

STUIFMEEL UIT KIESPLOOIEN GEEFT INZICHT IN DE VOEDSELKEUZE VAN LAAT- PLEISTOCENE EN VROEG- HOLOCENE HERBIVOREN IN NEDERLAND EN HET AANGRENZENDE NOORDZEEGEBIED

BAS VAN GEEL, INSTITUUT VOOR BIODIVERSITEIT EN ECOSYSTEEM DYNAMICA, UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, SCIENCE PARK 904, 1098 XH AMSTERDAM; B.VANGEEL@UVA.NL

BRAM W. LANGEVELD, NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM, WESTZEEDIJK 345, 3015 AA ROTTERDAM; LANGEVELD@HETNATUURHISTORISCH.NL

DICK MOL, NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM, WESTZEEDIJK 345, 3015 AA ROTTERDAM; DICKMOL@TELFORT.NL

PIM W.O. VAN DER KNAAP, INSTITUUT VOOR BIODIVERSITEIT EN ECOSYSTEEM DYNAMICA, UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, SCIENCE PARK 904, 1098 XH AMSTERDAM; KNAAP.LEEUWEN@GMAIL.COM

JACQUELINE F.N. VAN LEEUWEN, INSTITUUT VOOR BIODIVERSITEIT EN ECOSYSTEEM DYNAMICA, UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, SCIENCE PARK 904, 1098 XH AMSTERDAM; KNAAP.LEEUWEN@GMAIL.COM



Samenvatting

Molaren van acht soorten grote herbivoren (reuzenhert *Megaloceros giganteus*, edelhert *Cervus elaphus*, rendier *Rangifer tarandus*, eland *Alces alces*, steppewisent *Bison priscus*, muskusos *Ovibos moschatus*, wolharige neushoorn *Coelodonta antiquitatis* en bosneushoorn *Stephanorhinus kirchbergensis*) werden *ex situ* verzameld uit opgebaggerde pleistocene en holocene zandafzettingen uit de Noordzee en uit Nederlandse vindplaatsen in het binnenland. In de plooiën van vele molaren bevonden zich gekauwde plantenresten en daarbij ook microfossielen. We determineerden pollen (stuifmeel) en sporen en interpreteren op basis hiervan voedselkeuzes en de mogelijke effecten op de pollenspectra als een deel van het bloeiseizoen vertegenwoordigd is. We bediscussiëren ook de effecten van de veranderende vegetatiesamenstelling in relatie tot het klimaat en de ouderdom van de molaren. Verschillende factoren hebben bijgedragen aan de samenstelling van het pollen. Toch geven de pollenspectra een beeld van de vegetatie en kunnen we de voedselkeuze en de ouderdom afleiden en krijgen we een beeld van de landschapstypen, van subarctische open gebieden tot interglaciaal bos. Ecologische en statistische analyses van de resultaten laten verschillen zien tussen de voedselkeuze van, en de beschikbaarheid van plantensoorten voor de verschillende zoogdiersoorten. Deze bijdrage is gebaseerd op een artikel dat eerder in *Quaternary Science Reviews* verscheen.

Summary

Molars of eight large herbivore species (*Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Alces alces*, *Bison priscus*, *Ovibos moschatus*, *Coelodonta antiquitatis* and *Stephanorhinus kirchbergensis*) were collected *ex situ* from Pleistocene and Holocene sands dredged in the North Sea, and from Dutch inland sites. Folds in many molars contained compacted masticated plant remains, and also microfossils. We identified pollen, spores, and non-pollen palynomorphs and on this basis interpret food preferences, represented flowering seasons, or parts of flowering seasons. We also discuss effects of changing vegetation composition in relation to climate and age of the molars, based on the pollen spectra. Various confounding factors have contributed to the recorded pollen composition, but nevertheless the pollen spectra show valuable aspects of vegetation composition, food choice, age, and landscapes, from subarctic open areas to interglacial forest. Ecological and statistical analysis of the results shows dietary differences between the mammal species analyzed. This contribution is based on a paper that appeared in *Quaternary Science Reviews*.



