstandigheden die vergelijkbaar waren met die in de perimariene gebieden elders in Nederland.

De huidige verspreiding in Nederland: een poging tot verklaring

Zoals hierboven aangegeven zijn er op verscheidene plaatsen in Nederland vondsten uit paleontologische en archeologische opgravingen bekend geworden die bewijzen dat het verspreidingsgebied in zijn geheel genomen ooit groter was, maar dat afhankelijk van de geofysische omstandigheden in bepaalde perioden gedeelten ervan verdwenen of verschoven. Ook het tegenwoordige verspreidingsgebied geeft een verbrokken beeld door de ten opzichte van elkaar geïsoleerd liggende regio's. Schreu-

der (1945) onderscheidde er twee: a. Ten oosten van het IJsselmeer (Friesland, het Overijssels kustgebied met het voormalige eiland Schokland en de nabij gelegen IJsselmonding (Ramspol) en de latere Noordoostpolder); en b. Aan de westkant van het IJsselmeer en begrensd door de duinstrook van Noord- en Zuid-Holland en Zeeland. Verspreidingskaarten in de Vries (1960), Daan (1965), van Wijngaarden (1969) en Van den Brink (1978) geven vier hoofdgebieden (zie ook figuur 4) weer: 1. Texel; 2. Friesland met Noordwest-Overijssel; 3. het Hollands-Utrechts veenplasseengebied; en 4. De Zuid-Hollandse en Zeeuwse eilanden, inclusief het gebied van de grote rivieren. In Noordwest-Overijssel werd de noordse woelmuis in 1971 voor het laatst aangetroffen in het Beulakerwilde (Heinen & Hoeve 1999). Ligtoet (1992), Witte van den Bosch & Bekker (2009) en Koelman & Bekker (2016) zien binnen het tegenwoordige verspreidingsgebied een vijftal van elkaar gescheiden leefgebieden. Deze liggen in het Lage Midden van Friesland, op Texel, in Noord-Holland boven het IJ en langs de noord- en zuidzijde van het Noordzeekanaal, in het Hollands-Utrechts veengebied en in het Deltagebied en het aangrenzende gebied van de grote rivieren. De scheiding tussen de verspreidingsgebieden ten noorden en ten zuiden van het Noordzeekanaal is, zoals hierboven aangegeven, pas in de negentiende eeuw ontstaan door de inpoldering van het IJ en het Wijker Meer en het graven van het Noordzeekanaal.

Van den Brink et al. (2011) menen dat de noordse woelmuizen in de Biesbosch wat betreft een aantal schedelkenmerken dermate sterk van die in Zuid-Holland en Zeeland afwijken dat op grond hiervan de Biesbosch als een aparte regio moet worden gezien. De Vlaardingse Vlietlanden aan de noordzijde van de Nieuwe Maas rekenen Witte van den Bosch & Bekker (2009) tot het verspreidingsgebied van Hollands-Utrechts veengebied, terwijl de Vlaardingse Vlietlanden wat ligging en geologische ondergrond betreft meer aansluiten bij het gebied van de benedenrivieren.



Uitwatering De Kil op de Punt van Goeree aan de Grevelingen (Zuid-Holland; 2017). Moerasvegetatie onder invloed van brak water met onder andere riet (*Phragmites australis*) en zeerus (*Juncus maritimus*). Foto: Kees de Kraker.

Deze eerder genoemde regio's hebben elk in het recente verleden een grotere omvang gehad en zijn door ontwikkelingen op het gebied van landbouw, waterstaat, industrie, stedenbouw, infrastructuur en recreatie, vooral vanaf 1950, verkleind en versnipperd geraakt (van Wijn-gaarden 1969, Ligtoet 1992). De oppervlakte van het verspreidingsgebied in zijn geheel is sindsdien met ca. 25 procent afgenomen (Witte van den Bosch & Bekker 2009).

De afzonderlijke verspreidingsgebieden van de noordse woelmuis in Nederland blijken elk een eigen geschiedenis te hebben die samenhangt met steeds veranderende natuurlijke omstandigheden. De belangrijkste "aanjagers" hiervan waren de zich steeds verleggende takken van de Rijn en de Maas en de voortgaande stijging van de zeespiegel waardoor de getijden- en perimariene gebieden van plaats veranderden. Vanaf de Romeinse tijd zijn daar de ontginningsactiviteiten van de mens bijgekomen, zoals het opwerpen van waterkerende dijken langs de rivieren en zee-kusten en

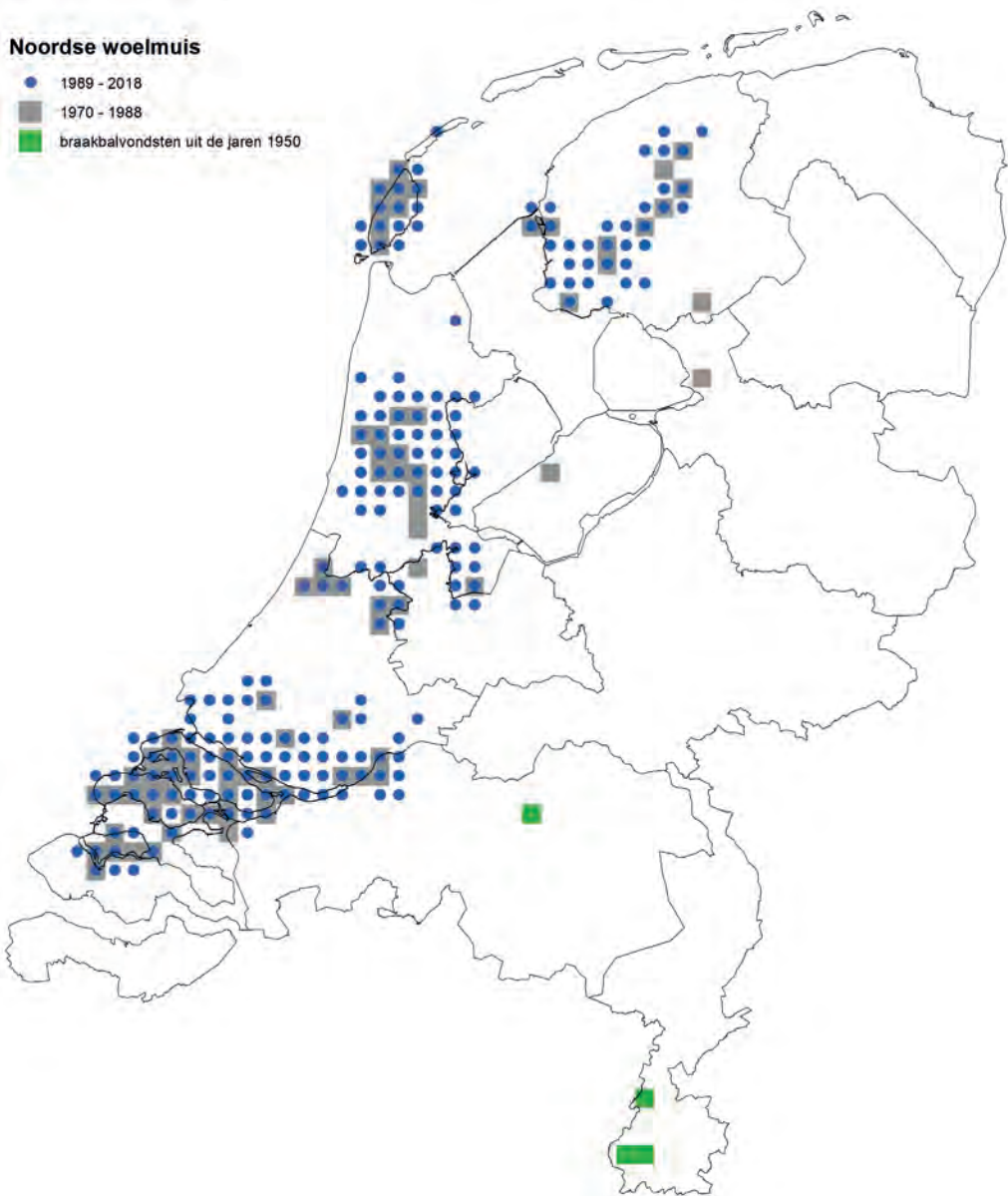
het wijzigen van de grondwaterstanden door ontwateringen en inpolderingen. Hiermee zijn ook de onbedijkte riviervlakten met hun natuurlijke waterstandswisselingen als habitat voor de noordse woelmuis verdwenen en uiteindelijk alleen de mondingsgebieden met hun perimariene omstandigheden als woongebied overgebleven.

Herkomst van ondersoorten

Op grond van de geografische situering van fossiele vondsten is het aannemelijk dat de noordse woelmuis zich niet over een breed aaneengesloten front door de toendra's verspreidde, maar via de drassige oeverlanden langs smeltwater-rivieren. Hierdoor is de noordse woelmuis al van af het begin van zijn verspreidings-geschiedenis gekoppeld geweest aan bepaalde gebergteketens waarin de stroomgebieden hun oorsprong vinden. Zo konden genetische verschillen zich al in een vroeg stadium ontwik-

Noordse woelmuis

- 1989 - 2018
- 1970 - 1988
- braakbalvondsten uit de jaren 1950



kelen, misschien al vanaf het Midden-Pleistoceen, meer in het bijzonder het Cromerien. Als herkomstgebied komen de bergdalen en vlakten met toendra-steppe die in en langs de zuidzijde van de bergketens liepen het meest in aanmerking (vergelijk o.a. Aigner 1978). Hier zou de kleinere voorloper van de noordse woelmuis, zowel in Europa (*Microtus ratticepoides* Hinton 1923), als in Azië (*Microtus epiratticeps*

Young 1934) en mogelijk in Noord-Amerika (*Microtus paroperarius* Hibbard 1944) zijn eerste aanpassingen aan een koud klimaat hebben ondergaan, zoals een voorkeur voor een lage bodemtemperatuur en een toename van de lichaamsgrootte. Vermoedelijk koloniseerde de noordse woelmuis van hieruit de alpiene weiden die rond de gletsjertongen waren gelegen. Vervolgens kon de soort zich tijdens het

Figuur 4. De regionale verspreidingsgebieden van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*) in Nederland, aangegeven met 5x5 kilometerhokken ($n=210$, d.w.z. in de periode 1989-2018). De volgende clusters kunnen worden onderscheiden: 1. het waddeneiland Texel; 2. het merengebied van Friesland, de IJsseldelta en het aangrenzende kustgebied van het IJsselmeer; dit cluster zal oorspronkelijk één gebied gevormd hebben, te weten via de kust van de Zuiderzee/het IJsselmeer; de venen van NW-Overijssel liggen wat apart, maar ooit was er wellicht een verbinding met de IJsselmonding; het is dus moeilijk uit te maken of deze cluster oorspronkelijk één of twee gebieden vertegenwoordigde; 3. het laagveengebied in Noord- en Zuid-Holland, in het zuiden begrensd door het stroomgebied van de Oude Rijn; dit cluster vormde ooit één aaneengesloten gebied, maar is door ontginningen en dergelijke in twee of drie gebieden uiteengevallen; 4. het estuarium van Rijn en Maas in Zuid-Holland en Zeeland; bij dit cluster zijn de volgende kanttekeningen te maken: a) in Zuid-Holland lijkt het gebied de Vlaardingse Vlietlanden, gelegen ten noorden van de Nieuwe Waterweg, al lange tijd geïsoleerd; het sluit meer aan bij de fossiele vondsten in deze omgeving en is wellicht een relict; het is in ieder geval een aparte groep die genetisch afwijkt van de noordse woelmuizen elders in Nederland; b) het laatste geldt ook voor de noordse woelmuizen van Goeree; 5. (?) een apart cluster zouden ook de noordse woelmuizen uit het rivierengebied kunnen vormen, waaronder die uit de Biesbosch; om dit te kunnen bevestigen is nader onderzoek nodig; de vier vindplaatsen meer stroomopwaarts gelegen langs de Maas en gebaseerd op braakbalvondsten uit de jaren 1950 (Den Dungen (uurhok 45-43), Stein (60-41), Heer (61-28) en Cadier en Keer (62-21)) representeren wellicht ook dit betrekkelijk recent verdwenen cluster; echter, omdat deze waarnemingen op braakbalvondsten berusten, valt er verder niet veel over te zeggen. Zie tekst voor verdere toelichting. Bron: Nationale Databank Flora en Fauna (NDFF); kaart: Martijn Oene, Zoogdiervereniging.

