

LUTRA

Volume *Deel* 61 - Number *Nummer* 2 – December 2018

Contents *Inhoud*

Editorial *Redactioneel*

- 215 **Year(s) of the wolf: no doubt about it!**
Koen Van Den Berge

Research Papers *Artikelen*

- 219 **Herkomst en verspreidingsgeschiedenis van de noordse woelmuis (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)) in West-Europa, in het bijzonder in Nederland**
Vincent van Laar
- 269 **Mollen (*Talpa europaea*) in wegbermen: een vooronderzoek in bermstroken in het agrarisch gebied van Zeeland**
Jan Piet Bekker & Jasja J.A. Dekker
- 283 **3D bone analysis for improving species identification: a case study on scapulae of selected small toothed whales occurring along the Dutch coast**
Sebastiaan de Vriend, Sjors Heijboer, Dick S.J. Groenenberg, Bram Langeveld & Barbara Gravendeel
- 297 **Wat horen vleermuizen van door mensen geproduceerde geluiden?**
Reinier G. Meijer, Jacob P. Dwarshuis & Klaas R. Piening
- 321 **Some remarkable bone disorders in digits of a roe deer (*Capreolus capreolus*)**
Jan Piet Bekker

Index

- 329 **Contents of Volume 61 (2018)**

Printed by Veldhuis Media BV, Raalte
Layout by Image Realize, New Zealand

ISSN 0024-7634



Year(s) of the wolf: no doubt about it!

In last December's editorial of *Lutra*, La Haye & Verboom (2017) forcefully argued the case for declaring 2017 as the year of the wolf in the Netherlands. After several years when wolves had occasionally been spotted in the country, reliable observations of wild wolves showed a clear increase in 2017. It was considered inevitable that, sooner or later, wolves would disperse into the Netherlands and that it would become an extension of their natural range. In 2000, wolf pups were born in Germany for the first time in about 150 years (following their earlier dispersion from Poland), and a steady westward recolonisation and dispersion have been observed since then. Seventeen years later, La Haye & Verboom (2017) judged it as safe to state that wild wolves have once again become part of the Dutch mammalian fauna.

However, it looks like Flanders, the northern part of federal Belgium, is doing even better. In October 2017, Naya, a she-wolf who was radio-collared with a GPS transmitter by Norman Stier of the Technical University of Dresden travelled all the way from Mecklenburg-Vorpommern in Germany to the very north of the Netherlands and then headed due south all the way to the vast military areas in the Flemish province of Limburg, where she arrived on 3 January 2018. After being on transmigration for over 600 km during more than two and a half months, it soon became obvious that Naya had decided to settle in the

vast military areas in the Flemish province of Limburg.

In March 2018 a ten month old male wolf arrived in the same region, but was killed by traffic a few days later. Only five months later, on the 3rd of August, another potential partner appeared in Naya's home range. In the first weeks after his arrival, some sheep were killed (the voltage of the electric wire nets that were there to protect them dropped as a result of low humidity in the soil because of last summer's drought), but soon also 'August' appeared to focus on wild prey, just as Naya was doing. This was a nearly ideal situation: nature with wolves and livestock grazing grounds without wolves.

So, in Flanders we do have not only a real settlement of a first wolf, but even of a pair of wolves – and so we can expect a first nest of young in spring 2019. In the meantime, within a short period the Flemish government, established a 'wolfplan' (Everaert et al. 2018) with the aim of increasing as much public support as possible for this very new situation and assuaging the concerns of livestock owners.

One might have expected the settlement of wolves in Belgium to have first occurred in Wallonia, in the southern part of the country, a less inhabited area with more vast forests and open landscapes that are directly con-

nected with a similar vast area in northern France. A first video recording of a wild wolf was made in 2011 in Gédinne (province of Namur) and broadcast on Flemish television, but since then not much has been heard about wolves in this region. Indeed, the northward spread of the French-Italian wolf population is actively being limited in France in response to local public antipathy, which is largely due to inappropriate handling of damage risk in sheep farming. We should do well to learn from this lesson and not make the same mistakes, being the clear advice of Michel Meuret (INRA, France – the French National Institute for Agricultural Research), who is in charge of studying coadaptation between predators (such as wolves) and humans.

In the meantime, in July 2018 another wolf was camera trapped in the Walloon province of Liège (Luik) and based on DNA-typing of some excrement samples its origin was traced back to Germany, just like some material collected in 2016 (but only analysed in 2018) from a sheep carcass in the province of Luxembourg.

So, La Haye & Verboom's prediction of last year that 'maybe 2018 will prove to be an even better year of the wolf' certainly became true for Belgium and particularly for Flanders – apart from the ongoing increase of observations in the Netherlands.

The reappearance of a large carnivore such as the wolf is great news for nature conservationists in general and, especially, for mammalogists: not least because of the crucial role of the wolf as a top predator, a role that has been unoccupied in the low lands in recent times. However, for some years the future development of wolves in Europe has been much debated, especially because of the pressure of complaints about the damage they cause to domestic livestock. Besides the concerns of (sheep) farmers, FACE, the Federation of Associations for Hunting and Conservation



'Naya', 4 September 2018. Photo: INBO.

of the EU is challenging the strong protection status that the European Habitats Directive offers wolves.

Despite intensive lobbying for more possibilities to legally kill wolves, the EU very recently decided to relax the rules on reimbursing farmers for wolf (and other large carnivores) damage, hoping that this will lessen the need for farmers to kill these species. Under the new arrangement, member states will also be able to fully compensate for putting appropriate preventive measures in place. So, from now on there is some more hope that the wolf will re-establish normal population structures in Europe in the coming years: 2018 as year of the wolf also from that point of view.

These developments clearly pose new challenges to mammalogists, especially given the public attention that the wolf attracts, and demonstrate once again that studying – observing,

analysing and discussing – mammal species in their ecosystem is of great importance: in order to protect them, as well as to handle conflicts of interest in the best possible manner.

The study of mammals and improving our knowledge about them are once again the driving forces behind this new issue of *Lutra*. While the species studied in this issue are perhaps less headline-grabbing than wolves it, nonetheless, covers a wide range of interesting mammal topics: the origin and history of the distribution of the root vole, the presence of moles in road verges, a morphological determination of small toothed whales, on bats' hearing, and bone disorders of a roe deer. Scientific knowledge on mammalian biology and ecology is the result of steady efforts and researchers' passionate engagement in developing new findings or putting together pieces of a puzzle, whether small detailed aspects or looking for global patterns.

We trust that this issue makes another important contribution to this process.

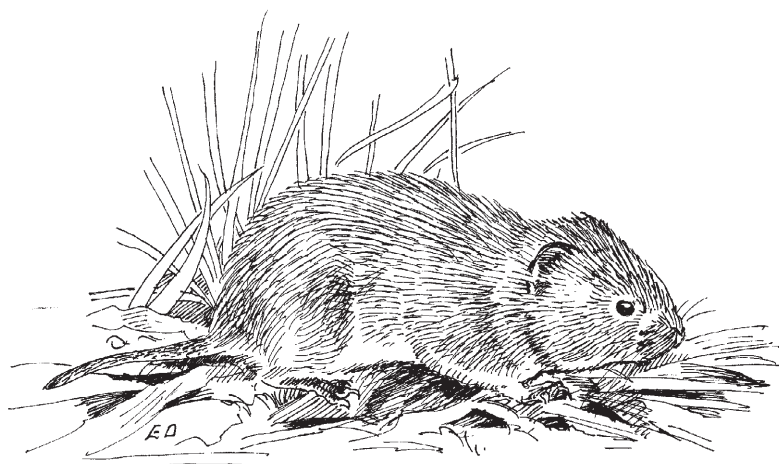
Koen Van Den Berge

References

- Everaert, J., D. Gorissen, K. Van Den Berge, J. Gouw, J. Mergeay, C. Geeraerts, A. Van Herzele, M.-L. Vanwanseele, B. D'hondt & K. Driesen 2018. *Wolvenplan Vlaanderen. Versie 7 augustus 2018. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (70)*. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel, Belgium. doi: [org/10.21436/inbor.15109973](https://doi.org/10.21436/inbor.15109973)
- La Haye, M. & B. Verboom 2017. Year of the serotine or year of the wolf? *Lutra* 60 (2): 69-71.

Last spring, Maurice Lahaye left the editorial board of Lutra. The Board would like to thank him for his steady input and serious involvement in the five years that he was an editor of Lutra. His spontaneous, prompt and direct comments on the manuscripts Lutra received were sometimes provoking and challenging but always clearly formulated. We wish Maurice good luck, particularly in the forthcoming defence of his PhD thesis on the ins and outs of the reintroduction of the common hamster (Cricetus cricetus) in the Dutch province of Limburg.

The Editorial Board



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 gebergtekets, 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 & Raczynski (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).

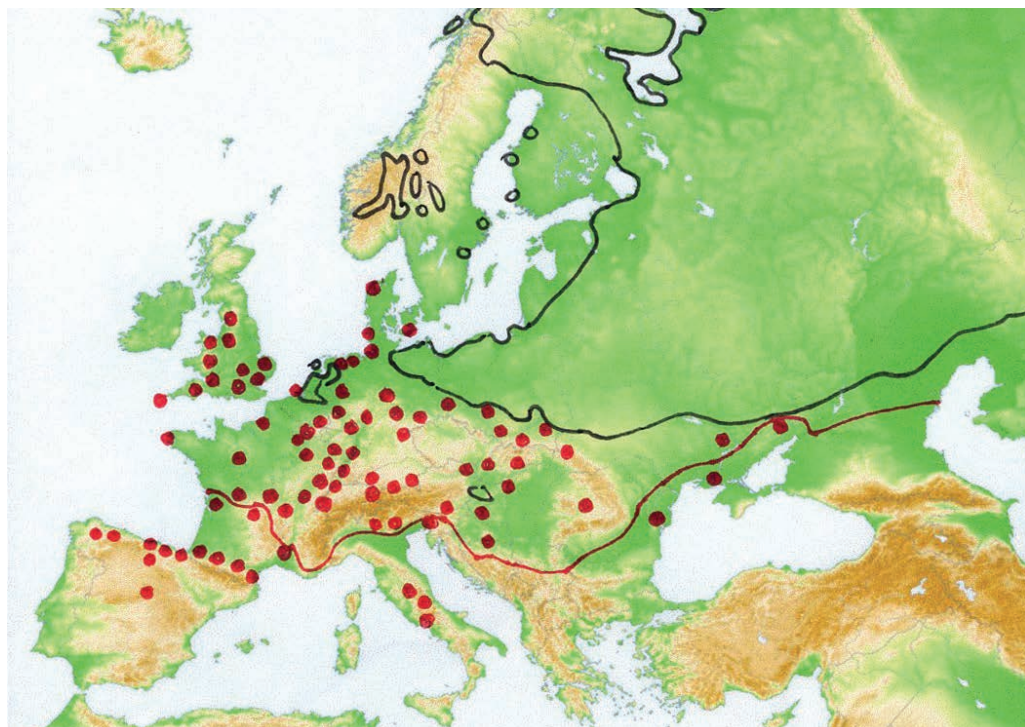
Een kenmerkende fysiologische aanpassing van de noordse woelmuis aan dit koude milieu is, zoals is gebleken uit laboratoriumproeven, zijn voorkeur voor een relatief lage bodemtemperatuur (Herter 1962, van Laar 1969). Die bedraagt ongeveer 25,4 °C, terwijl hij bij de aardmuis in de buurt van de 30,9 °C 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 omlind) 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 (Rác 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 Nagyarsányberg 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 vulkaanassen 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 rietvegetaties 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).

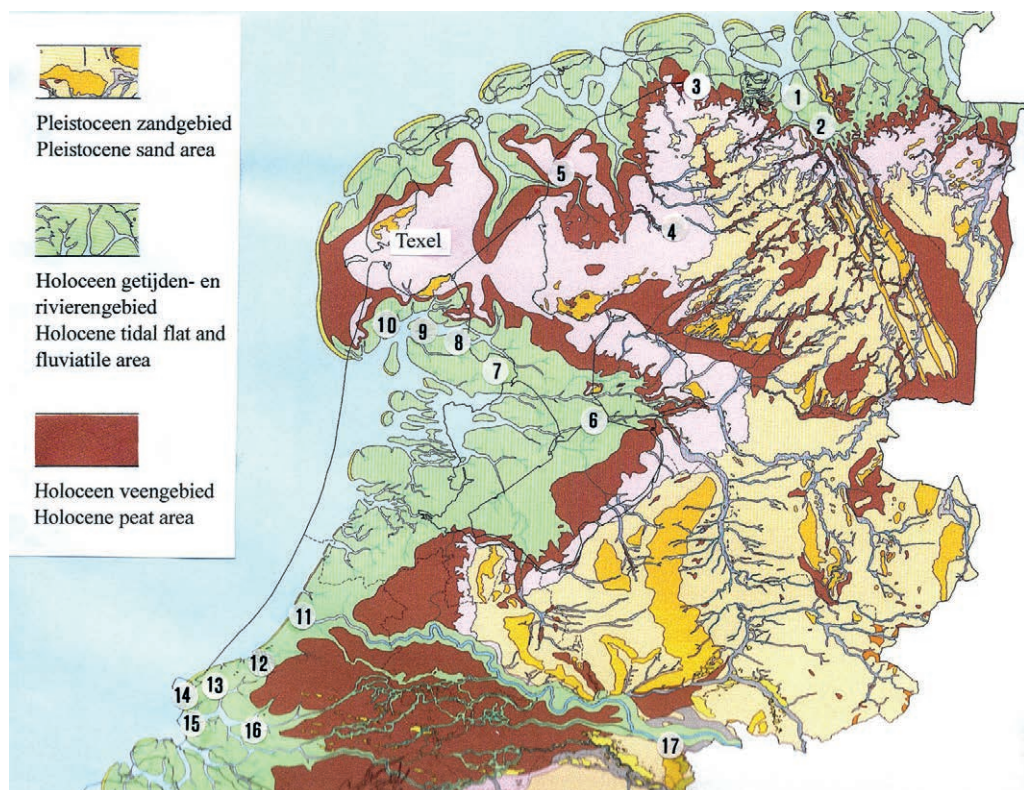
In Nederland zijn resten uit archeologische opgravingen uit de toenmalige kweldergebieden langs de Groningse en Friese kust bekend. Dit uitgestrekte kweldergebied lag langs de noordzijde van een hooggelegen rug van pleistoceen materiaal, waarvan ook Texel, Wieringen en Gaasterland deel uitmaakten (figuur 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 Wijnaldum-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 kweldergebied. 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 smeltwaterrievieren 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 bereiken 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 oeervegetaties 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 verbidingszone. 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 woelmuizen 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 woelmuizen 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 woelmuizen 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, Ligetvoet 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 zeekusten en

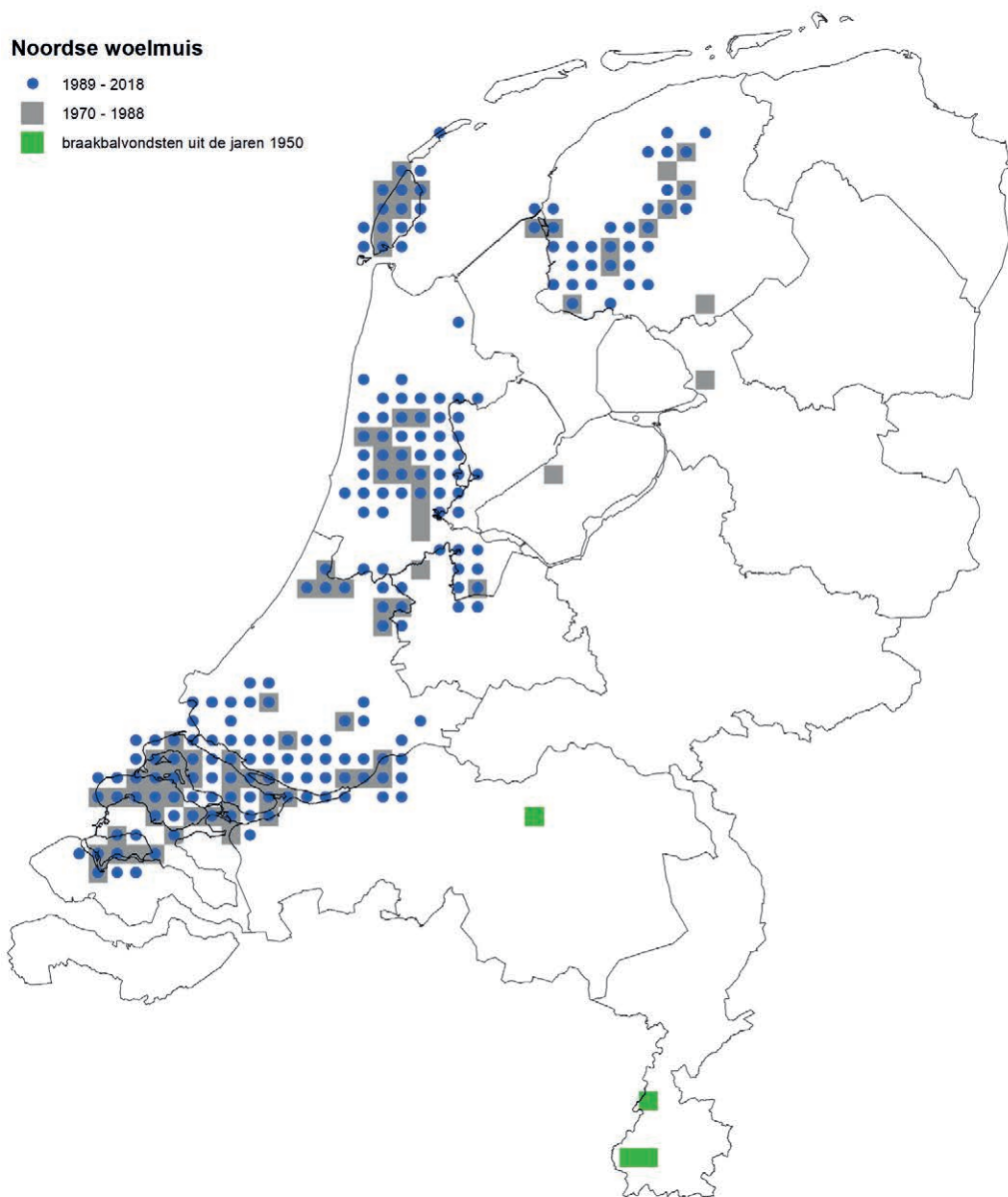
het wijzigen van de grondwaterstanden door ontwateringen en inpolderingen. Hiermee zijn ook de onbedijkte riviervlakten met hun natuurlijke waterstandswisselingen als habitat voor de noordse woelmuis verdwenen en uiteindelijk alleen de mondingsgebieden met hun perimariene omstandigheden als woongebied 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 smeltwaterrijven. Hierdoor is de noordse woelmuis al van af het begin van zijn verspreidingsgeschiedenis 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 (NDFP); 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 (NDFP); 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 lichaamsuitsteeksels, 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 rotswallen 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, verzuigde 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 Tiengemeten 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. Biogéographie et historique de la mise en place des peuplements ichtyologiques de France métropolitaine. In: P. Keith, H. Persat, 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 Leegte 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. Verdonchot & 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 mehelyi* 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 Kolfshoten, 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.
- Zoogdiervereiniging 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



Mollen (*Talpa europaea*) in wegbermen: een vooronderzoek in bermstroken in het agrarisch gebied van Zeeland

Jan Piet Bekker¹ & Jasja J.A. Dekker²

¹ Zwanenlaan 10, NL-4351 RX Veere, the Netherlands, e-mail: jpbekker@zeelandnet.nl

² Enkhuizenstraat 26, NL-6843 WZ Arnhem, the Netherlands

Abstract: *Common moles (Talpa europaea) in road verges; a preliminary survey in roadside plots in the agricultural area of Zeeland.*

In this study, we investigated the functions of road verges for common moles (*Talpa europaea*). We studied the relations between the density of mole-hills and (1) the width of roadside plots, (2) the type of hinterland (grassland, arable field, forest, built-up area), and (3) the main food sources, i.e. earthworms and other invertebrates. In 1224 rectangular, 50 m long road verge study plots, alongside 14 roads in an agricultural region of Zeeland, in the SW-Netherlands, mole-hills were counted. At seven roads plots showing the highest densities of mole-hills, 0.25 m² of earth was dugged out to a depth of 15 cm and hand-searched for earthworms and other invertebrates. Subsequently, deeper living invertebrates were collected after spraying the unearthed plots with mustard powder, forcing them to move to the surface. The outcome of the study revealed that the density of mole-hills per 50 m² was higher with increasing width of the road-plot. The highest average density of mole-hills was found in verges next to a meadow, while in verges next to woodland the average numbers were almost equal to those next to arable land. The lowest average numbers of mole-hills were found in plots adjacent to built-up areas (mostly barnyards or gardens). In seven roadside plots that were selected by having the highest densities of mole-hills, earthworms showed a positive (0.75) and other invertebrates showed a negative correlation (-0.36) with mole-hill density.

Trefwoorden / keywords: *Talpa europaea*, molshopen, mole-hills, wegberm, road verge, regenworm, earthworm, Lumbricidae, ongewervelden, invertebrates.

Inleiding

De mol (*Talpa europaea*) is na de haas (*Lepus europaeus*) de meest algemeen voorkomende zoogdiersoort in Nederland; aanwezig in 93,8% respectievelijk 96,6% van de 1686 in Nederland aanwezige zogenoemde terrestrische uurhokken (M. van Oene, databank Zoogdierverseniging, schriftelijke mededeling). Alleen de Waddeneilanden blijken tot nu toe verstoken te zijn gebleven van de vestiging van deze insecteneter (Hoekstra 2016).

Bij een rondgang over de openbare weg op Walcheren in 2003 is de presentie van mols hopen op het niveau van 1x1 hm-hokken genoteerd (figuur 1). Dit levert een beeld op dat een goede afspiegeling vormt van het wegennet buiten de bebouwde kom. De mol is, behalve aanwezig in bermen, ook zeker aanwezig in parken, groenstroken en graslanden en soms ook wel akkers, maar beduidend minder dan in wegbermen (J.P. Bekker, niet gepubliceerde gegevens). Daarmee lijken wegbermen een belangrijke habitat voor de mol te vormen. In dit artikel wordt verkend wat de betekenis en de rol van wegbermen kan zijn

© 2018 Zoogdierverseniging. Lutra articles also on the internet: <http://www.zoogdierverseniging.nl>



Figuur 1. Waarnemingen van molshopen in 2003 op Walcheren op 1 x 1 hm-hokniveau (J.P. Bekker, niet-gepubliceerde gegevens).

Figure 1. Observations of mole-hills in 2003 on Walcheren per hectare (J.P. Bekker, unpublished data).

als habitat voor de mol.

In 2003 werden ook bermstroken van elk 50 m lengte aan beide zijden van de Oost-West-weg op Noord-Beveland geïnventariseerd op de aanwezigheid van molshopen, waarbij zeven grootte-categorieën werden onderscheiden: geen, 1-5, 6-20, 21-50, 51-150, 151-500 en >501 molshopen per bermstrook van 50 m weg (ongeacht de breedte van de berm). Daarbij bleek een lichte samenhang met het soort achterland: er waren meer molshopen met grasland als achterland dan met akker.

Wegbermen

De berm scheidt de weg van het achterland, met meestal nog een bermsloot er tussenin. Wegbermen kenmerken zich door een grensmilieu met verschillende ruimtelijke gradiënten, zoals de mate van bodemverdichting, de hoeveelheid ingespoeld materiaal, de kalk- en de voedselrijkdom en de mate van wisselvalligheid van het milieu (Londo 1984). Bij het ontwerpen en de aanleg van wegen, vaak op een goed drainerend zandbed, speelt de snelle afvoer van regenwater, via de berm naar de bermsloot, een belangrijke rol. Hierdoor is een lage grondwaterstand bijna altijd verzekerd, hetgeen langs

de meeste wegen nog wordt versterkt door de aanwezigheid van deze bermsloten. De breedte van bermen varieert sterk: van soms een enkele meter bij binnenwegen tot meer dan 20 meter bij sommige auto(snel)wegen.

Weliswaar schetst Zonderwijk (1979) de flora en fauna langs Nederlandse wegen, waarin naast planten, mossen, varens, korstmossen en paddenstoelen (samen bijna 200 soorten), ook insecten en andere ongewervelden (ca. 65 soorten) aan de orde komen, maar van de gewervelden worden slechts twee vogelsoorten, twee soorten reptielen en een amfibie genoemd; zoogdieren ontbreken geheel. Van der Reest (1989) vermeldt in een oriënterend onderzoek naar de ecologie van kleine zoogdieren in Nederlandse wegbermen vangsten van negen verschillende soorten zoogdieren in bermen en in de bermomgeving twaalf, hier inclusief de mol (één vangst). De relatie tussen de mol (of de dichtheid van molshopen) met de breedte van de berm en het type achterland is tot op heden nergens onderzocht.

Voedsel

Skoczeń (1966) trof bij maaganalyses van 581 mollen, afkomstig uit een park in Polen (laagland), regenwormen (Lumbricidae) in 97,6% van de onderzochte dieren aan. Diptera, hoofdzakelijk larven van langpootmuggen (emelten) (*Tipula* spp.), werden in 42,5% van de onder-



Molshoop in een wegberm. Foto: Lize de Hoog.

A mole-hill in a road verge. Photo: Lize de Hoog.

zachte mollenmagen vastgesteld en kniptorren (Elateridae) en duizendpoten (Chilopoda) in 28,0% resp. 24,8%. Soms vond Skoczniak slakken (9,4%) en ook wel vliesvleugeligen (Hymenoptera) (vooral mieren) (23,6%); het aantal mieren bedroeg in één geval zelfs 113 imagines en 1070 larven. Ook Oppermann (1968) vermeldt in de eerste plaats regenwormen als voedselbron – voor meer dan 50 volumepercent aangetroffen in de onderzochte magen afkomstig van mollen uit weilanden en loofbossen –, met op de tweede plaats een gevarieerd aanbod aan insectenlarven, vooral die van kevers (engelingen), vlinders, vliegen en muggen. Uit analyse van magen afkomstig van mollen uit dennengebieden blijkt die laatste groep juist op de eerste plaats te komen en regenwormen op de tweede plaats. Andere insecten, slakken of muizen spelen volgens Oppermann slechts een ondergeschikte rol in het dieet. De bevindingen van Muschketat (2005) omtrent het voedselspectrum komen overeen met die van bovenstaande auteurs.

Op basis van eerdere, eigen waarnemingen dat in smalle bermen in landbouwgebieden of in aaneengesloten akkergebieden relatief weinig molshopen aanwezig zijn (Bekker 2010) - relaties die toen niet met cijfers zijn onderbouwd - en op basis van de bovenstaande beschreven onderzoekingen, zijn binnen de onderhavige voorstudie de volgende onderzoeksvragen gesteld:

- Heeft de breedte van de weg invloed op de dichtheid van de molshopen in de berm?
- Is er verschil in de dichtheid van de molshopen in de berm als het achterland verschilt?
- Wat is het verband tussen de dichtheid van molshopen in de berm en de biomassa aan regenwormen en/of overige ongewervelden?

Methode

Wegbermen

In de maanden februari tot april, de periode dat mollen grote (graaf)activiteiten vertonen (Gorman & Stone 1990), is in 2017 onderzoek

verricht in de bermen van 14 wegen op Walcheren, Noord-Beveland, Zuid-Beveland en Schouwen-Duiveland, alle gelegen in agrarisch gebied in de provincie Zeeland (figuur 2; tabel 1). Het vroege voorjaar is ook de periode dat de vegetatie nog betrekkelijk laag is waardoor molshopen ook op enige afstand goed te onderscheiden zijn en daarmee nauwkeurig te tellen.

De wegen zijn gekozen op basis van een min of meer gelijke opbouw van de wegbermen, waarbij alleen de breedte van de bermen en het type achterland verschilden. De globale bermbreedtes staan vermeld in tabel 1. De feitelijke bermbreedte is per onderzoekslocatie bepaald en als uitgangswaarde voor de verdere berekeningen gebruikt.

Voor een onderlinge vergelijking zijn de onderzochte wegen verdeeld in stroken van 50 m. Bij de grotere wegen is gebruik gemaakt van de bestaande vaste hectometeraanduiding, waarbij ook de halve afstand is gemarkeerd. Bij de overige wegen is elke weg in vakken van 50 m ingedeeld met behulp van GPS. In totaal is van 30,6 km weg aan beide zijden de berm onderzocht op de aanwezigheid van molshopen, hetgeen neerkomt op 1224 bermstroken van 50 m lengte.

Molshopen

De aanwezigheid van mollen werd vastgesteld aan de hand van bewoningssporen, de molshopen. Aangenomen is dat de omvang van territoria van mollen afhankelijk is van de kwaliteit van de bodem en vooral van het voedselaanbod dat daarmee direct gecorreleerd is. Er bestaat in het voorjaar naar verwachting een positief verband tussen het aantal molshopen en het aantal mollen. Dit verband is (nog) niet gekwantificeerd en daarmee onbekend. Hierdoor kan er geen exacte relatie tussen het aantal molshopen en het aantal mollen worden gelegd. Toch wordt aangenomen dat de dichtheid van molshopen een goede indicator vormt voor de dichtheid van mollen(territoria). In deze studie wordt de dichtheid van molshopen in de wegberm uitge-

drukt in het aantal molshopen per 50 m (berm) lengte van 1 m breedte (=50 m²).