INLEIDING

In de periode van de mammoetsteppe, met name tijdens relatief warme fasen van de laatste ijstijd, kwamen allerlei plantensoorten voor in combinaties die we tegenwoordig niet meer kennen. De dominante diersoorten waren de grote herbivoren (Guthrie, 1990). De voedselkeuze vormt een belangrijk ecologisch aspect van soorten en kennis over het dieet van diersoorten kan ons helpen bij het reconstrueren van het landschap en de vegetatie (Owen-Smith, 2002). Tevens kunnen dieetreconstructies ons inzicht geven in de oorzaken van het uitsterven van bepaalde diersoorten. Herbivoren, inclusief de grote grazers, selecteren actief de plantensoorten die ze nodig hebben en smakelijk vinden (Villalba & Provenza, 2009; Kleynhans et al., 2011). Voor ons onderzoek onderzochten we de inhoud van fossiele kiezen van herkauwers en niet-herkauwers met het doel het dieet na te gaan en ook, voor zover mogelijk, de samenstelling van de vegetatie te reconstrueren zoals die was tijdens het leven van de dieren waarvan de kiezen ons ter beschikking stonden (Van Geel et al., 2019).

Voor de aanleg van de Zandmotor ten zuid-westen van Den Haag zijn zandige laat-pleistocene en vroeg-holocene afzettingen uit de bodem van de Noordzee gebruikt. Maasvlakte 2 is ook opgebouwd uit opgebaggerd Noordzeezand dat werd afgezet in delta's van de Rijn en de Maas tijdens het Laat-Pleistoceen en het Vroeg-Holoceen (Laban & Rijdsdijk, 2002; Van der Valk et al., 2011; Langeveld, 2013; Kuitems et al., 2015) toen wereldwijd de zeespiegel veel lager was dan tegenwoordig. Het zuidelijk deel van de Noordzee lag droog.

Op Maasvlakte 2 en de Zandmotor verzamelen amateur-paleontologen fossielen; met name zoogdierbotten uit het Pleistoceen (Weichselien) en het Vroeg-Holoceen (Mol et al., 2006, 2008; Van der Valk et al., 2011). Grote grazers zoals mammoeten, wolharige neushoorns, steppewisenten, reuzenherten en wilde paarden domineerden toen de fauna. Op grond van koolstof-14-dateringen weten we dat de tegenwoordigers van deze fauna leefden tussen circa 50.000 en 25.000 BP toen Noordwest-Europa deel uitmaakte van de mammoetsteppe (Mol et al., 2006, 2008).

De analyse van stuifmeel dat werd aangetroffen in de plooiën (infundibula) van een kies van een reuzenhert uit het Midden-Weichselien van de Zandmotor (Van Geel et al., 2018) leverde een beeld op van het dieet waarin *Artemisia* (alsem) een belangrijke rol speelde. Het onderzoek werd voortgezet met kiezen van acht soorten herbivoren. De kiezen maakten deel uit van collecties van diverse WPZ-leden en musea. Zo konden we beschikken over kiezen van herkauwers *Megaloceros giganteus* (reuzenhert), *Cervus elaphus* (edelhert), *Rangifer tarandus* (rendier), *Alces alces* (eland), *Bison priscus* (steppewisent) en *Ovibos moschatus* (muskusos), en de niet-herkauwers *Coelodonta antiquitatis* (wolharige neushoorn) en *Stephanorhinus kirchbergensis* (bosneushoorn). Laatstgenoemde soort stierf uit aan het einde van het Eemien interglaciaal. De meeste kiezen kwamen uit Noordzee-afzettingen. Enkele andere kiezen vond men bij baggerwerkzaamheden in het rivierengebied (Tabel 1). De kiezen werden gedetermineerd tot soortniveau door ze te vergelijken met kiezen uit gedetermineerde skeletten in de vergelijkingscollectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam (NMR). Botanisch materiaal uit de infundibula werd

bemonsterd om een analyse te kunnen uitvoeren van pollen en niet-pollen palynomorfen (NPP, zoals schimmelsporen). Er was niet genoeg materiaal beschikbaar voor macrores-tanalyses en 14C-dateringen.