Figure 4. The present spatial distribution of the root vole (*Microtus oeconomus*) in the Netherlands per 5x5 km atlas squares ($n=210$ for 1989-2018). Source: Nationale Databank Flora en Fauna (NDFF); map: Martijn Oene, Dutch Mammal Society.

Saalien, toen de riviervalleien zich begonnen te ontwikkelen, maar zeker tijdens het daarop volgende Weichselien, langs de rivierlopen in verschillende richtingen verspreiden.

Thans worden binnen het gehele verspreidingsgebied vier genetische hoofdgroepen onderscheiden (Brunhoff et al. 2003, Jancewicz et al. 2015), respectievelijk uit: 1. Midden-Europa; 2. Noord-Europa; 3. Centraal-Azië; en 4. Beringia (Oost-Siberië met Alaska). De Nederlandse noordse woelmuizen vormen samen met die uit het Oostenrijkse, Slowaakse en Hongaarse gebied (waarmee ze het meest verwant zijn) alsmede met de Duitse, Poolse, Litouwse, Zuid-Noorse en Zuid-Zweedse regio's de Midden-Europese groep. In het verleden, voordat de genetische verschillen tussen de regiogroepen bekend waren, zijn uit deze populaties op grond van niet altijd even scherp omliggende kenmerken ondersoorten beschreven, zoals *arenicola* (uit Nederland), *mehelyi* (uit Hongarije), *stimmingi* (uit Duitsland) en *medius* (uit Noorwegen).

De Midden-Europese hoofdgroep is waarschijnlijk oorspronkelijk afkomstig uit de Alpen en haar oostelijke uitloper de Karpaten. Gedurende het Weichselien waren niet alleen de gletsjers op de gebergten op het Iberisch schiereiland door alpiene graslanden omgeven, maar ook die van het Centraal Massief, de Apennijnen, de Balkan, de Alpen en de Karpaten (Zagwijn et al. 1985). Vanuit de laatste twee gebergten heeft de noordse woelmuis zich via de gletsjerrivieren naar Nederland, Oostenrijk, Slowakije en Hongarije, respectievelijk naar Duitsland en Polen kunnen verspreiden. In een later stadium, naarmate de landijskap in Groot-Brittannië en Noord-Europa wegsmolt en de ten zuiden ervan gelegen toendragordel zich in noordelijke richting uitbreidde, bereikte de noordse woelmuis ook Denemarken en tenslotte Zuid-Noorwegen en Midden-Zweden. Opmerkelijk is overigens dat de noordse woelmuizen in Zuid-Noorwegen ook nu nog in een vergletsjerd gebergte leven (van Wijngaarden 1969, Tast 1982).

Behalve de vier hierboven genoemde uit

Europa beschreven ondersoorten, zijn ook uit de Aziatische en Noord-Amerikaanse delen van het verspreidingsgebied veel ondersoorten beschreven (vergelijk: Musser & Carleton 2005). Taxonomisch onderzoek naar de verschillen tussen deze ondersoorten, althans in Europees en Aziatisch Rusland, strookt overigens niet altijd met de uitkomsten van het genetisch onderzoek, mogelijk door een te geringe omvang van het onderzoeksmateriaal (Abramson & Tikhonova 2005). Regionale verschillen tussen geografisch gescheiden (stroom)gebieden kunnen zich zowel in een ver verleden, zoals gedurende de twee laatste glacialen, als recent nog hebben voorgedaan als gevolg van het optreden van zogenoemde bottlenecks (genetische flessenhalzen). Hierbij heeft een relatief klein deel van een populatie zich afgesplitst en een nieuw gebied gekoloniseerd, bijvoorbeeld door migratie naar een eiland of, zoals na een ijstijd, door het opnieuw bevolken van gebieden vanuit refugia ten zuiden van de Pyreneeën en de Alpenboog. Hierbij kan een deel van de genetische variatie verdwijnen door het verlies van allelen. Het is, gezien de ligging van de fossiele vondsten (figuur 2), waarschijnlijk dat een dergelijk proces zich behalve in het Saalien ook in het Weichselien bij de noordse woelmuis heeft voorgedaan. Tijdens het laatste glaciaal lagen de refugia waarschijnlijk al ten noorden van de gebergten (vergelijk Bilton et al. 1998). Ook later, tot in het Holoceen, kunnen bottlenecks nog een rol hebben gespeeld bij de voortgaande kolonisatie van nieuwe gebieden, waaronder die van eilanden (Leijts et al. 1999).

Microtus oeconomus arenicola

Bij het onderscheiden van de ondersoorten worden verschillende taxonomische parameters gebruikt. Dat zijn bij de noordse woelmuis: lichaamsmaten, zoals de lichaamslengte, staartlengte, achtervoetlengte en oorlengte, en voorts de vachtkleur, het kleu-

renpatroon en het gewicht. Verder zijn verscheidene schedelmaten van belang, terwijl tegenwoordig steeds vaker genetische verschillen in het mtDNA een rol spelen.

De taxonomische verschillen tussen de ondersoorten uit de Midden-Europese hoofdgroep zijn nader uitgewerkt voor *Microtus oeconomus stimmungi* (in dit geval uit Polen) en *Microtus oeconomus mehelyi* (in dit geval uit Slowakije) (Baláz & Franov 2013). Zij verschillen onderling in lichaamslengte en gewicht (de Poolse dieren zijn langer en zwaarder), staartlengte en achtervoetlengte (die bij de Slowaakse dieren hoger uitvallen). Deze verschillen verklaren de auteurs met respectievelijk de Regel van Bergmann (zie bovenstaand) en de Regel van Allen (dieren in koudere streken hebben kortere lichaamsuitesteeksel, zoals staarten, voeten en oren). Van de 19 onderzochte schedelafmetingen waren er 15, waaronder de condylobasale lengte, groter bij *Microtus oeconomus stimmungi*. Eerder onderzoek van Wasilewski (1956) en Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) had als uitkomst dat deze afstand bij *Microtus oeconomus stimmungi* echter geringer was dan bij *Microtus oeconomus mehelyi*.

De Nederlandse ondersoort *Microtus oeconomus arenicola* werd nader onderzocht door Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) en Daan (1965). De eerstgenoemde auteurs vergeleken deze met *Microtus oeconomus stimmungi* en *Microtus oeconomus mehelyi* en concludeerden dat bij de Nederlandse ondersoort de condylobasale lengte geringer was dan bij de twee andere ondersoorten. De lichaamsmaten van *arenicola* vallen volgens Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) binnen de variatie van de ondersoort *stimmungi* uit Noord-Duitsland. De ondersoort *mehelyi* is wat lichaams- en staartlengte betreft volgens deze auteurs zowel groter dan *Microtus oeconomus arenicola* als *Microtus oeconomus stimmungi*.

Ten opzichte van de ondersoort *stimmungi* is de absolute staartlengte van de Texelse noordse woelmuis ca. vijf mm korter, maar de

relatieve staartlengte, uitgedrukt in procenten van de lichaamslengte, met 58,8% tegen 55,0% langer dan bij *stimmingi* (Daan 1965). Voorts wijkt de Texelse noordse woelmuis van met name de Noord-Hollandse af door de zowel absoluut als relatief grotere staartlengte (Daan 1965). Een grotere staartlengte is overigens van ook andere eilandpopulaties bekend (Zimmermann 1942). Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) beschouwen de verschillen in lichaams- en schedelmaten tussen de drie ondersoorten als van te weinig belang om alleen op grond hiervan de Nederlandse noordse woelmuizen als een aparte ondersoort te benoemen. Daarentegen zien zij de kleurverschillen in de vacht van de Nederlandse noordse woelmuis ten opzichte van de Noord-Duitse *stimmingi* en de Midden-Europese *mehelyi* wel als voldoende groot om *Microtus oeconomus arenicola* de status van de subspecies toe te kennen.

Nader vergelijkend onderzoek naar de vachtkleur van verschillende Nederlandse populaties heeft echter aangetoond dat de Nederlandse noordse woelmuizen in dit opzicht minder uniform zijn dan aanvankelijk gedacht (Daan 1965). Zo zijn er duidelijke verschillen in tekening en kleur tussen populaties van Texel, uit Friesland (Fryslân), uit Noord-Holland en uit Zeeland. Tussen de Friese en de Noord-Hollandse is overeenkomst door de aanwezigheid van een zwarte rugstreep bij ongeveer de helft de onderzochte dieren uit beide populaties. Zij verschillen echter van elkaar doordat de Friese dieren vaak een uitgesproken geelbruine kleur hebben, terwijl de Noord-Hollandse meestal grijs getint zijn. De noordse woelmuizen van Texel hebben geen zwart in de rugvacht, maar zijn wel grijs getint. Bij de Zeeuwse dieren ontbreken zowel de zwarte streep als de grijze tint aan de rugzijde, zij zijn eerder rossig bruin. De kleur aan de buikzijde is bij de vier eveneens verschillend. Bij de Friese kan deze warm geelbruin of grijs zijn, een variatie die ook bij de Noord-Hollandse dieren kan optreden. De Texelse hebben echter steeds een grijze onder-

zijde, de Zeeuwse daarentegen een geelbruine. De Nederlandse noordse woelmuis is wat zijn vachtkleur betreft dus polymorf en laat zich daardoor niet zonder meer onder de gemeenschappelijke noemer *arenicola* brengen, althans niet zoals Van Wijngaarden & Zimmermann (1965) hebben voorgesteld.

Daar komt nog bij dat bij deze onderzoeken geen materiaal van de type-lokaliteit bij Lisse is betrokken. De vier (co)type-exemplaren van (*Arvicola*) *arenicola*, aanwezig in de collectie van Naturalis te Leiden zijn voor dit doeleinde niet zeer geschikt. Zij hebben als tentoonstellingsobjecten in het voormalige Rijksmuseum van Natuurlijke Historie door een meer dan zestigjarige blootstelling aan stof en licht veel van hun waarde als wetenschappelijk onderzoeksobject verloren, zoals Jentink (1908) al opmerkte. Wat de vachtkleur van deze dieren betreft vermeldde Jentink dat zowel de rug- als de buikharen blauwachtig waren, die aan de rugzijde met roodbruine en die aan de buikzijde met vuilwitte uiteinden. De ligging van de type-lokaliteit van de door De Sélys Longchamps (1841) beschreven *Arvicola arenicola* bij Lisse is niet bekend. De Sélys vermeldt wat dit betreft niet meer dan dat de soort op “de dijken van Holland verzameld was” (“recueillie dans les digues de la Hollande”). Dijken lagen er toen langs de Lisserpoelpolder, Lisserbroekpolder en voormalige Haarlemmermeer. Ook uit het soortsepitheton *arenicola*, dat “op zand wonend” betekent, vallen geen speciale bijzonderheden over de vindplaats op te maken. De bodem in de omgeving van Lisse bestaat in hoofdzaak uit fijn zand, langs de voormalige Haarlemmermeer uit veen. De dieren, een jong en drie volwassen individuen, werden in 1835 en 1836 verzameld tijdens “Muizenjaren”, toen de landerijen bij Lisse door (woel)muizen verwoest werden. Jentink (1880) heeft nog getracht na te gaan “of deze merkwaardige dieren thans nog in onze nabijheid leven, evenwel tot nu toe zonder resultaat”. In het geval dat de type-lokaliteit niet meer bestaat zouden de noordse woelmuizen in de ca vijf kilometer zuidelijker gelegen

Kagerplassen het eerste als referentie voor "*arenicola*" in aanmerking kunnen komen (van Laar 2014).