Achterland

Achterland wordt hier gedefinieerd, van de weg af gezien, als het achter de bermsloot gelegen gebied over een diepte van zo'n 50 meter. Er zijn vier typen achterland onderscheiden (in het onderhavige onderzoeksgebied de meest voorkomende typen): akker, grasland, bos en bebouwd gebied. Alleen bij akkers is door het jaarlijkse ploegen sprake van grondroering. In de onderzochte regio worden akkers in wisselteelt bebouwd met gewassen als wintergraan, maïs, aardappelen, bieten etc. Graslanden kunnen beweid zijn dan wel als hooiland in gebruik zijn. Bossen onderscheiden zich van de andere typen door de ophoping van organische stof, overwegend afgestorven en vertarend blad. Bebouwd gebied betekent veelal de aanwezigheid van een agrarisch bedrijf of een woning met opstallen en een relatief groot aandeel verhard terrein.

Prooidieren

Van de 14 onderzochte wegen zijn er zeven geselecteerd om de biomassa prooidieren te bepalen. Dit zijn wegen met open grasbermen die niet overmatig waren ingeklonken door paarden of voertuigen. Wegbermen waar recente wegwerkzaamheden waren uitgevoerd, werden niet in het onderzoek betrokken. Per weg is de bermstrook geselecteerd met de hoogste dichtheid van molshopen in de er langs liggende wegbermen. In deze bermstrook is vervolgens een proefvlak uitgezet. Elk proefvlak lag buiten de spoorstroken, de directe invloedssfeer van de weg.

In elke nader onderzochte bermstrook werd een bodemonmonster uitgespit ter grootte van 50x50x15 cm (lxbxd) waarin met de hand naar regenwormen en overige ongewervelden werd gezocht. Deze werden verzameld.

Tabel 1. Overzicht van geselecteerde wegen en wegeigenschappen; wegen: Snouck Hurgronje weg (1), Eendekotsweg (2), Wattelsweg (3), Oude Veerseweg-Zanddijkseweg (4), Kruisdwarsweg-St. Felixweg (5), Kruisweg-Schaapskooiweg (6), Oost-Westweg (7), Schotsmanweg (8), Jan Taksweg (9), Polderseweg (10), Delingsdijk (11), Kelkhoekseweg (12), Dankerseweg (13) en een naamloze weg (s.n.) (14). Een asterisk (*) geeft aan dat in de berm van deze weg een bodemonmonster is genomen voor de analyse en vergelijking van de biomassa aan ongewervelden.

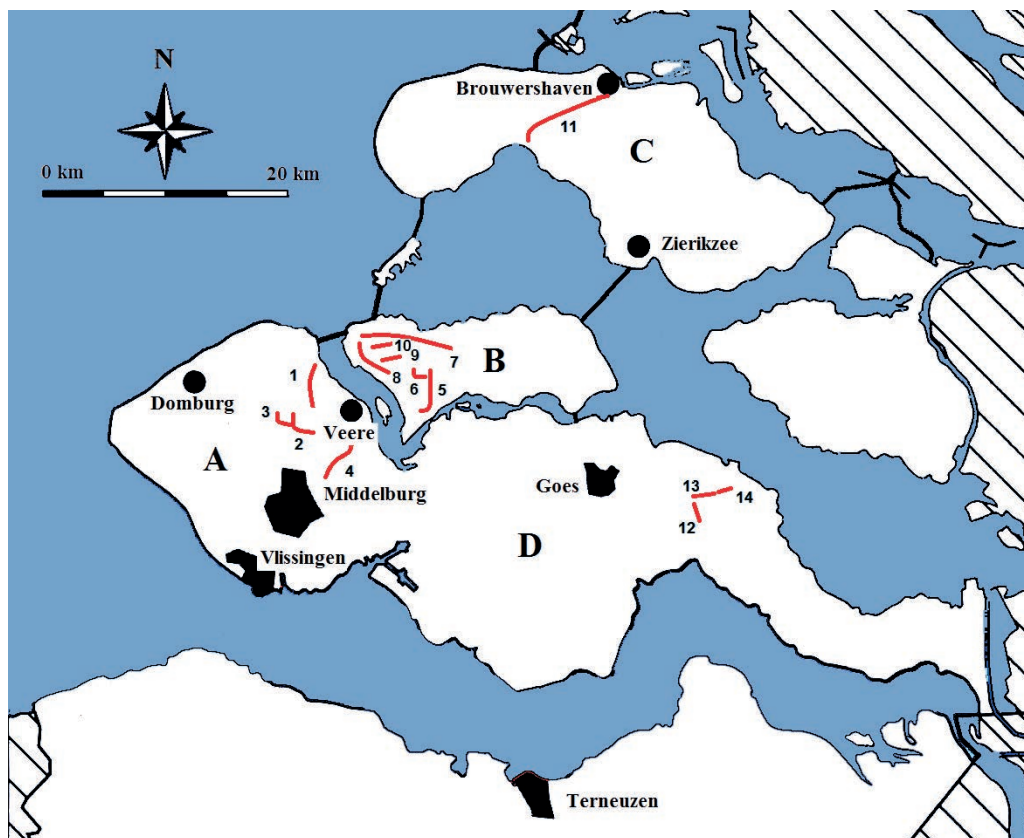
Table 1. Overview of selected roads and road characteristics (length (number of 50 m road-plots), verge width, road type). Road names: see above. An asterisk (*) indicates that this road verge has been used in the comparison of the biomass of invertebrates found.

Weg	Lengte (# 50 m-stroken)	Bermbreedte	Wegtype
1	2200 m (44)	4 m	binnenweg
2	1500 m (30)	4 m	binnenweg
3*	1000 m (20)	4-6 m	binnenweg
4*	3300 m (66)	4-6 m	binnenweg
5*	3150 m (63)	5-18 m	binnenweg
6	1950 m (39)	3,5-9 m	binnenweg
7	3400 m (68)	3,5-22 m	autoweg
8*	3550 m (71)	6-7 m	binnenweg
9*	650 m (13)	3,5-4 m	binnenweg
10*	850 m (17)	5-11 m	binnenweg
11*	6800 m (136)	9-26 m	autoweg
12	1150 m (23)	4 m	binnenweg
13	700 m (14)	4 m	binnenweg
14	400 m (8)	4-5 m	binnenweg

Vervolgens werd de bodem nog met een suspensie van Colmans® mosterdpoeder behandeld en werd gedurende 15 minuten gezocht naar regenwormen en overige ongewervelden; deze werden eveneens verzameld. Gebruik van deze prikkelende stof drijft regenwormen naar de oppervlakte (Lawrence & Bowers 2002) en is niet schadelijk voor het ecosysteem en de onderzoekers (Valckx et al. 2010).

Overige kenmerken bermen

De dominante plantensoorten in de zeven



Figuur 2. Locaties van de onderzochte wegen op Walcheren (A), Noord-Beveland (B), Schouwen-Duiveland (C) en Zuid-Beveland (D); voor de namen van de wegen, zie: onderschrift tabel 1.

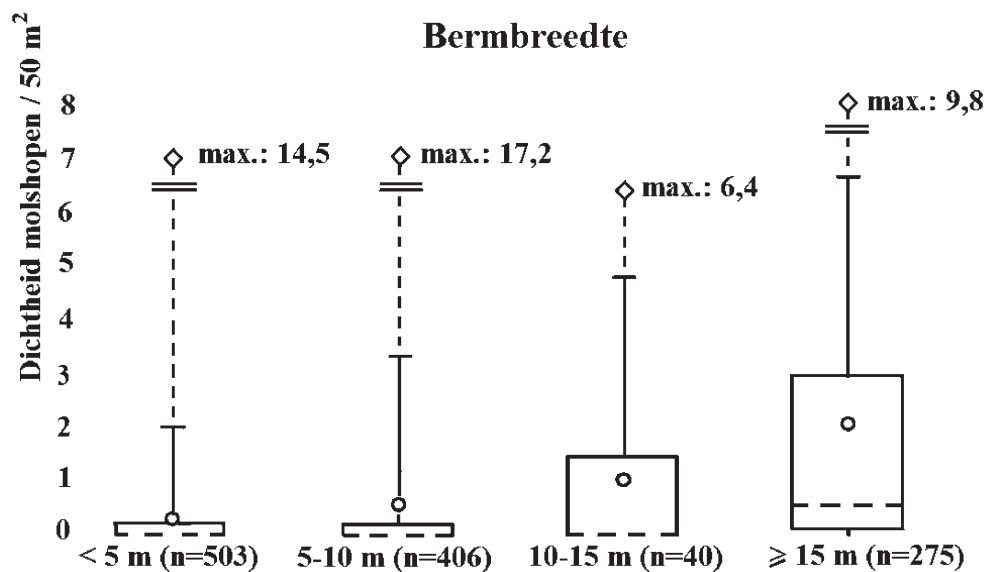
Figure 2. Locations of the investigated roads on Walcheren (A), Noord-Beveland (B), Schouwen-Duiveland (C) and Zuid-Beveland (D); for road names: see caption of table 1.

geselecteerde bermstroken zijn gedetermineerd met behulp van de Veldgids Nederlandse Flora (Eggelte 2000) en Weeda et al. (1988). Op basis van dat voorkomen is de voedselrijkheid-klasse en de zuurgraad van de betreffende bermstrook geschat. Een meer gedetailleerde analyse van de vegetatie is mogelijk volgens het zogenoemde ecotopensysteem (Runhaar et al. 1987). Hierbij worden de milieutypen waarin de plantensoorten voorkomen beschreven als ecotooptypen, waarbij een ecotoop is gedefinieerd als een ruimtelijke eenheid die homogeen is ten aanzien van vegetatiestructuur, successiestadium en abiotische factoren die voor de plantengroei bepalend zijn. De milieutypen van de

dominante plantensoorten zijn door ons in de vorm van afgekorte codes vermeld, direct achter de wetenschappelijke naam. De betekenis van die codes is: b=brak; G=grasland; H=bos en struweel; P=pioniervegetatie; R=ruigte; kr=kalkrijk; 2x=nat; 4x=vochtig; 6x=droog; y0=geen voedselindicatie; y3=voedselarm basisch; y7=matig voedselrijk; y8=zeer voedselrijk; y9=matig tot zeer voedselrijk.

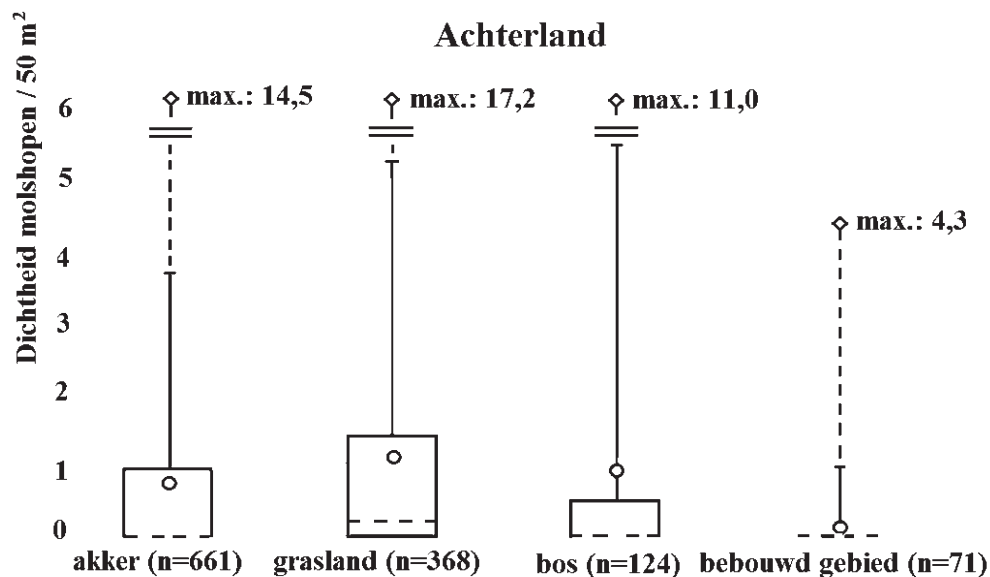
Naast deze voor de vegetatie van belang zijnde milieufactoren is het goed voorstelbaar dat ook het landgebruikstype (cf. Akkermans 2010) en de grondsoort (cf. Milner & Ball 1970) de leefomstandigheden in bermen voor de mol direct en/of indirect mede bepalen.

Voor de analyse van de grond in de zeven



Figuur 3. Boxplots van de relatie tussen de dichtheid van molshopen per klasse bermbreedte (in meters). De onderbroken horizontale lijn geeft de mediaan weer en de ruiten representeren de maximale waarden; de gemiddelden zijn weergegeven door een cirkel.

Figure 3. Box plots showing the relationship between the density of mole-hills and four road verge width categories (in metres). The interrupted horizontal is the median and the diamonds represent maxima; averages are presented by a circle.



Figuur 4. Boxplots van de relatie tussen de dichtheid aan molshopen en type achterland. De onderbroken horizontale lijn geeft de mediaan weer en de ruiten representeren de maxima; de gemiddelden zijn weergegeven door een cirkel.

Figure 4. Box plots showing the relationship between the density of mole-hills and four types of hinterland. The interrupted horizontal is the median and the diamonds represent maxima; averages are presented by a circle.

geselecteerde bermstroken zijn op 5-10 cm diepte bodemonsters genomen. Met twee zeven (met resp. een maaswijdte van 0,15 mm en 0,3 mm) is van elk monster de grond gesorteerd in de volgende fracties: 1. zeer fijn zand en slib (<0,15); 2. matig-fijn zand (0,15-0,3 mm); 3. grof zand (>0,3 mm) (cf. Van der Meulen et al. 2002).

Resultaten

Bermbreedte

De relatie tussen de bermbreedte en de dichtheid van molshopen staat weergegeven in figuur 3. De 25^{ste}, 75^{ste} en 95^{ste} percentiel van deze weergave laten alle, met uitzondering van de 75^{ste} percentiel van de bermbreedte klassen <5 m en 5-10 m, een hogere dichtheid bij een bredere klassebreedte zien. De totalen van de dichtheid per klasse bermbreedte zijn niet gelijk verdeeld: deze totalen vertonen per hogere klasse bermbreedte een toename (tabel 2). Ook de gemiddelden van de dichtheid per klasse bermbreedte vertonen per hogere klasse bermbreedte een toename. Hieruit blijkt dat hoe breder de berm is, des te groter de gemiddelde dichtheid van molshopen is.

Achterland

De invloed van het soort achterland op de

dichtheid van molshopen staat met boxplots weergegeven in figuur 4. De totalen van deze dichtheden per categorie achterland zijn niet gelijk verdeeld (tabel 3) en ook de gemiddelden van de dichtheden per type achterland vertonen opmerkelijke verschillen (figuur 4). Uit deze figuur blijkt dat in bermen met grasland als achterland de gemiddeld hoogste dichtheid van molshopen voorkomt en dat bij bebouwd gebied de gemiddelde dichtheid, als uiterste ter andere zijde, ruim een factor zes kleiner is (figuur 4). De gemiddelde dichtheid van molshopen in bermen van akkers en van bos verschillen beduidend minder ($\bar{x}=0,77$ resp. $\bar{x}=0,90$, figuur 4).

Samenstelling en voedselrijkdom bodem

Vijf van de zeven onderzochte bodemonsters bestaan voor meer dan 50% uit zeer fijn zand en slib; de Delingsdijk zelfs voor meer dan 90% (figuur 5). De twee andere bodemonsters zijn grover van samenstelling. Het bodemonster van de Schotsmanweg, aan de rand van de door opwas ontstane zandplaat de Schotsman, bevat meer dan 90% matig fijn zand en grof zand, dat van de nabijgelegen Jan Taksweeg ca. 70%.

In de meeste bermen indiceert het dominant voorkomen van grassen als glanshaver (*Arrhenatherum elatius* - G47/G48), kropbaar (*Dactylis glomerata* - G48/H48) en Engels raaigras

Tabel 2. Relatie tussen bermbreedte en aantal en dichtheid van molshopen; de verschillen in dichtheden molshopen per bermbreedte-klasse zijn significant ($P < 0,001$).

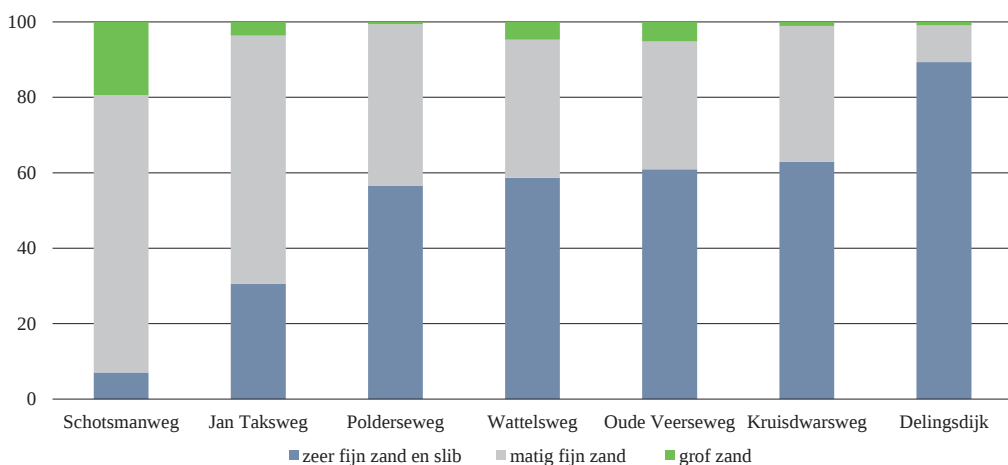
Table 2. Relation between verge width and mole hill number and density; the differences in density of mole hills between verge breadth categories are significant ($P < 0,001$).

Bermbreedte	Aantal onderzochte bermen	Aantal aangetroffen molshopen	Verwachte aantal op basis van een gelijke verdeling
<5	503	197	422
5-10	406	222	341
10-15	40	40	34
>15	275	569	231
Totaal	1224	1028	1028

Tabel 3. Relatie tussen het type achterland en het aantal en de dichtheid van molshopen; de verschillen in dichtheden molshopen per type achterland zijn significant ($P < 0,001$).

Table 3. Relation between verge strips per type of hinterland and mole hills number and density; the differences in density of mole hills between types of hinterland are significant ($P < 0.001$).

Achterland	Aantal onderzochte bermen	Aantal aangetroffen molshopen	Aantal molshopen op basis van een gelijke verdeling
Akker	661	508	555
Grasland	368	398	309
Bos	71	111	60
Bebouwd gebied	124	11	104
Totaal	1224	1028	1028



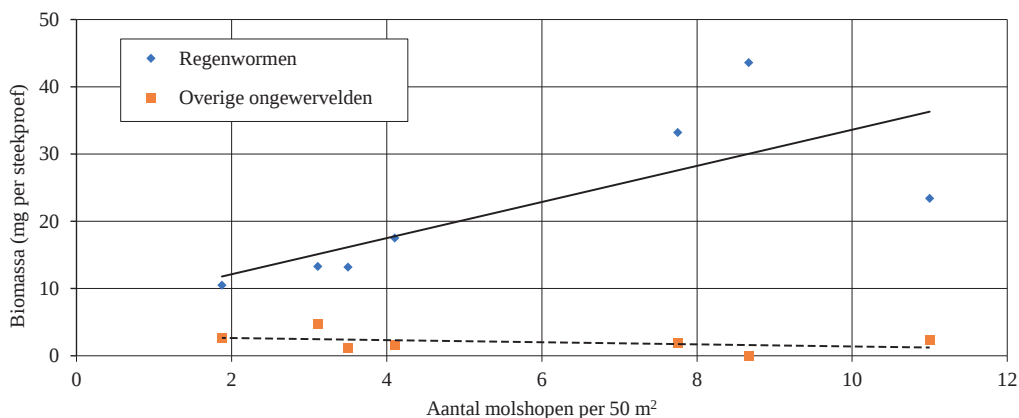
Figuur 5. Grondanalyses van monsters uit de bermstroken van de geselecteerde wegen met hoge aantallen molshopen.
Figure 5. Soil analyses of samples from the selected road verges with high numbers of mole hills.

(*Lolium perenne* - G48/bG40/G68) een niet vochtig, voedselrijk milieu met een neutrale zuurgraad. Ook smalle weegbree (*Plantago lanceolata* - P47/P67/G47/G67), grote brandnetel (*Urtica dioica* - R48/R68/H28/H48/H69) en duizendblad (*Achillea millefolia* - G47/G67) wijzen alle op deze milieumomstandigheden (Eggelte 2000). In de berm langs de Schotsmanweg staat veel wilde peen (*Daucus carota* G43/G47kr/G63/G67), een aanduiding voor matig voedselrijke omstandigheden (Weeda et al. 1999), hetgeen terug te voeren is op het relatief geringe aandeel 'zand en slib' waardoor de bodem relatief gezien wat voedselarm is. Hoewel de indicatiewaarden van de gevonden planten volgens het ecotopensysteem genuan-

ceerder is, kan de globale typering van vrijwel al de onderzochte bermen als voedselrijk met een neutrale zuurgraad gehandhaafd blijven.

Prooidieren

Op basis van het vorenstaande is met behulp van een kleine steekproef de beschikbaarheid van prooi in relatie tot de dichtheid van molshopen nader onderzocht. Het betrof zeven bermen uit alle klassenbreedten, met als achterland grasland, akkerland of bos en droge, overwegend voedselrijke bodems met een neutrale zuurgraad bestaande uit een gradatie van nauwelijks tot veel slib en zeer fijn zand.



Figuur 6. Biomassa (mg per steekproef) van regenwormen (getrokken regressielijn) en overige ongewervelden (onderbroken regressielijn) per dichtheid van molshopen (aantal hopen per 50 m²) in stroken van zeven wegbermen.

Figure 6. Biomass (mg per sample) of earthworms (continuous regression line) and of other invertebrates (dashed regression line) in relation to mole hill density (number of hills per 50 m²) in strips of seven road verges.

De verkregen resultaten staan weergegeven in figuur 6.

Het blijkt dat op de onderzochte proefvlakken de biomassa van regenwormen sterk positief gecorreleerd is met de aantallen molshopen in wegbermstroken ($r=0,75$). Dat wil zeggen, hoe meer biomassa regenwormen, des te groter het aantal molshopen. Verder blijkt dat de biomassa van de overige ongewervelden negatief is gecorreleerd met de aantallen molshopen in wegbermstroken ($r=-0,36$). Hiermee in overeenstemming zijn de biomassa van regenwormen en van overige ongewervelden (sterk negatief gecorreleerd ($r=-0,6$).

Discussie en conclusies

Bermbreedte

In de breedste bermen is de dichtheid van molshopen het hoogst. Dit duidt erop dat er een minimale breedte, met de bijbehorende beschikbare biomassa aan regenwormen en overige ongewervelden, nodig is voor een mol om zich in een territorium in deze habitat te kunnen handhaven. Deze bevinding komt overeen met onderzoek van Zurawska-Seta

& Barczak (2012) naar de invloed van akkergrenzen op de verspreiding van de mol in een agrarisch gebied in Noord-Polen. Zij vonden namelijk een zeer duidelijke tendens van mollen om zich te vestigen in de brede bermen van de akkers die grenzen aan ruderaal en aan bosgebieden.

Achterland

In bermen met grasland als achterland zijn de gemiddeld hoogste dichtheden van molshopen waargenomen. Deze voorkeur zou kunnen worden verklaard uit het karakter van het grasland, namelijk voedselrijk, kalkrijk (door deze eigenschap is de zuurgraad in de bovengrond gebufferd), bemest en niet geploegd. Dit is direct en indirect gunstig voor mollen en dus zijn er meer molshopen.

Akkers worden weliswaar bemest, maar ze worden jaar op jaar ook omgeploegd, hetgeen zeker in vergelijking met grasland ten koste gaat van het bodemleven, inclusief de mol zelf. Hoewel mollen zich wel in akkers kunnen handhaven, lijkt het er op dat de dynamiek in akkers te hoog is en grote gedeelten van akkers na oogst en (diep)ploegen verlaten

worden en in het voorjaar vanuit bermen van wegen of vanuit andere delen van het agrarisch gebied steeds opnieuw worden gekoloniseerd.

De gemiddeld iets hogere dichtheid van molshopen in bermen van bossen lijkt in tegenspraak met de uitkomsten van een onderzoek uitgevoerd door het RIVM (2007), waarbij bleek dat bossen minder regenwormen bevatten dan bijvoorbeeld akkers. De betrokken onderzoekers schrijven de lage aantallen regenwormen in bossen toe aan de relatief hoge zuurgraad (lage pH waarden). De Zeeuwse bossen (en onderzochte aangrenzende bermen) zijn veel minder zuur (zelfs licht kalkhoudend) dan de door het RIVM onderzochte bossen. Onder dergelijke omstandigheden draagt de jaarlijkse bladval vanuit het bos in het achterland juist bij aan een betrekkelijk rijke grond met een gezond bodemleven en veel regenwormen, waarvan mollen op hun beurt weer profiteren.

Een verklaring voor het voorkomen van de gemiddeld laagste aantallen molshopen in bermen met bebouwing als achterland is voor de hand liggend: bebouwing zal gepaard gaan met een voor de mol slechtere bodemkwaliteit als gevolg van verdichting, verharding of versteviging en het grotendeels ontbreken van begroeiing. Daarnaast kan het zijn dat activiteit van mollen in gazon of (moes)tuin door bewoners van huizen in het buitengebied niet op prijs wordt gesteld en mollen daarom actief rondom het bebouwd gebied en gedeeltelijk ook in de aangrenzende berm worden bestreden met klemmen.

Voedsel

In bermstroken met relatief hoge aantallen molshopen bestaat een duidelijke positieve correlatie tussen de biomassa aan regenwormen en de dichtheid aan molshopen. In dezelfde proefvlakken bleek er een duidelijke negatieve correlatie tussen de biomassa aan overige ongewervelden en deze dichtheid te

bestaan. Een mogelijke verklaring voor deze gevonden negatieve correlatie zou kunnen zijn het samengaan van voedselrijkere gronden met een minder gevarieerde flora en daardoor minder biomassa aan overige ongewervelden, terwijl de voedselarmere gronden met een meer gevarieerde flora, een hogere biomassa aan overige ongewervelden kennen (denk hierbij aan emelten, engerling, mieren etc.).

Tot slot

De relatie tussen de biomassa aan regenwormen en die van overige ongewervelden en de dichtheid van molshopen in dit onderzoek, is enigszins tegengesteld (sterk positieve ($r=0,75$) resp. negatieve correlatie ($r=-0,36$)). De verklaring hiervoor kan zijn dat de groep overige ongewervelden (met daarin engerlingen en emelten) betrekkelijk oppervlakkig leeft, dat wil zeggen, net onder de graszode. Deze ongewervelden worden door mollen mogelijk juist verorberd bij het aanleggen van de oppervlakkige mollenritten. Daartegenover leven regenwormen, vooral de zogenoemde pendelaars, die zich in hoofdzaak verticaal door de bodem bewegen, veelal dieper. De streekproefomvang per bermstrook was echter te klein en ook de variatie in de biomassa van zowel regenwormen als van overige ongewervelden te groot om hieromtrent voldoende zekerheid te verkrijgen. Een grotere steekproefomvang met kleinere volumes uitgespitte aarde, conform de methode van Chan & Munro (2001), is noodzakelijk om de samenhang tussen aantallen molshopen en regenwormen in de bodem te kunnen bepalen.

De hier beschreven onderzoeksmethodiek kan worden gebruikt om de onderzochte variabelen naar waarde te schatten. Echter, de breedte van de wegberm, het type achterland, de biomassa van regenwormen en van overige ongewervelden zijn ongetwijfeld niet de enige factoren die de dichtheid van molshopen in bermen zullen bepalen. Om voor alle, al dan

niet met elkaar samenhangende, variabelen de betekenis voor de mol te kunnen schatten is een omvangrijker onderzoek nodig waarbij meer parameters worden betrokken, zoals de zuurgraad, het organisch stof-gehalte en het zoutgehalte van de bodem, het bermtypen (grasstrook / bermbosjes / sloten of bredere wateren), de aanwezigheid van zijwegen (van belang voor de onderbreking van de weg-berm in de lengterichting), de aanwezigheid van op- en uitrijdammen (van belang voor de verbinding van de berm met het achterland). Tenslotte kunnen de doordringbaarheid van de grond op verschillende dieptes, de voedselrijkdom van de grond en het vegetatietypen invloed hebben op de dichtheid van molshopen in wegbermen.

Misschien is het vervolgens mogelijk de vraag te beantwoorden of bermen een refugiumfunctie voor mollen hebben en/of een verbinding vormen tussen voorkeursbiotopen. Hiervoor is echter een geheel andere onderzoekszet nodig. Dit geldt ook voor de vraag naar de functie van de berm in relatie tot het achterland: is hier sprake van brongebied dan wel overloopgebied voor mollen? Ook de rol van parken en natuurgebieden voor mollen zou dan meer precies in kaart gebracht kunnen worden.

Uit dit vooronderzoek komt reeds duidelijk een praktisch beheeraspect naar voren, namelijk dat naarmate bermen breder zijn dit milieutype meer geschikt is voor mollen. Met een oppervlakte van samen ca. 36.000 hectare aan brede bermen langs Rijkswegen en provinciale wegen in Nederland (G.J. Bekker, mondelinge mededeling) lijkt de weg geplaveid voor een betrekkelijk ongestoorde toekomst voor deze ondergronds levende diersoort.

