

Peuteren in fossiele kiezen: op zoek naar de Mammoetsteppe



Bram Langeveld [conservator, Natuurhistorisch Museum Rotterdam; langeveld@hetnatuurhistorisch.nl]

Bas van Geel [onderzoeker, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Universiteit van Amsterdam; b.vangeel@uva.nl]

Dick Mol [honorair onderzoeker, Natuurhistorisch Museum Rotterdam]

Pim W.O. van der Knaap [honorair onderzoeker, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Universiteit van Amsterdam]

Jacqueline F.N. van Leeuwen [honorair onderzoeker, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Universiteit van Amsterdam]

Het is algemeen bekend dat Nederland rijk is aan mammoetfossielen. Ze worden vrijwel dagelijks opgevist uit de Noordzee door de Nederlandse kottervloot, door verzamelaars opgeraapt van opgespoten stranden zoals Maasvlakte 2 en ook bij binnenlandse zandwinning uit IJstijdlagen duiken er vrijwel altijd mammoetbotten op. Musea en privécollecties liggen vol met hun resten - in de collectie van Het Natuurhistorisch worden niet minder dan 1132 mammoetresten bewaard.

Mammoetfauna

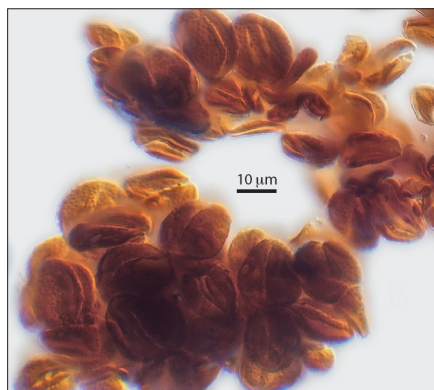
De wolharige mammoet is het icoon van een uitgestorven fauna, de zogenaamde Mammoetfauna. Deze fauna bevatte naast de wolharige mammoet allerlei andere grote zoogdieren, zoals de wolharige neushoorn, de steppenwisent, het reuzenhert en het wilde paard. Ook waren er roofdieren: grottenleeuwen, grottenhyena's, wolven en natuurlijk sabeltandkatten. De Mammoetfauna kende een enorm verspreidingsgebied: van Ierland in het westen tot Canada in het oosten. De Mammoetfauna leefde daar van ruim 100.000 tot zo'n 20.000 jaar geleden.

Van de vertegenwoordigers van deze fauna worden al eeuwenlang vele botten, en in de permafrost van Siberië soms zelfs karkassen met huid en haar gevonden. De grote planteneters van de Mammoetfauna moeten in enorme kudden geleefd hebben en dus heel algemeen zijn geweest. Maar hoe zag hun leefomgeving eruit? Doordat veel resten uit de permafrost van de toendra van Siberië afkomstig zijn, ging men er in eerste instantie vanuit dat de Mammoetfauna op die besneeuwde toendra heeft geleefd. Maar de afgelopen decennia is dat beeld radicaal veranderd: moderne reconstructies van de leefomgeving tonen een grote grazige, vrijwel sneeuwloze steppe, gedomineerd door grassen en rijk aan allerlei andere kruidachtige planten, dwergberkjes en dwergwilgen. Een omvangrijk, vaak licht glooiend, vrijwel boomloos en droog gebied zoals dat nu nergens ter wereld meer bestaat: de Mammoetsteppe.

Toendra of steppe

Een toendra is een zompige vlakte met vooral mossen en korstmossen. Planten groeien er langzaam, hun biomassa is

laag, ze verdragen begrazing slecht en zijn bovendien vaak giftig voor planteneters. Bovendien is de toendra een groot deel van het jaar bedekt met een dikke laag sneeuw. Het contrast met een steppe is groot: daar is de groei van planten, vooral grassen en kruiden, juist snel, hun biomassa is hoog, recycling van voedingsstoffen gaat snel en begrazing doet de planten nauwelijks kwaad. Grote kudden grazers zouden verhongeren op de toendra, maar houden het prima vol op een steppe (Guthrie 2001).