Behalve in vachtkleur verschillen de onderzochte populaties ook wat betreft de interorbitale breedte van de schedel. Deze maat betreft de kleinste afstand tussen de randen van de oogkassen en die is bij jonge dieren kleiner dan bij volwassen dieren (Wasilewski 1956). Volgens Daan (1965) is deze bij de Texelse gemiddeld het kleinste, gevolgd door de Friese, daarna de Noord-Hollandse en tenslotte de Zeeuwse dieren. Bij een ander, meer morfometrisch gericht, onderzoek (van den Brink et al. 2011) werden met behulp van tien meetpunten aan de schedel, waaronder de vier die in de hoeken van de oogkassen zijn gelegen, getracht om verschillen in de schedelvorm tussen geografisch gescheiden populaties vast te stellen. Hieruit zou een oplopende mate van onderling verschil blijken bij de noordse woelmuizen uit Zuid-Holland, Zeeland, Texel, Friesland (Fryslân) en de Biesbosch. Het verschil van de noordse woelmuizen uit de Biesbosch ten opzichte van de andere groepen wordt zelfs zo groot geacht dat deze als een aparte, geïsoleerd levende gelegen groep zou moeten worden beschouwd. Bij dit onderzoek werd het materiaal niet opgesplitst naar leeftijdsgroepen om vervolgens alleen de gegevens van de volwassen dieren te gebruiken. Aangezien in dit geval gebruik werd gemaakt van schedels uit de braakballen van uilen, waarvan de herkomst uit geheel verschillende tijden van het jaar kan stammen, zouden in partijen braakballen uit herfst en winter vooral jonge, en in die uit voorjaar en zomer vooral volgroeide dieren overheersend aanwezig kunnen zijn geweest (vergelijk: Wasilewski 1956). Dit kan dan invloed hebben gehad op de uitkomst van het onderzoek.

Ook uit een DNA-microsatellietanalyse bij noordse woelmuizen uit West-Nederland (Leijs et al. 1999, van de Zande et al. 2000) blijkt dat daar genetisch verschillende groepen zijn te onderscheiden. Hierbij laten de Texelse zich duidelijk onderscheiden van die op het vasteland van Noord-Holland (het Guisveld bij

Westzaan, de Polder Zeevang en Waterland), maar de mate waarin zij verschillen is op zich niet groter dan die tussen de vastelandpopulaties onderling (van de Zande et al. 2000). Ook wat betreft taxonomische kenmerken (interorbitale breedte, vachtkleur en staartlengte) neemt hij een aparte positie in (Daan 1965). De vraag is dan of de Texelse noordse woelmuis eerder verwant is met de Friese en/of met de subspecies *stimmingi* uit noord-Duitsland dan met de andere in Nederland voorkomende groepen. Een verschil is wel dat bij de Texelse noordse woelmuizen geen zwarte haarstreep in de rugvacht voorkomt. De Friese populatie werd echter niet in deze genetische onderzoeken betrokken, zodat we niet weten of de Friese en Noord-Hollandse dieren meer met elkaar verwant zijn dan met andere Nederlandse populaties of eventueel met de Noord-Duitse ondersoort *stimmingi*.

De populaties in Zuid-Holland, althans van het voormalige eiland Goeree (Ouddorp) en op het vaste land (de Vlaardingse Vlietlanden), zijn in genetisch opzicht weliswaar verschillend, maar beide wijken sterk van de dieren op het Noord-Hollandse vasteland en Texel af (Leijs et al. 1999). Zij zouden echter met de noordse woelmuizen op Voorne en uit de Biesbosch verwant kunnen zijn omdat zij evenals deze in het oorspronkelijke stroomgebied van de Maas voorkomen. Dit is echter (nog) niet nader onderzocht. Volgens Van de Zande et al. (2000) wijken de noordse woelmuizen uit de Vlaardingse Vlietlanden genetisch het meest van de andere Nederlandse populaties af. Zij veronderstellen dat de Zuid-Hollandse noordse woelmuizen nog in een recent verleden door een genetische bottleneck gegaan zijn.

Zowel uit het tot nu toe verrichte taxonomisch als genetisch onderzoek blijkt dat bepaalde regionale populaties beter dan andere onderzocht zijn. Van sommige zijn thans zowel genetische als taxonomische kenmerken bekend (Texel, het vasteland van Noord-Holland), van andere alleen taxonomische (Friesland, de Biesbosch, Zeeland) of alleen genetische (Goeree, de Vlaardingse Vlietlanden)



Nieuwkoopse Plassen (Zuid-Holland; 2008). Plassengebied met zwak brak water, legakkers, gras- en rietland-vegetaties. Foto: Dick Bekker.

en van enkele in het geheel niets. Vooral de noordse woelmuizen van het vaste land van Overijssel (De Weerribben en De Wieden, de IJssel-monding), het zuidelijk deel van Noord-Holland (het Vechtplassengebied, de Westeinderplassen) en Zuid-Holland (Voorne, de Kagerplassen en omgeving) zijn slecht bekend, terwijl de laatstgenoemde waarschijnlijk het dichtste bij de (co)typen van *Microtus oeconomus arenicola* uit Lisse staan. Voortgezet taxonomisch en genetisch onderzoek naar de mate van verwantschap tussen de Nederlandse regionale populaties zal meer inzicht geven over hun herkomst.

Discussie en conclusies

Bij het beoordelen van de biogeografische betekenis van de fossiele resten van de noordse woelmuis die op veel plaatsen, zowel in Europa als in Azië langs rivieren zijn gevonden, waaronder die langs de Rijn en de

Maas, doet zich het probleem voor dat zij niet altijd in situ zijn aangetroffen. Zo kunnen zij verspoeld zijn en daardoor stroomafwaarts van hun eigenlijke woonplek terecht zijn gekomen. Waar zij in grotten in de rotsbanken van rivierdalen zijn gevonden, kunnen zij oorspronkelijk als prooi-resten van uilen, die er hun broed- en/of roestplaatsen hadden, zijn terechtgekomen. Dit maakt het vooral lastig om de associaties van kleine zoogdierfauna's te reconstrueren, zoals dat ook tegenwoordig nog het geval is als men hiervoor de braakbalanalyses wil gebruiken. Ook weten we niet of deze uilen er permanent of tijdelijk aanwezig waren en wellicht onder winterse omstandigheden met veel sneeuw gedwongen waren om weg te trekken, zeker als het kerkuilen betrof. Trekkende uilen kunnen daarmee prooi-resten van elders hebben aangevoerd. Niettemin mogen we er, gezien hun veelvuldige voorkomen, van uitgaan dat de fossiele vondsten langs de Rijn in Duitsland en Nederland en de Maas in België en Nederland voldoende aan-

wijzing vormen voor de aanwezigheid van de noordse woelmuis in beide rivierdalen, zowel tijdens het Pleistoceen als het Holoceen. In het Rijndal in Duitsland en Nederland zijn resten van noordse woelmuizen bovendien op een aantal plaatsen in situ aangetroffen. Ook voor de skeletresten die in archeologische opgravingen elders in Nederland zijn gevonden mag worden aangenomen dat zij op hun oorspronkelijke plaats liggen. Er is wel verondersteld dat zij afkomstig zouden zijn van recente dieren die zich tussen de fossiele resten hebben ingegraven. Deze mogelijkheid is gezien het recente verspreidingspatroon van de noordse woelmuis, dat het prehistorische vrijwel nergens overlapt, echter niet waarschijnlijk (zie ook: discussie in Zeiler 1998).

Gezien een aantal min of meer recente vondsten uit braakballen kwamen er mogelijk zelfs tot in de eerste helft van de vorige eeuw hier en daar nog noordse woelmuizen voor langs de Maas en de Rijn. Ook het tegenwoordige voorkomen van de noordse woelmuis in drassige oeverlanden met zeggen- en rietvegetaties en ruige graslanden langs een aantal Europese rivieren, zoals de Donau in Slowakije en Hongarije en de Memel (Nemunas) in Litouwen (Balčiauskas et al. 2012), maar ook in Polen, Rusland, Siberië, Alaska en noordwest-Canada, vormt een bewijs dat rivieroeveren een oorspronkelijk biotoop voor de noordse woelmuis vormen. Zowel dit huidige voorkomen langs rivieren, met name ook langs de Donau, als de vele paleontologische vondsten in hun stroomdalen maken het aannemelijk dat de Rijn, de Maas en mogelijk de Elbe en de Weser in het verleden de migratieroutes zijn geweest waarlangs de noordse woelmuis zich tijdens en na de afgelopen glacialen vanuit vergletsjerde gebergten in Midden-Europa naar het Nederlandse laagland hebben verspreid (van Laar 2014). Deze twee of drie hoofdroutes zouden kunnen verklaren waarom het Nederlandse verspreidingsgebied uit geografisch gescheiden delen bestaat: 1. een noordelijk deel met onder andere Texel en de noordzeekust van Friesland en Gronin-

gen, dat bevolkt werd vanuit de Weser en de Elbe; 2. een middendeel dat met de zich zuidwaarts verleggende takken van de Rijn vanuit Noord-Holland tenslotte tot aan de Oude Rijn in Zuid-Holland reikte; en 3. een zuidelijk deel, de benedenrivieren met aansluitend het deltagebied omvattend, dat eerst vooral vanuit de Maas bevolkt werd, later, na haar verdere afbuiging naar het zuidwesten, ook door de Rijn. In hoeverre de Gelderse IJssel een migratieroute tussen de Rijn en noordoost-Nederland (IJsseldelta, Noordwest-Overijssel en Friesland) is geweest is onduidelijk. Langs deze rivier zijn tot nu toe geen fossiele vondsten van de noordse woelmuis bekend geworden. De recente vindplaatsen van de noordse woelmuis in de IJsseldelta (Ramspol en Schokland) sluiten eerder aan bij die langs de Overijsselse en Friese IJsselmeerkust.

Vanuit de mondingsgebieden van de Maas en de Rijn hebben zich waarschijnlijk noordse woelmuizen naar aangrenzende getijdengebieden kunnen verspreiden, zoals blijkt uit archeologische opgravingen uit de periode tussen ca. 4000 jaar voor en ca. 800 jaar na het begin van de jaartelling. Zij liggen binnen de strook perimarien gebied die zich langs delen van de Noord-Hollandse, de Overijsselse en de Friese en Groningse kust uitstreckte en die naarmate de zeespiegel steeg steeds verder landinwaarts kwam te liggen. Bij vloed en andere hoge waterstanden in zee stagneert de afvoer van het water in de rivieren en kunnen tot op vele kilometers afstand van de monding overstromingen optreden, terwijl de grondwaterstand mede fluctueert. Er heersten in het binnenland langs deze kuststrook daardoor drassige zoetwateromstandigheden met wisselende waterstanden (Zagwijn 1968, Hageman 1969, Zonneveld 1971). Met het verder stijgen van de zeespiegel en het gelijktijdig optreden van inklinking van ontgonnen gronden begonnen de bewoners van deze gebieden vanaf de Romeinse tijd en de vroege middeleeuwen met de aanleg van dijken, waarmee er een einde kwam aan deze situatie (Prummel & Heinrich 2005). Thans

zijn de voormalige kwelders veranderd in een polderlandschap met vaste waterpeilen waar de noordse woelmuis niet meer voorkomt. Door de scherpe scheiding tussen de buitendijks gelegen kwelders en de binnendijks gelegen gebieden (polders) werken de perimariene milieuomstandigheden niet ver genoeg meer tot in het binnenland door.