Dankwoord: We bedanken George Simons en Cees Joosse voor het ter beschikking stellen van grondanalysemateriaal. Onze dank gaat ook uit naar Hans Bekker, Jan Boshamer en Henk Luijendijk, die inhoudelijk hebben meegedacht en geadviseerd over onderdelen van deze voorstudie. Tot slot danken wij twee anonieme referenten voor hun waardevolle suggesties ter

verbetering van eerdere versies van het manuscript.

Literatuur

- Akkermans, R.W. 2010. Mol *Talpa europaea*. In: C.E. Huizenga, R.W. Akkermans, J.C. Buys, J. van der Coelen, H. Morelissen & L.S.G.M. Verheggen (red.). Zoogdieren van Limburg. Verspreiding en ecologie in de periode 1980-2007: 114-119. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht, Nederland.
- Bekker, J.P. 2010. Mol *Talpa europaea*. In: J.P. Bekker, L. Calle, S. Dobbelaar, A. Fortuin, C. Jacobusse & K. de Kraker (red.). Zoogdieren in Zeeland. Zoogdierfauna van 1989-2008: 68-71. Fauna Zeelandica. Deel 6. Zoogdierwerkgroep Zeeland / Het Zeeuwse Landschap, Wilhelminadorp, Nederland.
- Chan, K.-C. & K. Munro 2001. Evaluating mustard extracts for earthworm sampling. *Pedobiologia* 45: 272-278.
- Eggelte, H. 2000. Veldgids Nederlandse flora. KNNV Uitgeverij, Utrecht, Nederland.
- Funmilayo, O. 1977. Distribution and abundance of moles (*Talpa europaea* L.) in relation to physical habitat and food supply. *Oecologia* 30: 277-283.
- Gorman, M.L. & R. David Stone 1990. The natural history of moles. Christopher Helm, London, VK.
- Hoekstra, B. 2016. Mol *Talpa europaea*. In: S. Broekhuizen, K. Spoelstra, J.B.M. Thissen, K.J. Canters & J.C. Buys (red.). Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Natuur van Nederland 12: 161-162. Naturalis Biodiversiteit, Leiden / EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden, Leiden, Nederland.
- Lawrence, A.P. & M.A. Bowers 2002. A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biology and Biochemistry* 34 (4): 549-552.
- Londo G., 1984. Bermen en taluds. In: F.A. Bink, J. Meltzer, J.G. de Molenaar, T.A.W. van Rossum & G.J. Saaltink (red.). Natuurbeheer in Nederland. Levensgemeenschappen: 303-311. Pudoc, Wageningen, Nederland.
- Milner, C. & D.F. Ball 1970. Factors affecting the distribution of the mole (*Talpa europaea*) in Snowdonia

- (North Wales). *Journal of Zoology* 162 (1): 61–69.
- Muschketat, L. 2005. Maulwurf, *Talpa europaea*, Linnaeus, 1758. In: M. Braun & F. Dieterlen (Hrsg.). Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2: 33–41. Ulmer, Stuttgart, Duitsland.
- Niethammer, J. 1990. *Talpa europaea* Linnaeus, 1758 – Maulwurf. In: J. Niethammer & F. Krapp (Hrsg.). Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser - Insectivora, Herrentiere – Primates: 99–133. Aula Verlag, Wiesbaden, Duitsland.
- Oppermann, J. 1968. Die Nahrung des Maulwurfs (*Talpa europaea* L. 1758) in unterschiedlichen Lebensräumen. *Pedobiologia* 8: 59–74.
- RIVM (Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu) 2007. Typeringen van bodemecosystemen in Nederland met tien referenties voor biologische bodemkwaliteit. Rapport 607604008/2007. RIVM, Bilthoven, Nederland.
- Runhaar, J., C.L.G. Groen, R. van der Meijden & R.A.M. Stevers 1987. Een nieuwe indeling in ecologische groepen binnen de Nederlandse flora. *Gorteria* 13 (11/12): 277–359.
- Skoczniński, S. 1966. Stomach contents of the mole, *Talpa europaea* Linnaeus, 1758 from Southern Poland. *Acta Theriologica* 28: 551–575.
- Valckx J., G. Govers, M. Hermy & B. Muys 2011. Optimizing earthworm sampling in ecosystems. In: A. Karaca (ed.). *Biology of earthworms. Soil Biology*: 19–38.
- van der Meulen, M., F. de Lang, D. Maljers, W. Dubelaar & W. Westerhoff 2002. Grondstoffen en delfstoffen bij naam. Publicatiereeks grondstoffen 2002/21. Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Delft / TNO-Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, Haarlem, Nederland.
- van der Reest, P.J. 1989. Kleine zoogdieren in wegbermen: verslag van een oriënterend onderzoek naar de ecologie van kleine zoogdieren in Nederlandse wegbermen uitgevoerd van 1987–1989. VZZ-mededeling 1. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem, Nederland.
- Weeda, E.J., R. Westra, C. Westra & T. Westra 1999. Nederlandse oecologische flora; wilde planten en hun relaties. Deel 1–5. Herdruk. IVN, Amsterdam, Nederland.
- Zonderwijk, P. 1979. De bonte berm; de rijke flora en fauna langs onze wegen. Zomer & Keunig Boeken B.V., Ede, Nederland.
- Zurawska-Seta, E. & T. Barczak 2012. The influence of field margins on the presence and spatial distribution of the European mole *Talpa europaea* L. within the agricultural landscape of northern Poland. *Archives of Biological Science* 64 (3): 971–980.

Samenvatting

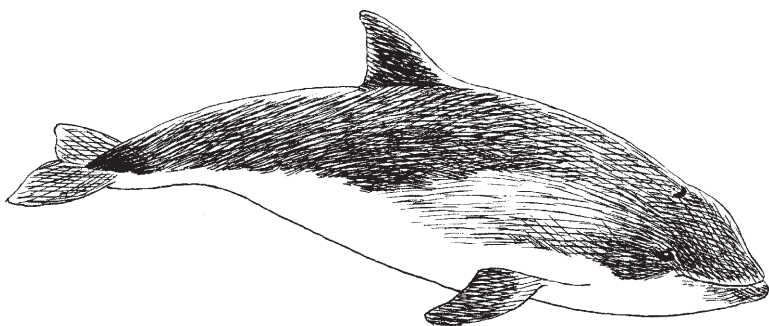
De centrale vraag in dit onderzoek luidt: welke functie hebben wegbermen voor de mol? Daartoe is nagegaan of er een relatie bestaat tussen de dichtheid van molshopen en (1) de breedte van de berm, (2) het type achterland en (3) het hoofdvoedsel van de mol: regenwormen en andere ongewervelden. In 2017 is onderzoek verricht in bermen van 14 wegen in het agrarisch gebied van Zeeland. In totaal zijn 1224 bermstroken van 50 m lengte onderzocht op aanwezigheid en aantallen van molshopen. Van elke bermstrook is de dichtheid van molshopen berekend, uitgedrukt als aantal molshopen per 50 m². Het type achterland werd gescoord als ‘grasland’, ‘akker’, ‘bos’ of ‘bebouwd gebied’. Bij zeven wegen is in de bermstrook met de hoogste dichtheid aan molshopen een proefvlak bemonsterd ter bepaling van het voor de mol aanwezige voedsel. In elk proefvlak van 0,25 m² is daartoe grond uitgespit tot op 15 cm diep en met de hand doorzocht op regenwormen en overige ongewervelden. Vervolgens is het uitgespitte proefvlak met mosterdpoeder behandeld om dieper levende prooidieren naar het oppervlak te drijven. In brede bermen werd een hogere dichtheid aan molshopen gevonden dan in smallere bermen. In bermen met grasland als achterland werd de gemiddeld hoogste dichtheid van molshopen vastgesteld, in die met een akker als achterland waren de gemiddelde dichtheden van molshopen ongeveer gelijk aan die van bermen met bos als achterland. Voor bebouwd gebied is de gemiddeld laagste dichtheid van molshopen in de bermen

gevonden. In de zeven proefvlakken is de biomassa van regenwormen sterk positief gecorreleerd met de dichtheden aan molshopen in de betreffende wegbermstroken (correlatiecoëfficiënt: $r=0,75$), die van overige

ongewervelden is negatief gecorreleerd met deze dichtheden ($r=-0,36$).

Ontvangen: 29 oktober 2017

Geaccepteerd: 16 april 2018



3D bone analysis for improving species identification: a case study on scapulae of selected small toothed whales occurring along the Dutch coast

Sebastiaan de Vriend^{1,2*}, Sjors Heijboer^{1,3}, Dick S.J. Groenenberg¹, Bram Langeveld⁴ & Barbara Gravendeel^{1,2*}

¹ Naturalis Biodiversity Center, Endless Forms group, Sylviusweg 72, NL-2333 BE, Leiden, the Netherlands, e-mail: barbara.gravendeel@naturalis.nl

² University of Applied Sciences Leiden, Faculty of Life Sciences & Technology, Biodiversity chair, Zernikedreef 11, NL-2333 CK, Leiden, the Netherlands, e-mail: sebastiaandevriend@gmail.com

³ University of Applied Sciences Rotterdam, G.J. de Jonghweg 406, NL-3015 GG, Rotterdam, the Netherlands

⁴ Natural History Museum Rotterdam, Westzeedijk 345 (Museumpark), NL-3015 AA, Rotterdam, the Netherlands

Abstract: Carcasses are sometimes difficult to identify to species level when the head is lacking. The shoulder blade, or scapula, is often still well preserved in degraded carcasses though, and it can also be found in the archaeological and fossil record. Without any context, identification of these bones to the correct species can be cumbersome. In this pilot study, we investigated whether scapulae of small toothed whales (Odontoceti) possess sufficient unique features to discriminate between similar looking species. There is a clear need for this as illustrations of extinct and extant species occurring along the Dutch coast are available in outdated literature only. Photographs were taken from scapulae of 16 harbour porpoises (*Phocoena phocoena*), three common dolphins (*Delphinus delphis*) and three white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*). These were subsequently edited manually or semi-automatically. Overlapping pictures were aligned with specific software into a three-dimensional (3D) model. To compare the 3D models, 60 (semi-)landmarks were placed on each scapula. These landmarks were subsequently analysed with a newly created online bioinformatics pipeline (github.com/naturalis/3d-cetacean-scapulae). This pipeline produces a wireframe plot that visualises the differences between the bones investigated. The most discriminative components of the scapulae analysed could be identified. These components were the acromion, coracoid and glenoid cavity. An on-line interactive identification key was built (cetaceanscapulae.linnaeus.naturalis.nl/) with these characters. With the underlying bioinformatics pipeline, many more bones of fossil and extant animal species found on the beach and in museum depots can now be analysed to improve their identification.

Keywords: automated image analysis, bioinformatics, cetaceans, interactive identification key, Linnaeus NG, photogrammetry, harbour porpoise (*Phocoena phocoena*), common dolphin (*Delphinus delphis*), white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*).

Introduction

Carcasses are sometimes difficult to identify to species level when the head is lacking. The shoulder blade, or scapula, is often preserved in degraded carcasses though. It is also present in the archeological and fossil record and in bird pellets. The scapula has unique properties, enabling discrimination of different mammal species (Morgan 2009) and even sexes in humans (Papaioannou et al. 2012).

We investigated whether the scapula possesses useful characters to discriminate between similar looking species. As a case study, we chose species of small toothed whales (Odontoceti) that have been stranding on the Dutch coast for many centuries (e.g. Keijl et al. 2016, www.walvisstrandingen.nl). Reasons for this can vary from death by old age, illness, disorientation or marine debris (Unger et al. 2016). A carcass often strands in a degraded state or is incomplete due to fragmentation. This hampers the identification process. An incorrectly identified animal will influence stranding statistics (Keijl et al. 2016). The first step towards understanding why cetaceans strand is a correct identification. Isolated scapulae of small toothed whales also occur in the archaeological (van Deinse 1946, Bernal-Casasola et al. 2016) and fossil record (Heslinga & Schut 1971, Post & Kompanje 1995, Schouten 2017).

Identification of a single bone to species level can be done using various methods. A first method is comparing the bone with pictures in the literature or comparing it to museum specimens, preferably unmounted complete skeletons. This might not seem very time consuming for the relatively small number of species of small toothed whales recorded from the coastal regions of the Netherlands. Unfortunately, bones of these species are only depicted in rather obscure literature or literature using outdated taxonomic names (van Beneden & Gervais, 1868-1879, Benke 1993). Comparative material of rare taxa (e.g. *Mesoplodon*) is (virtually) absent or inaccessible

in the natural history museums of the Netherlands and Belgium.

An alternative and very robust method is DNA-barcoding, by which DNA extracted from a bone is compared to that of known species (Ratnasingham & Hebert 2007). However, a molecular laboratory is required, and obtaining DNA-sequences of fossil material is cumbersome, expensive and may require dedicated (ancient DNA) facilities.

A third option is using an interactive identification key. This is a key where a user is aided by a software program to identify a specific organism with the help of images (Farr 2006). The user can choose a starting point for identification and can easily add or remove features for identification. With this method, it is possible to end up with the correct species identification even when only a single bone is used. Here we present a prototype of an online interactive identification key for whales and dolphins stranded along the Dutch coast to increase the accuracy and speed of identifications. We used Linnaeus NG, which is hosted by Naturalis Biodiversity Center, to build this key. The main advantage of Linnaeus NG is that it is web-based, so it runs on multiple platforms (including smartphones) and does not require the installation of additional software (Doorenweerd et al. 2014).

To analyse scapulae of Dutch small toothed whales, we used non-invasive three-dimensional (3D) analysis. 3D models are useful for other applications such as digitisation of collections and education. Various methods can be used to obtain 3D models of objects. The first one is CT-scanning. Compared to other methods discussed below, CT-scanning is expensive and requires moving the object to a machine elsewhere. Another way to obtain a 3D model is to scan an object with a 3D surface scanner. This method is more practical than a CT scanner, because a surface scanner is portable. The downside of surface scanners is that they perform poor on flat objects with sharp edges such as scapulae (data not shown). A promising third method that can

Table 1. Details of the scapulae that were used for this study. All scapulae were right-sided and derived from mature animals.

Species name	Museum	Sex	Specimen number
<i>Phocoena phocoena</i> Harbour porpoise	Natural History Museum Rotterdam	Female	NMR999000000159
			NMR999000000164
			NMR999000000304
			NMR999000000316
			NMR999000000324
			NMR999000000325
			NMR999000000335
			NMR999000000341
			NMR999000000407
			NMR9990000001425
		Male	NMR999000000300
			NMR999000000303
			NMR999000000343
			NMR999000000403
			NMR999000000408
			NMR9990000001430
<i>Delphinus delphis</i> Short-beaked common dolphin	Naturalis Biodiversity Center	Female	ZMA.MAM.2499
		Male	ZMA.MAM.11887
			ZMA.MAM.15.144
<i>Lagenorhynchus albirostris</i> White-beaked dolphin	Naturalis Biodiversity Center	Female	RMNH.MAM.35130
			RMNH.MAM.41152
			RMNH.MAM.41472

overcome the above-mentioned challenges is photogrammetry. With this method, a specimen is captured by taking overlapping photos, which are subsequently aligned on a computer to yield a 3D model. The method can be used to create accurate models of objects (Mallison & Wings 2014, Evin et al. 2016). As a first step, three similar looking cetacean species were analysed using photogrammetry to 1. generate 3D models; 2. carry out 3D analysis; and 3. identify components of the scapulae most suited to discriminate all three species.

Materials & Methods

Scapulae

For this project, scapulae deposited in the zoology collections of Naturalis Biodiversity

Center and the Natural History Museum Rotterdam were used. For commonly stranded harbour porpoise (*Phocoena phocoena*), scapulae of 16 adults (10 female, 6 male) were photographed. For the less common white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*), three scapulae (all female) were photographed. For the even rarer common dolphin (*Delphinus delphis*), three scapulae (one female, two male) were photographed. Sample size was limited but sufficient for finding discriminating characters for species delimitation other than size differences; investigating the influence of sex, function, evolution and ontogeny on scapulae traits as carried out by for instance Morgan (2009) was beyond the scope of our study. Details of the specimens analysed can be found in table 1.

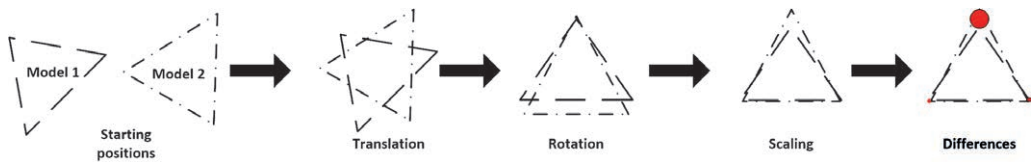


Figure 1. Procrustes analysis with two models. Each model has a different orientation. Procrustes translates, rotates and scales each model so that they obtain a similar form. This ensures that the forms can be compared (Gower 1975).

Photogrammetry

Each scapula was photographed separately on a table with a sheet of black or green paper as background to facilitate masking and the removal of shadows. Several external sources of light were used to expose the scapulae, and to prevent additional shadows. A Nikon D300S camera was used mounted on a tripod to make high quality photographs. After taking a picture, a scapula was rotated slightly in the horizontal plane to create a full rotation. The scapulae were flipped after a rotation was complete to get full coverage of the front and rear sides (Mallison & Wings 2014). The images were edited manually or semi-automatically to apply masks. These masks allowed the photogrammetry software to distinguish background noise from the scapulae.

Manual editing was performed with Adobe Photoshop CS6 by selecting the full scapula with the Quick Selection Tool and by adding an alpha channel to each picture. This step was very labor intensive. Some scapulae had sufficient color difference from a black background to apply semi-automatic masking with ImageMagick convert (ImageMagick 1999). The conversion was used in a bash script that converted the black background of a picture to true black (RGB 0, 0, 0), which could be masked by the photogrammetry software.

Agisoft PhotoScan Professional was used to create 3D models from the masked images (Agisoft 2016). The software checked if there was overlap in input images and then aligned the images in a cloud model, which could be transformed into a 3D model with textures (figure 1). With the use of Python 3 (van Rossum 2012) it was possible to automate the dif-

Table 2. Position of the curves on the scapulae as shown in figure 3.

Curve number	(Semi-)landmarks	Location
1	0 – 9	Inferior angle
2	10 – 19	Axillary margin
3	20 – 29	Glenoid surface
4	30 – 39	Coracoid
5	40 – 49	Acromion
6	50 – 59	Superior margin

ferent steps of the process. An overview of the Agisoft workflow is shown in figure 2. Models that were created in the Agisoft software were exported as Polygon File Format (PLY) files. This file format can be used by landmarking software (Wiley 2007). More information about photogrammetry and Agisoft is available in de Vriend (2017).

Landmarking

By using landmarking (Kendall 1984, Bookstein 1986), the bulging points resulting from the scans can be reduced from 100,000 points to less. Following standard procedures, a total of 60 empirically determined (semi-)landmarks were placed on the three models using Landmark (Wiley 2007). First of all, a total of three landmarks were placed on the base, apex and end of the inferior angle, axillary margin, glenoid surface, coracoid process, acromion, and superior margin each, that were assumed to be homologous because of similar anatomical origins in the three species investigated. Subsequently, seven nonhomologous semi-landmarks (Bookstein 1997) were added automatically connecting the three initial

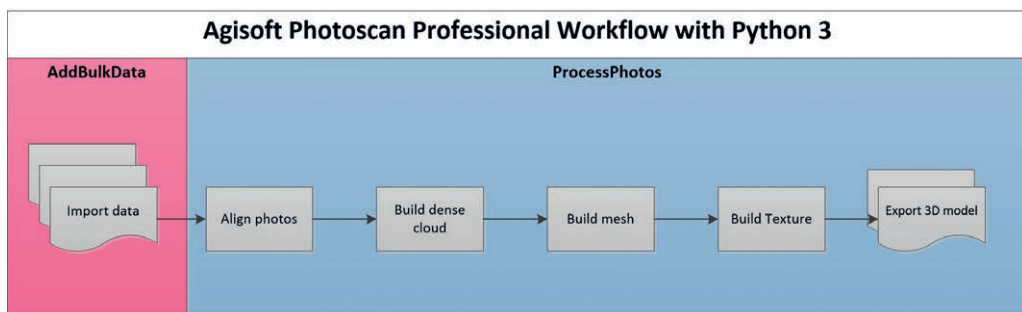


Figure 2. Schematic overview of the Agisoft workflow used in this project to create 3D models. Photographs in tiff format were imported with the AddBulkData script. The ProcessPhotos script created and exported a 3D model in PLY and PDF.

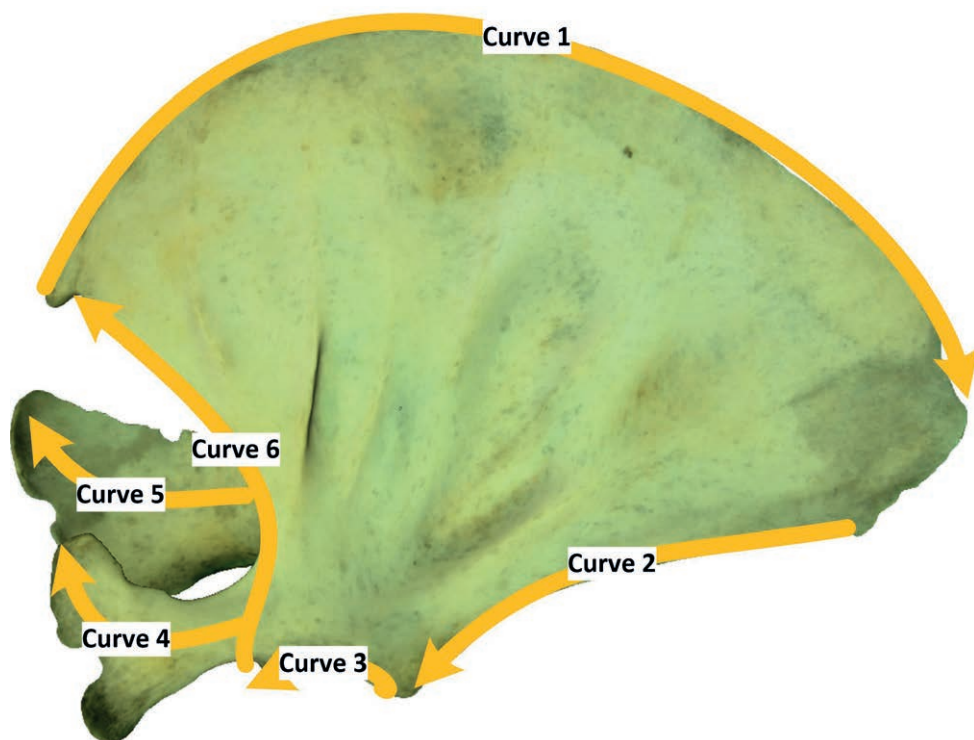


Figure 3. Curves that were placed on the scapula of a common dolphin (*Delphinus delphis*, ZMA.MAM.2499) using Landmark software. (Semi-)landmark numbers and location names can be found in table 2.

landmarks for the six separate regions on the scapula described above. The resulting curves are depicted in figure 3 and (semi-)landmark numbers and location names are shown in table 2. The (semi-)landmarks created were subsequently exported as a “dta” file.

Bioinformatics pipeline

The (semi-)landmarks that were placed upon the 3D models during this project were analysed with a newly created pipeline (github.com/naturalis/3d-cetacean-scapulae).

The pipeline was built in Galaxy (Afgan et

3D-Cetacean-scapulae galaxy

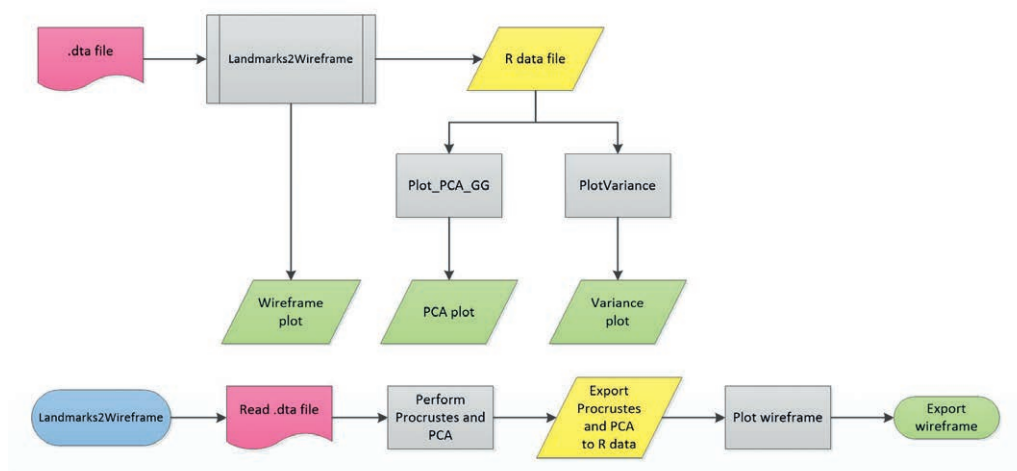


Figure 4. Schematic overview of the 3D-Cetacean-scapulae pipeline created. Upper part: flowchart of the entire pipeline. Lower part: flowchart of the Landmark2Wireframe module.



Figure 5. Scapulae of the three species currently included in the online interactive identification key. Images were made from 3D models in three different orientations. A: common dolphin (*Delphinus delphis*, ZMA.MAM.2499); B: white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*, RMNH.MAM.35153); C: harbour porpoise (*Phocoena phocoena*, NMR9990-0300).

al. 2016) and allows users to perform a 3D analysis on a dataset in an online platform. The pipeline first imports 'dta' files exported from Landmark Editor (Wiley 2007). A Procrustes and Principal Component Analysis (PCA) (Bookstein 1991) were subsequently performed using the R package Morpho (Schlager 2017). A Generalized Procrustes Analysis (GPA) was used to transform landmarks from 3D models to obtain the same orientation, and remove size so that only shape differences remain (Gower 1975). The aligned landmarks were processed with Procrustes and then used to perform a PCA. This method compares the variance in a dataset. Each dimension is called a principal component. The first component explains the largest variance, the second component explains the second largest variance and the last component shows the smallest variance. To show differences for each (semi-)landmark for each species, a wireframe plot was created. This was created on species level by calculating the mean position of each (semi-)landmark that was placed on all specimens for each species. The positions of the (semi-)landmarks in the wireframe plot were calculated using the loadings from the PCA. A mean shape for all specimens was obtained from the Procrustes analysis (Schlager 2017). Plots were created using the ggplot2 (Wickham 2009) package in R (R Core Team 2016). The entire workflow of the Galaxy pipeline is shown in figure 4. The most discriminative components in the wireframe plot were identified visually. These components were then converted into key characters for use in the Linnaeus NG key. Drawings explaining each key character for users of this key were made using Microsoft Office Visio 2010.

Results

A total of 22 3D models of scapulae of harbour porpoise ($n=16$), common dolphin (3) and white-beaked dolphin (3) were created.

For each species an example is shown in figure 5. According to the wireframe plots (figure 6), the three most discriminative components of the scapulae were the acromion, coracoid and glenoid cavity. With these, an interactive online identification key (cetaceanscapulae.linnaeus.naturalis.nl) was built using the character states described in figures 7, 8, 9 and 10.

Key to three species of Dutch small toothed whales based on characters of their scapulae

- 1 Base of acromion equally wide as apex (figure 8, right picture). Space between acromion and coracoid process larger than the width of either of these protrusions (figure 10, left side) — 2 1" Base of acromion narrower than apex (figure 8, left picture). Space between acromion and coracoid process smaller than the width of either of these protrusions (figure 10, right side) — *Delphinus delphis* (common dolphin)
- 2 Glenoid equally long as wide (figure 9, upper picture). Longitudinal ridges for muscle attachment on the dorsal and ventral surfaces of the scapula distinct (figure 5B) — *Lagenorhynchus albirostris* (white-beaked dolphin) 2" Glenoid longer as wide (figure 9, lower picture). Longitudinal ridges for muscle attachment on the dorsal and ventral surfaces of the scapula indistinct (figure 5C) — *Phocoena phocoena* (harbour porpoise)

Discussion

Analysis of a total of 22 3D models enabled us to select the most discriminative traits of the scapulae for species discrimination. These models were all built with scapulae collected from adult animals as not enough juveniles and subadults could be sampled. It might be worthwhile to add data of immature animals as well because bones of juvenile or subadult animals are also found on the beach, in museum depots, and in the archaeologi-

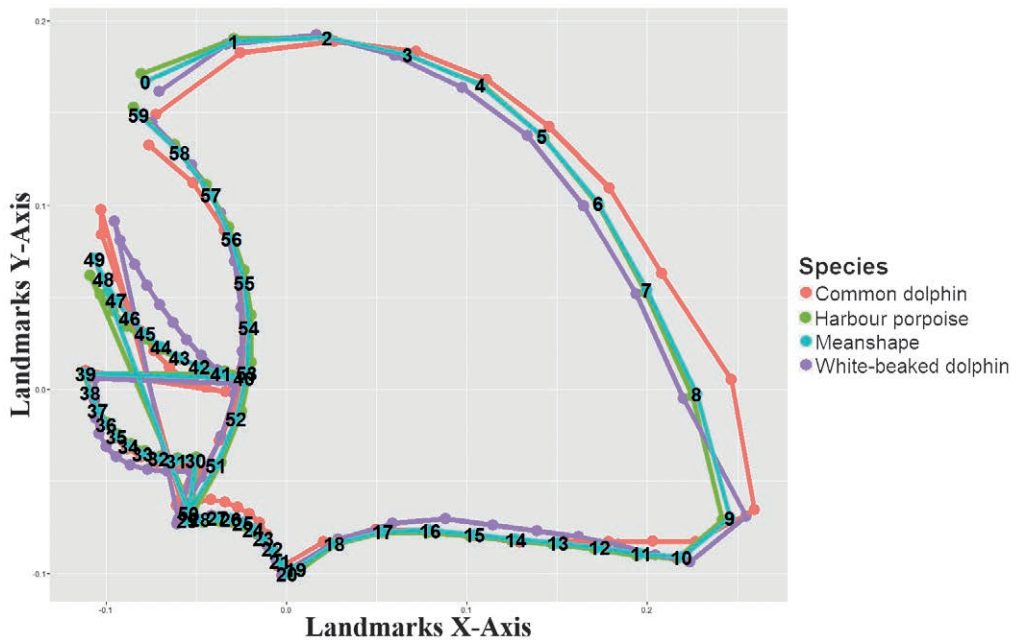


Figure 6. 2D wireframe of the mean groups for three scapulae of common dolphins (*Delphinus delphis*, red line), three scapulae of white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*, purple line) and 16 scapulae of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*, green line) produced by the bioinformatics pipeline. The mean for all three species is indicated by the blue line. Each dot represents a (semi-)landmark.