Pollen en sporen uit meersedimenten en veenafzettingen geven ons een beeld van de regionale vegetatieontwikkelingen. Uit het gedetailleerde onderzoek van Brinkkemper et al. (1987) en Ran (1990) kennen we de samenstelling en de ontwikkelingen van de vegetatie en het landschap in Nederland gedurende de midden-weichselien interstadialen. Voor de vegetatiegeschiedenis van het Laatglaciaal verwijzen we naar Hoek (1997) en voor het Holoceen naar Van Geel et al. (1981).

Palynologen houden er rekening mee dat plantensoorten die door de wind bestoven worden veel pollen produceren en dat die soorten overgerepresenteerd zijn ten opzichte van het werkelijke aandeel in de vegetatie. Daarentegen produceren de door insecten bestoven soorten relatief weinig stuifmeel en daarmee zijn die soorten juist ondervertegenwoordigd.

Monsters uit sedimenten of veenafzettingen geven een regionaal meerjarenbeeld van de pollenregen. De interpretatie van het aandeel van stuifmeel en sporen uit de kiezen verschilt van de interpretatie bij meerafzettingen en bij veen. Onze pollenspectra geven om diverse redenen afwijkingen te zien van het regionale pollenbeeld. Voor de interpretatie van onze analysesresultaten moeten we er rekening mee houden dat diverse vragen nog niet beantwoord kunnen worden. Daarbij gaat het met name om de samenstelling van de vegetatie, de fenologie, de voedselkeuze en de ouderdom van het materiaal.

ONDERZOEKSMETHODEN VOOR DIEETRECONSTRUCTIE

Op basis van verschillende onderzoeksmethoden kan het dieet van uitgestorven herbivoren gereconstrueerd worden en kunnen deze dieren geïdentificeerd worden als zogenaamde grazers, *browsers* of *mixed feeders*. Grazers eten vooral grassen en zijn vaak grote dieren: ze hebben een lang spijsverteringskanaal om toch voldoende voedingsstoffen uit de grassen te kunnen halen. Aan het andere einde van het spectrum bevinden zich de browsers: bladeters die de meest voedzame delen van vooral 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 zowel grassen en kruiden als bladeren en twijgen (Hofmann, 1989).

MESO- EN MICROWEAR

Bij *mesowear*- en *microwear*-analyses geeft het slijtagepatroon van kiezen een 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. Bij microwear gaat het om microscopische beschadigingen, kleine krasjes en putjes in het tandglazuur, veroorzaakt door het kauwen van gras, zaden en fruit. Microwear geeft informatie

over het veel recenter (kort voor de dood van het dier) dieet. Elk type voedsel resulteert in typische beschadigingen. Door deze slijtagestructuren nauwkeurig te bestuderen kunnen conclusies worden getrokken over de voedselkeuze van het dier (Hillson, 2005).

STABIELE ISOTOPEN

De analyse van stabiele isotopen voor de reconstructie van het dieet 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 weefsels, waaronder botten en kiezen, van planteneters. Door de moleculaire samenstelling van bot- of kiesmonsters van (fossiele) herbivoren te bestuderen kunnen conclusies worden getrokken over de plantengroepen die deze dieren consumeerden (Tykot, 2004).

MAAG- EN DARMINHOUD

Een directe methode van onderzoek aan het dieet van uitgestorven soorten is de analyse van de maag- en darminhoud of van uitwerpselen. Zulk onderzoek is vooral gedaan aan mammoetmest uit de permafrost van Siberië en Noord-Amerika. Vaak is het mogelijk naar zowel macroresten als pollen, schimmelsporen, *ancient* DNA en zelfs de chemische samenstelling te kijken om daarmee een zo compleet mogelijk beeld te vormen (Van Geel et al., 2008).

VRAATRESTEN

Een relatief weinig gebruikte methode, maar zoals wij hier aantonen, wel een methode die veel gegevens oplevert, is de analyse van plantenresten uit de plooiën van kiezen.