▲ Kluitje van pollen van alsem (*Artemisia*) uit een kiesplooi van een reuzenhert. (IBED/Jan van Arkel)

Mammoetsteppe

Om de Mammoetsteppe te begrijpen moet je de vegetatie onderzoeken. Waar botten uit de IJstijd vaak goed bewaard blijven in zandige rivierafzettingen, ligt dat anders voor plantenresten. Zaden, bladeren, takjes en dergelijke, zogenaamde macroresten, hebben vaak bijzondere omstandigheden nodig om bewaard te blijven: permafrost of veenvorming. Het stuifmeel (pollen) van planten blijft veel beter bewaard. Pollen is zeer resistent tegen vertering en kan duizenden jaren bewaard blijven. Meer-

afzettingen zijn fantastische bronnen van fossiel stuifmeel: de wind blaast het pollen in een meertje, waarna het naar de bodem zinkt en langzaam begraven raakt in de prut. In sommige meertjes ontstaat zo een beeld van regionale vegetatieveranderingen in de loop van duizenden jaren. Er zijn echter twee nadelen. Ten eerste kunnen stuifmeelkorrels vaak niet tot op soort (bijvoorbeeld *Poa annua* - straatgras) worden gedetermineerd maar slechts tot op genus (*Poa*, alle beemdgrassen) of familie (*Poaceae*, alle grassen). De resolutie is dus wat beperkt. Daarnaast is het pollen van door wind bestoven planten altijd oververtegenwoordigd omdat die plantensoorten veel meer pollenkorrels produceren dan de door insecten bestoven soorten. Het stuifmeel van door insecten bestoven planten wordt immers heel efficiënt van de ene plant naar de andere gebracht; min of meer gegarandeerde bestuiving dus. De door de wind bestoven planten gokken maar wat door hun pollen in de lucht los te laten. De kans op bestuiving is daardoor veel kleiner. Om dit te ondervangen produceren door de wind bestoven plantensoorten veel meer pollen. Ondanks de soms beperkte resolutie en ongelijke vertegenwoordiging van insect-bestoven soorten, vormen fossiele pollengegevens een zeer belangrijke informatiebron om de vegetatie en het klimaat uit het verleden te kunnen vergelijken en te begrijpen. Maar voor een reconstructie van de Mammoetsteppe is meer nodig.

Macroresten van planten zijn vaker dan pollenkorrels tot op soort te determineren door ze te vergelijken met moderne planten; plantengidsen en herbariumcollecties zijn daarbij behulpzaam. Uit de permafrost zijn zeldzame voorbeelden bekend van complete



▲ Reconstructie van de Mammoetsteppe op basis van fossiel bewijs uit de Eurogeul voor de kust van Zuid-Holland. (Manimal Works/Remie Bakker)

vegetatiedekken die begraven zijn geraakt door modderafschuivingen en die daarmee een snapshot van de Mammoetsteppe geven (Wooller *et al.* 2011). Daarnaast vormt veen een rijke bron van plantenresten. En uit de permafrost van Canada en Siberië kunnen de fossiele nesten van arctische grondeekhoorns worden uitgeplozen, met daarin soms een niet opgegeten voedselvoorraad van zaden (Langeveld *et al.* 2018). Al deze bronnen helpen om een nauwkeurig beeld te krijgen van de vegetatie van de Mammoetsteppe.

Uit deze bronnen blijkt dat de Mammoetsteppe bestond uit een zogenaamd non-analoge gemeenschap van planten (en dieren): door unieke klimatologische omstandigheden (waarbij vooral droogte cruciaal was) en interactie tussen grazers en vegetatie leefden soorten naast elkaar die tegenwoordig apart, in heel verschillende gebieden leven (Guthrie 1990). Zo leefde bijvoorbeeld de grottenleeuw (een ondersoort van de huidige Afrikaanse leeuw) naast de muskusos, een diersoort die nu alleen nog in het hoge noorden voorkomt! Bij planten zien we een mix van soorten die tegenwoordig vooral op de zuidelijker gelegen steppe voorkomen en soorten die nu op de toendra in het hoge noorden groeien

Wat aten al die grote zoogdieren?