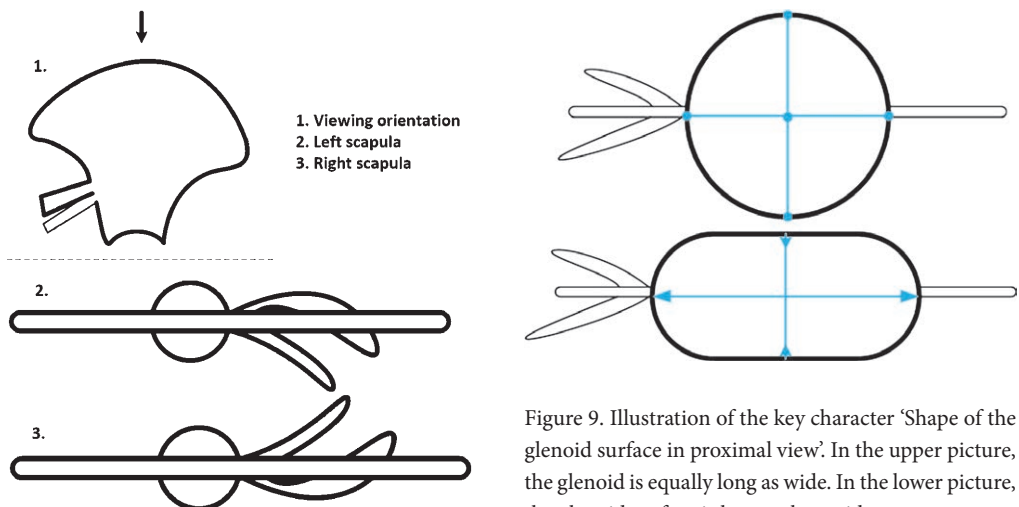


Figure 7. Explanation for identifying the left or right cetacean scapula. In distal view (1), the side can be identified by looking at the orientation of the acromion and coracoid process (2, 3).

Figure 9. Illustration of the key character ‘Shape of the glenoid surface in proximal view’. In the upper picture, the glenoid is equally long as wide. In the lower picture, the glenoid surface is longer than wide.

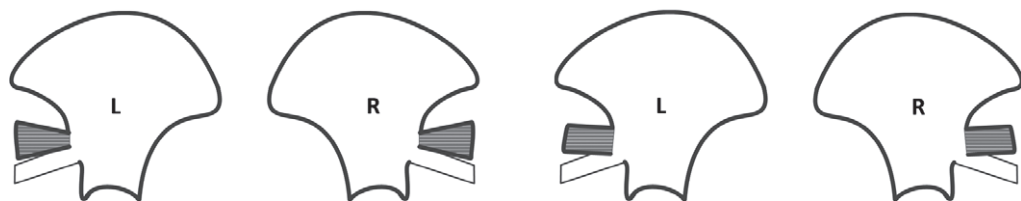


Figure 8. Illustration of the key character 'Shape of the acromion'. Left: base narrower than apex. Right: base equally wide as apex.

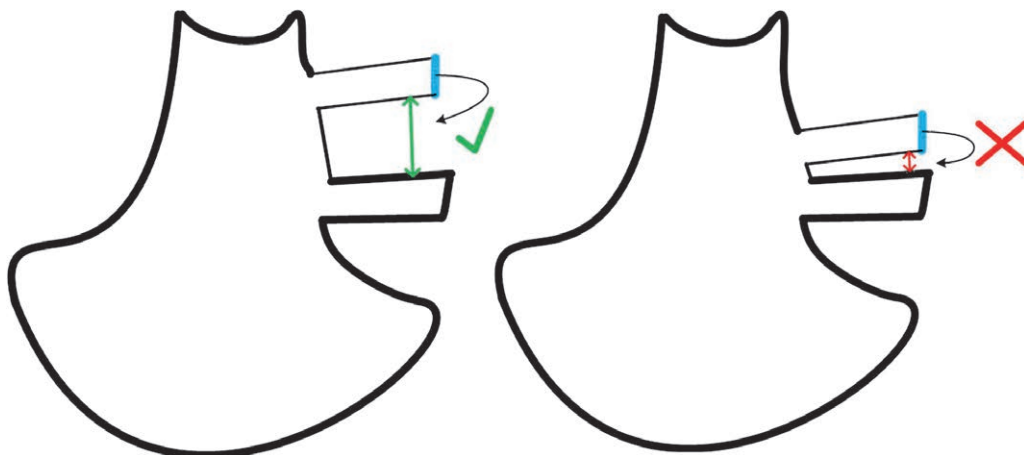


Figure 10. Illustration of the key character 'Space between acromion and coracoid process'. On the left, this distance, indicated in green, is larger than the width of either of these protrusions. On the right, this distance (indicated in red) is smaller than the width of either of these protrusions.

cal and fossil record. This could lead to misidentification when the interactive key is used on these animals. Data can be added by scanning scapulae of juvenile and subadult animals. New 3D models then have to be incorporated in the workflow described above to be used in interactive identification keys. We also restricted our analyses to species currently recorded from the Dutch coast, excluding the possibility of finding new species for this region, which might turn up due to the effect of on-going global warming. Data can easily be added by scanning scapulae of additional species though.

According to the wireframe depicted in figure 6, landmarks 0-9 in the inferior angle showed the largest differences among the scapulae of the species analysed. However, this part of the scapula is difficult to landmark and is likely to be fractured because scapu-

lae are very thin near the inferior angle. We therefore did not use this part for the diagnostic key. Landmarks 10-19 on the axillary margin did not give sufficient discriminative values due to too much overlap among the species analysed. Landmarks 50-59 on the superior margin did not yield informative results either for the same reason. Landmarks 57-59 showed some differences but are placed near the inferior angle so are prone to errors. Landmarks 20-29 placed on the glenoid surface showed some differences between species. The curve for the common dolphin showed no overlap with the other species near the end of the curve. Landmarks 30-39 placed on the coracoid showed a few unique differences for the white-beaked dolphin, and landmarks 40-49 on the acromion showed differences between the harbour porpoise and the two dolphin species.

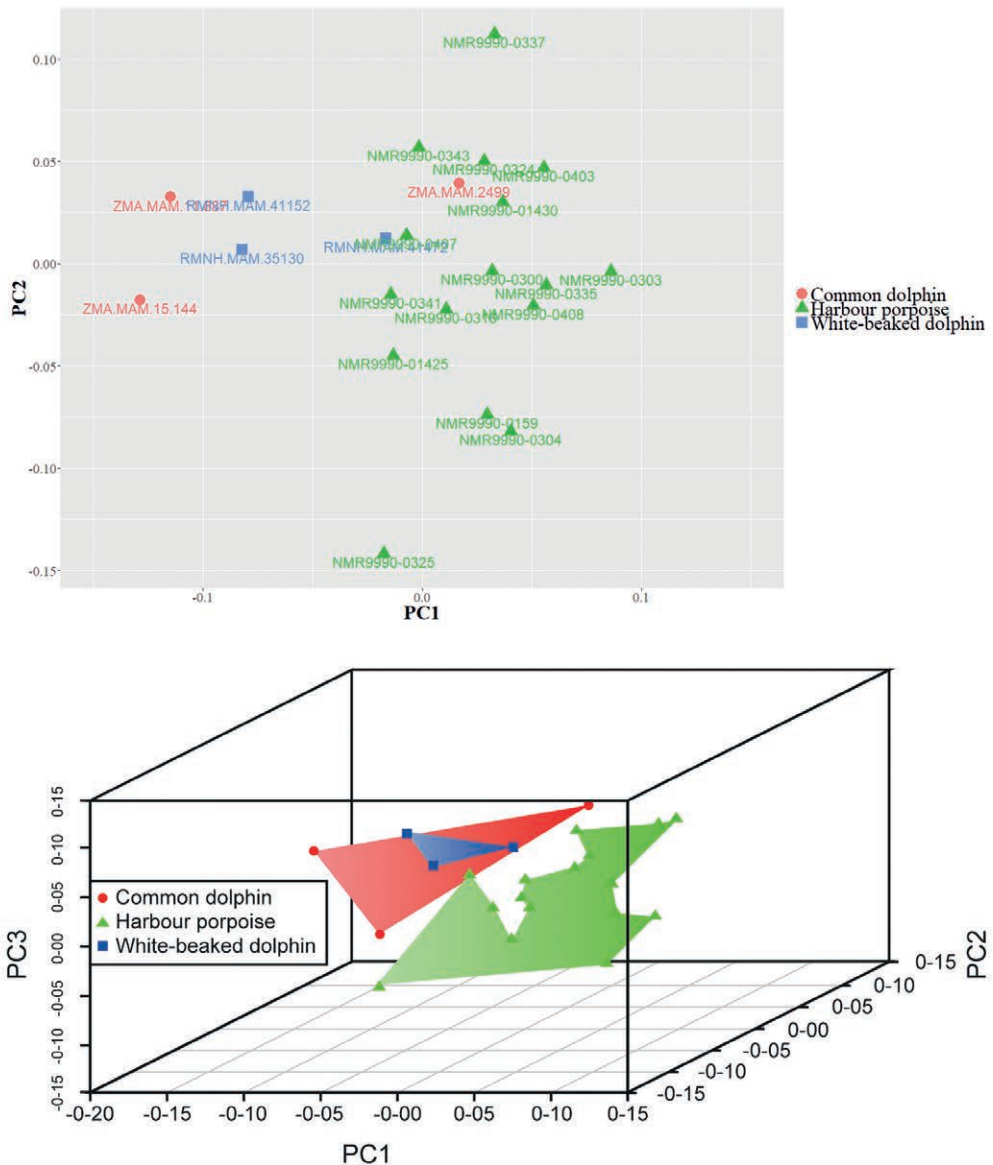


Figure 11. Results of a Principal Component Analysis of the 60 (semi-)landmarks of scapulae of 16 harbour porpoises (*Phocoena phocoena*, green triangles), three common dolphins (*Delphinus delphis*, red circles) and three white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*, blue squares). The x-axis shows the first principal component, the y-axis shows the second principal component, the z-axis shows the third principal component. Upper picture: Results of two-dimensional analysis. Lower picture: Results of three-dimensional analysis.

The results of a Principal Component Analysis in two dimensions showed that the individual scapulae analysed of the harbour porpoise ($n=16$) cluster together. The scapulae of

the common dolphin ($n=3$) and white-beaked dolphin ($n=3$) have overlap with the harbour porpoise (figure 11, upper picture) but this overlap decreases in three-dimensional anal-

Table 3. Overview of cetacean species that stranded on the Dutch coast in the past two centuries.

Dutch name	English name	Scientific name	Family
Noordkaper	North Atlantic right whale	<i>Eubalaena glacialis</i>	Balaenidae
Blauwe vinvis	Blue whale	<i>Balaenoptera musculus</i>	Balaenopteridae
Noordse vinvis	Sei whale	<i>Balaenoptera borealis</i>	Balaenopteridae
Dwergvinvis	Common minke whale	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Balaenopteridae
Bultrug	Humpback whale	<i>Megaptera novaeangliae</i>	Balaenopteridae
Gewone vinvis	Fin whale	<i>Balaenoptera physalus</i>	Balaenopteridae
Zwarte zwaardwalvis	False killer whale	<i>Pseudorca crassidens</i>	Delphinidae
Orka	Killer whale	<i>Orcinus orca</i>	Delphinidae
Gewone dolfijn	Short-beaked common dolphin	<i>Delphinus delphis</i>	Delphinidae
Griend	Long-finned pilot whale	<i>Globicephala melas</i>	Delphinidae
Witflankdolfijn	Atlantic white-sided dolphin	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	Delphinidae
Witsnuitdolfijn	White-beaked dolphin	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	Delphinidae
Snavedolfijn	Rough-toothed dolphin	<i>Steno bredanensis</i>	Delphinidae
Tuimelaar	Common bottlenose dolphin	<i>Tursiops truncatus</i>	Delphinidae
Gestreepte dolfijn	Striped dolphin	<i>Stenella coeruleoalba</i>	Delphinidae
Grijze dolfijn	Risso's dolphin	<i>Grampus griseus</i>	Delphinidae
Grijze walvis *	Gray whale	<i>Eschrichtius robustus</i>	Eschrichtiidae
Dwergpotvis	Pygmy sperm whale	<i>Kogia breviceps</i>	Kogiidae
Beloega	Beluga	<i>Delphinapterus leucas</i>	Monodontidae
Narwal	Narwhal	<i>Monodon monoceros</i>	Monodontidae
Bruinvis	Harbour porpoise	<i>Phocoena phocoena</i>	Phocoenidae
Potvis	Sperm whale	<i>Physeter macrocephalus</i>	Physeteridae
Spitssnuitdolfijn van De Blainville	Blainville's beaked whale	<i>Mesoplodon densirostris</i>	Ziphiidae
Spitssnuitdolfijn van Gray	Gray's beaked whale	<i>Mesoplodon grayi</i>	Ziphiidae
Gewone spitssnuitdolfijn	Sowerby's beaked whale	<i>Mesoplodon bidens</i>	Ziphiidae
Butskop	Northern bottlenose whale	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	Ziphiidae
Dolfijn van Cuvier	Cuvier's beaked whale	<i>Ziphius cavirostris</i>	Ziphiidae

(*) The gray whale went extinct in the Atlantic basin in historical times.

yses (figure 11, lower picture) currently not yet implemented in the bioinformatics pipeline. We expect that scapulae of the white-beaked dolphin and common dolphin might not overlap anymore when more scapulae of these two species are added to especially three-dimensional analyses.

The interactive identification key constructed in this study, and maintained by Naturalis Biodiversity Center, was built for just three species of Dutch cetaceans, so currently covers only 10% of all species stranding on the Dutch coast. More species now need to be added to the key, for an overview of all the stranded extinct and extant species see table 3. A good start would

be adding 3D models and traits of the Atlantic white-sided dolphin (*Lagenorhynchus acutus*), which is closely related to the white-beaked dolphin analysed in this study. Volunteers and/or students, affiliated with Naturalis Biodiversity Center or another institute with the appropriate permits, can easily add photographs of the remainder of the species so that the key can be expanded to cover the full spectrum of Dutch dolphin and whale diversity eventually. This study only used (semi-)landmarks placed on curves. Future studies could incorporate relative measurements as additional key characters when species are added with significantly larger-sized scapulae.

Conclusions

By analysing 60 landmarks placed on 3D models of scapulae of three different species of Dutch small toothed whales, three regions on the glenoid surface, coracoid and acromion were identified as the most discriminative components. It will now be easy to expand the dataset with 3D models of scapulae of the remainder of the species of dolphins and whales stranding on the Dutch coast so that eventually all species can be keyed out. And with the same underlying bioinformatics pipeline, many more bones of other fossil and extant animal species found on the beach, in museum depots and bird pellets can now be analysed to improve their identification.

Acknowledgements: We thank Edwin van Spronsen for help with photogrammetry and Pepijn Kamminga for granting us permission to work with museum specimens. Bas Blankevoort helped with illustrations. Guido Keijl, Jan Piet Bekker and two anonymous reviewers gave valuable feedback on earlier versions of this manuscript.

References

- Afgan, E., D. Baker, M. van den Beek, D. Blankenberg, D. Bouvier, M. Čech, J. Chilton, D. Clements, N. Coraor, C. Eberhard, B. Grüning, A. Guerler, J. Hilleman-Jackson, G. von Kuster, E. Rasche, N. Suranzo, N. Turaga, J. Taylor, A. Nekrutenko & J. Goecks 2016. The Galaxy platform for accessible, reproducible and collaborative biomedical analyses: 2016 update. *Nucleic Acids Research* 44: W3–W10.
- Agisoft 2016. Agisoft PhotoScan User Manual: Professional Edition, Version 1.2. Agisoft LLC, St. Petersburg, Russia.
- Benke, H. 1993. Investigations on the osteology and the functional morphology of the flipper of whales and dolphins (Cetacea). In: G. Pilleri (ed.). *Investigations on Cetacea*, vol. XXIV: 9–252.
- Bernal-Casasola, D., A. Gardeisen, P. Morgenstern, L.K. Horwitz, G. Piques, T. Theodoropoulou & B. Wilkens 2016. Ancient whale exploitation in the Mediterranean: the archaeological record. *Antiquity* 90 (352): 914–927.
- Bookstein, F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science* 1: 181–242.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225–243.
- de Vriend, S. 2017. 3D analysis of scapulae of Dutch whales and dolphins (Cetaceans). BSc Thesis. University of Applied Sciences Leiden, Leiden, the Netherlands.
- Doorensweerd, C., M. van Haren, M. Schermer, S. Pieterse & E. van Nieuwerkerken 2014. A Linnaeus NGTM interactive key to the Lithocolletinae of North-West Europe aimed at accelerating the accumulation of reliable biodiversity data (Lepidoptera, Gracillariidae). *ZooKeys* 422: 87–101.
- Evin, A., T. Souter, A. Hulme-Beaman, C. Ameen, R. Allen, P. Viacava, G. Larson, T. Cucchi & K. Dobney 2016. The use of close-range photogrammetry in zooarchaeology: creating accurate 3D models of wolf crania to study dog domestication. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9: 87–93.
- Farr, D.F. 2006. On-line keys: more than just paper on the web. *Taxon* 55 (3): 589–596.
- Gower, J.C. 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40: 33–51.
- Heslinga, F.J.M. & J. Schut 1971. *Studies over de Nederlandse fossiele Cetacea*. Grondboor en Hamer 25 (2): 54–63.
- ImageMagick 1999. ImageMagick. ImageMagick Studio LLC.
- Keijl, G.O., L. Begeman, S. Hiemstra, L.L. IJsseldijk, P. Kamminga & Seal Centre Pieterburen 2016. Cetaceans stranded in the Netherlands in 2008–2014. *Lutra* 59: 75–107.
- Kendall, D.G. 1984. Shape manifolds, Procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society* 16: 81–121.
- Mallison, H. & O. Wings 2014. Photogrammetry in paleontology – a practical guide. *Journal of Paleontological Techniques* 12: 1–31.

- Morgan, C.C. 2009. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde* 74: 497-506.
- Papaioannou, V.A., E.F. Kranioti, P. Joveneaux, D. Nathana & M. Michalodimitrakis 2012. Sexual dimorphism of the scapula and the clavicle in a contemporary Greek population: Applications in forensic identification. *Forensic Science International* 217: 231.e1-231.e7.
- Post, K. & E.J.O. Kompanje 1995. Late Pleistocene white whales *Delphinapterus leucas* from Dutch coastal waters. *Lutra* 38: 67-76.
- R Core Team 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ratnasingham, S. & P.D.N. Hebert 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes* 7 (3): 355-364.
- Schlager, S. 2017. Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. In: G. Zheng, S. Li & G. Székely (eds). *Statistical Shape and Deformation Analysis*: 217-256. Academic Press (Elsevier), Cambridge, USA.
- Schouten, S. 2017. De witte haai (*Carcharodon carcharias* Linnaeus, 1758) in het (Vroeg) Holoceen van de Noordzee? *Cranium* 34 (1): 68-73.
- Unger, B., E.L.B. Rebolledo, R. Deaville, A. Gröne, L.L. Ijsseldijk, M.F. Leopold, U. Siebert, J. Spitz, P. Wohlsein & H. Herr 2016. Large amounts of marine debris found in sperm whales stranded along the North Sea coast in early 2016. *Marine Pollution Bulletin* 112: 134-141.
- Van Beneden, M.P.J. & P. Gervais 1868-1879. *Ostéographie des cétacés vivants et fossils, comprenant la description et l'iconographie du squelette et du système dentaire de ces animaux, ainsi que des documents relatifs à leur histoire naturelle*. A. Bertrand, Paris, France.
- van Deinse, A.B. 1946. Interessante vondst te Rotterdam. Schouderblad van walvisch als uithangbord. *NRC handelsblad*, 1 juni 1946.
- van Rossum, G. 2012. Python 3.3. <https://www.python.org/download/releases/3.3.0/>.
- Wickham, H. 2009. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York, USA.
- Wiley, D.F. 2007. *Landmark. Institute for Data Analysis and Visualization*, University of California, Davis, USA.

Samenvatting

Hoe 3D-analyse de identificatie van botten kan vergemakkelijken: een demonstratie met schouderbladen van een selectie van Nederlandse kleine tandwalvissen

Karkassen zonder kop zijn soms lastig te identificeren. Het schouderblad, of scapula, in een karkas is echter vaak nog intact. Dit bot wordt ook los gevonden als fossiel op het strand, bij archeologische opgravingen, en in museumdepots. Zonder context is zo'n bot niet altijd makkelijk tot op de juiste soort te determineren. Wij hebben onderzocht of in het schouderblad voldoende onderscheidende kenmerken aanwezig zijn om sterk op elkaar lijkende soorten kleine tandwalvissen (Odontoceti) van elkaar te onderscheiden en op basis van die kenmerken een interactieve identificatiesleutel te maken. Daar is veel behoefte aan omdat illustraties van skeletten van dolfijnen en walvissen alleen te vinden zijn in verouderde literatuur. Er zijn 3D modellen van 22 scapulae gemaakt van museumobjecten van 16 bruinvissen, drie gewone dolfijnen en drie witsnuitdolfijnen met fotogrammetrie. Vervolgens is een bio-informatica pijplijn gebouwd (github.com/naturalis/3d-cetacean-scapulae) om de verschillen tussen de onderzochte soorten te visualiseren. Daarmee zijn onderdelen van scapulae geïdentificeerd die het meest geschikt zijn om de verschillende soorten walvissen en dolfijnen van elkaar te onderscheiden. Drie componenten van de scapulae bleken voldoende informatief voor het onderscheiden van de verschillende soorten, namelijk het schouderdak (acromion), het ravenbekuitsteeksel (processus coracoideus) en het gewrichtsvlak (glenoid). Deze onderdelen zijn gebruikt om een interactieve identificatiesleutel in Linnaeus NG te maken, die

op internet te vinden is (cetaceanscapulae.linnaeus.naturalis.nl/). Met dezelfde bio-informatica pijplijn kunnen nu ook andere botten geanalyseerd worden om identificatie tot op

de juiste soort te vergemakkelijken.

Received: 19 January 2018

Accepted: 11 November 2018

Wat horen vleermuizen van door mensen geproduceerde geluiden?

Reinier G. Meijer¹, Jacob P. Dwarshuis² & Klaas R. Piening³

¹ VecoRO Vespertilionidae ecologie & Ruimtelijke Ontwikkeling, Zwartwatersweg 103, NL-9402 SM Assen, the Netherlands, e-mail: r.g.meijer@vecoro.nl

² NAA Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV, Postbus 339, NL-9400 AH Assen, the Netherlands

³ voormalig NAA Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV, Postbus 339, NL-9400 AH Assen, the Netherlands

Abstract: *What do bats hear of human-generated sounds?*

In the Netherlands common species of Vespertilionid bats (such as species of *Myotis*, *Eptesicus* and *Plecotus*) are considered to be sensitive to sound because they navigate and localise their prey by using sonar. Since all species of bat are legally protected (Habitats Directive 92/43/EEC & derived Dutch law), this combination often requires predictive research into the effects of human-generated sounds on bats. Based on a review of the available literature including audiograms, combined with measurements of sound sources such as road traffic, pile driving and music festivals we show that bats' hearing differ from that of humans. Although we share our environment with bats, they hardly hear anything of us. This is due to anatomical and physiological differences between species of bats and humans. We suggest this to be an adaptation to basic physical properties of sound and the conditions of the environment. Apart from additional measurements of sound sources none of this is new, but the combination of data leads us to understand that bats are probably less easily disturbed by sounds like human speech or sounding church bells than generally assumed. All bats common in the Netherlands possess a hearing threshold for frequencies under 10 kHz so that these low-frequency sounds are often not observed nor disruptive to lethargic, hibernating or foraging bats. Understanding this is important for the protection of bats and when investigating the effects of activities and spatial projects on bats. In this paper we argue that in many cases protecting bats against sound may not be necessary.

Trefwoorden / Keywords: vleermuis, Vespertilionidae, ultrasoon, horen, audiogram, spraak, kerkklokken, verkeer-slawaai, heien, muziekfestival.

Inleiding

Bij ruimtelijke ontwikkelingen wordt de grootst mogelijke voorzichtigheid betracht bij nieuwe, geluidveroorzakende activiteiten in de buurt van natuurwaarden. Dit gebeurt onder meer omdat alle soorten vleermuizen streng beschermd zijn en die bescherming zich uitstrekt over verblijfplaatsen, vliegroutes en foerageergebied. Die bescher-

ming van gebiedsfuncties kent wel nuances, maar ogenschijnlijk zijn er overal vleermuisbelangen. Daarbij heeft de beschermende wet, de Wet natuurbescherming van 1 januari 2017, als uitgangspunt het voorzorgprincipe, dat is vastgelegd in artikel 1.11: "Een ieder neemt voldoende zorg in acht voor Natura 2000-gebieden, bijzondere nationale natuurgebieden en voor in het wild levende dieren en planten en hun directe leefomgeving". Daarnaast kent de wet specifieke soorten vleermuizen nog extra bescherming toe. Voor de soort ingekorven vleermuis (*Myotis*

© 2018 Zoogdiervereniging. Lutra articles also on the internet: <http://www.zoogdiervereniging.nl>

emarginatus) zijn zelfs gebouwencomplexen als Natura 2000-gebied aangewezen (Abdij Lilbosch & voormalig Klooster Mariahoop, provincie Limburg). Maar een vraag die in vooronderzoeken en passende beoordelingen nooit wordt uitgewerkt is of vleermuizen eigenlijk wel iets horen van de geluidsbronnen waartegen ze volgens de wet beschermd moeten worden.

Voor verschillende categorieën vogels zijn in vooronderzoeken (voorheen: Flora en faunawet, Natuurbeschermingswet 1998), nadere onderzoeken (voorheen: Flora en faunawet), milieueffectrapportages (Wet milieubeheer) en passende beoordelingen (voorheen: Natuurbeschermingswet 1998) altijd normen van 42 en 45 dB(A) ten opzichte van 20 μ Pa geaccepteerd bij broeden, foerageren en rusten in gebieden die verschillen in openheid. De geluidsterkte of het geluidsniveau is de grootte van de luchtdrukverandering en wordt aangegeven in een logaritmische maat: de decibel (dB). Dat is een tiende bel, ten opzichte van een referentiewaarde (20 micro-Pascal of μ Pa). Gebruik van deze logaritmische schaal betekent dat bij, bijvoorbeeld, 40 dB sprake is van tien keer zo grote drukveranderingen als bij 20 dB.

Provincies hebben in het Natuurnetwerk Nederland (voorheen Ecologische Hoofdstructuur) stiltegebieden aangewezen. Bij de eerste aanwijzing werd 40 dB(A) aangegeven als streefniveau voor het geluid veroorzaakt door niet-natuurlijke activiteiten. Ofschoon inmiddels meestal geen norm meer wordt genoemd, blijft het de vraag of deze 40 dB(A) bij voor mensen hoorbare geluiden wel een veilige grens is voor vleermuizen of andere natuurwaarden. Koolstra et al. (2002) concludeerden ten aanzien van vleermuizen: 'Uit de beschikbare informatie blijkt dat de frequentie-range waarin dieren het meest gevoelig zijn, sterk kan verschillen tussen soorten. Om bovengenoemde redenen is het helaas niet mogelijk om een algemeen geldend geluid-belastingniveau aan te geven waarboven verstoring op zal treden'. Het lijkt daarom nodig

naar soorten en daarmee naar afzonderlijke soorten vleermuizen te kijken.

Hoe luid is geluid?

We kennen in Nederland de Wet geluidhinder die voor allerlei maatschappelijke functies normen oplegt over hoeveel geluid acceptabel is over drie perioden van het etmaal: dag, avond en nacht. Gespecialiseerde adviesbureaus kunnen geluid of lawaai meten en aan de hand van de plannen voor de inrichting en processen of met een modelberekening voorspellen welk geluidsniveau er wordt veroorzaakt. Die modellen zijn echter gemaakt voor de menselijke beleving. Geluidsmetingen en berekeningen worden daarom meestal uitgevoerd over een frequentiebereik tot ten hoogste 10 kHz. De resulterende geluidsniveaus worden uitgedrukt in dB(A).