ECOLOGIE VAN DE ONDERZOCHE SOORTEN

***Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) – reuzenhert**

Het reuzenhert kon 600 tot 700 kilogram zwaar worden (Moen et al., 1999), ongeveer zo zwaar als een eland. Fossielen worden ten minste vanaf het vroege Laat-Pleistoceen van Europa gevonden (Kahlke, 1999). De Noordzee is een bekende vindplaats en enkele van de reuzenhertfossielen werden gedateerd: de jongste is 36.300 +/- 1100 BP en de oudste is > 45.000 BP. Het reuzenhert is zowel uit koude (glaciale) als warme of warmere (interglaciale of interstadiale) afzettingen bekend (Lister & Stuart, 2019). Chritz et al. (2009) bestudeerden de stabiele isotopen in het gebit en reconstrueerden een dieet van vooral grassen en kruiden, aangevuld met bladeten. Rivals & Lister (2016) en Saarinen et al. (2016) onderzochten meso- en microwear en concludeerden dat het reuzenhert vrij flexibel was en zowel gras als bladeren at; de nadruk lag echter op grassen. Het dieet van een reuzenhert, waarvan een kies op de Zandmotor werd gevonden, kon worden onderzocht door Van Geel et al. (2018) aan de hand van in de kiesplooiën aanwezige vraatresten. Deze werden wat stuifmeel betreft gedomineerd door alsem (*Artemisia*). Daaruit bleek dat dit reuzenhert in een steppe

leefde en wellicht een voorkeur had voor alsem vanwege belangrijke voedingsstoffen zoals calcium en fosfor (Klein, 1965; Ashraf et al., 2010; Van Geel et al., 2018).

***Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 – edelhert**

Het edelhert is ontzettend breed in zijn keuze van habitat en voedsel: het is een echte mixed feeder (Hofmann, 1989). Dit grote hert (75 tot 340 kg; Nowak, 1991) is bekend uit warme en koude afzettingen sinds ten minste het Midden-Pleistoceen (Rivals et al., 2009). Uit Nederland en de Noordzee zijn vroeg-holocene resten van dit hert bekend, waaronder bewerkte geweien uit het Mesolithicum (Louwe Kooijmans, 1970; Mol et al., 2008). Er zijn geen laat-pleistocene ¹⁴C-dateringen bekend, maar de fossilisatie en kleur van sommige resten uit de Noordzee duiden erop dat deze uit het Laat-Pleistoceen zijn (Mol et al., 2008). Tegenwoordig leeft het edelhert in een groot deel van Europa, Azië en Noord-Amerika. Het dier komt voor in uiteenlopende habitats, van naaldwouden en loofbossen tot open grasland, heide, moerassige gebieden en zelfs halfwoestijnen. In zijn voedselkeuze is deze soort al net zo breed: grassen, bladeren, varens, mossen, korstmossen, schimmels, takken en twijgen, noten, jonge scheuten van houtige planten en boombast. Het dieet varieert per seizoen en het dier probeert altijd een combinatie van grassen of kruiden en bladeren te eten (Straus, 1981; Nowak, 1991; Chen et al., 1998; Clutton-Brock & McIntyre, 1999; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001; Suter et al., 2004; Augustyniak, 2010; Ligi & Randveer, 2012; Berlioz et al., 2017). Een vergelijkbaar flexibel dieet werd door Drucker et al. (2003), Rivals et al. (2009, 2010) en Saarinen et al. (2010) op basis van stabiele isotopen en meso- en microwear gevonden voor fossiele exemplaren.

***Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) – rendier**

Het rendier is een van de weinige grote zoogdieren die de fase van uitsterven aan het einde van het Pleistoceen overleefden en het komt ook nu nog voor. Het dier wordt geclassificeerd als een mixed feeder (Hofmann, 1989). Het rendier blijft met een gewicht van 60 tot 318 kg (Nowak, 1991) iets kleiner dan het edelhert. De oudste rendierfossielen stammen uit het Vroeg-Pleistoceen. Het rendier was algemeen in het Weichselien; de soort kwam toen voor van Spanje tot in Noord-Amerika (Kahlke, 1999). ¹⁴C-dateringen van materiaal uit Nederland en het aangrenzende Noordzeegebied lopen uiteen van > 45.000 BP tot 39.000 +/- 700/-600 BP en er is een datering van 29.460 +/- 250 BP (Glimmerveen et al., 2006). Tegenwoordig migreren rendierpopulaties tot wel 1000 kilometer tussen hun zomergronden op de toendra en wintergronden in bebost gebied. Ze eten diverse planten zoals bladeren en twijgjes, maar ook korstmossen (Nowak, 1991; Augustyniak, 2010). Op basis van mesowear stelden Saarinen et al. (2016) vast dat pleistocene rendieren zelfs in de meer open vegetatie van de mammoetsteppe nog vooral zachtere voedselsoorten selecteerden. Fox-Dobbs et al. (2008) onderzochten het dieet van fossiele rendieren uit Alaska en de Yukon met stabiele isotopen en stelden vast dat de dieren daar vooral korstmossen, mossen en schimmels aten. Op basis van meso- en microwear reconstrueerden Rivals et al. (2010) en Rivals & Semperebon (2017) rendieren van de Bruine Bank als mixed feeders, mogelijk wel met een taaier dieet (meer grassen) dan moderne populaties.

***Alces alces* (Linnaeus, 1758) – eland**

De eland is de grootste nog levende hertensoort met een gewicht van 200 tot 825 kg. Het verspreidingsgebied ligt in de noordelijke delen van Eurazië en Noord-Amerika (Nowak, 1991). Fossiele resten van elanden zijn uit Nederland en van de Noordzeebodem bekend. Ze komen vooral uit het Vroeg-Holoceen tot de Middeleeuwen (Walch, 2000; Van Geel & Van Wijngaarden-Bakker, 2002; Mol et al., 2006; Spinney, 2018), maar er is een datering bekend van 44.560 +1840/-1490 BP (Mol et al., 2008). Elanden hebben een gespecialiseerd dieet dat ze alleen in beboste gebieden vinden: ze eten vooral wilgen (*Salix*) en waterplanten. Ze kunnen zelfs onder water hun voedsel doorslikken (Dungan & Wright, 2005; Shipley, 2010). Rivals et al. (2010) onderzochten meso- en microwear van *A. alces* van de Bruine Bank en reconstrueerden daarmee een dieet dat niet afweek van wat modern elanden eten. Saarinen et al. (2016) kwamen tot dezelfde conclusie.

***Bison priscus* Bojanus, 1827 – steppewisent**

De steppewisent was een karakteristiek dier van de mammoetfauna (Kahlke, 1999). Recent genetisch (aDNA) onderzoek toonde aan dat er twee verschillende typen *Bison* voorkwamen in het Laat-Pleistoceen van Europa, waaronder de Noordzee (Soubrier et al., 2016; Grange et al., 2018). Morfologisch zijn deze echter niet te onderscheiden en daarom noemen wij de steppewisent *Bison priscus*. Het waren enorme runderen met een gewicht van zo'n 1000 kilogram (Boeskorov et al., 2014). Van de Noordzee is een datering bekend: 45.350 +2400/-1850 BP (Mol et al., 2008). Fossielen van steppewisenten zijn eigenlijk nergens zeldzaam en het is waarschijnlijk de meest algemene soort uit de Noordzee. Toch zijn er maar weinig paleo-ecologische studies gedaan aan dit dier. Guthrie (1990) onderzocht Noord-Amerikaanse steppewisenten. Hij keek naar de celstructuren van plantenresten uit plooiën van kiezen en reconstrueerde zo een dieet van voornamelijk grassen: 80-90% en daarnaast wat kruiden. Rivals et al. (2010) onderzochten microwear van materiaal van de Bruine Bank en concludeerden dat steppewisenten van de Noordzee vooral grazers waren, of ten minste vooral grassen aten. Saarinen et al. (2016) onderzochten mesowear van fossielen uit het Verenigd Koninkrijk en Duitsland en reconstrueerden een gemengd dieet met een belangrijk aandeel van gras.