Deze situatie verdween het eerste langs de kust van Groningen, Friesland en de kop van Noord-Holland, vervolgens, na de afsluiting in 1932, langs de Zuiderzee en tenslotte, na het voltooiën van de deltawerken, grotendeels ook uit Zuid-Holland en Zeeland. Ook in de ten oosten daarvan gelegen riviervlakte van Rijn en Maas leidden in de afgelopen twee eeuwen bedijkingen, inpolderingen en andere rigoureuze waterstaatkundige ingrepen tot het verdwijnen van de geschikte habitat van de noordse woelmuis. Hierbij zijn veel buiten de stroomdraad gelegen oevergedeelten en eilanden door bochtafsnijdingen en het uitbaggeren van ondiepten verdwenen en daarmee ook drassige moerasvegetaties en hun geleidelijke overgangen naar natte ruige graslandvegetaties. De effecten van zulke waterstaatkundige ingrepen op de biotoop van de noordse woelmuis zijn nu nog te aanschouwen langs de Donau in Slowakije en Hongarije, waar onder andere op het riviereiland Szigetköz een snel verval van de noordse woelmuisbiotoop is opgetreden door rivieromleidingen en kanalisaties (Rácz et al. 2005). Veranderingen van de waterstand, zowel verlaging (met als gevolg verdroging en verruiging van de vegetatie), als verhoging (ten behoeve van de kweek van dakriet), hebben hier eveneens een funeste uitwerking op de habitat van de noordse woelmuis gehad (Gubányi et al. 2009).

Of er voor de noordse woelmuis in het rivierengebied, na een rijk verleden, eventueel ook een toekomst is weggelegd is de vraag. Daarvoor zou, wellicht naar voorbeelden uit het stroomgebied van de Donau en andere Europese rivieren, de eigenlijke biotoop opnieuw moeten kunnen ontstaan, met vooral hogere waterstanden in het voorjaar

en niet belemmerd door dijken. Oevervegetaties als zeggenvelden, vaak in de vorm van pollen of horsten en rietlanden, overgaand in onbegraasde graslanden met plaatselijk hoge grondwaterstanden zouden dan op een grotere schaal dan nu het geval is, zich langs onze rivieren moeten kunnen ontwikkelen. Kansrijke gebieden hiervoor lijken thans moeilijk aan te wijzen omdat bij de herinrichting van delen van de stroomgebieden van Rijn en Maas als natuurgebied het verwijderen van dijken geen optie is. De fauna in de bestaande uiterwaarden wordt tijdens de tegenwoordige hoge waterstanden meestal weggespoeld en het duurt maanden voor dat zij vanuit hoger gelegen delen weer terugkeert, terwijl juist de zonering van natte naar matig vochtige vegetaties lang natuurlijke rivieroeveren de noordse woelmuis kansen voor permanente vestiging biedt. De uiterwaarden in het tegenwoordige rivierenlandschap bestaan deels uit cultuurland, begroeid met gras en mais, deels uit ruigten. Een voorbeeld van een dergelijk door zomer- en winterdijken ingesloten uiterwaardengebied vormen de Afferdensche en Deetsche Waarden langs de zuidoever van de Waal. Hier komen zeven soorten kleine zoogdieren voor: de bosspitsmuis, de huisspitsmuis (*Crocidura russula*), de aardmuis, de veldmuis, de rosse woelmuis, de bosmuis en de dwergmuis (Wijnhoven et al. 2005). Naast onbegroeide, open terreinen en maisvelden, waar geen kleine zoogdieren werden aangetroffen, leven zij vooral in ruige graslanden en vegetaties van dauwbraam (*Rubus caesius*) en grote brandnetel (*Urtica dioica*). Tijdens hoogwaters komen in deze begroeiingen vrijwel alle kleine zoogdieren om. Alleen in hoger gelegen terreingedeelten kunnen zij overleven, die dan tevens als gebieden functioneren van waaruit herkolonisatie kan plaatsvinden (Wijnhoven et al. 2005). Daarnaast worden bij het beheer van natuurgebieden langs de rivieren veelal runderen en paarden ingezet, hetgeen bij een dichte bezetting niet leidt tot de ontwikkeling van geschikte habitats voor de noordse woelmuis. Dit is mogelijk ook in de

“nieuwe natuur” op Tiengemeten plaatselijk het geval. Op dit eilandje is na de afsluiting van het Haringvliet de frequentie waarmee de rietlanden op de buitendijks gelegen Blanke Slikken onder water liepen sterk afgenomen, hetgeen tot verdroging en verzuuring van het gebied heeft geleid. Daar staan wel nieuwe vestigingskansen voor de noordse woelmuis tegenover, te weten via een open verbinding met enkele oorspronkelijk binnendijks gelegen terreinen (Koelman & Bekker 2011).

Voor het Deltagebied (Bergers et al. 1998, van der Reest et al. 1998) en de Biesbosch (La Haye 2001) zijn al eerder voorstellen gedaan om de noordse woelmuis betere toekomstkansen te bieden. Maar de geïsoleerde ligging van veel van de natuurterreinen waar zich nog noordse woelmuizen bevinden, maakt ze kwetsbaar door veranderingen in de waterstand en andere cultuurtechnische ingrepen, vooral als zij binnendijks in een agrarische omgeving zijn gelegen. In deze omgeving zou dan in de toekomst meer ingezet moeten worden op het aanleggen of op natuurlijke wijze laten ontstaan van ketens van drassige tot droge riet- en graslanden die onder invloed van het buitendijkse waterregime staan. Gebieden waar thans nog mogelijkheden hiervoor aanwezig zijn, zijn behalve het al genoemde eilandje Tiengemeten en de Biesbosch, andere kuststroken langs de Zuid-Hollandse en Zeeuwse wateren. Dergelijke buitendijks gelegen gebieden kunnen, zoals na de uitvoering van de Deltawerken is gebleken, door noordse woelmuizen zwemmend bereikt worden. Voor een blijvende vestiging is het wel van belang om begrazing als beheermaatregel achterwege te laten of tot het uiterste te beperken (Ligtvoet 1992). In tegenstelling tot de andere woelmuissoorten heeft de noordse woelmuis namelijk een voorkeur voor hoge graslandvegetaties (de Jonge & Dienske 1979) en is het daarom beter om deze terreinen af en toe hoog (25-30 cm) dan kort af te maaien (Gubányi et al. 2009). Ook het uitsparen van ca. vijf meter brede stroken in gemaaide graslanden vergroot de overlevings-

kansen voor de noordse woelmuis (Witteveldt 2014). Uitgegroeide graslandvegetaties bieden de noordse woelmuis bovendien zaden als belangrijke voedselbron, zowel in de zomer als voor de aanleg van wintervoorraden.

Voor de Noord-Nederlandse noordse woelmuizen liggen nieuwe mogelijkheden, met name in het IJsselmeergebied, zoals blijkt uit de eertijdse kolonisatie door de noordse woelmuis van de Mokkenbank, een voormalige zandbank in de Zuiderzee (Schreuder 1945). Hier heeft de noordse woelmuis zich tot op de dag van vandaag weten te handhaven. Met de Mokkenbank als voorbeeld (van Laar 2002) zijn er wellicht ook in andere delen van het IJsselmeer mogelijkheden om vergelijkbare riet- en graslanden te laten ontstaan. Wat dit betreft is het interessant om de in ontwikkeling zijnde natuurgebieden, zoals de “vooroevers” voor de kust van Noord-Holland en de “Marker Wadden” te volgen, al liggen de laatste wellicht te ver ten oosten (ca. 20 km) van het bestaande verspreidingsgebied in Noord-Holland om van hieruit door actieve migratie bevolkt te worden.

Meer aansluitend op het historische verspreidingspatroon is het in het mondingsgebied van IJssel en Zwarte Water laten ontstaan van buitendijks gelegen natte rietlanden, overgaande in droge rietlanden en ruige graslanden, vergelijkbaar met die op het vroegere onbedijkte eilandje Ramspol bij het Kamper-eiland (van Schaick & Haverkamp 1939, van Wijngaarden 1969). Hier bieden wellicht de tussen 1995 en 2016 aangelegde zeven eilandjes in het Ketelmeer nieuwe kansen voor de (her)vestiging van de noordse woelmuis in de IJsselmonding. Daarnaast zijn er wellicht ook binnendijks gelegen mogelijkheden in natte graslanden, zoals in de zomerpolders in de delta van de Memel in Litouwen is gebleken (Balčiauskas et al. 2012). Ook de uit agrarische productie genomen natte, verruigde graslanden blijken hier de noordse woelmuis aanzienlijke uitbreidingskansen te kunnen geven (Balčiauskas et al. 2010).

Gezien de verwachting dat de zeespiegel in

de toekomst verder zal stijgen, zullen er steeds zwaardere waterstaatkundige middelen worden ingezet om overstromingen vanuit de rivieren en zee te keren. Hierbij zal de hydrologische basis van de habitat van de Nederlandse noordse woelmuis verder onder druk komen te staan. Echter, gezien zijn biogeografisch unieke positie binnen Europa en als zeer karakteristieke diersoort van de Nederlandse delta mag de Nederlandse noordse woelmuis zowel bij het ontwerp als bij de uitvoering van nieuwe waterstaatkundige ingrepen aanspraak maken op bijzondere aandacht en bescherming.

Dankwoord: Drie anonieme referenten leverden commentaar bij een vorige versie van de tekst. Van hun inbreng is bij de herziening van de tekst dankbaar gebruik gemaakt. Dat geldt ook voor de opmerkingen van Kees Canters, Jan Piet Bekker en Ben Verboom, alle drie redactieleden van Lutra. Zij waren bovendien behulpzaam bij het verkrijgen van lastig toegankelijke literatuur. Het laatste geldt ook voor Nicolas Varanguin en Jean-Baptiste Peyrouse (Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun) en R. (Kuke) Bijlsma (Rijksuniversiteit Groningen) voor wat betreft paleontologische, respectievelijk genetische publicaties. Met betrekking tot de archeozoologische literatuur en ongepubliceerde gegevens over vondsten van noordse woelmuizen in opgravingen, ben ik veel dank verschuldigd aan Wietske Prummel (Rijksuniversiteit Groningen) en Jørn Zeiler (ArcheoBone, Haren, Groningen). Dank ook aan Martijn Oene (Zoogdiervereeniging) die het verspreidingskaartje (figuur 4) maakte en aan Erik Thomassen (redacteur bij Lutra) die de vertaling van de Samenvatting verzorgde.