Het gehoor (van de mens) werkt niet-lineair, waardoor de gevoeligheidsspectra afhangen van de geluidsterkte. Dit is een gevolg van onder meer de visco-elastische eigenschappen van het middenoor. Bij lage intensiteiten is de gevoeligheid voor lage frequenties veel lager, en de 'drempel' dus veel hoger, dan bij middenfrequenties van een paar kHz. Bij oplopende intensiteit wordt die curve vlakker, zodat we voor zeer luide geluiden met lage frequenties bijna even gevoelig zijn als voor de genoemde middenfrequenties. Overigens is 'drempel' niet helemaal een absolute waarde, maar kan deze per individu en situatie wat verschillen. Het kan hier begrepen worden als de mediaan (50%) uit een redelijke steekproef, tussen nooit waarnemen en altijd waarnemen van een bepaalde stimulussterkte. Het is een populatiebiologisch principe dat elke eigenschap, zoals gehoordrempel per frequentie, een spreiding heeft, milieuafhankelijk is en met de leeftijd van het individu kan veranderen.

Om niet voor elke decibel een ander filter te moeten kiezen is het hele bereik opgedeeld in vier filterkarakteristieken, genaamd A tot en met D. In de praktijk worden alleen de A- en

de C-kromme gebruikt. Geluidmeters hebben twee filters waartussen gekozen kan worden bij een meting. De A-kromme geldt dan globaal voor waarden van 0-60 dB, de C-kromme voor hogere. Daarin geeft de A aan dat een frequentieweging is gebruikt die overeenkomt met de gevoeligheid van het menselijk oor voor relatief lage niveaus (antropogeen of menselijk). Maar de meeste dieren horen wat anders. Voor vleermuizen zou gebruik van een aparte schaal dB(V-A tot D) voor de *Vespertilioniformes* en/of dB(P-A tot D) voor de (uitsluitend buiten Nederland voorkomende) *Pteropodiformes*, wenselijk zijn. Dit refererend aan de twee onderorden van de vleermuizen (*Chiroptera*), die duidelijk kunnen verschillen in frequentiebereik en type echolocatie. Daarbij lijkt juist het frequentiebereik boven 10 kHz voor vleermuizen van belang. Bij onderzoek ten behoeve van ruimtelijke ontwikkelingen is het daarom de vraag hoe een geschikte maat valt af te leiden uit de gebruikelijke metingen en berekeningen.

Lastig hierbij is dat geluiddrukkniveaus in het ultrasone gebied eigenlijk nooit worden gemeten. In de eerste plaats omdat er geen 'vraag' is naar deze meetwaarden, in de tweede plaats doordat meet- en analyseapparatuur die wordt gebruikt voor de meeste akoestische onderzoeken er niet geschikt voor is.

Uit onderzoek van de laatste 50 jaar aan vele vleermuissoorten zijn echter wel normen af te leiden die meer recht doen aan het gegeven dat effectgerichte natuuronderzoeken een compromis zijn tussen een goede bescherming van de natuurwaarden en de maatschappelijke aanvaardbaarheid van tijd en kosten voor verder onderzoek en ingrepen. Wanneer de in Nederland voorkomende soorten vleermuizen niet echt nadelige gevolgen ondervinden van een activiteit, is het naar onze mening niet zinvol en niet aanvaardbaar om kosten te maken om dat uit te zoeken en vervolgens mitigerende en/of compenserende maatregelen te treffen. Er zijn uit onderzoeken naar het gehoor van een aantal soorten vleermuizen veel gegevens bekend die voor onze wet-

telijk verplichte rapportages bruikbaar zijn te maken. Daarnaast zijn er over de eigenschappen van geluid een aantal zaken op te merken die effecten onwaarschijnlijk maken.

Het is daarbij goed om onderscheid te maken tussen het kunnen waarnemen van een geluid en de vraag of een geluid hinderlijk kan zijn. Het waarnemen van geluid wordt hier gebruikt in de zin van 'horen'. Bijvoorbeeld aan de randen van het gehoorbereik van een soort of zelfs een individu zijn er frequenties die alleen waargenomen worden als ze met een grote geluidsterkte klinken. Ook als hard geluid zal een dergelijke toon niet als hinderlijk of storend worden ervaren. Omgekeerd geldt voor elke soort of individu dat een goed hoorbare frequentie zo zacht kan klinken dat die nauwelijks waargenomen wordt. Denk aan een uitdovend geluid in de verte. Ook dan zal een geluid in elk geval niet hinderen of overstemmen en vaak ook niet storen. Voor een effectbepaling is alleen een hinderlijk of storend geluid van belang.

Vleermuizen horen veel

Er zijn wereldwijd meer dan 1.200 soorten vleermuizen (Dietz & Kiefer 2016) waarvan er 16 zeker in Nederland voorkomen (Vleermuisvakberaad 2017) en een onzeker aantal van een handvol andere soorten soms in Nederland wordt waargenomen (Zoogdiervereniging VZZ 2008). Alle vleermuissoorten die in Nederland zijn gevestigd behoren tot de familie van de Gladneuzen (*Vespertilionidae*) en leven van insecten en andere geleedpotigen. Deze soorten gebruiken sonar (of echolocatie) voor hun oriëntatie en navigatie in het landschap en voor het lokaliseren van hun prooien. Hierbij wordt ultrasoon geluid uitgestoten en de reflectie daarvan levert ruimtelijke informatie op over de omgeving en de eventuele prooien. Vleermuizen kunnen bovendien actief vliegen en zijn daardoor in combinatie met hun sonargebruik in staat te foerageren in het nachtelijk luchtruim. De

soorten verschillen in aspecten zoals morfologie, jachttechniek, prooikeuze, niveau en spectrum van het echolocatiegeluid, habitatkeuze en type verblijfplaats.

Sommige soorten hebben het vermogen prooien te vangen zonder daarbij echolocatiegeluiden te gebruiken. Zij horen insecten lopen tussen ritselende bladeren (valse vleermuis (*Myotis myotis*), Bechstein's vleermuis (*Myotis bechsteinii*), grijze grootoorvleermuis (*Plecotus austriacus*)) of horen ze vliegen (gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*)) ('passive listening') (Siemers & Schnitzler 2004, Dietz et al. 2007). Daarnaast hebben vleermuizen uitstekend nachtzicht en kunnen zij overdag of in de schemering of in een bekende omgeving vliegen zonder van hun sonar gebruik te maken.

Het gehoor is belangrijk voor vleermuizen. Het zwaartepunt van de gevoeligheid van hun gehoor ligt in het ultrasoon gebied, boven 20 kHz, en daar liggen veel meer frequenties dan in het in verhouding smallere geluidsspectrum tussen 20 Hz en 20 kHz. Mensen horen ultrasoongeluid vrijwel niet en 'heel hoge' tonen tussen 12 en 20 kHz horen mensen zelfs steeds minder goed als gevolg van de natuurlijke veroudering.

Vleermuizen en lawaai

Ondanks de specifieke kwaliteiten van hun gehoor kiezen individuen of kolonies van vleermuizen hun verblijfplaats soms in wat mensen ervaren als een lawaaiige omgeving. Zo zijn er meldingen van vleermuizen die 's zomers (overdag) of 's winters hangen in (bron: www.waarneming.nl):

- kerktorens met luik klokken (gewone dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*), gewone grootoorvleermuis),
- viaducten onder drukke wegen (gewone dwergvleermuis),
- een contragewichtbrugkelder onder een berijdbare aanbrug (watervleermuis (*Myotis daubentonii*)),

- een kolonieboom langs een drukke weg (rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*)),
- een gemechaniseerde timmerwerkplaats (gewone grootoorvleermuis).

Vleermuisonderzoekers maken daarnaast geregeld melding van vleermuizen van verschillende soorten die foerageren of vliegen langs lawaaiige bedrijfsterreinen (rosse vleermuis, ruige dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*)) of autosnelwegen (tweekleurige vleermuis (*Vespertilio murinus*), laatvlieger (*Eptesicus serotinus*)) of die bijvoorbeeld foerageren in het Noorderplantsoen in Groningen tijdens manifestaties als Noorderzon of het bevrijdingsfestival (rosse vleermuis, ruige dwergvleermuis, gewone dwergvleermuis en watervleermuis) (Koelman et al. 1997, Koelman & Modderman 1997). Blijkbaar zijn deze harde geluiden voor de vleermuizen niet of nauwelijks verstoring. De beperkte beschikbaarheid van verblijfplaatsen kan hierbij een rol spelen. Of wellicht treedt er gewenning op. Maar het is ook mogelijk dat vleermuizen de harde geluiden in die verblijfplaatsen niet of nauwelijks kunnen horen.

Ultrasoongeluid en verstoring

Behalve vleermuizen maken bijvoorbeeld ook sommige soorten krekels, sprinkhanen (Orthoptera) en nachtvinders (Lepidoptera, Heterocera) ultrasoongeluid. Andere voorbeelden van natuurlijke bronnen van ultrasoongeluid, die door vleermuizen worden gemeden, zijn regen, snelstromend water en watervallen (Griffin 1971, Tuttle 2015). In onze gemechaniseerde en elektronisch uitgeruste maatschappij zijn verschillende bronnen van ultrasoongeluid te vinden, zoals dierenverschrikkers voor de tuin en in auto's, rioolwaterniveaumeters, fietsderailleurs en slecht onderhouden auto's. Deze bronnen produceren geluiden tussen 20 en 45 kHz, frequenties die voor vleermuizen potentieel verstoring zijn omdat ze overeenkomen met door veel

soorten zelf gebruikte echolocatiegeluiden.

Verstoring door geluid kan betrekking hebben op winterslapende vleermuizen, op vleermuizen in dagrust in de zomerperiode (waarbij zij, tijdens koel weer, ook in een kortdurende lethargische toestand kunnen verkeren) en op vliegende vleermuizen buiten de verblijfplaats.

Speakman et al. (1991) gingen na of het Europese soorten vleermuizen in hun winterslaap stoort wanneer ze aan licht, geluid, verwarmen of aanraken worden blootgesteld. Voor franjestaart (*Myotis nattereri*), watervleermuis, rosse vleermuis, laatvlieger, gewone dwergvleermuis en gewone grootoorvleermuis was alleen aanraken een reden om uit de lethargische toestand (torpor of winterslaap) te komen. Harde geluiden van 90 dB tussen 91 en 30.000 Hz op een meter afstand, gedurende 5 seconden, of stemgeluid (ruwweg 50 tot 500 Hz met 30 tot 70 dB) bleken voor vleermuizen geen reden om uit hun lethargische toestand te ontwaken.

De auteurs geven echter ook aan dat de resultaten met enige voorzichtigheid moeten worden geïnterpreteerd. De experimenten werden namelijk uitgevoerd bij diep slapende vleermuizen, die na een wakkere periode steeds juist in lethargie waren gegaan en daardoor mogelijk relatief weinig verstoorbaar waren. Onder natuurlijke omstandigheden is er naar verwachting meer spreiding in de storingsgevoeligheid van winterslapende dieren (zie ook Thomas 1995). Winterslaap is echter nog wat anders dan dagrust of geluidtolerantie bij nachtelijke activiteiten als het gaat om verstoring door geluid.

Vleermuizen kunnen de frequenties, de duur en de sterkte van geluiden die ze maken aanpassen, onder meer om invloed van omgevingsgeluid te omzeilen (o.a. Miller & Degn 1981, Schmidt & Joermann 1986). Daarmee is het echolocatiesysteem van vleermuizen tot op zekere hoogte bestand tegen zowel natuurlijke als kunstmatige omgevingsgeluiden. Dat zou kunnen verklaren waarom vleermuizen actief kunnen zijn in een lawaaiige omgeving,

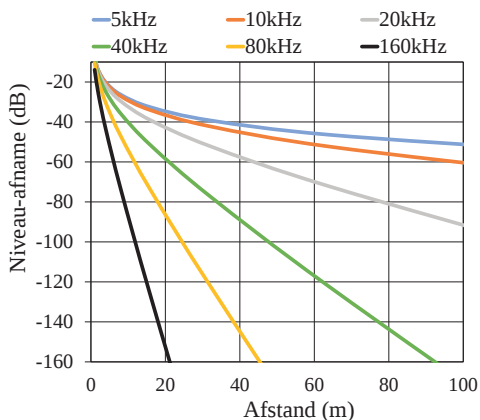
maar nog niet waarom ze in rust accepteren wat mensen ervaren als 'veel geluid'.

De sterkte van de eigen echolocatiegeluiden ligt bij de meeste soorten vleermuizen tussen 80 en 130 dB vlak voor hun snuit (Altringham 1996). Als een vleermuis naar zijn eigen roep zou luisteren zou hij door gewenning (fatigue) of slijtage (afgebroken trilhaartjes in het slakkenhuis) snel doof zijn (Burda & Ulehlova 1983). Het is immers een hoog geluidsniveau op korte afstand. Alle soorten met echolocatie schakelen hun gehoor kortstondig uit op het moment dat ze een puls uitstoten. Mogelijk kunnen vleermuizen dat mechanisme willekeurig inzetten (Suyeon 2010). Dat zou tolerantie voor lawaai in rust kunnen verklaren, maar lijkt door de tijdsfactor, heel kortstondig versus uren of dagen, toch minder waarschijnlijk. Bij mensen bestaat de zogenaamde stapediussreflex. Hierbij spant een spiertje aan de stijgbeugel in het middenoor zich aan bij een plotseling hard geluid, waardoor gehoorschade kan worden voorkomen. Er zijn ons geen onderzoekresultaten bekend, waarbij vleermuizen harde geluiden kunnen mitigeren door de stapediussreflex.

Een reden voor vleermuizen om zo veel decibels te produceren is het verschijnsel dat frequenties in het medium lucht sneller uitdoven naarmate ze hoger zijn. Afstand tot de geluidsbron, temperatuur en vochtigheid zijn hierbij belangrijke parameters (figuur 1). Als gevolg van deze atmosferische uitdoving komt er maar weinig geluid van een ultrasone oriëntatiepuls terug als echo. Dit verschijnsel verklaart ook waarom voor een deel van de sociale roepen voor lagere en vaak zelfs niet-ultrasone frequenties wordt gekozen: die zijn op grotere afstand te horen.

Geluiden van Nederlandse soorten

Vleermuizen gebruiken echolocatiepulsen waarvan de meeste ruim boven het menselijk gehoorbereik liggen. Van de Nederlandse vleermuizen komen alleen individuen van



Figuur 1. Uitdoving van geluid in lucht (niveau-afname bij half-bolvormige geluiduitstraling, $T = 15^{\circ}\text{C}$, $RV = 80\%$). Afhankelijk van afstand (geluid spreidt in alle richtingen en wordt daardoor bolvormig zwakker), luchttemperatuur (T) en relatieve luchtvochtigheid (RV), sterft geluid snel uit in lucht. Daardoor wordt de hoorbaarheid van ultrasoon geluid minder met de afstand.

franjestaart (15 kHz) soms en rosse vleermuis (17 kHz) meestal onder 20 kHz (figuur 2). Met de sociale of contactroepen zitten meer soorten op een ondergrens van 10 of 8 kHz: baardvleermuis (*Myotis mystacinus*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*) en gewone grootoorvleermuis (figuur 3). Verder komen de sociale roepen van laatvlieger (Meijer & Venema 2013), franjestaart (10 kHz), noordse vleermuis (*Eptesicus nilssonii*) en tweekleurige vleermuis (12 kHz), rosse vleermuis en ruige dwergvleermuis (15 kHz) en watervleermuis (16 kHz) daar in de buurt.

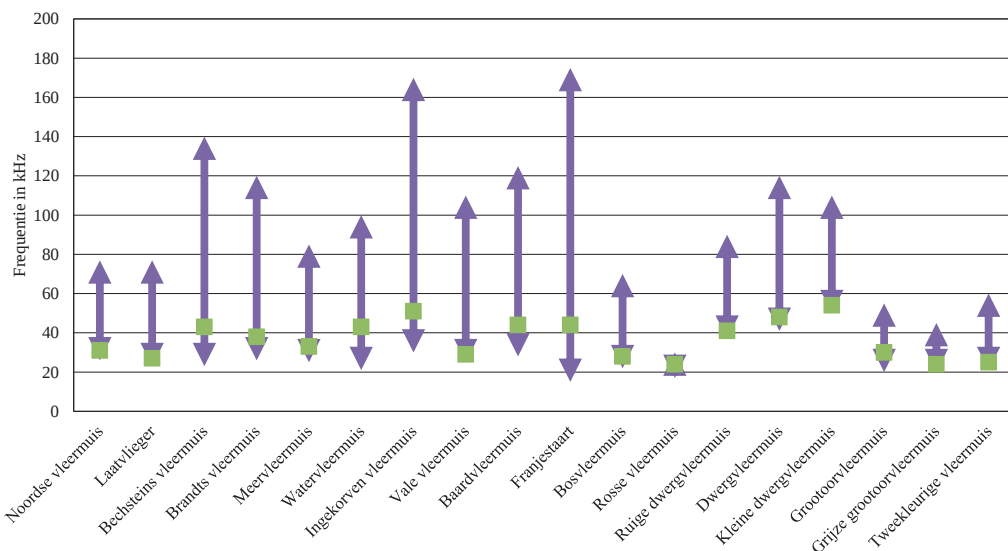
Voor zover bekend, roept geen enkele in Nederland voorkomende vleermuis onder 8 kHz. Dit suggereert dat ze daar ook weinig van zouden horen. Want waarom zou sociale geluiden maken zinvol zijn als het individu zelf of de soortgenoten het niet horen?

Maat geeft beperkingen

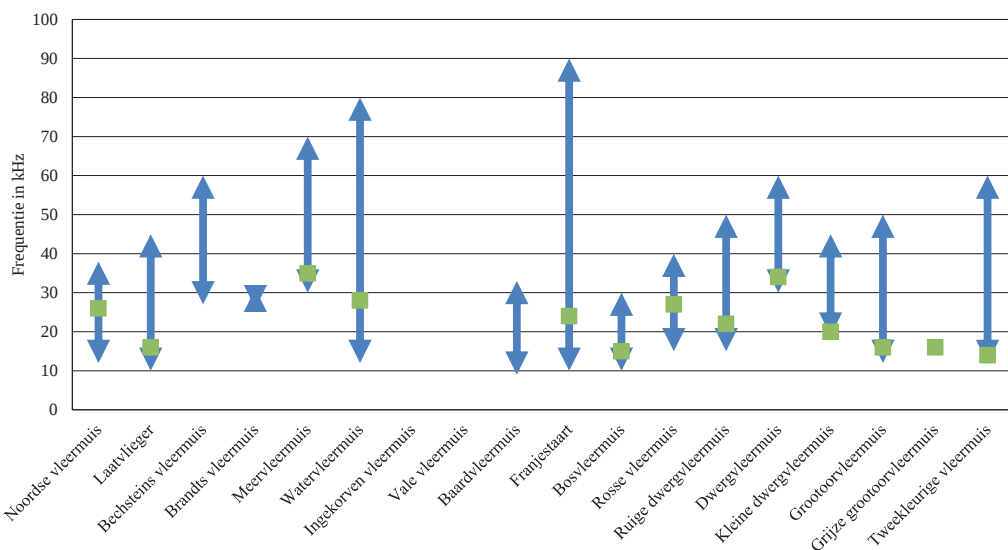
Uit experimentele studies (o.a. Bates et al. 2008) blijkt dat de frequenties van echolocatiesignalen van vleermuizen (17-140 (200

kHz) veel hoger zijn dan de frequenties binnen het bereik van het menselijk gehoor. Grotere soorten maken en horen vaak lagere geluiden dan kleinere, al is er daarbij heel veel variatie. Dat hangt samen met de “drie-eenheid” van de mechanica: massa, veerkracht en weerstand. Een kleine (smalle) basilaire membraan die relatief slap is (kleine massa maar lage stijfheid) kan best gevoelig zijn voor lage tonen, maar zal bij ultrasoon horende vleermuizen zelden voorkomen omdat juist ultrasone geluiden moeten worden waargenomen. In het algemeen geldt dat kleine dieren met hogere tonen communiceren. Een anatomische verklaring daarvoor is dat voor lage tonen een langere gehoorgang in het binnenoor (slakkenhuis, Orgaan van Corti en de basilaire membraan) nodig is en deze past alleen in een grotere kop (Koay et al. 1997, Heffner et al. 2013). Verder is ook de omvang van de onderdelen van het oor, zoals trommelvlies (membrana tympani) en slakkenhuis (cochlea), altijd beperkt waardoor geen enkele soort anatomisch een gehoor heeft om alle voorkomende frequenties te kunnen horen (Köppl 2001, Manley et al. 2004, Manley 2012, Tursic et al. 2013). Waar het menselijk gehoor van 20 Hz tot 20 kHz een bereik heeft van tien octaven, kan vergelijkenderwijs worden verondersteld dat ook het gehoor van vleermuizen maximaal een bereik in die orde van grootte kent. 200 Hz - 200 kHz is logaritmisch ook tien octaven en bij een lagere bovengrens is er dus ruimte voor het horen van relatief lagere tonen. Daarbij is het aantal frequenties van minder belang, want de sensorische schaal is door de eigenschappen van de basilaire membraan en de verdeling van binnenste haarcellen daarop ongeveer gelijk. De in Nederland voorkomende vleermuizen hebben echter genoeg aan 10 tot 140 kHz, waardoor er anatomisch wellicht ruimte is voor het per soort meest relevante deel van het spectrum.

Verder is de basilaire membraan van vleermuizen lang in verhouding tot het lichaamsgewicht, ten opzichte van die van de meeste andere zoogdieren. De cochlea van veel



Figuur 2. Frequentiebereik van de echolocatie-roep van Nederlandse soorten vleermuizen. Voor elke soort wordt de luidste frequentie van de echolocatiepuls weergegeven (groene vierkanten) (gewijzigd naar: Zoogdiervvereniging VZZ 2008, Skiba 2009).



Figuur 3. Frequentiebereik van de sociale roep van Nederlandse soorten vleermuizen. Voor elke soort wordt de luidste frequentie van de sociale roep of contactroep weergegeven (groene vierkanten). Van enkele soorten is de sociale roep niet of onvoldoende bekend (gewijzigd naar: Zoogdiervvereniging VZZ 2008, Skiba 2009).

vleermuizen heeft ruim drie windingen. Dat is meer dan de twee-en-een-halve windingen van de mens. Er zou daarom extra zintuigruimte kunnen zijn voor hoog- en laag-frequente geluiden (Kössl & Vater 1995,

Neuweiler 2000, Solntseva 2007).

Het moet echter een voordeel opleveren om in een ander frequentiebereik te kunnen horen (Heffner et al. 2003, Davies et al. 2013). Elke soort gebruikt een niche waarin

zijn eigenschappen het mogelijk maken om te overleven. Zo zijn het aantal en de dichtheid van haarcellen in het slakkenhuis van in lichaamsgrootte vergelijkbare soorten als rosse vleermuis en laatvlieger verschillend, met directe gevolgen voor de capaciteiten en ecologie van de soorten (Burda & Ulehlova 1983) zoals vlieghoogte en oriëntatie.

Het is niet verrassend dat soorten vleermuizen met echolocatie, zoals alle Nederlandse soorten, het beste de frequenties horen die ze zelf het luidst roepen (Neuweiler et al. 1984). Daarin verschillen soorten, bijvoorbeeld laatvlieger (27 kHz) en kleine hoefijzerneus (110 kHz), echter sterk.

Gezien het feit dat, op een enkele uitzondering na, geen enkel echolocatie- of sociaal geluid geproduceerd door Nederlandse vleermuizen onder de 10 kHz komt, lijkt het redelijk te veronderstellen dat frequenties beneden 10 kHz 'slecht passen' bij het de anatomie van het oor van Nederlandse vleermuizen. Met vergelijkend anatomisch onderzoek tussen heel verschillende vleermuissoorten is onder meer aangetoond dat het trommelvlies bij laatvlieger en de in Azië voorkomende hoefijzerneus *Rhinolophus rouxii* effectiever trilt boven 10 kHz (Vater 1988).

Er heerst onder onderzoekers van het gehoor van vleermuizen overeenstemming dat vleermuizen onder 1 kHz waarschijnlijk weinig of niets horen (Esser & Daucher 1996, Fay 1998, Koay et al. 1998, Obrist & Wenstrup 1998, Macías et al. 2009). Alleen Poussin & Simmons (1982) melden dat *Eptesicus fuscus* frequenties vanaf 200 Hz kan horen, zij het vanaf een minimale geluidssterkte van ruim 80 dB. Willen geluiden hoorbaar zijn voor Nederlandse vleermuissoorten of verstorend zijn, dan moet de frequentie dus naar verwachting boven 1 kHz liggen. Uit alle anatomische aspecten samen is het aannemelijk dat de meeste kleine dieren, waaronder vleermuizen, lage tonen in de orde van 1 tot 10 kHz slecht kunnen horen.

Herkenning van geluiden bij omgevingsgeluid

Van veel gewervelden is bekend dat een toon met een bepaalde frequentie slechts wordt herkend wanneer deze een aantal dB's (de kritische ratio) sterker is dan het omgevingsgeluid in een frequentiegebied dat deze toon bevat (de kritieke band) (Manley et al. 2004, Tursic et al. 2013). De kritieke band (aangeduid als Q10dB), het gebied waarin tonen elkaars waarneembaarheid beïnvloeden, bedraagt voor frequenties boven 650 Hz ongeveer 15% rond de frequentie van de toon. Als de inlandse soorten pas geluiden boven 8, 12 of 16 kHz gebruiken, zal geluid met een frequentie van meer dan 15% daaronder dus niet interfereren met, en wellicht dus ook niet verstorend werken op, bijvoorbeeld de oriëntatie, jacht of de onderlinge communicatie.

Er is, voor zover bekend, geen onderzoek gedaan naar de kwantificering van de kritieke band en de kritische ratio bij in Nederland voorkomende soorten vleermuizen. Bij de op het Amerikaanse continent voorkomende *big brown bat* (*Eptesicus fuscus*) zijn neuronen vastgesteld die rond de eigen piekfrequentie (QCF) van 28 kHz een Q10dB van 30 tot 40 hebben maar daaronder of daarboven maar 5 tot 10 (Simmons et al. 2007). Daarmee kunnen deze vleermuizen kleine afwijkingen in de reflectie van hun eigen pulsen goed onderscheiden. Voor vogels is bekend dat de kritische ratio sterk verschilt per frequentiegebied. Voor veel vogels moet een toon van 1 kHz circa 25 dB luider zijn dan de omgevingsruis om te kunnen worden waargenomen (Köppl 2001). Voor elke hogere octaaf wordt de kritische ratio 3 dB hoger, zodat deze voor een frequentie in het ultrasoongebied van 32 kHz, ongeveer 40 dB zou bedragen. Veel vogelsoorten roepen tussen 5 en 30 kHz, het spectrum waarin ze elkaar daarmee intraspecifiek goed kunnen horen.

Dit sluit aan bij de hypothese dat het gehoor van vleermuizen op overeenkomstige wijze als dat van andere gewervelden zoals vogels

functioneert en dat vleermuizen in elk geval hun eigen geluid goed kunnen horen. Geluiden die verstoring zijn moeten in het gebied van 1 kHz tot de bovengrens van het menselijk gehoor (20 kHz) minder dan 25 tot 38 dB onder het niveau liggen dat een vleermuis bij zijn jacht, oriëntatie of sociale roep wil waarnemen. Daarboven, in het ultrasoon gebied, moeten geluiden nog luider zijn om verstorend te zijn.

Gascompressoren in Noord-Amerika produceren permanent geluid van 65 tot 80 dB(A) tot 24 kHz. In die gaswinningsgebieden bleken vleermuissoorten die zelf pulsen maken tot 35 kHz, zoals de eerder genoemde *E. fuscus*, minder actief. Een groep vleermuizen, waaronder verschillende *Myotis*-soorten, die hogere frequenties gebruiken, werd echter niet significant beïnvloed (Bunkley et al. 2015).

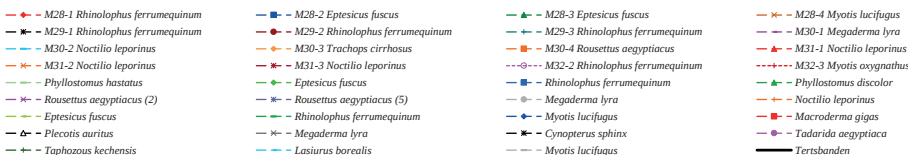
Sterke ultrasone omgevingsgeluiden kunnen het passief luisteren naar prooien en het echolocatiesysteem verstoren (Fullard et al. 1979, 1983), maar actief worden gemeden. Het ritselen van de vegetatie is in het ultrasoon-spectrum maar 12 dB minder luid dan het geluid van verkeer zoals waargenomen naast de weg en doordat zulke natuurlijke geluiden meer lijken op die van prooiinsecten dan verkeerslawaaï, mogelijk ook meer verstorend bij het passief luisteren naar prooien. In de buurt van een drukke weg is vogelzang vaak goed te horen ondanks het hoge geluidsniveau van het wegverkeer. Beide soorten geluid hebben een verschillende frequentiekenarakteristiek. Het verhoudingsgewijs laagfrequente verkeersgeluid overstemt het geluid met hogere frequenties van de zangvogels maar ten dele. Insecten maken afhankelijk van de soort of het levensstadium, naast hoorbare ritselgeluiden tussen 3 en 20 kHz, vooral geluiden tussen 30 en 50 kHz met 45 tot 62 dB en uitschieters tot boven 100 kHz (Schaub et al. 2008). Waarbij de meeste energie is geconcentreerd tussen 3 en 30 of 40 kHz (Goerlitz et al. 2008). Zo ritselen meelwormen (de larven van de kever *Tenebrio molitor*) tussen 10 en 30 kHz (Neuweiler

et al. 1984, Neuweiler 1989) en rupsen, nachtvlinders (Lepidoptera), en mei-, juni- en mestkevers (Scarabaeidae) tot 50 kHz (Bohn et al. 2004, 2006, Bohn 2005.). Wanneer valse vleermuizen passief naar kevers op de grond jagen, ligt het dominante geritsel van 12 kHz in hetzelfde geluidsspectrum als naburig verkeer, dat daarmee het vangstsucces met 10% doet afnemen. Die vleermuizen besteden ook een tiende minder tijd nabij wegen (Jones 2008). Nadere metingen aan deze predator-prooi-relatie (Siemers & Schaub 2011) komen uit op ritselgeluiden tussen 3 en 30 kHz voor de grondinsecten en een verviervoudiging van de jaagtijd met halvering van het vangstsucces op 7,5 m van autoweggeluid. Op 50 m van de weg was de benodigde zoektijd nog altijd 1,5 keer die van een controle-experiment. Voor die relatie tussen *passive listener* en prooi is hoorbaar verkeersgeluid dus in bepaalde situaties een wezenlijke factor, maar vormt het ultrasoongeluid van de prooidieren voor valse vleermuis waarschijnlijk (deels) de redding.