***Ovibos moschatus* (Zimmermann, 1780) – muskusos**

De muskusos weegt 200 tot 410 kg en wordt geclassificeerd als een mixed feeder (Hofmann, 1989). De oudste fossielen uit Europa stammen uit het late Midden-Pleistoceen (Kahlke, 1999). Samen met het rendier is de muskusos een van de weinige grote zoogdieren van de mammoetsteppe die de periode van uitsterven aan het einde van het Pleistoceen overleefde. De jongste datering uit Eurazië komt van het Taimyr schiereiland in Rusland en bedraagt 2900 +/-60 BP (MacPhee et al., 2002). Tegenwoordig komt de soort voor op de arctische toendra, waar muskusossen 's zomers de voorkeur geven aan een vochtige habitat en in de winter open delen opzoeken waar het veel waait, waardoor er weinig sneeuw blijft liggen. De soort komt voor in het noorden van Eurazië, waar ze in de twintigste eeuw werden geherintro-

duceerd, zoals in Noorwegen, op het Taimyr schiereiland, Yakutië, in Noord-Amerika en Groenland (Nowak, 1991). Resten van de muskusos zijn zeldzaam in Nederland en de aangrenzende Noordzee; er zijn dateringen uit het Laat-Pleistoceen bekend (Mol et al., 2006). Tegenwoordig leeft de muskusos vooral van grassen, zeggen en dwergwilgen. Ze zijn niet erg kieskeurig in hun dieet en trekken niet over grote afstanden naar geschikte habitats (Klein, 1991; Oakes et al., 1992; Klein & Bay, 1994; Kristensen et al., 2011). Analyses van koolstof- en stikstofisotopen uit fossielen van muskusossen suggereren een vergelijkbaar flexibel dieet voor fossiele muskusossen (Raghavan et al., 2014).

***Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) – wolharige neushoorn**

De wolharige neushoorn was een typische metgezel van de wolharige mammoet (behalve in Noord-Amerika; Kahlke, 1999). Dit grote dier kon meer dan 2000 kg zwaar worden en kende een uitgestrekt verspreidingsgebied, van Groot-Brittannië en Spanje in het westen tot het noordoosten van Siberië, het noorden van China en Mongolië (Stuart & Lister, 2012). Het dier is erg algemeen in laat-pleistocene sedimenten, maar kwam niet zo massaal voor als de wolharige mammoet, de steppewisent of het wilde paard. Fossielen vinden we sinds het late Midden-Pleistoceen (Kahlke, 1999). Vanaf 35.000 jaar geleden neemt het verspreidingsgebied af en zo'n 14.000 jaar geleden stierf de wolharige neushoorn uit (Stuart & Lister, 2012). Een datering van de Noordzee komt uit op 39.910 +1070/-950 BP (Mol et al., 2006). We kennen het dieet van deze uitgestorven soort doordat er kadavers met maag- en darminhoud en vraatresten in de kiezen bekend zijn uit de permafrost en uit paraffinerijke afzettingen. Zowel de bouw van het skelet en de weke delen (Stuart & Lister, 2012) als de voedselresten (Boeskorov et al., 2011) tonen aan dat het een echte grazer was; goed aangepast aan de vegetatie van de koude en droge mammoetsteppe. Mesowear-analyses van materiaal van de Bruine Bank en omliggende gebieden onderbouwen dit, maar microwear-analyse van materiaal uit de Noordzee toont aan dat dit dier ook af en toe houtige plantendelen at (Rivals et al., 2010; Saarinen et al., 2010).

***Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) – bosneushoorn**

De bosneushoorn was een groot dier met relatief lange poten (Fortelius et al., 1993). Het is een interglaciale soort die leefde van circa 600.000 jaar geleden tot kort na het Eemien (Van der Made, 2010; Mol & Van der Plicht, 2012). Mesowear-analyse en onderzoek aan plantenresten van kiezen uit Duitsland en Rusland tonen aan dat het een mixed feeder was met een voorkeur voor bladeren van bomen en struiken, maar dat het dier ook gras en andere kruiden at (Van der Made & Grube, 2010; Saarinen et al., 2010; Van Asperen & Kahlke, 2015; Kirillova et al., 2017).