Nu duidelijk is dat de Mammoetfauna op de Mammoetsteppe leefde en dat die Mammoetsteppe een unieke samenstelling van planten bevatte, is er ruimte voor gedetailleerder onderzoek. Want wat aten de verschillende diersoorten? Selecteerden ze bepaalde planten uit de vegetatie van de Mammoetsteppe of aten ze alles wat hen voor de bek kwam? Hadden de verschillende planteneters elk hun eigen dieet? De voedselkeuze vormt een belangrijk aspect van de ecologie van soorten en dieetreconstructies kunnen inzicht geven in de oorzaken van het uitsterven van diersoorten. We weten van recente planteneters dat ze verschillende diëten hebben. Grazers (zoals runderen) eten vooral grassen. Het zijn vaak grote dieren: om uit de relatief weinig voedzame grassen toch voldoende voedingsstoffen te halen hebben ze een lang spijsverteringskanaal. Aan het andere einde van het spectrum bevinden zich de bladeters (zoals reeën) die de meest voedzame delen van planten, vooral van bomen en struiken, selecteren. Ze zijn vaak kleiner maar kunnen met hun kortere spijsverteringsstelsel toch voldoende voedingsstoffen opnemen. Een grote groep herbivoren zit ongeveer in het midden: de mixed feeders. Zij eten zo-

wel grassen en kruiden als bladeren en twijgen (Hofmann 1989). Er zijn verschillende onderzoeksmethoden voor dieetreconstructie van uitgestorven dieren, waarmee ze ingedeeld kunnen worden als grazers, bladeters of zogenaamde mixed feeders.

Bij mesowear- en microwearanalyses wordt gebitsslijtage van kiezen gebruikt als indicatie van het dieet. Mesowear kijkt naar de grove afslijting van kiezen (vlak of puntig) en geeft informatie op een schaal van maanden tot jaren voor de dood van het dier. Bij microwear gaat het om microscopische beschadigingen in het tandglazuur. Microwear geeft informatie over het veel recenter gegeten dieet (Hillson 2005). Een tweede methode voor dieetreconstructie is stabiele isotopenanalyse. Dit werkt op basis van het feit dat niet alle plantengroepen op dezelfde wijze hun weefsels opbouwen. Door kleine verschillen in fotosynthese laten plantengroepen elk hun eigen moleculaire vingerafdrukken achter die uiteindelijk ook doorwerken in de botten en kiezen van planteneters. Door de moleculaire samenstelling van monsters bot of kies van (fossiele) herbivoren te bestuderen kunnen conclusies worden getrokken over de plantengroepen die door hen geconsumeerd zijn (Tykot 2004).



▲ Kaken en kiezen van reuzenheren en andere Mammoetfauna uit de collectie van Het Natuurhistorisch liggen klaar voor de bemonstering. (IBED/Jan van Arkel)

De meest directe methode van onderzoek aan het dieet van uitgestorven soorten is de analyse van de maag-/darminhoud (of van coprolieten, fossiele uitwerpselen). Dat is vooral gedaan aan mammoetmest uit mammoetdarmen van karkassen die in de permafrost van Siberië en Noord-Amerika bewaard zijn gebleven. Er kan dan naar zowel macroresten, als pollen, schimmelsporen en zelfs oud DNA gekeken worden om een zo compleet mogelijk beeld te vormen (van Geel *et al.* 2008). Een relatief weinig gebruikte methode is de analyse van plantenresten en pollenkorrels uit de diepe plooien van kiezen. Die methode pasten wij onlangs succesvol toe op fossielen uit de Noordzee, onder andere uit de collectie van Het Natuurhistorisch (van Geel *et al.* 2018, 2019). Het begon met een kies van een reuzenhert van De Zandmotor voor de kust bij Ter Heijde, nu in de collectie onder nummer NMR 9991-13942. De diepe plooien in deze kies bleken vol plantenresten te zitten, wat ons inspireerde om ook eens beter naar andere kiezen te kijken. We onderzochten zo het dieet van onder andere reuzenhert, edelhert, rendier, eland, steppenwisent en wolharige neushoorn.