In het ultrasoon-spectrum is 30 tot 62 dB een hoog geluidsniveau om te overstemmen met een andere geluidsbron op enige afstand gezien de demping van die bron in lucht en de kritische ratio, zoals hiervoor besproken. Daarom zal natuurlijk of kunstmatig ultrasoongeluid zelden het actieve gedrag van vleermuizen verstoren en naar verwachting ook hun slaapplek niet bereiken.

Daarom is de kans klein dat natuurlijk of kunstmatig ultrasoongeluid door insecten geproduceerde geluiden zal overstemmen en daarmee de *passive listeners* onder de vleermuizen zal verstoren of hun dagverblijfplaats zal bereiken.

Vleermuizen die op vliegende prooien jagen gebruiken op grotere afstand van vegetatie, relatief lagere tonen dan dichtbij of in de begroeiing (Neuweiler 1984). Van de *Myotis*-soorten hebben franjestaart, ingekorven vleermuis, baardvleermuis, watervleermuis en meervleermuis afnemend succes met het vangen van een prooi op korte afstand (0 tot 30 cm) van de begroeiing (Siemers & Schnit-



Figuur 4. Audiogrammen van op gehoor onderzochte soorten vleermuizen uit de beschikbare literatuur. Tien meetpunten (gemarkeerd 'o') zijn niet relevant (zie toelichting in de tekst). (Bronnen: M-gemarkeerde soorten uit Fay 1988; andere soorten: Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, 2002, Esser & Daucher 1996, Borina 2008, Maciasa et al. 2009).

zler 2004). Deze verwante soorten gebruiken, respectievelijk, dan ook steeds lagere piekfrequenties (quasi constante frequentie of QCF) in de pulsen. Daarmee is hun roep afgestemd op of bepalend voor hun jachtbiotoop.

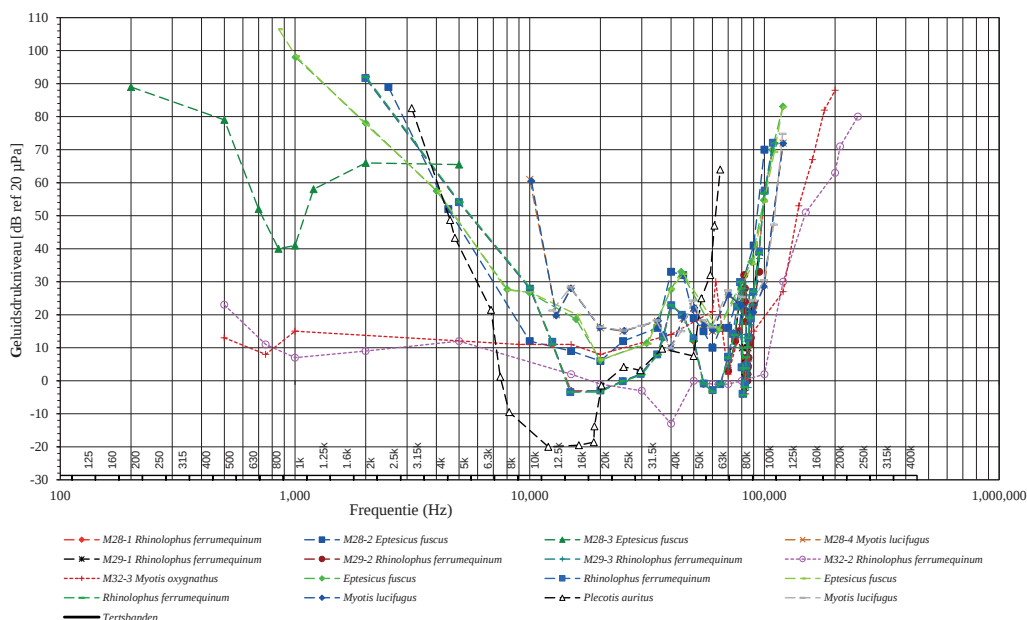
Sommige soorten blijken in staat te zijn ultrasoon geluid, zoals geruis van bladeren, te filteren, waardoor ze hun echolocatie kunnen blijven gebruiken bij het jagen in een lawaaiige omgeving, of wanneer ze passief luisteren naar geluiden van de prooien zelf (Neuweiler 1990). Individuen van laatvlieger hebben een signaalruisverhouding van 36 tot 49 dB nodig om met ten minste 5% succes prooien te vangen bij achtergrondgeluid (Troest & Möhl 1986). Doordat die vleermuizen relatief hard roepen, slagen ze daarin. Voor andere soorten is echolocatie nog bruikbaar indien de echo 10% is van het totale geluid van de verstoring. Dat is een signaalruisverhouding van 20 dB.

Het beeld over alle Nederlandse soorten vleermuizen is daarom dat ze door het soort-

eigen geluidsvolume en de specifieke sterkste frequenties van hun roep succesvol zijn in de jachtbiotoop die we van ze kennen. In dat gebied zijn ze nauwelijks door ultrasoongeluid te storen. Aangezien het voor ons hoorbare geluidsspectrum met de laagfrequente, menselijke geluiden ver beneden het voor echolocatie relevante frequentiegebied ligt, zal het voor de in Nederland voorkomende soorten naar verwachting niet verstoring zijn bij het foerageren.

Gehoorstudies

Of een geluidsfrequentie gehoord wordt hangt af van of het onderzochte gehoor gevoelig is voor die frequentie en of de gevoeligheidsdrempel voor die frequentie wordt overschreden, dat wil zeggen of het geluid luid genoeg is. Een audiogram is een grafische weergave van het gehoorbereik, waarbij de minimale



Figuur 5. Audiogrammen van voor dit artikel relevante soorten vleermuizen uit de beschikbare literatuur (X-as gewijzigd t.o.v. figuur 4; bronnen: M-gemarkeerde soorten uit Fay 1988, andere soorten: Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, 2002, Esser & Daucher 1996, Borina 2008, Macías et al. 2009).

waarneembare geluidsterkte in dB is uitgezet ten opzichte van de frequentie in Hertz (Hz). Audiogrammen zijn over het algemeen uitgerekt U- of V-vormig, maar soms ongelijk W-vormig (Richardson et al. 1995). Daarbij vertegenwoordigen de lage punten in deze grafische weergave de frequenties die gehoord worden als ze zacht klinken.

Voor dit onderzoek zijn vrij beschikbare publicaties met een audiogram van een vleermuissoort verzameld. Er zijn, voor zover ons bekend, de laatste halve eeuw ongeveer 20 soorten vleermuizen onderzocht op hun gehoor (figuur 4). Audiogrammen van in Nederland voorkomende soorten zijn maar zeer beperkt bepaald. Alleen gewone grootoorvleermuis en grote hoefijzerneus (*Rhinolophus ferrumequinum*) zijn vertegenwoordigd. Daarbij gelden hoefijzerneuzen sinds de jaren 1970 in Nederland als uitgestorven (Limpens et al. 1997). Wel zijn een paar nauwe verwanten van onze Nederlandse soorten aan gehoortesten onder-

worpen. Het meeste onderzoek is gedaan aan de *little brown bat* (*Myotis lucifugus*) en de *big brown bat* (*Eptesicus fuscus*), Amerikaanse soorten die met een QCF van respectievelijk 45 en 28 kHz erg veel lijken op hun Nederlandse verwanten als watervleermuis (en andere *Myotis*-soorten) en laatvlieger. Er is daarnaast recentelijk ook veel onderzoek gedaan aan de Japanse huisvleermuis (*Pipistrellus abramus*), die met een QCF van 40 kHz sterk lijkt op West-Europese dwergvleermuizen (Kondo & Riquimaroux 2011, Boku et al. 2015) (ontbreekt in de figuren 4 en 5).

Er zijn verschillende methoden gebruikt om audiogrammen op te stellen: met behulp van gedragsexperimenten, geïmplanteerde elektrodes (Auditory Brainstem Response) in het binnenoor, metingen aan de ideale trilling van het trommelvlies of door elektrofysiologisch onderzoek aan zenuwen en hersenscans (Esser & Daucher 1996, Koay et al. 1998, Obrist & Wenstrup 1998, Macías et al. 2009).

In deze studies blijken grote verschillen tussen individuen van een soort te worden gemeten. De methode is daarbij echter niet bepalend (Koay et al. 2002, Borina 2008, Macías et al. 2009). Gehoorverschillen tussen individuen, die in een studie uiteenliepen van 3 tot 29 dB, waren het hoogst bij de frequentie van de eigen roep. Tussen 5 en 20 kHz zijn de individuele verschillen hooguit 8 dB (Borina 2008). Ook opvallend is dat individuele vleermuizen bij de gedragsexperimenten volgens de onderzoekers beter worden in het herkennen van voor hen slecht hoorbare geluiden door te oefenen. Bij de *greater spear-nosed bat* (*Phyllostomus hastatus*) uit Midden-Amerika bleek door oefenen zelfs een verbetering van 40 dB haalbaar (Koay et al. 2002); de mate waarin die soort door herhaling beter scoort vormt echter een uitzondering, blijkt uit alle proeven samen. Zoals uit het overzicht van de audiogrammen (figuren 4 en 5) blijkt is dit leereffect niet van belang voor het overkoepelende beeld.

In verschillende experimenten gaan de uitvoerende onderzoekers er van uit dat de vleermuis die meer dan 60 dB van een bepaalde frequentie nodig heeft, deze frequentie niet hoort en dat het daarom niet zinvol is om onder 10 kHz, maar zeker onder 5 kHz, te meten. Daarop zijn twee groepen van uitzonderingen:

1. gewone vampiervleermuizen (*Desmodus rotundus*) uit Zuid-Amerika die er baat bij hebben om prooien zoals vogels en zoogdieren te kunnen horen ademen en roepen (*D. rotundus* komt niet voor in de figuren 4 en 5) en andere soorten die zich oriënteren op de geluiden van hun gewervelde prooien, zoals de in Azië voorkomende lierneusvleermuis (*Megaderma lyra*), die onder meer jaagt op kleine zoogdieren;
2. fruitetende vleermuizen, zoals de Jamaica-vruchtenvampir (*Artibeus jamaicensis*) uit Midden- en Zuid-Amerika en de Nijlrousette (*Rousettus aegyptiacus*) met een eigen roep van 21 kHz, die wellicht lage frequenties gebruiken vanwege de grote

vruchten die ze zoeken (*A. jamaicensis* niet in figuur 4 of 5). Hoge frequenties zijn immers alleen van belang als een korte golf-lengte nodig is voor het onderscheiden van kleine prooien.

Geen van deze soorten of geslachten komt echter op het Europese vasteland voor. Het lijkt daarom voor de Nederlandse situatie niet nodig om met deze soorten rekening te houden.

Verder laat een aantal audiogrammen afwijkingen zien die niet op grond van soortspecifieke eigenschappen zijn te verklaren (figuur 4). Mogelijk als gevolg van de verschillende meettechnieken die zijn gebruikt in de loop van een halve eeuw zijn er tien meetpunten (gemarkeerd als gele cirkels) die de gedachte 'geen gehoor onder 5 kHz' niet direct bevestigen. Deze punten liggen op de audiogrammen van: *Noctilio leporinus* (Wenstrup 1984), *Eptesicus fuscus* (Poussin & Simmons 1982), *Myotis oxygnathus* en *Rhinolophus ferrumequinum* (Ayrapet'yants & Konstantinov 1974) (alle uit Fay 1988). Bij *E. fuscus* lijkt het om een frequentiebepalingsfout te gaan aangezien de andere audiogrammen van deze soort een heel ander bereik hebben, al claimen de betreffende auteurs dat het gaat om het vermogen om passief te luisteren naar insecten. De geteste soorten insecten veroorzaken echter ook hogere frequenties (Bogdanowicz et al. 1999). Van beide soorten uit het Russische onderzoek valt de herkomst van de afwijking niet na te gaan. Van *Noctilio leporinus*, een soort die vissen vangt, zegt de auteur zelf in het oorspronkelijk artikel (Wenstrup 1984): 'No response was obtained below 1 kHz', zodat de eerste twee meetpunten wellicht aan een overschrijffout zijn te wijten.

Bij geluidsfrequenties onder 4 kHz hebben alle soorten vleermuizen waarvan audiogrammen beschikbaar zijn een gehoordrempel van 60 dB of meer. Van de voor de Nederlandse situatie relevante vleermuissoorten kan worden gesteld dat ze boven 8 tot 10 kHz nog altijd een gehoordrempel hebben

die afloopt van soms 70 naar 30 dB (figuur 5). Uitzondering is de ook in Nederland voorkomende gewone grootoorvleermuis, die met zijn eigen echolocatiegeluid en zijn sociale roep laag komt, maar ook als passieve luisteraar mogelijk deze frequenties nodig heeft. En ook de in Midden- en Zuid-Amerika voorkomende *lesser spear-nosed bat* (*Phyllostomus discolor*), die sociale geluiden maakt met als ondergrens 12 kHz en die bij 10 kHz maar 20 dB nodig heeft om die frequentie te horen.

Toch zijn ons inziens uit de beschikbare audiogrammen wel conclusies te verbinden over de gevoeligheid van geluiden bij de Nederlandse soorten. Voorzichtigheidshalve wijzen wij er op dat het niet te verwachten is dat alle in Nederland voorkomende soorten in voldoende aantallen betrouwbaar worden onderzocht met zowel gedrags-, als inwendig en elektrofysiologisch onderzoek. Daar is het Nederlandse onderzoek niet op gericht, en ook vanuit ethische - en beschermingsmotieven lijkt het niet wenselijk dat daarvoor individuen van streng beschermde soorten worden opgeofferd. Daarom volstaan we voor dit artikel met de voor de Nederlandse situatie gemotiveerde selectie van vier soorten (figuur 5).

Geluidsbronnen

Er zijn uit de wetenschappelijke literatuur nauwelijks studies bekend waarin de effecten van verschillende geluidsbronnen op vleermuizen zijn onderzocht. Schaub et al. (2008) bestudeerden in een laboratoriumopstelling de invloed van onder meer verkeerslawaaï op valse vleermuizen. Gemeten werden de geluidspieken van een aantal voertuigen op drie afstanden (7,5, 15 en 25 m) vanaf de weg. De resulterende geluidsniveaus zijn door ons omgezet naar tertsbandwaarden om ze met de gevoeligheid van het oor van vleermuizen te kunnen vergelijken (figuur 6). Uit de vergelijking van deze figuur met de gegeven audiogrammen zou in eerste opzicht kunnen worden afgeleid dat de niveaus van de weg hoger zijn dan de gehoor-

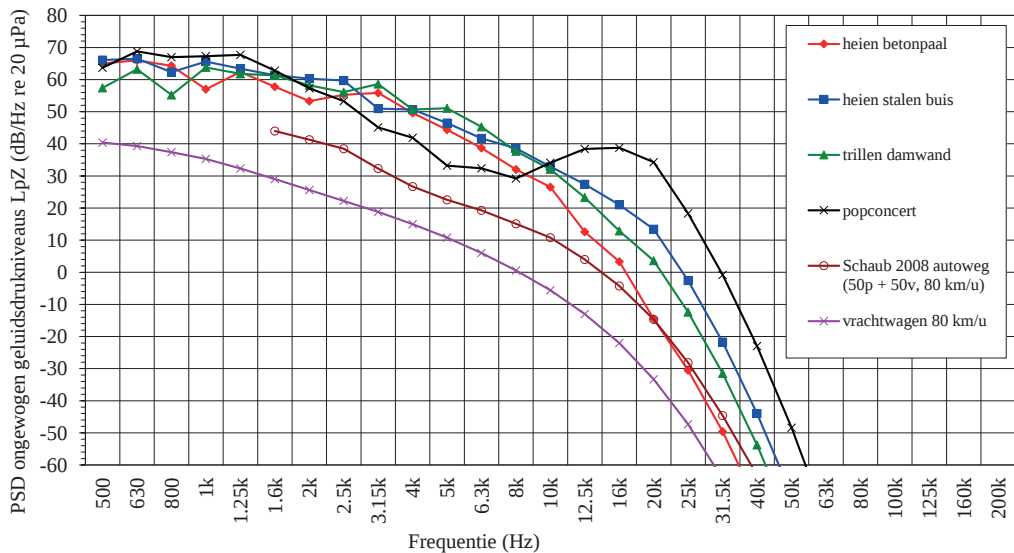
drempel van vleermuizen. Voor een goede vergelijkbaarheid van verschillende metingen is echter een bewerking nodig. Daarbij merken wij op dat de door Schaub et al. (2008) vastgestelde niveaus voor alle frequenties zeer hoog zijn in vergelijking met de in Nederland gebruikelijke metingen aan verkeerslawaaï. Verder is de ervaring van geluidstechnici (en ook van ons) dat bij de grootste afstanden (15 en 25 m) de niveaus boven 20 kHz niet meer afnemen met het toenemen van de afstand. Dat kan het gevolg zijn van het wegzinken van het signaal in het ruisniveau van de meetapparatuur of van stoorgeluid zoals bijvoorbeeld het ritselen van naburige vegetatie.

Omdat ons van verschillende geluidsbronnen geen uitgebreide hoogfrequente meetgegevens bekend zijn, is voor het completeren van de metingen voor dit artikel een aanname gedaan voor het bronniveau in de hoge frequenties. Daarvoor is het bekende niveauverloop van de hoogste beschikbare frequentiebanden geëxtrapoleerd, waarbij een afname van het niveau met 15 dB per verdubbeling van de frequentie is gehanteerd.

Op basis van enkele geluidsemmissiemetingen en bovenbedoelde schatting van het ultrasone bronniveau zijn in figuur 6 de maximale ongewogen geluidsdrukniveaus weergegeven van heien van stalen pijpen, van betonnen palen, van het trillen van een damwand, een popconcert (bij dit popconcert zijn overigens opvallend hoge niveaus in de hoge frequenties vastgesteld), een autoweg en een individuele vrachtwagen.

Aanvullend op de gemeten waarden valt iets te zeggen over luiklokken. Die geluidsbron valt voornamelijk buiten het leesbare bereik van de grafiek (figuren 4, 5, 6 en 7), maar van luiklokken waren ook geen systematische metingen beschikbaar.

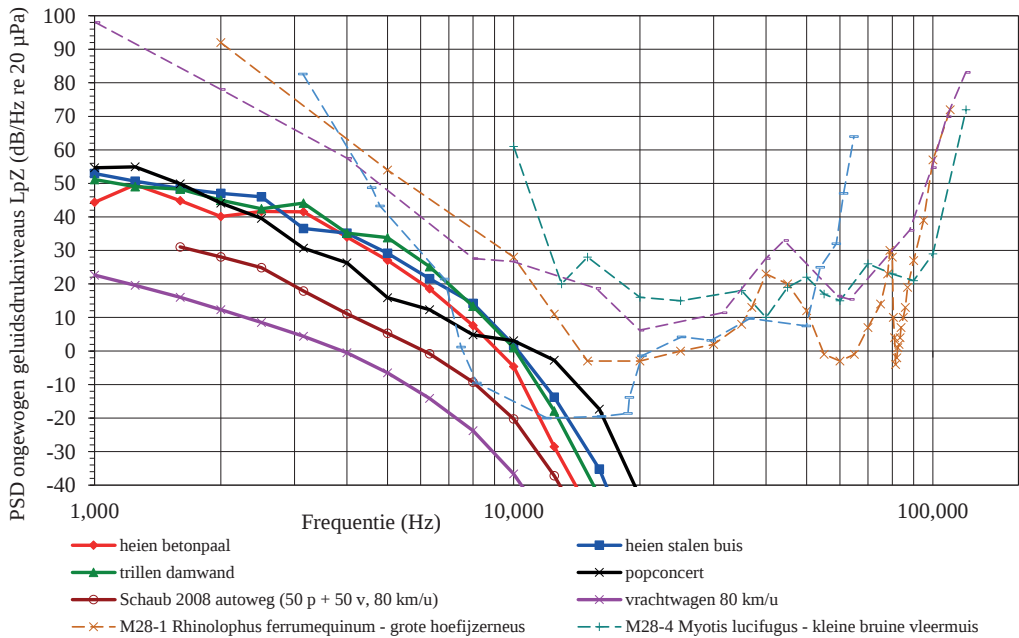
In de figuren 4, 5, 6 en 7 met de audiogrammen en de geluidsbronnen, deze laatste al dan niet gecombineerd met enkele geselecteerde audiogrammen, zijn de niveaus als Power Spectral Density "PSD ongewogen geluidsdrukniveaus L_pZ " in dB/Hz re 20 μ Pa weergegeven.



Figuur 6. Maximale ongewogen geluidrukniveaus ($R=50$ m, $T=15^{\circ}\text{C}$, $RV=80\%$) van heien van stalen pijpen, heien van betonnen palen, het trillen van een damwand en een popconcert (NAA, niet gepubliceerde gegevens uit 2013) alsmede van een individuele vrachtwagen (op een afstand van 50 m) en een autoweg (op 7,5 m afstand, p =personenwagens, v =vrachtwagens; Schaub et al. 2008).

Bij een PSD worden alle niveaus genormeerd naar een bandbreedte van 1 Hz, waardoor het mogelijk wordt een vergelijking te maken tussen meetresultaten die op verschillende wijzen zijn verkregen. De gehoordrempel wordt gewoonlijk vastgesteld op basis van een enkele toon met een minimale bandbreedte. De metingen aan verkeerslawaaï en popconcerten worden gepresenteerd in octaaf- of tertsbanden die ieder hun eigen bandbreedte hebben. Bij meetwaarden in frequentiebanden is daardoor sprake van de energie-inhoud in een gedefinieerde band. Bij smalbandanalyse (zoals bijvoorbeeld bij het voor sonogramanalyse gebruikelijke FFT) zijn de resulterende niveaus van de grafiek afhankelijk van de analyseparameters zoals frequentiebereik en het aantal spectraallijnen. Hierbij is sprake van de energie-inhoud van een spectraallijn. Het gevolg is dat verdubbelen van het aantal spectraallijnen resulteert in een halvering van de hoeveelheid energie waarop die lijn betrekking heeft. Een betere detaillering of een groter oplossend vermogen in een grafiek

resulteert daardoor tevens in lagere niveaus. Om toch een directe vergelijking tussen verschillende bandbreedtes mogelijk te maken, zijn de verschillende meetresultaten daarom genormeerd naar een bandbreedte van 1 Hz. De grafische weergave is slechts gebaseerd op telkens maar een enkele situatie per geluidsbron en is vanwege twee omrekeningsfactoren experimenteel. Voor zowel het aantal gebruikte intensiteiten per 100-waarden als voor de luidheidssommatie van vleermuizen is een aanname gedaan. Omdat audiogrammen van het gehoor, van in dit geval vleermuissoorten, en geluidsmetingen in verschillende eenheden worden uitgedrukt, worden ze normaalgesproken niet met elkaar vergeleken, waarbij de ene reeks als hoger dan de andere wordt beschouwd. In het gehoororgaan leiden geluiden van meerdere frequenties tot één luidheidssensatie. Zo'n frequentiegebied, overeenkomend met een segment van de basilaire membraan, wordt een kritieke band genoemd. Bij lage tonen zijn de humane kritieke banden ongeveer 100 Hz breed, bij



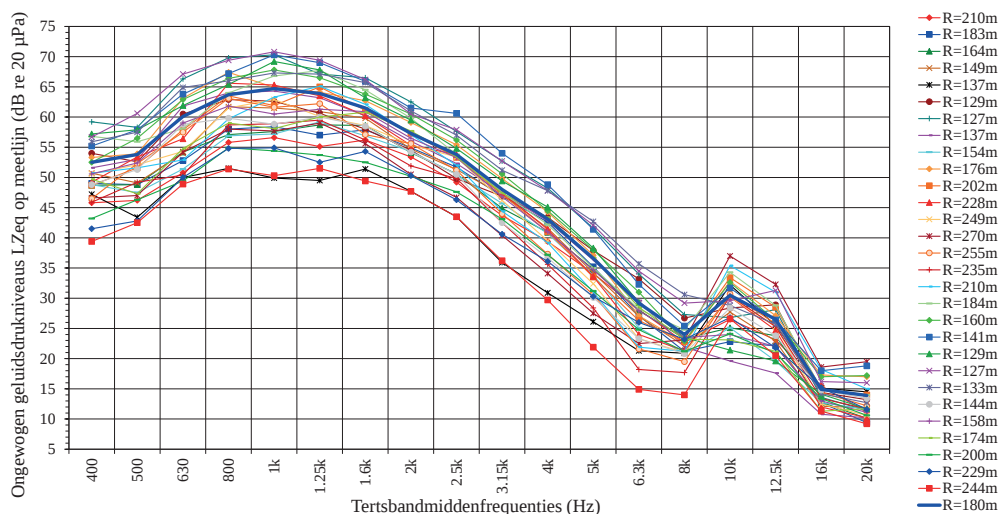
Figuur 7. Audiogrammen van drie voor de Nederlandse situatie best vergelijkbare soorten vleermuizen en de maximale ongewogen geluiddrukniveaus ($R=200$ m, $T=15^{\circ}\text{C}$, $RV=80\%$) van heien van stalen pijpen, heien van betonnen palen, van het trillen van een damwand, een popconcert, een autoweg (op 7,5 m afstand, p =personenwagens, v =vrachtwagens; Schaub et al. 2008) en een individuele vrachtwagen (op 50 m afstand). De verticale ligging van de lawaaispectra ten opzichte van de audiogrammen is indicatief (toelichting in de tekst).

hogere tonen worden ze breder, ongeveer 15% rond de middenfrequenties (bijvoorbeeld 300 Hz rond 2 kHz). De kritieke band speelt ook een rol bij de onderscheiding van toonhoogtes (frequenties). Daartoe zijn 100-waarden opgeteld in de onderliggende intensiteiten “per Hz”-waarden. Daarbij konden echter de in figuur 7 bijengebrachte spectra van mechanische en andere geluiden uit de menselijke samenleving en audiogrammen van vleermuizen niet worden gecorrigeerd voor de onbekende luidheidssommatiebandbreedte van vleermuizen. Daarom is de verticale ligging van de lawaaispectra ten opzichte van de audiogrammen in figuur 7 slechts indicatief. Voor zover dit tot een onderschatting van de mechanische geluiden leidt, zou in elk geval voor het verkeer de geconstateerde overschatting ten opzichte van metingen aan Nederlands verkeer daarmee ongeveer als gecorrigeerd kunnen worden beschouwd.

Eigen geluidsmetingen

De metingen aan het heien zijn uitgevoerd aan een hydraulisch heiblok voor de heipalen en een hydraulisch trilblok voor het damwandprofiel. De waarden zijn gehaald uit het archief van het adviesbureau waar de tweede en derde auteur werkzaam zijn (niet gepubliceerde gegevens, NAA 1983-2017). Het meetresultaat wordt bepaald door de middelings-tijd. Een meting in de gedefinieerde en in gevolgde milieuvoorschriften voorgeschreven meterstand ‘Fast’ heeft een tijdconstante van $1/8$ s (125 ms). Meetapparatuur kan daarbij zeer grote dynamische amplitudes verwerken. Daarbij past de kanttekening dat de integratietijd van de dB-meter waarschijnlijk langer is dan de heislagen duren, zodat de amplitude daarvan mogelijk wat wordt onderschat.

De metingen aan het popconcert betreffen geluidsmetingen bij het evenement ‘Sweelpop



Figuur 8. Maximale ongewogen geluidsdrukkniveaus van tertsbandmiddenfrequenties op verschillende afstanden (R) van het podium (NAA, niet gepubliceerde gegevens uit 2013). R=180 m (de blauwe lijn) is gebruikt voor de analyse van effecten op vleermuizen.

2013' (Zweeloo, 23 augustus 2013) tijdens het ten gehore brengen van meerdere nummers door een rockgroep (figuur 5) (NAA, niet gepubliceerde gegevens). Het grote aandeel hoge tonen was waarschijnlijk het gevolg van het extra versterken van de tonen in de 10 kHz en 12.5 kHz tertsbanden (mogelijk vanwege het verminderde gehoor van zowel de uitvoerende artiesten als de technicus). De opname-microfoon is langzaam bewogen langs een traject aan de buitenzijde van het festivalterrein (zie figuur 8 en 9).

Tijdens het optreden is aan de noordzijde buiten het festivalterrein met een continu registrerende geluidmeter langzaam een keer van de noordoosthoek naar de noordwesthoek gelopen en vervolgens weer terug (figuur 9). De geregistreerde niveaus hebben betrekking op wat op dat moment ten gehore werd gebracht. Het grootste aandeel hoogfrequent geluid is ongeveer recht voor het podium waargenomen.