MATERIAAL EN METHODE

Ongeveer de helft van de geïnspecteerde diepe vouwen (infundibula) in kiezen bleek leeg te zijn of leverde te weinig microfossielen op. Sommige molaren bevatten materiaal dat te slecht geconserveerd was. Infundibula van *Megaloceros giganteus* (Mg), *Cervus elaphus* (Ce), *Rangifer tarandus* (Rt), *Alces alces* (Aa), *Bison priscus* (Bp), *Ovibos moscha-*

tus (Om), *Coelodonta antiquitatis* (Ca) en *Stephanorhinus kirchbergensis* (Sk) bevatten goed identificeerbaar stuifmeel. In totaal werden 52 monsters onderzocht op pollen, sporen en niet-pollen palynomorfen (NPP; Van Geel, 2001); de preparaten voor microscopisch onderzoek zijn opgeslagen in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam onder nummer 19-112. Om praktische redenen korten we de Latijnse namen van de zoogdieren af in Tabel 1, in de DCA (Fig. 3) en in de hierna volgende tekst. Tabel 1 geeft een overzicht van de nummering van de monsters, de codes in de collecties, de locaties van de sites en de positie van de molaren in de kaak.

Met behulp van schone prepareernaalden werd het botanische materiaal losgemaakt uit de infundibula. De zeer kleine pollenmonsters ('mini-monsters') werden verzameld in glazen bekertjes en er werd een standaardbereiding uitgevoerd (Faegri & Iversen, 1989). Voor het determineren van de stuifmeelkorrels werd gebruikgemaakt van Beug (2004). Detrended Correspondence Analysis (DCA; Hill & Gauch, 1980) werd toegepast in PAST 3.16 (Hammer et al., 2001) als een aanvulling op de conventionele ecologische interpretatie van de pollengegevens: deze statistische benadering toont alle monsters als stippen in een schema waarbij de onderlinge afstand van de stippen een aanwijzing is voor de overeenkomst: hoe dichter ze bij elkaar liggen, hoe meer de monsters overeenkomen.

RESULTATEN

Waar mogelijk werden per monster meer dan 300 pollen en sporen geteld, maar in sommige gevallen was dat aantal niet haalbaar. De percentages, zoals afgebeeld in de figuur 1, zijn gebaseerd op sommen van pollen en sporen. NPP-percentages werden ook uitgedrukt op de som van pollen en sporen.

Waarnemingen van onrijpe kluitjes pollen (van 1 soort) zijn in de diagrammen aangegeven met een zwart vierkantje. Zulke kluitjes (Fig. 2A-D) geven aan dat een dier bloeiende planten met onrijp pollen heeft gegeten. Daarmee krijgen we extra informatie over het dieet van de verschillende diersoorten.

INTERPRETATIE

Megaloceros giganteus

Mg03, Mg08, Mg10 en Mg11 geven hoge percentages van *Betula* (berk) te zien. Kluitjes van *Betula* pollen in Mg08 en Mg11 wijzen op de consumptie van onrijpe berkenkatjes. *Alnus* (els) en *Corylus* (hazelaar) met daarbij *Tilia* (linde) en *Ulmus* (iep) pollen in Mg11 zouden kunnen wijzen op post-depositionele holocene contaminatie, maar een laat-eemien of een vroeg-weichselien interstadiale ouderdom is ook mogelijk. *Artemisia* en Asteraceae sf. Asteroideae (composieten) zijn algemeen in de meeste Mg-monsters. Andere lichtminnende taxa – Poaceae (grassen) met diverse kruidachtige taxa zoals Caryophyllaceae (anjers), Chenopodiaceae (ganzenvoetfamilie), *Filipendula* (spirea), *Linum* (vlas), *Plantago* (weegbree), *Thalictrum* (ruit) en *Helianthemum* (zonneroosje) – komen regelmatig voor. *Humulus* (hop) werd ook gegeten, gezien de aanwezigheid van een