Literatuur

- Aaris-Sørensen, K. 2009. Diversity and dynamics of the mammalian fauna in Denmark throughout the last glacial-interglacial cycle, 115-0 kyr BP. *Fossils and Strata* 57: 1-59.
- Abbazzi, L., F. Masini, G. Ficcarelli & D. Torre 1998. Arvicolid finds (Rodentia, Mammalia) from the early Galerian of Colle Curti (Umbro-Marchean Apennines, Central Italy). *Acta Zoologica Cracoviensia* 41 (1): 133-142.
- Abramson, N.I. & E.P. Tikhonova 2005. Reevaluation of taxonomic structure of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776, Rodentia, Arvicolidae) from the territory of the former USSR based on evidence from craniometric and molecular data. *Russian Journal of Theriology* 4 (1): 63-73.
- Aigner, J.S. 1978. Important archeological remains from North China. In: F. Ikawa-Smith (ed.), *Early Paleolithic in South and East Asia*: 163-232. Mouton, 's Gravenhage, Nederland / Parijs, Frankrijk.
- Anonymus 2016a. Woelmuizen uit het Pleistoceen. <http://www.geologievanNederland.nl/fossielen/zoogdier-register/woelmuizen-uit-het-pleistoceen>.
- Anonymus 2016b. Fossilvondst *Microtus ratticoides*. <http://www.geologievanNederland.nl/fossilvondst/2555>.
- Baales, M., O. Joris, M. Street, F. Bittmann, B. Weniger & J. Wiethold 2002. Impact of the Late Glacial eruption of the Laacher See volcano, Central Rhineland, Germany. *Quaternary Research* 58: 273-288.
- Baygusheva, V.S., V.V. Titov, A.S. Tesakov, E.V. Syromyatnikova, S.V. Kurshakov, P.D. Frolov 2014. Middle Pleistocene fauna of Veshenskaya (middle Don river, Rostov Region, Russia). In: A.V. Borodin, E.A. Markova & T.V. Strukova (eds). *The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records*: 15-17. Ural Federal University, Ekaterinburg, Rusland.
- Baláz, I. & S. Franová 2013. Biometric values comparison of somatic and cranial features of two *Microtus oeconomus* subspecies. *Folia faunistica Slovaca* 18 (1): 59-66.
- Balciauskas, L. 2014. New mammal species for Latvia, the root vole (*Microtus oeconomus*). *Zoology and Ecology* 24 (3): 187-191.
- Balciauskas, L., L. Balciauskienė & L. Baltrunaite 2010. Root vole, *Microtus oeconomus*, in Lithuania: changes in the distribution range. *Folia Zoologica* 59 (4): 267-277.
- Balciauskas, L., L. Balciauskienė & A. Janonytė 2012. The influence of spring floods on small mammal communities in the Nemunas River Delta, Lithuania. *Biology* 67 (6): 1220-1229.
- Banuls-Cardona, S., J.M. López-García, H.-A. Blain, I.

- Lozano-Fernández & G. Cuenca-Bescós 2014. The end of the Last Glacial Maximum in the Iberian Peninsula characterized by the small-mammal assemblages. *Journal of Iberian Geology* 40 (1): 19-27.
- Bauer, K. 1960. Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). *Bonner Zoologische Beiträge* 11 (2-4): 141-344.
- Bekker, D.L., R.M. Koelman & J.J.A. Dekker 2011. Terreinbeheer en de noordse woelmuis in het Natura 2000-gebied 'Duinen en Lage Land Texel'. Rapportage 2003-2009. Rapport 2010.62. Zoogdiervereniging, Nijmegen, Nederland.
- Bergers, P.J.M., B. van den Bogaard, D.P.E.M. Frissen & W. Nieuwenhuizen 1998. De noordse woelmuis in het Deltagebied: richtlijnen voor beheer en inrichting. Rapport 365. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, Nederland.
- Berendsen, H.J.A. 2004. De vorming van het land. Inleiding in de geologie en de geomorfologie. Van Gorkum. Assen, Nederland.
- Berto, C. & C. Rubinato 2013. The upper Pleistocene mammal record from Caverna degli Orsi (San Dorligo della Valle-Dolina, Trieste, Italy): a faunal complex between eastern and western Europe. *Quaternary International* 284: 7-14.
- Bilton, D.T., P.M. Mirol, S. Mascheretti, K. Fredga, J. Zima & J.B. Seattle 1998. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society London B; Biological Sciences* 265: 1219-1226.
- Boele, J. 2002. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) uit bouwzand in Sliedrecht. *Cranium* 19 (2): 146-148.
- Boonman, M. 1994. De noordse woelmuis in het Utrechtse Vechtplassengebied. *Zoogdier* 5 (4): 34-35.
- Borkenhagen, P. 2011. Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft Schleswig-Holstein, Husum, Duitsland.
- Brinck-Lindroth, G. & F.G.A.M. Smit 2007. The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill, Leiden, Nederland.
- Brunhoff, C., K.E. Galbreath, V.B. Federov, A. Cook & M. Jaarola 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12: 957-968.
- Brunner, G. 1933. Eine präglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Serie B* 71: 303-328. Stuttgart, Duitsland.
- Busschers, F.S. 2008. Unravelling the Rhine: response of a fluvial system to climate change, sea-level oscillation and glaciation. Proefschrift. Vrije Universiteit, Amsterdam, Nederland.
- Calle, P. 2017. Zoogdierkamp onderzoekt muizenpopulatie in Saeftinghe. Muizen van het Verdrongen Land. *Zoogdier* 28 (1): 21-22.
- Carmiggelt, A., F.J. Laarman & J.A. Waas 1998. Het archeozoologisch onderzoek. In: A. Carmiggelt (ed.). Romeinse vondsten van de Scheveningseweg te Den Haag. De dieren- en plantenresten. *Haagse Oudheidkundige Publicaties* 4: 11-37.
- Chaline, J. 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (systématique - biostratigraphie - paléoclimatologie). *Cahiers de paléontologie. Centre National de la Recherche Scientifique, Parijs, Frankrijk*.
- Chaline, J. 1978. Les rongeurs de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais) et leurs implications stratigraphiques et climatiques. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire* 15 (1): 44-46.
- Cordy, J-M. 1991. Palaeoecology of the Late Glacial and early Postglacial of Belgium and neighbouring areas. In: N. Barton, A.J. Roberts & D.A. Roe (eds). *The Late Glacial in north-west Europe: human adaption and environmental change at the end of the Pleistocene*: 40-47. Research Report 77. Council for British Archeology, Londen, VK.
- Cuenca-Bescós, G., L.G. Straus, M. González Morales & J.C. García Pimienta 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Miron Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36: 947-955.
- Cuenca-Bescós, G., J. Rofes, J.M. López-Carcía, H.-A. Blain, R.J. De Marfá, M.A. Galindo-Pellicena, M.L. Bennásar-Serra, M. Melero-Rubio, J.L. Arsuaga, J. M. Bermúdez de Castro & E. Carbonell 2010. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212: 109-119.

- Daan, N. 1965. Geografisch-Oecologische inventarisatie van het voorkomen van *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in Noord-Holland ten Noorden van het Noordzeekanaal en systematische vergelijking van de relictpopulaties in Nederland. Rapport Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, Nederland / Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist, Nederland.
- Daan, N. 1968. De verspreiding van de Noordse woelmuis, *Microtus oeconomus* (Pallas) en enkele andere kleine-zoogdiersoorten in het Hollands Noorderkwartier. De Levende Natuur 71 (6): 121-128.
- de Gans, W. 2007. Quaternary. In: Th.E. Wong, D.A.J. Bates & J. de Jager (eds). Geology of the Netherlands: 173-195. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Amsterdam, Nederland.
- de Jonge, G. & H. Dienske 1979. Habitat and interspecific displacement of small mammals in the Netherlands. Netherlands Journal of Zoology 29 (2): 177-214.
- de Kraker, K. 2010. Noordse woelmuis *Microtus oeconomus*. In: J.P. Bekker, L. Calle, S. Dobbelaar, A. Fortuin, C. Jacobusse & K. de Kraker (red.). Zoogdieren in Zeeland. Zoogdierenfauna van 1989-2008: 134-137. Zoogdierwerkgroep Zeeland / Het Zeeuws Landschap, Middelburg, Nederland.
- de Kraker, K. 2012. Philipsdam & Noordse woelmuis. Verslag van het herfstkamp van de Zoogdierwerkgroep Zeeland 5-7 oktober 2012. Zoogdierwerkgroep Zeeland / Zoogdiervereniging VZZ, Nijmegen, Nederland.
- de Sélvs Longchamps 1841. Note sur le Mus agrestis de Linné. Bulletins de l'Académie royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles 8 (2): 234-237.
- de Vries, H. 1960. Aperçu et nouvelles données sur la répartition géographique de quelques mammifères aux Pays-Bas. Mammalia 24 (2): 273-285.
- de Vries, L. 2004. Luilekkerland aan de kust. De faunaresten van de neolithische nederzetting bij Rijswijk-Ypenburg. Rapportage Archeologische Monumentenzorg 106. Amersfoort, Nederland.
- Dieleman, F. 2010a. De kleine zoogdieren van het strand van de Kaloot nabij Borssele. Cranium 27 (1): 9-17.
- Dieleman, F. 2010b. De Noordzee als vindplaats van kleine zoogdieren. Cranium 27 (2): 43-48.
- Dieleman, F. 2013. Overzicht van strandvondsten en andere kleine zoogdieren langs de Nederlandse stranden: stand van zaken 2013. Afzettingen WTKG 34 (4): 144-172.
- Fahlke, J.M. 2009. Der Austausch der terrestrischen Säugetierfauna an der Pleistozän/Holozän-Grenze in Mitteleuropa. Dissertation. Rheinischen Friedrich-Wiehels-Universität Bonn. Bonn, Duitsland.
- Fernández-García, M., J.M. López-García & C. Lorenzo 2016. Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene-Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia. Comptes Rendus Palevol 15: 707-719.
- Gibbard, P. (ed.) z.j. History of the northwest European rivers during the past three million years. A series of paleogeographical maps illustrating the evolution of the northern European drainage system over the last 3 millions years. Quaternary Palaeoenvironments Group, Cambridge, VK. <https://www.qpg.geog.cam.ac.uk/research/projects/nweurorivers/>
- Gubányi, A., A. Dudich, A. Stollmann & M. Ambras 2009. Distribution and conservation management of the root vole (*Microtus oeconomus*) populations along the Danube in Central Europe (Rodentia: Arvicolinae). Lynx (n.s.) 40: 29-42.
- Hageman, B.P. 1969. Development of the Western part of the Netherlands during the Holocene. Geologie en Mijnbouw 48 (4): 373-388.
- Heinen, M.A. & R. Hoeve 1999. Noordse woelmuis *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). In: A.D. Bode, A.J. Dijkstra, B. Hoekstra, R. Hoeve & R. Zollinger (red.). De Zoogdieren van Overijssel. Voorkomen, verspreiding en ecologie van de in het wild levende zoogdieren: 140-141. Waanders, Zwolle, Nederland.
- Hendrickx, H., J. Van Nieuland & J. Nyssen 2012. Gletsjers van West-Europa ... tijdens de ijstijden. Limburger.nl/mijnboek.
- Herter, K. 1962. Der Temperatursinn der Tiere. Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 295. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, Duitsland.
- Hollander, H. 1991. De noordse woelmuis, *Micro-*