De temperatuur was tijdens deze manifestatie 22 °C aflopend tot 16 °C. De luchtvochtigheid varieerde tussen 57% en 83%. De oostenwind nam tijdens de meting af van 23 tot 7 km/u.

Omdat de hoogste niveaus in de 10 kHz en

12.5 kHz tertsband recht voor het podium aanwezig waren zijn de niveaus op deze positie (afstand 180 m tot het podium) gebruikt voor de verdere analyse van effecten op vleermuizen.

Verkeer

Uit de zo onder eerder omschreven voorbehoud verkregen vergelijking van de geluidsdrukkniveaus van verkeer van een 80 km/u-weg in het buitengebied (metingen op 7,5, 15, 25 en 50 m vanaf de weg; Schaub et al. 2008, NAA 2013) en de audiogrammen van een aantal representatieve vleermuissoorten blijkt de weg na tientallen meters voor vleermuizen onhoorbaar (figuur 7). Immers, alle waarden op de kromme die respectievelijk een autoweg en een vrachtwagen op de weg weergeven, liggen onder de audiogrammen van de representatieve vleermuizen.

Heien

Voor frequenties tussen 7 en 12 kHz worden de gehoordrempels door heien en tril-



Figuur 9. Luchtfoto van het voor het festival Sweelpop 2013 gebruikte sportterrein in Zweeloo met de lijn waarlangs de geluidmeter is bewogen en de positie van het podium (rode rechthoek). Kaartgegevens: Google, Aerodata International Surveys / GeoBasis.DE/BKG.

len van fundering of damwandplaten voor gewone grootoorvleermuis met 10 tot 25 dB overschreden onder het zo eerder omschreven voorbehoud. Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Voor andere soorten is het heien van funderingen of damwandplaten (binnen de onzekerheid van het voorbehoud) waarschijnlijk onhoorbaar, en naar verwachting niet verstorend (figuur 7). Hierbij is van belang dat heiwerkzaamheden nagenoeg altijd in de dagperiode worden uitgevoerd. Op tijden dat vleermuizen foerageren liggen deze werkzaamheden stil. Daarmee is alleen het slapen overdag hierbij in het geding.

Popconcert

Voor de vergelijking van een popconcert met de audiogrammen zijn de geluidsdruk niveaus op een afstand van 180 m recht voor

het podium gebruikt. Op deze positie was het aandeel in de hoogste frequentiebanden het grootst. Onder het eerder omschreven voorbehoud worden voor frequenties tussen 7 en 16 kHz worden de gehoordrempels door een popconcert voor gewone grootoorvleermuis met 10 tot 25 dB overschreden. Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Daarmee zijn manifestaties met geluid in of nabij natuurterreinen of andere gebieden met vleermuizen (wederom onder het eerdergenoemde voorbehoud) niet verstorend. Voor andere soorten vleermuizen is het waarschijnlijk dat wat mensen als muziek beschouwen, niet eens wordt gehoord (figuur 7).

Luiklokken

Dat verschillende soorten vleermuizen een klokkentoren als verblijfplaats kiezen voor

overdag of de winterslaap, waarbij het laten klinken van luiklokken geen relevante verstoring lijkt te geven, kan als volgt worden verklaard.

Luiklokken vertegenwoordigen een aanzienlijke geluidsproductie, waarbij de grootste hoeveelheid energie is geconcentreerd bij een frequentie die een kwint, of $3/2$, hoger is dan de uiterst lage grondtoon. Het frequentiebereik van geluid wordt meestal opgedeeld in frequentiebanden met een constante procentuele bandbreedte: octaaf- of tertsbanden. Het interval in een (diatonische) toonladder tussen een eerste toon en de daarboven liggende achtste, bijvoorbeeld de tonen *c* en *c'*, is een octaaf. Een octaaf omvat daarmee zeven toonafstanden. Rekenkundig zijn de bandmiddenfrequenties gerelateerd aan een gestandaardiseerde centrumfrequentie van 1.000 Hz. Iedere hogere octaafband heeft een twee keer zo hoge middenfrequentie (2.000 Hz, 4.000 Hz, enzovoort) en daarmee een verhouding 2:1.

Vanaf de toon bij het eerste kwint van een luiklok verminderen de boventonen met 25-35 dB per octaaf, dat is tot ongeveer zeven keer minder luid. Volgens metingen hebben de tonen bij 6 kHz een 60 dB lager niveau dan de dominante toon (Hibbert 2008), waarmee ze onder de gehoordrempel van de meeste soorten vleermuizen blijven. Bij 12 kHz is dit al 85 tot 95 dB lager en bij 24 kHz 110 tot 130 dB lager, waarmee deze tonen kunnen worden aangemerkt als onhoorbaar voor alle in Nederland voorkomende soorten vleermuizen.

Discussie

Als de verschillen tussen individuen van een vleermuissoort in het frequentiebereik van 5 tot 20 kHz hooguit 8 dB zijn (Borina 2008) kunnen de metingen voor geluid tussen 1 en 10 kHz op zich als betrouwbaar worden gekenschetst om te vergelijken met de geluidsbronnen.

Met het beargumenteerd weglaten van de

meetfouten onder 10 kHz in bepaalde audiogrammen, wordt uit het overzicht van alle audiogrammen samen duidelijk dat alle onderzochte soorten vleermuizen tot 4 kHz een dermate hoge geluidsdrempel hebben dat ze daaronder functioneel niets horen (figuren 4, 5 en 7). Als een individu van een soort al iets zou horen, is het zo zacht dat het naar verwachting geen verstoring geeft. Dat mag ons inziens als representatief voor de vleermuissoorten in Nederland gelden. Dit betekent dat vleermuizen praktisch niets horen in het frequentiegebied waar wij mensen juist veel geluid ervaren en ook maken of met apparaten veroorzaken. Die constatering sluit aan bij het eerder geciteerde uitgangspunt van verschillende onderzoekers uit de ons bekende publicaties over de audiogrammen (Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Esser & Daucher 1996, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, Koay et al. 2002, Borina 2008, Macías et al. 2009).

De (onder eerder omschreven voorbehoud) verkregen combinatie van de drie voor in Nederland voorkomende vleermuissoorten meest representatieve audiogrammen met de geluidscurves van verkeer, heien en een popconcert leidt tot de veronderstelling dat voor de gewone grootoorvleermuis geluiden tussen 4 en 8 kHz en voor de overige soorten geluiden tot 10 kHz onhoorbaar en in elk geval niet storend zijn door een te hoge gehoordrempel (figuur 7). In dat geval zou ook de onderzochte weg al na tientallen meters voor vleermuizen onhoorbaar zijn geworden (figuur 7). Het is dan aannemelijk dat dit ook voor autowegen en autosnelwegen geldt op een iets grotere afstand van honderden meters, maar daarvoor ontbreken geschikte metingen.

Samengevat zijn frequenties tot 8 kHz aan te merken als vrijwel niet hoorbaar voor individuen van gewone grootoorvleermuis en tot 10 kHz voor alle andere soorten vleermuizen in Nederland. Doordat natuurlijke en antropogene bronnen van ultrasoongeluid onder natuurlijke omstandigheden snel uitdoven, zullen vleermuizen het mechanisme om omge-

vingslawaai te overstemmen weinig nodig hebben (Miller & Degn 1981, Schmidt & Joermann 1986). Evenmin zullen vleermuizen mechanismen nodig hebben om zich te beschermen tegen geluiden uit de moderne menselijke samenleving (Burda & Ulehlova 1983, Altringham 1996, Suyeon 2010). De conclusie dat de in Nederland voorkomende vleermuizen onder 10 kHz een zodanige gehoordrempel hebben dat ze van deze frequenties vrijwel niets horen sluit aan bij de bevindingen op basis van vergelijkende anatomie en fysiologie tussen vleermuizen en andere gewervelden (Burda & Ulehlova 1983, Vater 1988, Koay et al. 1997, Heffner et al. 2003, 2013, Simmons et al. 2007, Davies et al. 2013).

Spraak

Menselijke spraak blijft zelfs in geanimeerde gesprekken onder de 70 dB, waarbij bovendien frequenties ruim onder 2 kHz blijven. Daar hoort geen enkele in Nederland voorkomende soort vleermuis wat van (figuren 4, 5 en 7). Voor fluisteren bij inspectie van een winterverblijf of bij veldbezoeken met een batdetector lijkt, op basis hiervan, dan ook geen aanleiding. Het stemgeluid van mensen is voor vleermuizen niet hoorbaar. Sis- en slisklanken bij fluisteren zijn wat dat betreft bezwaarlijker, omdat die frequenties boven 10 kHz bevatten. Dit heeft als consequentie dat uit het oogpunt van verstoring bij het betreden van een vleermuisverblijfplaats gewoon blijven praten wellicht minder bezwaarlijk is dan fluisteren. Schurende kunststof kleding, krakend klittenband en rinkelende sleutelbossen kunnen echter aanzienlijk luider hoogfrequent geluid veroorzaken en daarmee mogelijk verstorend zijn.

Heien

Voor frequenties tussen 7 en 12 kHz worden door heien en trillen van fundering of

damwandplaten de gehoordrempels met maximaal 25 dB overschreden voor gewone grootoorvleermuis (figuur 6). Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Ook als het in een erg stille omgeving wel hoorbaar is, zou het hooguit licht verstorend zijn voor de echolocatie. Het is waarschijnlijk dat slapen overdag niet door een geluidswaarneming van 10 tot 25 dB wordt verstoord. Daarbij is het vermogen van vleermuizen om het geluidsvolume van de roep aan te passen ruim voldoende om 25 dB van het uiteindelijk toch incidentele geluid van de heiklap, zo nodig te overstemmen.

Verder gebeurt heien voornamelijk overdag, zodat eigenlijk alleen de invloed op een dagverblijfplaats of winterslaapplaats relevant is voor het voorzorgprincipe bij vleermuisbescherming. Dan geeft een overschrijding van de gehoordrempel met 25 dB naar verwachting geen verstoring. Zeker als in aanmerking wordt genomen dat de verblijfplaats zelf, zoals een zolderruimte of een boomholte, ook nog een afschermende en dempende werking zal hebben.

Wel merken wij op dat afhankelijk van de grondsoorten alle vormen van heien via trillingen effecten op hun omgeving kunnen hebben.

Klokkentorens

Hoewel niet met grafisch weergegeven metingen onderbouwd, is hierboven verklaard waarom klokkentorens met luik klokken een vleermuisverblijfplaats kunnen vormen. Het geluid van luik klokken is op bepaalde lage frequenties wel hard, maar de specifieke eigenschappen van luik klokken als instrument maken dat er weinig energie meer terechtkomt in de hoge boventonen die sommige vleermuizen eventueel kunnen horen. Daarbij komt, dat vleermuizen in klokkentorens nogal eens verscholen zitten in nauwe spleten en gaten. De geluidsoverdracht naar de binnenzijde van

zo'n spleet zal voor hoge frequenties als gevolg van afscherming een aanzienlijke niveau-afname ondervinden, die kan worden geschat op enkele tientallen dB's (Hibbert 2008). Het is daarom aannemelijk dat in de verblijfplaats van de vleermuizen zich nauwelijks hoorbaar hoogfrequent geluid zal voordoen.

Jachtgedrag en piekgeluid

Neuweiler et al. (1984) en Neuweiler (1990) veronderstellen dat de 'aerial hawkers' (vluchtjagers - vleermuizen die in de vlucht hun prooi met behulp van echolocatie in de open lucht bejagen) zoals rosse vleermuis, tweekleurige vleermuis, laatvlieger en de dwergvleermuizen veel belang hebben bij het geluidsspectrum van 10 tot 30 kHz en daarom ook in het hoorbare gebied rond 10 kHz kunnen horen. Voor de groep van de 'gleaners' (oppervlaktejagers), zoals franjestaart, grijze en gewone grootoorvleermuis zou dat niet gelden omdat voor deze soorten het traject 60-80 kHz van belang is (Coles et al. 1989). Ook 'Flutter detectors' (vleermuizen die met lange CF/FM-signalen het gefladder van insecten ontdekken) zoals hoefijzerneuzen die het geluidsspectrum 80-120 kHz gebruiken zouden dan vrijwel geen geluiden onder 10 of 5 kHz kunnen horen. Deze redenatie is echter uitsluitend afgeleid uit het waargenomen gedrag en gaat voorbij aan de soortspecifieke eigenschappen als de luidheid van de roep in de jachtbiotoop waarin deze wordt gebruikt en de sociale roepen die juist deels laagfrequent zijn om ver te kunnen doordringen. Zo maken de mannetjes van franjestaart, gewone grootoorvleermuis, baardvleermuis en water-vleermuis allemaal een bepaalde vergelijkbare roep ('descending FM' en/of 'upward hooked'; Middleton et al. 2014) die eindigt op respectievelijk 8, 12, 15 en 16 kHz (zie ook figuur 3). Ook zijn de soorteigen piekfrequenties (QCF) niet goed samen te nemen tussen 17 en 47 kHz als deze met het voor mensen hoorbare spectrum moeten worden vergeleken. Deze rede-

nering doorkruist daarmee eerder genoemde indelingen en lijkt op geen enkele manier duidelijkheid te geven over welke 'vluchtjagers' tot laag in het hoorbare gebied kunnen horen.

Conclusie

Door het combineren van literatuurgegevens over het gehoor van diverse soorten vleermuizen, met kennis over de natuurkundige aspecten van geluid en metingen aan een aantal belangrijke geluidsbronnen hebben we in dit artikel proberen aannemelijk te maken dat de in Nederland voorkomende vleermuizen, met voor de mens waarneembaar geluid minder gemakkelijk zijn te verstoren dan vaak wordt aangenomen. Het triplet van gehoor, soorteigen echolocatie- en sociale geluiden en leefomgeving is volledig op elkaar afgestemd binnen de beperkingen van de lichaamsgrootte van de organismen en de fysische eigenschappen van geluid. Daarmee verschilt de geluidsomgeving zoals Nederlandse vleermuissoorten die kennen wezenlijk van die van de mens in de moderne maatschappij. Interactie is daarom vrijwel uitgesloten en slechts via een batdetector in één richting mogelijk.

Tevens geldt dat hogere en ultrasone geluiden een sterke uitdoving kennen in lucht. Een storingsbron met dergelijke frequenties is daarom naar verwachting alleen verstorend als deze heel luid is en/of dicht bij de gebiedsfunctie van vleermuizen ligt.

Daarmee wordt ook duidelijk waarom verblijfplaatsen van vleermuizen zich tevens nabij geluidsbronnen kunnen bevinden. Veel van wat wij als geluid horen nemen zij niet waar, of waarschijnlijk als zo zacht dat het niet hinderlijk is, en beïnvloedt daarmee hun keuze niet. Ze horen er weinig of niets van.

Gebiedsfuncties van vleermuizen zullen ons inziens in een aantal gevallen geen of geen echte schade ondervinden van het geluid van nieuwe menselijke activiteiten zoals die in een milieueffectrapportage, vooronderzoek naar natuurwaarden of passende beoordeling

in het kader van de Wet natuurbescherming worden beschreven. Een deel van de geluiden die door mensen worden ervaren als lawaai, wordt door vleermuizen niet of nauwelijks gehoord en is daarom voor vleermuizen naar verwachting ook niet verstorend. Hoewel het meten van dergelijk geluid in dB(A) voor de Wet geluidshinder niets zegt over de gevolgen voor vleermuizen, is verder onderzoek, als dat is vastgesteld, laat staan maatregelen, daarom voor vleermuizen in dergelijke gevallen overbodig en maatschappelijk niet te verdedigen.

Het is bij elk ruimtelijk project waarbij vleermuisbelangen spelen van belang om na te denken over gevolgen van alle afzonderlijke activiteiten in de tijd voor vleermuizen. De aanname dat geluid een groot gevaar is, lijkt op grond van alle overwegingen echter niet altijd terecht. Er moet gericht en genuanceerd naar de aard en de sterkte van geluid worden gekeken. Vaak zullen andere effecten van activiteiten, zoals luchtstroming bij wegen, (bewegende) verlichting en trillingen bij heien, eerder gevolgen hebben voor vleermuizen.

Belangrijk is wel om op te merken dat de conclusies van dit onderzoek beperkt zijn tot de in Nederland voorkomende soorten. Al zullen ze ook gelden voor verschillende vleermuissoorten die buiten Nederland voorkomen. Of dat ergens geldt voor alle soorten in een streek, land of continent valt vanuit het hier gepresenteerde onderzoek niet te overzien.

Acknowledgements: De auteurs bedanken de redactie van Lutra, Franklin Bretschneider en de Zoogdiervereiniging voor hun steun om de bevindingen te publiceren en de (anonieme) referenten voor hun aanscherpende en aanvullende commentaar. Wij zijn de directies van BügelHajema Adviseurs en Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV dankbaar voor de beschikbaar gestelde tijd en faciliteiten die in het verleden geleid hebben tot dit artikel.

Literatuur

- Altringham, J.D. 1996. Bats: Biology and Behaviour. Oxford University Press, New York, VS.
- Ayrapet'yants, E.S. & A.I. Konstantinov 1974. Echolocation in nature. An English translation of the National Technical Information Service. Report no. 63328-1 & 2. JPRS, Springfield, VS.
- Bates, M.E., S.A. Stamper & J.A. Simmons 2008. Jamming avoidance response of big brown bats in target detection. *The Journal of Experimental Biology* 211: 106-113.
- Bogdanowicz, W., M.B. Fenton & K. Daleszczyk 1999. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *Journal of Zoology* 247 (3): 381-393.
- Bohn, K.M. 2005. Parent-offspring Recognition and alloparental care in greater spear-nosed bats. Proefschrift. University of Maryland, College Park, VS.
- Bohn, K.M., J.W. Boughman, G.S. Wilkinson & C.F. Moss 2004. Auditory sensitivity and frequency selectivity in greater spear-nosed bats suggest specializations for acoustic communication. *Journal of Comparative Psychology* 119: 185-192.
- Bohn, K.M., C.F. Moss & G.S. Wilkinson 2006. Correlated evolution between hearing sensitivity and social calls in bats. *Biological Letters of the Royal Society* 2 (4): 561-564.
- Boku, S., H. Riquimaroux, A.M. Simmons & J.A. Simmons 2015. Auditory brainstem response of the Japanese house bat (*Pipistrellus abramus*). *Journal of the Acoustical Society of America* 137 (3): 1063-1068.
- Borina, F. 2008. Processing of pure tones and complex sounds in the bat auditory midbrain. Proefschrift. Ludwig Maximilians Universität, München, Duitsland.
- Bunkley, J.P., C.J.W. McClureb, N.J. Kleist, C.D. Francis & J.R. Barber 2015. Anthropogenic noise alters bat activity levels and echolocation calls. *Global Ecology and Conservation* 3: 62-71.
- Burda, H. & L. Úlehlová 1983. Cochlear hair-cell populations and limits of resolution of hearing in two vespertilionid bats, *Nyctalus noctula* and *Eptesicus serotinus*. *Journal of Morphology* 176: 221-224.
- Coles, R.B., A. Guppy, M.E. Anderson & P. Schlegel

1989. Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaner bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758). *Journal of Comparative Physiology A* 165: 269-280.
- Davies, K.T.J., I. Maryanto & S.J. Rossiter 2013. Evolutionary origins of ultrasonic hearing and laryngeal echolocation in bats inferred from morphological analyses of the inner ear. *Frontiers in Zoology* 10: 2.
- Dietz, C., O. von Helversen & D. Nill 2007. Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Biologie, Kennzeichen, Gefährdung. Franckh-Kosmos Verlags - GmbH & Co, Stuttgart, Duitsland.
- Dietz C. & A. Kiefer 2016. Bats of Britain and Europe. Bloomsbury, London, VK.
- Esser, K.H. & A. Daucher 1996. Hearing in the FM-bat *Phyllostomus discolor*: a behavioral audiogram. *Journal of Comparative Psychology A* 178 (6): 779-785.
- Fay, R.R. 1988. Hearing in vertebrates. A psychophysics databook. Hill-Fay Associates, Winnetka, Illinois, VS.
- Fullard, J.H., M.B. Fenton & J.A. Simmons 1979. Jamming bat echolocation: the clicks of arctiid moths. *Canadian Journal of Zoology* 57: 647-649.
- Fullard, J.H., M.B. Fenton & H.M. Furlonger 1983. Sensory relationships of moths and bats sampled from two near arctic sites. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1752-1757.
- Griffin D.R. 1971. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour* 19: 55-61.
- Heffner, R.S., G. Kaoy & H.E. Heffner 2003. Hearing in American leaf-nosed bats. III: *Artibeus jamaicensis*. *Hearing Research* 184 (1-2): 113-122.
- Heffner, R.S., G. Koay & H.E. Heffner 2013. Hearing in American leaf-nosed bats. IV: the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Hearing Research* 296: 42-50.
- Hibbert, W.A. 2008. The quantification of strike pitch and pitch shifts in church bells. Proefschrift. Open University, Milton Keynes, VK.
- Jones, G. 2008. Sensory ecology: noise annoys foraging bats. *Current Biology* 18 (23): 1098-1100.
- Koay, G., H.E. Heffner & R.S. Heffner 1997. Audiogram of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Hearing Research* 105 (1-2): 202-210.
- Koay, G., R.S. Heffner & H.E. Heffner 1998. Hearing in a megachiropteran fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Psychology* 112 (4): 371-382.
- Koay, G., K.S. Bitter, H.E. Heffner & R.S. Heffner 2002. Hearing in American leaf-nosed bats. I: *Phyllostomus hastatus*. *Hearing Research* 171 (1-2): 96-102.
- Koelman, R., B. ten Hallers, R. Modderman & J. van Muijlwijk 1997. Vleermuizen en Noorderzon '97. Een onderzoek naar de effecten op de aantallen in het Noorderplantsoen te Groningen aanwezige vleermuizen t.g.v. de activiteiten tijdens het Noorderzonfestival. Vleermuiswerkgroep Groningen, Groningen, Nederland.
- Koelman, R. & R. Modderman 1997. Vleermuizen en het bevrijdingsfestival in het Noorderplantsoen. Een onderzoek naar de effecten op de aantallen in het Noorderplantsoen te Groningen aanwezige vleermuizen t.g.v. de activiteiten tijdens het Bevrijdingsfestival. Vleermuiswerkgroep Groningen, Groningen, Nederland.
- Kondo, R. & H. Riquimaroux 2011. Construction of audiograms of *Pipistrellus abramus*. Poster presentation. 16th Auditory Research Forum, Kitakomatsu, Shiga, Japan, December 3-4, 2011.
- Koolstra, B.J.H., B. Verboom & J. Dirksen 2002. Ecologische effecten van het bestemmingsplan Birkhoven-Noord. Beschrijving van de ecologische gevolgen voor vleermuizen en een toets van deze effecten aan de EU-Habitatrichtlijn en Natuurbeschermingswet. Rapport 339. Alterra, Wageningen, Nederland.
- Köpl, C. 2001. Tonotopic projections of the auditory nerve to the cochlear nucleus angularis in the barn owl. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 2 (1): 41-53.
- Kössl, M. & M. Vater 1995. Cochlear structure and function in bats. In: A.N. Popper & R.R. Fay (eds). *Springer handbook of auditory research*. Vol. 5. *Hearing by bats*: 191-235. Springer-Verlag, Berlin, Duitsland.
- Limpens, H., K. Mostert & W. Bongers (red.) 1997. Atlas van de Nederlandse vleermuizen. Onderzoek naar verspreiding en ecologie. KNNV Uitgeverij, Utrecht, Nederland.
- Maciasa, S., E.C. Moraa, M. Kösslb, C. Abelb, E. Foel-

- lerb 2009. The auditory cortex of the bat *Molossus molossus*: disproportionate search call frequency representation. *Hearing Research* 250 (1–2): 19–26.
- Manley, G.A. 2012. Evolutionary paths to mammalian cochleae. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 13: 733–743.
- Manley, G.A., A.N. Popper & R.R. Fay 2004. *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springer-Verlag, New York, VS.
- Meijer, R.G. & D.J. Venema 2013. Een Nederlands accent in de sociale geluiden van laatvlieger. *VLEN-nieuwsbrief* 25 (2) (nr. 71): 16–22.
- Middleton, N., A. Froud & K. French 2014. Social calls of the bats of Britain and Ireland. Pelagic Publishing, Exeter, VK.
- Miller, L.E. & H.J. Degn 1981 The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *Journal of Comparative Physiology* 142: 67–74.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Tree* 4 (6): 160–166.
- Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews* 70 (3): 615–641.
- Neuweiler, G. 2000. *The biology of bats*. Oxford University Press, Oxford, VK.
- Neuweiler, G., Satpal Singh & K. Sripathi 1984. Audiograms of a South Indian bat community. *Journal of Comparative Physiology A* 154 (1): 133–142.
- Obrist, M.K. & J.J. Wenstrup 1998. Hearing and hunting in red bats (*Lasiurus borealis*, Vespertilionidae): audiogram and ear properties. *The Journal of Experimental Biology* 201: 143–154.
- Poussin, C. & J. A. Simmons 1982. Low-frequency hearing sensitivity in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of the Acoustical Society of America* 72 (2): 340–342.
- Schaub, A., J. Ostwald & B.M. Siemers 2008. Foraging bats avoid noise. *Journal of Experimental Biology* 211: 3174–3180.
- Schmidt, U. & G. Joermann 1986. The influence of acoustical interferences on echolocation in bats. *Mammalia* 50: 379–389.
- Siemers, B.M., & A. Schaub. 2011. Hunting at the highway: traffic noise reduces foraging efficiency in acoustic predators. *Proceedings of the Royal Society B* (2011) 278, 1646–1652
- Siemers, B.M. & H.-U. Schnitzler 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Letters to Nature* 429: 657–661.
- Simmons, J.A., M. Bates & S. Stamper 2007. Jamming avoidance reveals segregation of processing for detection and ranging in echolocating bats. *The Journal of the Acoustical Society of America* 121. <https://asa.scitation.org/doi/10.1121/1.4781697>.
- Skiba, R. 2009. Europäische Fledermäuse: Kennzeichen, Echoortung und Detektoranwendung. Die Neue Brehm-Bücherei 648. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben, Duitsland.
- Solntseva, G. 2007. Morphology of the auditory and vestibular organs in mammals, with emphasis on marine species. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria / Brill Academic, Leiden, the Netherlands.
- Speakman, J.R., P.I. Webb & P.A. Racey 1991. Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *Journal of Applied Ecology* 28 (3): 1087–1104.
- Suyeon, K. 2010. Development and application of an echolocation model inspired by bats. Proefschrift. University of Southampton, Southampton, VK.
- Thomas, D.W. 1995. Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. *Journal of Mammalogy* 76 (2): 940–946.
- Troest, N. & B. Möhl 1986. The detection of phantom targets in noise by serotine bats; negative evidence for the coherent receiver. *Journal of Comparative Physiology A* 159 (4): 559–567.
- Tuttle, M.D. 2015. *The secret lives of bats: my adventures with the world's most misunderstood mammals*. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, VS.
- Tursic, A. N. Jeurink & J.-P. van Mulken 2013. Nieuwe methode voor effectbepaling van geluid op vogels. *Geluid* 2013 (3): 25–28.
- Vater, M. 1988. Cochlear physiology and anatomy in bats. In: P.E. Nachtigall & P.W.B. Moore (eds). *Animal Sonar*. NATO ASI Science (Series A: Life Sciences) 156: 225–241. Springer, Boston, MA, VS.
- Vleermuisvakberaad 2017. Vleermuisprotocol 2017. Netwerk Groene Bureaus / Zoogdiervereniging, maart 2017. www.netwerkgroenebureaus.nl / www.zoogdiervereniging.nl.
- Wenstrup, J.J. 1984. Auditory sensitivity in fish-catching bat, *Noctilio leporinus*. *Journal of Comparative*

tive Physiology A 155 (1): 91-101.

Zoogdiervereniging VZZ [2008]. Grenswaarden echolocatie. http://www.zoogdiervereniging.nl/sites/default/files/imce/nieuwesite/Zoogdiersoorten/Gewone%20dwergvleermuis/downloads/geluidentabel_NL1_0.pdf

Samenvatting

Alle soorten vleermuizen zijn wettelijk streng beschermd. De Wet natuurbescherming schrijft daarom voor dat, in het kader van voorgenomen ruimtelijke activiteiten en projecten die niet-natuurlijk geluid produceren, vooraf een onderzoek naar de te verwachten effecten op vleermuizen wordt uitgevoerd. In de regel wordt er hierbij van uitgegaan dat de in Nederland voorkomende soorten vleermuizen gevoelig zijn voor omgevingsgeluid omdat ze middels echolocatie, op het gehoor, zich oriënteren, navigeren en hun voedsel, insecten en andere geleedpotigen, bejagen. Aan de hand van een literatuuronderzoek en enkele eigen metingen aan geluidsbronnen, zoals wegverkeer, festivals en heien, komen we in dit artikel tot de conclusie dat vleermuizen andere geluiden horen dan mensen. Wij delen weliswaar onze leefomgeving met vleer-

muizen, maar ze horen maar weinig van ons. Dat is te danken aan anatomische en fysiologische verschillen tussen soorten vleermuizen en de mens. We denken in dit artikel aannemelijk te maken dat dit een aanpassing is van elke soort aan elementaire natuurkundige kenmerken van geluid en aan de omstandigheden uit het leefmilieu. Behalve aanvullende metingen aan geluidsbronnen is niets daarvan nieuw, maar de combinatie van gegevens leidt ons tot nieuw inzicht dat vleermuizen minder goed door geluid van genoemde bronnen of bijvoorbeeld spraak of klokgelui zijn te verstoren dan vaak wordt aangenomen. Onder 10 kHz hebben alle in Nederland voorkomende vleermuizen een dermate hoge gehoordrempel dat deze frequenties slechts beperkt, en vaak zelfs niet, worden waargenomen of storend kunnen zijn. Dat inzicht is van belang bij de bescherming van vleermuizen en bij effectenstudies voor activiteiten en projecten. Met dit artikel proberen we een onderbouwing te bieden dat het beschermen van vleermuizen tegen omgevingsgeluid in veel gevallen van minder belang is dan in de huidige praktijk gebruikelijk is.