Peuteren in kiezen

Een speurtocht in de collectie van Het Natuurhistorisch en een oproep aan fossielenverzamelaars op de opgespoten stranden leverden ruim 200 kiezen

op met mogelijke plantenresten in hun diepe plooien. Met behulp van schone prepareernaalden werd het botanische materiaal losgemaakt. De zeer kleine pollenmonsters werden verzameld in glazen bekertjes, waarna wij een standaard bereiding uitvoerden om de pollenkorrels te isoleren. Uit ongeveer een kwart van de geïnspecteerde kiezen konden voldoende pollenkorrels geïsoleerd worden. Ze werden in preparaten onder de microscoop bestudeerd. Deze preparaten werden opgeslagen in de collectie van Het Natuurhistorisch (NMR 9999-150720). De macroresten (zaden, bladeren en takjes) daarentegen waren te kapot gekauwd om op naam te kunnen brengen.

Stuifmeel van grassen vonden we in alle geanalyseerde kiezen van het

reuzenhert, maar steeds in lage percentages; slechts in een kies was het percentage wat hoger en vonden wij een kluitje onrijp stuifmeel van gras. Zo'n kluitje duidt erop dat dit reuzenhert bloeiend gras heeft gegeten. Kluitjes van berkenpollen in twee andere kiezen wijzen op de consumptie van onrijpe berkenkatjes. Enkele kiezen bevatten opvallend hoge percentages pollen van alsem (*Artemisia*), inclusief kluitjes. De voorkeur van het reuzenhert voor deze kalkrijke plant houdt mogelijk verband met de grote hoeveelheid kalk die nodig was voor de jaarlijkse groei van het indrukwekkende gewei. Onze resultaten sluiten goed aan bij onderzoek aan isotopen en gebitslijtage: reuzenheren waren 'mixed feeders'. Ook alle rendierkiezen bevatten pollen van gras, maar vaak wat meer dan bij het reuzenhert. Drie kiezen bevatten kluitjes van het stuifmeel van zonnebloem. Andere noemenswaardige planten uit het rendierdieet zijn duizendguldenkruid, klaproos en jakobs ladder. In de kiezen van elanden troffen we pollen van bomen zoals wilg, hazelaar en els aan, en van waterlelie. Dit duidt op een dieet van bladeren en waterplanten in een relatief warme periode in een bosachtige omgeving, wat goed aansluit bij wat we weten over het leefgebied van moderne elanden. Kiezen van edelheren leverden zeer uiteenlopende pollenspectra op.



▲ De kies van het reuzenhert waarmee het allemaal begon, nog vol vegetatie (NMR 9991-13942). (Raymond van der Ham)



▲ Voorste kies uit de rechterbovenkaak van een wolharige neushoorn; de diepe plooiën bleken door plantenresten en stuifmeel uit de IJstijd te bevatten (NMR 9991-487). (IBED/Jan van Arkel)



▲ Met een schone prepareernaald wordt het botanische materiaal voorzichtig losgemaakt uit de plooi van deze wolharige neushoornkies. (Bram Langeveld)



▲ Het resultaat van het peuteren: vermalen plantenresten en hopelijk goed bewaarde pollenkorrels. (Bram Langeveld)

Daarmee is het aannemelijk dat het edelhert nauwelijks gespecialiseerd was en zich met allerlei planten voldoende kon voeden tijdens koude en warme periodes, net als moderne edelherten. De kiezen van de steppenwisent en wolharige neushoorn leverden door grassen gedomineerde pollenspectra op, vaak met kluitjes graspollen. Het waren duidelijk de echte grazers van de Mammoetsteppe, wat goed past bij eerder onderzoek aan isotopen en gebitsslijtage.