- tus oeconomus arenicola*, in het Deltagebied. Een onderzoek naar de verspreiding, habitat en de rol van isolatie. Verslag Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwniversiteit Wageningen / Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum, Nederland.
- Houttuyn, M. 1761. Natuurlijke Historie of Uitvoerige Beschrijving der Dieren, Planten en Mineraalen, volgens het Samenstel van den Heer Linnaeus. Eerste deels, tweede stuk. Vervolg der Zoogende Dieren. Houttuyn, Amsterdam, Nederland.
- Husson, A.M. 1956. Enige gegevens over het optreden in vroegere jaren van veldmuizenplagen in Nederland. De Zwerfer in Gods vrije natuur 16 (2): 25-27.
- Jancewicz, E., E. Falkowska & M. Ratkiewicz 2015. mtDNA evidence for a local northern latitude Pleistocene refugium for the root vole (*Microtus oeconomus*, Arvicolinae, Rodentia) from eastern Poland. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 53 (4): 331-339.
- Janssen, C. 2009. Steilranden. Geologie van Nederland. Naturalis, Leiden, Nederland. <http://www.geologievanNederland.nl/landschap/landschapsvormen/steilranden>
- Jentink, F.A. 1880. Arvicola ratticeps, eene voor de fauna van Nederland nieuwe soort. Tijdschrift van de Nederlandsche Dierkundige Vereeniging 5: 105-110.
- Jentink, F.A. 1908. On Arvicola arenicola de Sélys. Notes from the Leyden Museum 29 (3-4): 263-266.
- Jonker, N. 1977. Zoogdierenweekend Limmen N.H. De Bosmuis 15: 2-6.
- Jorga, W. 1971. Die südliche Verbreitungsgrenze der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus*, auf dem Gebiet der DDR und Bemerkungen zu deren Grenzpopulationen. Hercynia, Neue Folge, 8: 286-308.
- Kapteijn, K. 2002. De Noordse Woelmuis in Zuid-Kennemerland. Tussen Duin & Dijk 1 (1): 8-9.
- Kiden, P. 2010. De evolutie van de Beneden-Schelde in België en Zuidwest-Nederland na de laatste ijstijd. Belgeo 3: 279-294. <http://belgeo.revues.org/12025>.
- Koelman, R.M. & D.L. Bekker 2011. Voorkomen van de noordse woelmuis op Tiengemetten in de periode 1993-2010. Rapport 2011.51. Zoogdierverseniging, Nijmegen, Nederland.
- Koelman, R.M. & D.L. Bekker 2016. Noordse woelmuis *Microtus oeconomus*. In: S. Broekhuizen, K. Spoelstra, J.B.M. Thissen, K.J. Canters & J.C. Buys (red.). Atlas van de Nederlandse zoogdieren: 127-129. Naturalis Biodiversity Center / EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden, Leiden, Nederland.
- Kuijper, W.J., I.K.A. Verheijen, A. Ramcharan, H. van der Plicht & T. van Kolfschoten 2016. One of the last brown bears (*Ursus arctos*) in the Netherlands (Noordwijk). Lutra 59 (1-2): 49-64.
- Kurtén, B. 2017. Pleistocene Mammals of Europe. Reprint. Routledge, Abingdon Oxon, New York, VS.
- Laarman, F. 1987. In de put zitten... (I). Dierlijke overblijfselen uit een Romeinse waterput. In: E.J. Bilt & D.P. Halfwas (red.). Graven bij Valkenburg II. Het archeologisch onderzoek in 1986: 51-55. Eburon, Delft, Nederland.
- La Haye, M. 2001. Noordse woelmuisen in de Biesbosch. Onderzoek naar het voorkomen van kleine zoogdieren in Nationaal Park de Biesbosch in 2000. Rapport Staatsbosbeheer Regio West-Brabant-Deltagebied, Middelburg, Nederland.
- Lam, H.J. 1965. Plantengeografie. In: J. Landouw, R. van der Wijk, L. Anker, O.H. Blaauw, V.J. Koningsbergen, M.J. Sirks, H.J. Lam & V. Westhoff. Uit de plantenwereld: 239-287. De Haan, Zeist / van Loghum Slaterus, Arnhem, Nederland.
- Lance, E.W. & J.A. Cook 1998. Biogeography of tundra voles (*Microtus oeconomus*) of Beringia and the southern coast of Alaska. Journal of Mammalogy 79 (1): 53-65.
- Leijts, R., R.C. van Apeldoorn & R. Bijlsma 1999. Low genetic differentiation in north-west European populations of the locally endangered root vole, *Microtus oeconomus*. Biological Conservation 87: 39-48.
- Leenaers, H. (red.) 2010. De Bosatlas van Nederland Waterland. Noordhoff Uitgevers, Groningen, Nederland.
- Li, Y.X. & X.X. Xue 2008. The microtine distribution and its environmental significance since the Middle Pleistocene in Zhangping Caves of the Qinling Mountains. Science in China, Series D: Earth Sciences 51 (2): 294-299.
- Ligtvoet, W. 1992. Noordse woelmuis *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). In: S. Broekhuizen, B. Hoekstra,

- V. van Laar, C. Smeenk & J.B.M. Thissen. Atlas van de Nederlandse zoogdieren: 273-280. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, Nederland.
- Linzey, A.V., S. Shar, D. Lkhagvasuren, R. Juškaitis, B. Sheftel, H. Meinig, G. Amori & H. Henttonen 2008. *Microtus oeconomus*: 1-7. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T13451A3968571. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T13451A3968571.en>.
- Maas, P. 1983. Een onderzoek naar het voorkomen van muizen op Walcheren. Staatsbosbeheer, Goes, Nederland.
- MacDonald, S.O. & J.A. Cook 2009. Recent mammals of Alaska. University of Alaska Press, Fairbanks, VS.
- Markova, A.K. 1998. Early Pleistocene small mammal faunas of Eastern Europe. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen 60: 313-326.
- Markova, A.K. 2005. Eastern European rodent (Rodentia, Mammalia) faunas from the Early-Middle Pleistocene transition. Quaternary International 131 (1): 71-77.
- Martinet, J.F. 1778. Katechismus der Natuur. Tweede deel. Allart, Amsterdam, Nederland.
- Mauch Lenardic, J. 2011. First record of the root vole *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) in Croatia - fossil remains from the Late Pleistocene of Vindija Cave. Geologica Croatica 64 (1): 207-212.
- Meijer, W. 1952. Waterland en Zaanstreek. Een beschrijving van het gebied tussen Crommenye en IJsselmeer. Tweede druk. De Torenlaan, Assen, Nederland.
- Ménot, G., E. Bard, F. Rostek, J.W.H. Weijers, E.C. Hopmans, S. Schouten & J.S. Sinninghe Damsté 2006. Early reactivation of European rivers during the Last Deglaciation. Science 313: 1623-1625.
- Mol, D., J. de Vos, R. Bakker, B. van Geel, J. Glimmerveen, H. van der Plicht & K. Post 2008. Kleine encyclopedie van het leven in het Pleistoceen. Mammoeten, neushoorns en andere dieren van de Noordzeebodem. Natuurwetenschap & Techniek / Veen Magazines, Diemen, Nederland.
- Mostert, K. 2014. Wat oude ballen kunnen vertellen. Zoogdier 25 (3): 22-24.
- Mostert, K. & J. Willemsen 2008. Werkatlas verspreiding zoogdieren in Zuid-Holland 2000-2008. Stichting Zoogdierenwerkgroep Zuid-Holland, Delft, Nederland. <http://www.zwgzh.nl/files/WerkatlasZWGZH.pdf>.
- Muséum nationale d'Histoire naturelle 2016. Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN). *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). Campagnol nordique. Histoire et archéologie. http://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/61404/tab/archeo.
- Musser, G.G. & M.D. Carleton 2005. *Microtus oeconomus*. In: D.E. Wilson & D.M. Reeder (eds). Mammal Species of the world - a taxonomic and geographic reference: 1010-1011. Third edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, VS.
- Nadachowski, A. 1989. Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence. Acta Theriologica 34 (2): 37-53.
- Pascal, M., O. Lorvelec & J.-D. Vigne 2006. Invasions biologiques et extinctions. 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France. Belin, Parijs / Quae, Versailles, Frankrijk.
- Pennetta, J.C. & P.T. Handfort 1970. Mammalian and avian remains from possible Bronze Age deposits on Normour, Isles of Scilly. Journal of Zoology 162: 534-540.
- Persat, H. & P. Keith 2011. Biogeographie et historique de la mise en place des peuplements ichtyologiques de France métropolitaine. In: P. Keith, H. Persan, É. Feunteun & J. Allard (eds). Les poissons d'eau douce de France: 37-93. Biotope, Mèze / Muséum national d'Histoire naturelle, Parijs, Frankrijk.
- Popova, L.V. 2004. The micromammal fauna of the Dnieper modern channel alluvium: taphonomic and biostratigraphic implications. Quaternaire 15 (1-2): 233-242.
- Prummel, W. 2007. Dieren op de wierde Englum. In: A. Nieuwhof (ed.). De Leege Wier van Englum. Archeologisch onderzoek in het Reitdiepgebied. Jaarverslagen Vereniging voor Terpenonderzoek 92: 116-159.
- Prummel, W. & D. Heinrich 2005. Archaeological evidence of former occurrence and changes in fishes, amphibians, birds, mammals and mollusks in the Wadden Sea area. Helgoland Marine Research 59 (1): 55-70.
- Pucek, Z. & J. Raczynski 1983. Atlas of Polish mam-

- mals: maps. Polish Scientific Publishers, Warschau, Polen.
- Rácz, G.R., A. Gubányi & A.Vozár 2005. Morphometric differences among root vole (*Muridae: Microtus oeconomus*) populations in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 51 (2): 135-149.
- Raemaekers, D.C.M., Y.I. Aalders, S.M. Beckerman, D.C. Brinkhuizen, I. Devriendt, H. Huisman, M. de Jong, H.M. Molthof, W. Prummel, M.J.L. Th. Niekus & M. van der Wal 2011/2012. The submerged pre-Drouwen TRB settlement site Wetsingermaar, c. 3500 cal. BC (province of Groningen, the Netherlands). *Palaeohistoria* 53/54: 1-24.
- Rausch, R.L. 1963. A review of the distribution of Holarctic recent mammals. In: J.L. Gressitt (ed.). *Pacific Basin Biogeography*: 29-43. Tenth Pacific Science Congress, Honolulu, Hawaii, 1961. Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, VS.
- Reichstein, H. 1970. Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 35 (3): 147-159.
- Reichstein, H. 1972. Ein Nachweis der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) aus dem vorgeschichtlichen Nordwest-Deutschland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 37 (2): 89-101.
- Runhaar, J., P.M.F. Verdonschot & D. Groenendijk 2012. Leefgebiedenplan rivierdalen en afgesloten zeearmen. Provincie Noord-Brabant, 's-Hertogenbosch, Nederland.
- Schäfer, H. 1935. Zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna am Niederrhein. *Die Natur am Niederrhein* 11: 5-11.
- Schreuder, A. 1943. Fossil voles and other mammals (*Desmana*, *Talpa*, *Equus*, etc.) out of well-borings in the Netherlands. *Verhandelingen van het Geologisch-Mijnbouwkundig Genootschap voor Nederland en Koloniën*, Geologische Serie 13: 399-434.
- Schreuder, A. 1945. Verspreiding en voorgeschiedenis der niet algemeene Nederlandsche muizen. *Zoölogische Mededeelingen* 25: 239-284.
- Schreuder, A. 1947. De noordse woelmuis zeldzaam? *De Levende Natuur* 50: 31-32.
- Schiltmans, E.A. 2014. How low can you go? Systematisch (geo)archeologisch onderzoek naar bewoningsresten uit het Mesolithicum in de bodem van de Yangtzehaven-Maasvlakte te Rotterdam. *Grondboor en Hamer* 2014 (4/5): 150-159.
- Sevilla, P., C. Laplana, C. Sesé, J.L. Arsuaga, E. Baquedano, C. Cacho Quesada & L.G. Vega-Toscano 2011. Evidence of the presence of the root vole (*Microtus oeconomus*) in Central Spain during the Late Pleistocene. Poster. International Union for Quaternary Research Congress, Bern, Zwitserland.
- Siivonen, L. 1968. *Nordeuropas daggdjur*. Norstedt & Söners Förlag, Stockholm, Zweden.
- Slot, J. 1966. Geografisch-oecologische inventarisatie van het voorkomen van *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in een gedeelte van Zuid-Holland. Rapport. Rijksuniversiteit Utrecht, Utrecht / Rijks Instituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist, Nederland.
- Slupik, A.A., E.P. Wesselingh, D.F. Mayhew, A.C. Janse, F.E. Dieleman, M. van Strydonck, P. Kiden, A.W. Burger & J.W.F. Reumer 2013. The role of a proto-Schelde River in the genesis of the southwestern Netherlands, inferred from the Quaternary successions and fossils in Moriaanshoofd Borehole (Zeeland, the Netherlands). *Netherlands Journal of Geoscience* 92 (1): 69-86.
- Smith, A.T. & Yan Xie 2013. *Mammals of China*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, VS.
- Storch, G. 1978a. Paläolithische und mesolithische Kleinsäugerfunde (Mammalia) von den Sohlenhaus-Höhlen im Lonetal (Schwäbische Alb). In: W. Taute (ed.). *Das Mesolithikum in Süddeutschland*. Teil 2. Naturwissenschaftliche Untersuchungen. *Tübinger Monographien der Urgeschichte* 5 (2): 133-137.
- Storch, G. 1978b. Kleinsäugerfunde (Mammalia) aus spätpaläolithischen und mesolithischen Kulturschichten der Bettelküche bei Sulzbach-Rosenberg (Oberpfalz). In: W. Taute (ed.). *Das Mesolithikum in Süddeutschland*. Teil 2. Naturwissenschaftliche Untersuchungen. *Tübinger Monographien der Urgeschichte* 5 (2): 139-140.
- Storch, G. 1994. Spätglaziale und holozäne Kleinsäugerfunde aus Abdi-Grabungen in Raum Göttingen (Mammalia: Rodentia, Insectivora, Chiroptera). In: K. Grote. *Die Abris im südlichen*