Received: 31 augustus 2017

Accepted: 1 June 2018

Some remarkable bone disorders in digits of a roe deer (*Capreolus capreolus*)

Jan Piet Bekker

Zwanenlaan 10, NL-4351 RX Veere, the Netherlands, e-mail: jpbekker@zeelandnet.nl

Abstract: A mummified roe deer (*Capreolus capreolus*), found in a casemate in the dunes near Haamstede, province of Zeeland, the Netherlands, showed at the distal interphalangeal joints of the right front and the right hind feet a combination of severe destruction and proliferative osteal reactions of the bordering phalanxes. The specific location reminds of foot-rot, a well known condition in sheep and goats. Comparison with unaffected roe deer feet, at the front as well as the hind feet, show a shortening of the length and an increased breadth of phalanx 2, while the standard measurements of phalanx 3 hardly show any changes in measurements. It is quite likely that the condition has been acquired by trotting near water holes in mud and faeces, resulting in contamination with micro-organisms that cause footrot. As a consequence, the space between both hoofed digits were infected and led ultimately to a suppurative arthritis. The location of the inflammatory reactions - the phalanxes - and the pathological anatomic characteristics, lead to foot rot as being the most probable explanation for this condition. However, other microbiological causes, cannot be excluded.

Keywords: *Capreolus capreolus*, roe deer, distal interphalangeal joint, arthritic infection.

Introduction

Although in adult roe deer (*Capreolus capreolus*) hunting and traffic are amongst the most frequent causes of death in western Europe (e.g. in Baden-Württemberg > 90%, Linderoth 2005), this species is also known to suffer from certain diseases like verminous pneumonia caused by lungworms (*Dictyocaulus* spp.) (Chapman 1977) or *Vareostrongylus capreoli* (Schwarz et al. 2011), tuberculosis (Pavlik et al. 2005, Weikel et al. 2010) or actinomycosis (Konjević et al. 2011).

The effects of bone diseases in humans and also in domestic animals are documented during life, incidentally post-mortem, and are described with an array of picture imaging technics, as e.g. X-ray radiography, computed tomography (CT) or magnetic resonance imag-

ing (MRI). In wild animals, however, reports of bone lesions are incidental and systematic surveys of specific diseases as described in van Soest et al. (1972) and Konjević et al. (2011) are even more scarcely presented.

A field vole (*Microtus agrestis*), found in pellets of a long-eared owl (*Asio otus*), showing a thickened lower jaw (and a fracture of the lower left incisor), was diagnosed as actinomycosis (Bauchau & Le Boulange-Nguyen 1985). Even in fossil bones sometimes acquired bone lesions are preserved, as in the case Bil (1994) presented of a thickened rib of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*), showing on a X-ray photo a callus formation with signs of infection and a sequester. In 2007 Konjević et al. (2011) studied more than 27,000 mandibles of adult roe deer and found chronic pyogranulomatous osteomyelitis ("lumpy jaw") in 113 mandibles (7.0%), ascribed to actinomycosis. Handeland et al. (2010) described outbreaks of digital necrobacillosis in Norwegian wild

tundra reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). Single feet from 20 animals and six whole carcasses, collected in 2007 and 2008, were submitted for laboratory examination: *Fusobacterium necrophorum* was cultured from the foot lesions of six (23%) animals. Van Soest et al. (1972) reported an even higher incidence of bone lesions caused by the nematode *Skrjabinigylus nasicola* around the frontal sinuses of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*), being respectively 56% and 41%. Similar lesions were described in polecats (*Mustela putorius*) too (Kierdorf et al. 2006).

In this paper the discovery of a mummified roe deer reveals unexpected arthritic lesions of the 2nd and 3rd phalanxes of right fore and hind foot. A description and measurements of the pathological deformed bone fragments is documented.

Material and methods

During the 2006 annual winter census of hibernating bats in Haamstede (province of Zeeland, the Netherlands) a mummified female roe deer had been noticed in a casemate on Theunesses Hill in the Westerenban van Schouwen, province of Zeeland (51°42'00"N, 003°42'08"E) and then left untouched. The specimen, with its head still included at the time, was observed hanging with the right side against the wall on a nail above the dry sandy ground. During the annual bat counting in February 2017, the remaining hide and attached bones were recovered; the skull, mandibles and first cervical vertebra and left fore and hind leg were missing. Several small extremity bones were found under the mummified carcass and collected. In the open entrance to another part of the casemate, a skull of a female roe deer was present and also collected.

In January 2018 in the room of the casemate, in which the specimen was found, the sand was searched for the small bone elements using a sieve with a diameter of 3 mm. Besides

several bony fragments of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) of at least six specimens, a triple twisted copper thread of almost three and a half metres, and fragments of ignited fireworks, no other bone elements of roe deer could be found. The mentioned open entrance of the casemate was searched by reefing the sand surface to an approximate depth of 10 cm, and also in this part of the casemate no more bone parts of roe deer were found.

Early 2017 the full grown buckthorn (*Hippophae rhamnoides*) and bramble (*Rubus* sp.) bushes around the casemate were cut and cleared to restore a situation of open areas in these dunes - so a chance to retrieve other remains of the roe deer seemed to be nil.

Nomenclature, including the used abbreviations, and all measurements taken of the phalanxes 2 and 3 are according to von den Driesch (1976). Remains, i.e. the phalanxes 2 and 3, of a female roe deer, found dead in a residential area of Oostkapelle (Walcheren, province of Zeeland) were used for comparison. For a proper orientation the different views are visualised in a picture of a fore foot (figure 1). Of phalanx 2 the greatest length (GL), the greatest breadth of the proximal end (Bp), the smallest breadth of the diaphysis (SD) and the greatest breadth of the distal end were measured (figure 1). Of phalanx 3 the diagonal length of the sole (DLS), the length of the dorsal surface (Ld) and the middle breadth of the sole (MBS) were measured (figure 1). Photographs are presented of the phalanxes with affected articulating facets; photographs of an unaffected roe deer are presented as comparison.

Permission to enter the casemate to perform prohibited acts in the context of counting of hibernating bats, as mentioned in the Flora- en Faunawet, was granted (Nr. 2016/62). Retrieval of the mummified remains of the roe deer was done with the permission of two employees of the State Forestry (SBB Westerschouwen). The collected remains were added to the collection (NHG26997) of the Koninklijk Zeeuwsch Genootschap der Wetenschappen (KZGW, Royal Zeeland Scientific

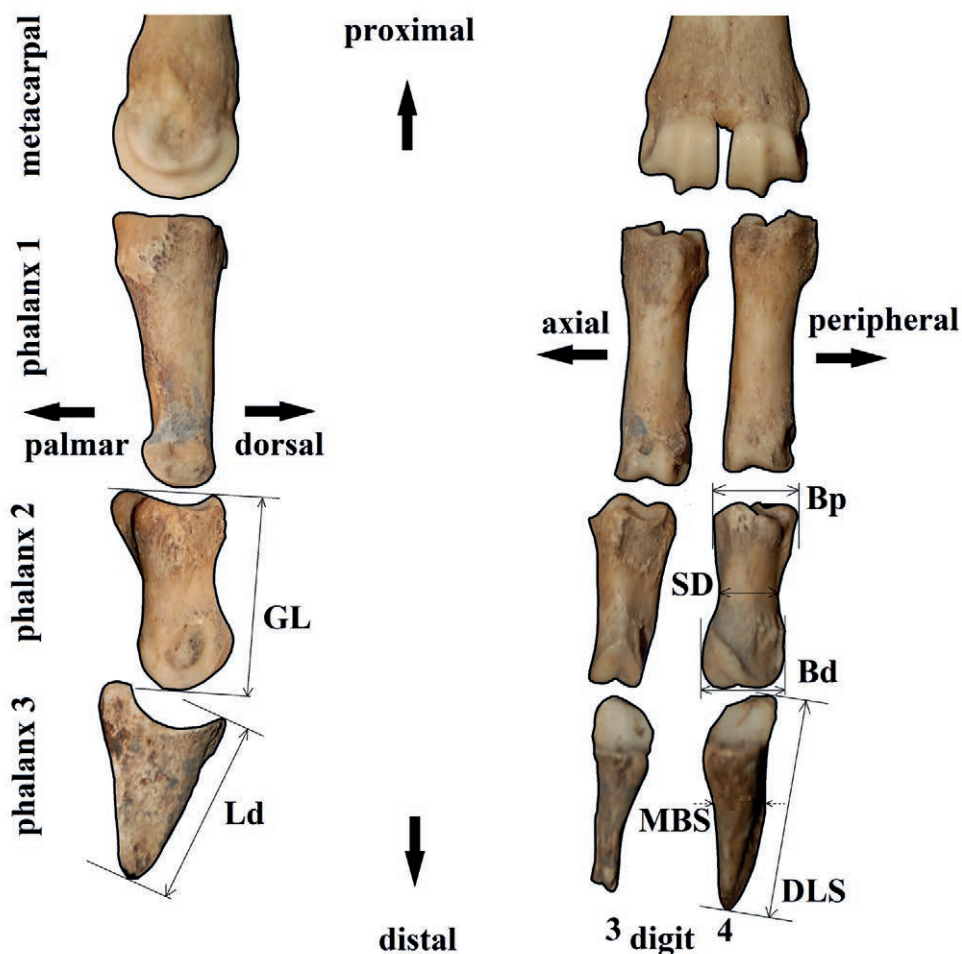


Figure 1. Right fore foot of a deer in peripheral and dorsal views with the metacarpal bones and the phalanxes 1, 2 and 3 of digits 3 and 4. The used views are indicated. Explanation of the used measurements of phalanx 2: greatest length (GL), greatest breadth of the proximal end (Bp), smallest breadth of the diaphysis (SD) and greatest breadth of the distal end (Bd), resp. of phalanx 3: diagonal length of the sole (DLS), length of the dorsal surface (Ld) and middle breadth of the sole (MBS). For the hind foot the method to take the measurements is the same as in the fore foot.

Society), located in the Zeeuws Museum in Middelburg, in the province of Zeeland.

Results

The dissection of the remains revealed several interesting details. The mummified skin covered most of the right side of the body. At the front right side of the thorax an almost circular shaped hole (ca. 5 x 4 cm.) was pre-

sent, partly covering the broken third, fourth and fifth rib. The proximal part of the third rib was intact, while most of the corpus was missing. The fourth and fifth ribs were fractured, just above the corpus of these ribs. The dimension of the hole in the skin and the location and nature of the fractured ribs, all match with a gunshot. Under the left costal vertebrae transversal remnants of cardboard were in situ, seemingly residue of fireworks.

The collected bones recovered from the case-

Table 1. Standard measurements (in mm) of phalanx 2 (2) and phalanx 3 (3) of resp. fore and hind right digit IV for a roe deer recovered from a casemate compared with a female specimen from Oostkapelle, Walcheren; GL: greatest length, Bp: breadth of the proximal end, SD: smallest breadth of the diaphysis, Bd: breadth of the distal end, DLS: diagonal length of the sole, Ld: length of the dorsal surface, MBS: middle breadth of the sole. All measurements according to von den Driesch (1976).

	GL(2)	Bp(2)	SD(2)	Bd(2)	DLS(3)	Ld(3)	MBS(3)
NHG2699 (fore)	21.50	13.55	12.30	14.05	23.40	21.05	6.40
♀ <i>C. capreolus</i> (fore)	22.00	9.55	7.05	7.70	22.55	20.30	5.30
NHG2699 (hind)	22.55	11.10	10.50	16.60	24.35	24.75	6.15
♀ <i>C. capreolus</i> (hind)	26.40	10.20	7.20	7.70	25.40	25.10	6.30

mate all show completely fused epiphyses of the long bones, the vertebrae and other single bones, indicating an adult roe deer. The skull, without pedicles of antler outgrow, collected from the entrance of the casemate indicate a female adult roe deer. The second premolar as well as the third molars in the skull were well worn, indicating an age of at least eight years.

Phalanx 2 of the fourth right fore digit shows irregular deformations of the diaphysis and the distal epiphysis, resulting in complete disappearance of the distal articulating facet. The adjacent phalanx 3 also revealed deformations of the articulating facet and the adjoining part of half of this bone element (figure 2). Of the distal interphalangeal joint both articular facets are completely absent leaving at the proximal side a small cavity, a proliferation and an irregular surface with two small newly formed articulating facets. At the distal side a cavity, aligned at both sides by two small, newly formed articulating facets, is formed.

The phalanxes 2 and 3 of the fourth right hind digit (figure 3) show basically the same deformations of these of the fourth right fore digit distal joint as is shown in figure 2, however there are some differences. The general outline of phalanx 2 can best be described as an inverted “Y”, with an intact proximal articulating facet. The original diaphysis seems to be bifurcated towards the distal end, leaving the original epiphysis, the axial arm of the “Y”, shortened with complete loss of the distal articulating facet and a new articulating ridge at the axial side and a round articulating knob

at the peripheral side. At the distal side of the peripheral arm of the “Y”, a trochlea has been shaped, fitting the remnants of the excavated articulating facet of phalanx 3.

The greatest length (GL) of phalanx 2 of the fore right digit IV for the casemate roe deer is slightly shorter than that of the comparing specimen, for the hind right digit IV this length is markedly shorter (table 1). The breadth of the proximal end (Bp) is markedly broader in the fore digit and slightly broader in the hind digit. The smallest breadth of the diaphysis (SD) is extremely broader in the fore digit and markedly broader in that of the hind digit. The breadths of the distal end (Bd) in fore and hind phalanxes 2 are almost doubled or more (table 1).

All standard measurements of phalanx 3 of the fore and hind right digit IV of the casemate roe deer are close to the measurements of the comparing specimen, except for the breadths in the middle of the sole of the fore side, which is slightly wider. The total length of the phalanxes 2 and 3 of the fore right digit, in functional position, compared with the unaffected female roe deer show a length reduction of ca. 21%. If the two affected phalanxes in this digit are placed together in the functional position of the joint the axis of the articulation is in a slight plantar flexion (ca. 20 degrees) and deviated axially over ca. 40 degrees.

The total length of the phalanxes 2 and 3 of the hind right digit IV, in functional position and in peripheral dislocated position show length reductions of respectively 20% and



Figure 2. Phalanx 2 (top) and 3 (bottom) of the fourth right fore digit of the recovered roe deer (*Capreolus capreolus*) (left) in peripheral (a) and dorsal (b) views; for comparison an unaffected specimen (right).

23% compared with the unaffected female roe deer. If the two affected phalanxes of the hind right digit IV digit are placed together in the functional position of the joint, in the axial “Y” position, the axis of the articulation is in a slight plantar flexion (ca. 15 degrees) and deviated axially (ca. 30 degrees).

Discussion

Presumably the skull that was found in the open casemate entrance belonged to the mummified corpse, however, theoretically a small chance remains that two roe deer were involved. Taking that slight possibility for granted, the age category of the mummified roe deer could be estimated to be at least eight years.

The complete disappearance of both facets of the distal interphalangeal joint and the proliferation of the diaphysis of the forth middle phalanx digit at the right fore- and hind-side clearly points to an arthritis of microbial origin. The multiple cavitations and proliferation at the lateral side of the middle phalanxes

match with a suppurative infection, of at least several months. At the other (available) bones no signs of destructive or constructive bone activity are present.

The origin of suppurative infections is unlikely to be of a systemic disease as tuberculosis, but rather caused by common infecting organisms. These infections may spread from inside the body, or may be introduced from outside by a perforating wound into the joint (Boyd 1961). A localised infection as foot-rot, well known to sheep farmers, is a specific disease in sheep (*Ovis aries*) affecting the interdigital skin and connective tissues, the joint capsule and the phalanxes 2 and 3. In a situation of animals trotting in muddy places with dung of other ruminants, especially when conditions are humid, micro-organisms can enter the weakened skin, and even infect deer (Egerton 2007). Transport through the skin can be accelerated through minor pricks of e.g. broken marram grass (*Ammophila arenaria*), bramble or buckthorns and even barbed wire. Amongst the causative pathogens *Fusobacterium necrophorum* (voided in



Figure 3. Phalanx 2 (top) and 3 (bottom) of the fourth right hind digit of the recovered roe deer (*Capreolus capreolus*) (left) in peripheral (a) and dorsal (b) views; for comparison an unaffected specimen (right).

the faeces) and *Dichelobacter nodosus* (a strict parasite of the epidermal tissues of the hooves of ruminants) are most likely to be present in sheep with foot-rot. These bacteria work synergistically in causing contagious foot-rot in sheep and goats (Underwood et al. 2015). In such infected areas tissue necrosis develops, surrounded by bacterial colonies of *Fusobacterium necrophorum*, ending up with characteristic foul-smelling waste gases produced by these bacteria (Cebra & Cebra 2012). Also other micro-organisms as *Streptococcus pyogenes* can be involved (Egerton 2007).

The micro-organisms belonging to *Actinomyces*, including those of the genus *Trueperella*, can cause actinomycosis in roe deer (Pewnsner et al. 2017). Comparing the here described roe deer phalanxes with the bony lesions Konjević et al. (2011) described in the mandibles of roe deer with actinomycotic lesions, the causative agent *Actinomyces* cannot be excluded.

As the two joints both show destruction of the articulating facets, both with shortening of the middle phalanxes, the case of this roe deer

can be described as suppurative arthritis. The fore-side lesion of the distal interphalangeal joint indicates a gradually slipping of the end phalanx 3 into the final position, during the loss of bone cortex, at the end with the mentioned length reduction of 21%. However, at the hind foot the "Y" shaped phalanx 2 indicates a dislocation from the original position of phalanx 3 towards the more peripheral position of this joint and a subsequent length reduction of 20% and 23%, respectively. In both phalanxes 2 of the fore and hind foot of the recovered roe deer, a marked, up until more than doubling of the breadth dimensions can be observed, while this is hardly the case in both phalanxes 3 (see figures 2, 3 and table 1). A reason for this difference could well be the effect of the tight structure of the hoofs: the triangular keratin sheath, covering the phalanx 3 from tip to bottom, constantly expresses a pressure, thus preventing proliferation of new bone.

Boyd (1961) describes eroding of the articular cartilage, exposing of the underlying bone and dislocation of the joint, disorders

described in roe deer NHG 26997, as the most severe form of suppurative arthritis. The crippling result of several months during infection almost certainly caused pain, lameness and a restricted range for the animal to feed. The fact that the animal was shot, therefore, can be considered as an act of mercy. Liggett (2004) speculates how a moose (*Alces alces*), affected with four types of osteoarthropathic lesions, apparently could have lived for a considerable time and concludes that diseased and weakened animals must have lived unmolested for quite a while in a 'modern' ecosystem, like we nowadays use to have almost everywhere in western-Europe, with its lack of large carnivores (due to their extirpation). In foot-rot the interdigital skin and hooves will be moist with a very distinctive necrotic odour (Underwood et al. 2015). This scent easily can be picked up by large carnivores. So, in an 'old-fashioned' ecological setting with a population of large carnivores, individuals of all species of hoofed animals with early stages of foot-rot and beginning lameness, would have been preyed upon before the disease process had time to change the bony structure so dramatically.

The casemate from where the roe deer was recovered most probably had been used by a poacher as a temporarily shelter: the secretly hiding of the shot roe deer and the found of twisted copper thread, undoubtedly to use for snares, clearly indicate this. The presence of fragments of ignited fireworks, found at the spine of the roe deer and on the floor, also show an alternative use of this casemate.

Conclusion

A roe deer showed post mortem characteristics of a suppurative arthritis of the right distal interphalangeal joints of the fourth digits of fore and hind foot. This process resulted in the fore foot in complete disappearance of the original distal interphalangeal joint and formation of new articulating structures and a length reduction of the combined phalanges

2 and 3 of ca. 21%. The end stage in the hind foot also resulted in complete disappearance of the original distal interphalangeal joint and a length-reduction of the both phalanges of ca. 20%. However, after a dislocation of this joint, again new articulating structures were formed ending up in a length reduction of 23%. Given the location of the affected phalanges with bony lesions and comparing the pathological anatomical description, the diagnosis is most probably foot-rot, although other causing mechanisms cannot be excluded.

Acknowledgements: I would like to thank Jan Alewijn Dijkhuizen, Kees Mostert and Jeroen Willemsen for their help during the bat hibernation census in the past and their additional information about the roe deer specimen. Camiel Beijersbergen, Wendy Janse and Alex de Visser of the State Forestry (SBB) Westenschouwen facilitated the entry to casemates that are nowadays closed for the public and approved to take the remains of the roe deer from the casemate. Mart den Hollander helped estimating the age of the roe deer. Two anonymous referees gave valuable comments including suggestions for applicable literature.

References

- Bauchau, V. & P. Le Boulange-Nguyen 1985. Une curieuse anomalie du crane chez *Microtus agrestis* (L., 1766). *Lutra* 28 (1): 22-25.
- Bil, A. 1994. Een bijzondere afwijking bij een bijzonder dier: een pathologische afwijking aan een rib van de wolharige mammoet uit de collectie van het Zeeuw Genootschap. *Zeeland* 3 (1): 31-35.
- Boyd, W. 1961. A textbook of pathology; structure and function in diseases. 7th edition. Lea & Febiger, Philadelphia, USA.
- Cebra, C. & M. Cebra 2012. Diseases of the hematologic, immunologic, and lymphatic systems (multisystem diseases). In: D.G. Pugh & A.N. Baird (eds). *Sheep and goat medicine*. 2nd edition: 466-502. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Chapman, D.I. 1977. Genus *Capreolus*. In: G.B. Corbet & H.N. Southern (eds). *The handbook of British mammals*. 2nd edition: 437-446. Blackwell,

- Oxford, UK.
- Egerton, J.R. 2007. Diseases of the feet. In: I.D. Aitken (ed.). Diseases of sheep: 273-281. Blackwell, Oxford, UK.
- Handeland, K., M. Boye, B. Bergsjø, H. Bondal, K. Isaksen & J.S. Agerholm 2010. Digital necrobacillosis in Norwegian wild tundra reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). Journal of Comparative Pathology 143 (1): 29-38.
- Kierdorf, U., H. Kierdorf, D. Konjević & P. Lazar 2006. Remarks on cranial lesions in the European polecat (*Mustela putorius*) caused by helminth parasites. Veterinarski arhiv (Suppl.) 76: 101-109.
- Konjević, D., I. Jelenko, K. Severin, H. Poličnik, Z. Janicki, A. Slavica, V. Njemirovskij, D. Stanin & B. Pokorny 2011. Prevalence of mandibular osteomyelitis in roe deer (*Capreolus capreolus*) in Slovenia. Journal of Wildlife Diseases 47 (2): 393-400.
- Liggett, G.A. 2004. Osteoarthropathy in a moose (*Alces alces*) from Utah. Transactions of the Kansas Academy of Science 107 (1/2): 25-31.
- Linderoth, P. 2005. Reh *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). In: M. Braun & F. Dieterlen (Hrsg.) Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2: 588-604. Eugen Ulmer GmbH & Co, Stuttgart, Germany.
- Pavlik, I., I. Trcka, I. Parmova, J. Svobodova, I. Melicharek, G. Nagy, Z. Cvetnic, M. Ocepek, M. Pate, M. Lipiec 2005. Detection of bovine and human tuberculosis in cattle and other animals in six Central European countries during the years 2000-2004. Veterinarni Medicina 50 (7): 291-299.
- Pewsnr, P., F.C. Origgi, J. Frey & M.-P. Ryser-Degioris 2017. Assessing fifty years of general health surveillance of roe deer in Switzerland: a retrospective analysis of necropsy reports. PLoS ONE 12 (1): e0170338.; <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170338>.
- Schwarz, L., M. Frena, M. Skalicky & H. Prosl 2011. Endoparasitenbefall von Rehen in einem Revier in Niederösterreich. Wiener Tierärztliche Monatsschrift - Veterinary medicine Austria 98: 285-291.
- Underwood, W.J., R. Blauwiel & A. Schoell 2015. Biology and diseases of ruminants (sheep, goats, and cattle). In: J.G. Fox, L.C. Anderson, G.M. Otto, K.R. Pritchett-Corning & M.T. Whary (eds). Laboratory Animal Medicine. 3rd edition: 623-694. Elsevier Inc., San Diego, USA.
- van Soest, R.W.M., J. van der Land & P.J.H. van Bree 1972. *Skrjabinogylus nasicola* (Nematoda) in skulls of *Mustela erminea* and *Mustela nivalis* (Mammalia) from the Netherlands. Beaufortia 20 (265): 85-97.
- von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Weikel, J., W. Glawischnig, E. Hofer & K. Schöpf 2010. Tuberculosis in a deer (*Capreolus capreolus*) detected in Tyrol (Austria). Wiener Tierärztliche Monatsschrift 97 (11/12): 287-289.

Samenvatting

Enkele opmerkelijke botwoekeringen in tenen van een ree (*Capreolus capreolus*)

Een gemummificeerde ree, gevonden in een bunker op Schouwen-Duiveland, vertoonde aan de laatste gewrichten van zowel de rechter voorste als de rechter achterste vierde teen een combinatie van vergaande destructie en proliferatieve botreacties van de aangrenzende kootbeenderen. De specifieke locatie doet denken aan voetrot, een bekende aandoening bij schapen en geiten. Vergelijking met niet aangedane reeënpoten laat zowel aan voor- als achterpoot een verkorting en een verbreding zien van phalanx 2, terwijl de standaardmaten van phalanx 3 nauwelijks verandering vertonen. Het is zeer wel mogelijk dat de infectie is opgelopen door dat voetrot veroorzakende bacteriën, voorkomend in modder en faeces bij drinkplekken, de ruimte tussen de hoeven hebben geïnfecteerd en uiteindelijk hebben geleid tot een etterende gewrichtsontsteking. Gezien de locatie van de ontstekingsreacties, i.c. de kootbeenderen, en de pathologisch anatomische kenmerken is de meest waarschijnlijke aandoening voetrot, hoewel andere oorzaken niet zijn uit te sluiten.

Received: 18 May 2018

Accepted: 3 October 2108

Contents of Volume 61 (2018)

Editorial

Van Den Berge, K. Year(s) of the wolf: no doubt about it!	215
---	-----

Research Papers

Bekker, J.P. Some remarkable bone disorders in digits of a roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>)	321
Bekker, J.P. & J.J.A. Dekker. Mollen (<i>Talpa europaea</i>) in wegbermen: een vooronderzoek in bermstroken in het agrarisch gebied van Zeeland	269
de Vriend, S., S. Heijboer, D.S.J. Groenenberg, B. Langeveld & B. Gravendeel. 3D bone analysis for improving species identification: a case study on scapulae of selected small toothed whales occurring along the Dutch coast	283
Evans, P.G.H., C.Chr. Kinze & G.J. Pierce. Preface	1
Evans, P.G.H. North Sea cetacean research since the 1960s: advances and gaps	3
Geelhoed, S.C.V. & M. Scheidat. Abundance of harbour porpoises (<i>Phocoena phocoena</i>) on the Dutch Continental Shelf, aerial surveys 2012-2017	127
Haelters, J., F. Kerckhof & T. Jauniaux. Strandings of cetaceans in Belgium from 1995 to 2017	107
IJsseldijk, L.L., A. Brownlow, N.J. Davison, R. Deaville, J. Haelters, G. Keijl, U. Siebert & M.T.I. ten Doeschate. Spatiotemporal trends in white-beaked dolphin strandings along the North Sea coast from 1991–2017	153
Kinze, C.Chr., C.B. Thøstesen & M.T. Olsen. Cetacean stranding records along the Danish coastline: records for the period 2008-2017 and a comparative review	87
Kinze, C.Chr. A case for <i>Tursiops tursio</i> (Gunnerus, 1768)	189
Leopold, M.F., E. Rotshuizen & P.G.H. Evans. From nought to 100 in no time: how humpback whales (<i>Megaptera novaeangliae</i>) came into the southern North Sea	165
Pierce, G.J., N. Ward, A. Brownlow & M.B. Santos. Analysis of historical and recent diet and strandings of sperm whales (<i>Physeter macrocephalus</i>) in the North Sea	71

Meijer, R.G., J.P. Dwarshuis & K.R. Piening. Wat horen vleermuizen van door mensen geproduceerde geluiden?	297
Smeenk, C. & P.G.H. Evans. Review of sperm whale (<i>Physeter macrocephalus</i>) strandings around the North Sea	29
Smeenk, C. A chronological review of the nomenclature of <i>Delphinus rostratus</i> Shaw, 1801 and <i>Delphinus bredanensis</i> (Lesson, 1828)	197
van Laar, V. Herkomst en verspreidingsgeschiedenis van de noordse woelmuis (<i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776)) in West-Europa, in het bijzonder in Nederland	219
Weel, S.M.H., S.C.V. Geelhoed, I. Tulp & M. Scheidat. Feeding behaviour of harbour porpoises (<i>Phocoena phocoena</i>) in the Ems estuary	137

In memoriam

Broekhuizen, S., C.J. Camphuysen, B. Hoekstra & V. van Laar. Chris Smeenk, 1942-2017	15
--	----