Statistische analyse toonde aan dat de monsters van de wolharige neushoorn veel op elkaar leken en ook die van het reuzenhert waren onderling weinig verschillend. Dat staat in scherp contrast met de monsters van het edelhert en rendier, die een veel diverser dieet hadden. Die laatste twee soorten bestaan nog, maar reuzenhert en wolharige neushoorn zijn uitgestorven. Bij de klimaatveranderingen aan het einde van de IJstijd, zo'n 20.000 tot 11.000 jaar geleden, veranderde de vegetatiesamenstelling vrij abrupt en het is waarschijnlijk geen toeval dat juist deze soorten met een beperkt dieet toen uitstierven.

Conclusie

Door de ecologie van de gevonden plantensoorten te combineren met de statistische analyse hebben we een beeld gekregen van variaties in het dieet van de veelal samen voorkomende grote herbivoren van de Mammoetsteppe. Wij ondersteunen het idee dat verschillen in dieet het mogelijk maakten dat grote populaties van diverse soorten herbivoren naast elkaar voorkwamen. Uitsterven

kan deels verklaard worden doordat selectieprocessen hebben geleid tot het niet meer aangepast zijn aan nieuwe milieumomstandigheden, met name waar het ging om de klimaatveranderingen op de overgang van de IJstijd naar de huidige periode (het Holocene) toen steppevegetatie overging in toendra en bos. ◀

Literatuur

- Guthrie, R.D. 1990 - Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: the Story of Blue Babe - University of Chicago Press, Chicago
- Guthrie, R.D. 2001 - Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia - Quaternary Science Reviews 20: 549-574
- Hillson, S. 2005 - Teeth - Cambridge University Press, Cambridge
- Hofmann, R.R. 1989 - Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system - Oecologia 78: 443-457
- Langeveld, B.W., Mol, D., Zazula, G.D., Gravendeel, B., Eurlings, M., McMichael, C.N.H., Groenenberg, D., van Reenen, G.B.A., Palmeira, M., Vogel, J. & van Geel, B. 2018 - A multidisciplinary study of a late Pleistocene arctic ground squirrel (*Urocitellus parryii*) midden from Yukon, Canada - Quaternary Research 89: 333-351
- Tykot, R.H. 2004 - Stable isotopes and diet: You are what you eat - Proceedings of the International School of Physics 154: 433-444
- van Geel, B., Aptroot, A., Baittinger, C., Birks, H.H., Bull, I.D., Cross, H.B., Evershed, R.P., Gravendeel, B., Kompanje, E.J.O., Kuperus, P., Mol, D., Nierop, K.G.J., Pals, J.P., Tikhonov, A.N., van Reenen, G. & van Tonder, P.H. 2008 - The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal - Quaternary Research 69: 361-376
- van Geel, B., Langeveld, B.W., Mol, D., van der Knaap, W.O. & van Leeuwen, J.F.N. 2019 - Pollen and spores from molar folds reflect food choice of late Pleistocene and early Holocene herbivores in The Netherlands and the adjacent North Sea area - Quaternary Science Reviews 225: 106030
- van Geel, B., Sevink, J., Mol, D., Langeveld, B.W., van der Ham, R.W.J.M., van der Kraan, C.J.M., van der Plicht, J., Haile, J.S., Rey-Iglesia, A. & Lorenzen, E.D. 2018 - Giant deer (*Megaloceros giganteus*) diet from Mid-Weichselian deposits under the present North Sea inferred from molar-embedded botanical remains - Journal of Quaternary Science 33: 924-933
- Wooller, M.J., Zazula, G.D., Blinnikov, M., Gaglioti, B.V., Bigelow, N.H., Sandorn, P., Kuzmina, S. & La Farge, C. 2011 - The detailed palaeoecology of a mid-Wisconsinan interstadial (ca. 32 000 14C a BP) vegetation surface from interior Alaska - Journal of Quaternary Science 26: 746-756