- Leinebergland bei Göttingen. Teil II, Naturwissenschaftlicher Teil. Veröffentlichungen der Urgeschichtlichen Sammlungen des Landesmuseum zu Hannover 43: 53-69.
- Storch, G. 2004. Late Pleistocene rodent dispersal in the Balkans. In: H.I. Griffiths, B. Krystufek & J.M. Reed (eds). *Balkan Biodiversity: Pattern and Process in the European hotspot*: 135-145. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Nederland.
- Sun, P., X. Zhao, W. Zhu & S. Xu 2005. Effect of burrowing activity of root vole (*Microtus oeconomus* Pallas) on plant diversity in alpine meadow. *Polish Journal of Ecology* 53 (4): 597-602.
- Tast, J. 1982. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1766) - Nordische Wühlmaus, Sumpffmaus. In: J. Niethammer & F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II*: 374-396. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Duitsland.
- ten Dam, H. 1938. Iets over braakballen en hun inhoud. *Amoeba* 17: 184-189
- Terzea, E. 1972. Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de *Microtus nivalis* Martins dans la Pléistocène de Roumanie. *Travaux de l'Institut de spéologie "E. Racovitza"* 11: 271-298.
- Thissen, J.B.M., D.L. Bekker, K. Spreitzer & B. Herzig-Straschil 2015. The distribution of the Pannonic root vole (*Microtus oeconomus mehely* Erik, 1928) in Austria. *Lutra* 58 (1): 3-22.
- Thome, K.N. 1998. Einführung in das Quartär. Das Zeitalter der Gletscher. Springer, Berlin / Heidelberg, Duitsland / New York, VS.
- Toussaint, M. & G. Toussaint 1983. La Paléolithique supérieur final de la caverne du Bois de la Saute (Province de Namur, Belgique). *Bulletin de la Société préhistorique française* 80 (3): 88-93.
- van den Brink, F.H. 1978. Zoogdierengids van alle in ons land en overig Europa voorkomende zoogdieren. Vierde druk. Elsevier, Amsterdam, Nederland / Brussel, België.
- van den Brink, V., D. Bekker & F. Bokma 2011. Estimating population differentiation between isolated root vole (*Microtus oeconomus*) populations in the Netherlands using geometric morphometrics. *Lutra* 54: 111-121.
- van den Broek, E. & J. Jansen 1969. Parasites of animals in the Netherlands. Supplement III: Ecto- and endoparasites of wild mammals. *Bijdragen tot de Dierkunde* 39: 7-10.
- van der Heide, F. 1967. Geografisch-oecologische inventarisatie van het voorkomen van *Microtus oeconomus arenicola* de S.L. in de westelijke gebieden van de Alblasserwaard en Krimpenerwaard en het vaste land van Zuid-Holland tussen Nieuwe Maas en Oude Rijn, ten oosten van Hazerswoude. Rapport. Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist, Nederland.
- van der Reest, P.J., J.P. Bekker, C. de Kraker & G. van Zuylen 1998. De Noordse woelmuis op eilanden in de Deltawateren. Verslag van een inventarisatie op eilanden in Veerse Meer, Grevelingen en Krammer-Volkerak in 1997. Mededeling 44. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Middelburg, Nederland.
- van der Vliet, F. 1993. De Noordse woelmuis in Waterland en de Zaanstreek. Een inventarisatie ten behoeve van beleid en beheer. Mededeling 10. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht, Nederland.
- van der Vliet, F. 2014. Noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola*. In: D. Hoogeboom, W. Ruitenbeek, F. Visbeen & J. Wondergem (red.). *Atlas van de Noord-Hollandse zoogdieren 1989-2014*: 158-161. Landschap Noord-Holland, Heilo / Noordhollandse Zoogdier Studiegroep (NOZOS), Alkmaar, Nederland.
- van de Zande, L., R.C. van Apeldoorn, A.F. Blijdenstein, D. de Jong, W. van Delden & R. Bijlsma 2000. Microsatellite analysis of population structure and genetic differentiation within and between populations of the root vole, *Microtus oeconomus* in the Netherlands. *Molecular Ecology* 9 (10): 1651-1656.
- van Dijk, J., E. Esser & B. Beerenhout 2015. Archeozoologie. In: L.M.B. van der Feijst (ed.). *De nederzetting te Naaldwijk IV. De opgravingscampagne van 2011*: 129-156. Archeologisch Diensten Centrum (ADC) - ArcheoProjecten, Amersfoort, Nederland.
- van Kolfsochten, T. 1985. The Middle Pleistocene (Saalien) and the Late Pleistocene (Weichselian) mammal fauna from Maastricht-Belvédère (Southern Limburg, The Netherlands). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst, Nieuwe Serie*, 39 (1): 45-74.

- van Kolfschoten, T. 1988. The pleistocene mammalian fauna from Zuurland boreholes at Brielle, the Netherlands. Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie 25 (1): 73-86.
- van Kolfschoten, T. 1990. The evolution of the mammal fauna in The Netherlands and middle Rhine area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. Mededelingen Rijks Geologische Dienst 43 (3): 1-69.
- van Kolfschoten, T. 1994. Smaller mammals (Insectivora and Rodentia) from the early Mesolithic site of Bedburg-Königshoven, Germany. Contributions to Tertiary and Quaternary Geology 31 (1): 15-28.
- van Kolfschoten, T. 2002. Die Kleinsäugerfauna. In: M. Street (ed.). Plaidter Hummerich, an early Weichselian Middle Palaeolithic site in the Central Rhineland, Germany. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums 45: 8-12.
- van Laar, V. 1969. Kleine zoogdieren in een Texels binnenduigebied. De Levende Natuur 72: 171-178, 208-216.
- van Laar, V. 1981. The Wadden Sea as a zoogeographical barrier to the dispersal of terrestrial mammals. In: C.J. Smit, J. den Hollander, W.K.R.E. van Wingerden & W.J. Wolff (eds). Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea area: 231-266. Final report of the section "Terrestrial Fauna" of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden, Nederland.
- van Laar, V. 2002. De Noordse woelmuis en het ruime sop. Natura 99 (3): 82-83.
- van Laar, V. 2014. De Nederlandse noordse woelmuis nader beschouwd. In: D. Hoogeboom, W. Ruitenbeek, F. Visbeen & J. Wondergem (red.). Atlas van de Noord-Hollandse zoogdieren 1989-2014: 94-97. Landschap Noord-Holland, Heiloo / Noord-Hollandse Zoogdier Studiegroep (NOZOS), Alkmaar, Nederland.
- van Schaick, J.I. & J. Haverkamp 1939. 't Kampereiland. Kok, Kampen, Nederland.
- van Wijngaarden, A. 1961. De zoogdierfauna van Goeree-Overflakkee. Jaarboek van het Wetenschappelijk Genootschap Goeree-Overflakkee 1961: 93-99.
- van Wijngaarden, A. 1967. Rapport over de verspreiding van de Noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola* de Sélys Longchamps 1841 in Nederland. Rapport. Rijks Instituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist, Nederland.
- van Wijngaarden, A. 1969. De Noordse woelmuis, *Microtus oeconomus* Pall. in Nederland. Rapport Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist, Nederland.
- van Wijngaarden, A. & K. Zimmermann 1965. Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus arenicola* (de Sélys-Longchamps, 1841). Zeitschrift für Säugetierkunde 30: 129-136.
- van Winkel, J. 1962. Ransuilen in de Limburgse Kempen. De Wielewaal 28: 106-109.
- van Zinderen Bakker, E.M. 1947. De West-Nederlandsche veenplassen. Een geologische, historische en biologische landschapsbeschrijving van het water- en moerasland. Allert de Lange, Amsterdam, Nederland.
- Vos, P.C., J. Bazelmans, H.J.T. Weerts & M.J. van der Meulen (red.) 2011. Atlas van Nederland in het Holoceen. Prometheus / Bert Bakker, Amsterdam, Nederland.
- Wasilewski, W. 1956. Untersuchungen über die Veränderlichkeit des *Microtus oeconomus* Pall. im Bialowieza-Nationalpark. Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, sectio C, 9: 355-386.
- Wijnhoven, S., G. van der Velde, R.S.E.W. Leuven & A.J.M. Smits 2005. Flooding ecology of voles, mice and shrews: the importance of geomorphological and vegetational heterogeneity in river floodplains. Acta Theriologica 50 (4): 453-472.
- Witte van den Bosch, R. & D. Bekker 2009. Geschiedenis en toekomst van de noordse woelmuis. Verdwijnt de oer-Hollandse lemming? Zoogdier 20 (4): 3-7.
- Witteveldt, M. 2014. Biotoopvoorkoor noordse woelmuis. In: D. Hoogeboom, W. Ruitenbeek, F. Visbeen & J. Wondergem (red.). Atlas van de Noord-Hollandse zoogdieren 1989-2014: 160-161. Landschap Noord-Holland, Heiloo / Noord-Hollandse Zoogdier Studiegroep (NOZOS), Alkmaar, Nederland.
- Woldstedt, P. 1956. Die Geschichte des Flussnetzes in Norddeutschland und angrenzenden Gebieten. Eiszeitalter und Gegenwart 7 (1): 5-12.

- IJzereef, G.F. 1981. Bronze age animal bones from Bovenkarspel. The excavation at Het Valkje. Nederlandse Oudheden 10: 1-228. Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek, Amersfoort, Nederland.
- Yalden, D. 1999. The history of British mammals. T. & A.D. Poyser, Londen, VK.
- Zagwijn, W.H. 1986. Nederland in het Holoceen. Rijks Geologische Dienst, Haarlem / Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage, Nederland.
- Zagwijn, W.H., D.J. Beets, M. van den Berg, H.M. Monstrans & P. van Rooijen 1985. Atlas van Nederland. Deel 13. Geologie. Staatsdrukkerij- en Uitgeversbedrijf, 's-Gravenhage, Nederland.
- Zeiler, J.T. 1997. Offers en slachtoffers. Faunaresten uit de Fortunatempel te Nijmegen (2e eeuw n. Chr.). Paleo-Aktueel 8: 105-107.
- Zeiler, J.T. 1998. Kleine knagers in het Neolithicum. Resten van woelmuizen als informatiebron bij landschapsreconstructies. Paleo-Aktueel 9: 27-29.
- Zeiler, J.T. 2006. Background fauna: small mammals, amphibians and reptiles. In: J.P. Louwe Kooijmans & P.F.B. Jongste (eds). Schipluiden, a Neolithic settlement on the Dutch North Sea coast, c. 3500 cal. BC. *Analecta Praehistoria Leidensia* 37/38: 443-448. Leiden University Press. Leiden, Nederland.
- Zeiler, J.T. & D. Brinkhuizen 2012. The faunal remains. In: B.I. Smit, O. Brinkkemper, J.P. Kleijne, R.C.G.M. Lauwerier & E.M. Theunissen (eds). A Kaleidoscope of Gathering at Keinsmerbrug (the Netherlands). Late Neolithic Behavioural Variability in a Dynamic Landscape. Nederlandse Archeologische Rapporten 43: 131-147.
- Zeiler, J.T., D.C. Brinkhuizen & D.L. Bekker 2007. Niet bij vee alleen. Archeozoologisch onderzoek van de Vroege Bronstijdvindplaats Hoep Noord te Schagen. Rapport 54: 1-25. *ArcheoBone*, Leeuwarden, Nederland.
- Zeiler, J.T., D.C. Brinkhuizen, D.L. Bekker & A. Verbaas 2014. Fauna. In: J.M. Moree & M.M. Sier. Twintig meter diep! Mesolithicum in de Yangtzehaven-Maasvlakte te Rotterdam. Landschapsonwikkeling en bewoning in het Vroeg Holoceen: 201-221. *BOORrapporten* 523. Bureau Oudheidkundig Onderzoek Rotterdam, Rotterdam, Nederland.
- Zimmermann, K. 1942. Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* (Pallas). *Archiv für Naturgeschichte*, Neue Folge, 11 (2): 174-197.
- Zonneveld, J.I.S. 1971. Tussen de bergen en de zee. De wordingsgeschiedenis der Lage Landen. Tweede herziene druk. A. Oosthoek's Uitgeversmaatschappij N.V., Utrecht, Nederland.
- Zoogdiervereniging 2016. Verspreidingsatlas Zoogdieren. *Microtus oeconomus* (de Sélys-Longchamps, 1841) - Noordse woelmuis. <https://www.verspreidingsatlas.nl/8496136>

Samenvatting

Op basis van het vroegere en huidige voorkomen van de noordse woelmuis is geprobeerd om van deze soort de postglaciale kolonisatiewegen in West-Europa te reconstrueren, in het bijzonder die welke naar Nederland voerden. Uitgangspunt hierbij is (zijn) de kleinere voorganger(s) van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus ratticepoides*, *Microtus oeconomus epiratticeps* en *Microtus oeconomus paroperarius*), waarvan de verspreidingsgebieden in/of langs gebergteketens zuidelijk van het tegenwoordige areaal lagen. Hier bewoonde hij waarschijnlijk alpiene graslanden. Tijdens het Saalien en het latere Weichselien vormden zich in deze gebergten grote gletsjergebieden met ten zuiden, respectievelijk ten noorden ervan vlakten met permafrost-bodems. In het voorjaar en het begin van de zomer ontstonden vanuit de gletsjers grote smeltwaterstromen, die hun weg door de permafrost-gebieden baanden en daarbij ter weerszijden brede vlakten overstroonden. Mede door het dan eveneens ontdooide bovenste laagje van de bevroren bodems ontstonden er drassige milieuomstandigheden, maar tevens levensmogelijkheden voor plantengroei en dierenleven in deze zogenaamde actieve laag. Deze arctische graslanden tonen in vegetatiestructuur overeenkomst met alpiene graslanden, zodat er voor de noordse woelmuis mogelijkheden ontstonden om een overstap te maken. Waarschijnlijk was hij inmiddels naar een meer modernere vorm geëvolueerd die door zijn toegenomen grootte en voorkeur voor een lage bodemtempera-

tuur (25,4 °C) aangepast was geraakt voor een jaarrond leven in de toendra's. Hierbij gingen noordse woelmuizen per oorsprongsgebergte door verschillende 'bottlenecks', waardoor er genetisch van elkaar verschillende groepen ontstonden. Deze zijn in enkele gevallen ook als aparte ondersoorten beschreven. Vervolgens boden de vaak honderden tot duizenden kilometers lange rivierlopen de gelegenheid om vanuit de gebergten tot in de aan zee gelegen mondingsgebieden te migreren. Deze veronderstelde migratieroutes bleven ook in de daaropvolgende Weichselien in stand. De noordse woelmuizen in Noord-Nederland volgden mogelijk zowel smeltwaterstromen vanuit de zich terugtrekkende ijskap in Denemarken en Noord-Duitsland als de Elbe en Weser, op weg naar het noordelijk kustgebied van de provincies Groningen, Friesland en Noord-Holland, inclusief het waddeneiland Texel. Door de aanleg van dijken is hier de invloed van de getijden op het zoete water in riviermondingen teruggedrongen waardoor de perimariene omstandigheden en daarmee de noordse woelmuizen, zijn verdwenen. Via de Rijn en de Maas bereiken noordse woelmuizen vanuit Midden-Europa het mondingsgebied van deze rivieren, waar zij tot op de dag van vandaag weten te overleven. Hierin spelen eb- en vloedbewegingen, stroming en opstuwing van het water door de wind een doorslaggevende rol: het houdt een waterdynamiek in stand die in het voorjaar drassige oeverlanden doet ontstaan en een vergelijkbaar effect heeft als de overstromingen langs smeltwater-rivieren. Langs de beneden- en middenlopen van de Maas en de Rijn zijn dergelijke natuurlijke milieuomstandigheden in de vorige eeuw door waterstaatkundige ingrepen uitgebannen, waardoor mogelijke laatste populaties van de noordse woelmuis, zoals aan de Niederrhein in Duitsland en aan de Maas in Noord-Brabant in Nederland, zijn verdwenen. Tegenwoordig komen deze situaties alleen nog langs de Donau in Slowakije en Hongarije voor, een rivier die in hetzelfde gebied als de Rijn ontspringt, hetgeen tevens de genetische verwantschap tussen beide groepen

noordse woelmuizen verklaart.

Binnen Nederland verspreidde de noordse woelmuis zich gedurende het Holocene verder landinwaarts naar getijdengebieden langs de Noordzeekust en binnen de Almere-lagune, een uitgestrekt gebied dat op de plaats van het huidige IJsselmeer was gelegen. Hierbinnen waren het vooral de perimariene gebieden waar de noordse woelmuis geschikte leefomstandigheden vond in riet- en zeggenvegetaties, zowel in riviermondingen als in de meer stroomopwaarts gelegen oevervegetaties. Zowel door aanvankelijk natuurlijke, als door latere, sinds de middeleeuwen door de mens veroorzaakte, veranderingen in de geofysische omstandigheden traden er verschuivingen op binnen het verspreidingsgebied. Hierdoor leeft de noordse woelmuis thans in vijf van elkaar gescheiden gelegen gebieden. Mogelijk gaat het hierbij om populaties uit drie verschillende herkomstgebieden: de Weser en/of de Elbe (het eiland Texel), de Rijn (Midden-Nederland) en de Maas (Zuid-Nederland). Er lijken zowel in genetisch als morfologisch opzicht relatief grote verschillen te bestaan tussen de noordse woelmuizen uit noord-, midden- en zuidwest-Nederland. Nader onderzoek kan uitwijzen of deze samenhangen met de bovengenoemde verschillende herkomstgebieden en koloniseringsroutes.

Mocht dit zo zijn, dan roept dit, gezien de ligging van de typelokaliteit bij Lisse in Zuid-Holland, dat wil zeggen, in het stroomgebied van de Rijn, de vraag op of de subspecifieke benoeming *arenicola*, uitsluitend gebaseerd op verschillen in de vachtkleur in vergelijking met de Duitse en Hongaarse ondersoorten *stimmingi* en *mehelyi*, op alle Nederlandse noordse woelmuizen van toepassing kan zijn. De in Nederland gescheiden levende regionale populaties vertonen trouwens wat de vachtkleur betreft zoveel onderlinge verschillen dat zij zich niet onder deze ene noemer laten onderbrengen. Uitgebreider onderzoek naar de morfologische en genetische verschillen zou hierop meer licht kunnen werpen en ook de herkomst van de verschillende populaties beter kunnen verklaren.

Met het verdwijnen van de gletsjers in het zuiden en van het landijs in het noorden verdwenen ook de noordse woelmuizen uit deze gebieden, althans in Zuid-Europa (Spanje, Frankrijk) en West-Europa (Groot-Brittannië, de toen drooggevallen zuidelijke Noordzee, Noordoost-Nederland, België, Zuid- en Midden-Duitsland, Denemarken), ook de noordse woelmuizen uit deze gebieden. In het Noord-Europese (Zuid-Noorse en Zweedse), Oost-Europese, Aziatische en Noord-Amerikaanse deel van zijn verspreidingsgebied, waar ook nu nog grote smeltwaterrivieren door gebieden met continue of discontinue permafrost stromen, zijn thans nog vergelijkbare omstandigheden als tijdens de ijstijden voor de noordse woelmuis aanwezig en komt hij nog in grote aaneengesloten gebieden voor. Elders, met name in West-, Midden- en Noord-Europa, kon de soort zich alleen handhaven waar drassige zeggen- en rietvegetaties dankzij hoge grondwaterstanden en overstromingen in het voorjaar en begin van de zomer voorkomen, waarmee het koele voorkeursmilieu van de noordse woelmuis in stand is gebleven.

In Nederland verspreidde de noordse woelmuis zich vanaf het begin van het Holocene verder landinwaarts langs kustgebieden waar in getijdengebieden op de grens van zee- en zoetwater primariene omstandigheden waren ontstaan. Deze omstandigheden deden zich met name voor langs de kustgebieden van de Almere-lagune, in het noordoosten langs de

Waddenzee, langs de latere Zuiderzee, in Holland en Zeeland en stroomopwaarts langs de Maas. Door de voortgaande stijging van de zeespiegel verschoven deze gebieden in de loop der eeuwen steeds verder langs de grote rivieren landinwaarts, hetgeen vanaf de 15de eeuw bijvoorbeeld leidde tot het ontstaan van het zoetwatergetijdengebied de Biesbosch. Aan deze natuurlijke, landschappelijke ontwikkelingen is vanaf de Romeinse tijd door de mens getracht een andere wending te geven door zowel langs de zeekusten als in de riviervlakten dijken op te werpen. Dergelijke barrières tasten echter de primariene omstandigheden aan, een basissenmerk van de habitat van de Nederlandse noordse woelmuis. Gezien de verwachting dat de zeespiegel in de toekomst steeds verder zal stijgen, zullen er steeds zwaardere waterstaatkundige middelen worden ingezet om overstromingen vanuit de rivieren en zee te keren. Hierbij zal de habitat van de Nederlandse noordse woelmuis verder onder druk komen te staan. Echter, gezien zijn biogeografisch unieke positie binnen Europa en als zeer karakteristieke diersoort van de Nederlandse delta mag hij zowel bij het ontwerp als bij de uitvoering van nieuwe waterstaatkundige ingrepen aanspraak maken op bijzondere aandacht en bescherming.

Ontvangen: 13 maart 2017

Geaccepteerd: 23 april 2018