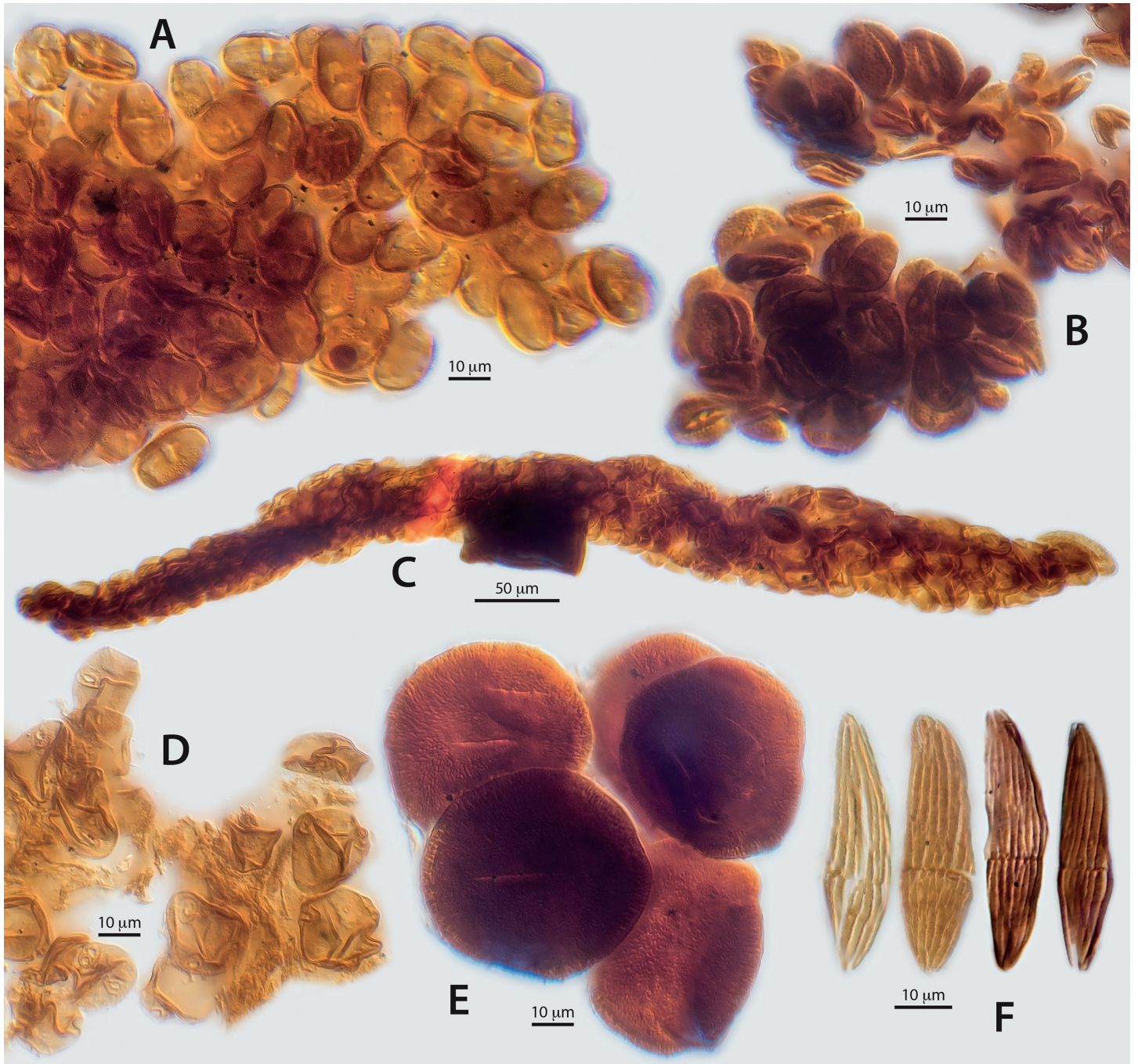
kluit *Humulus*-pollen in Mg04. *Equisetum* (paardenstaart) geeft hoge waarden te zien in Mg07 en *Osmunda* (varen) was algemeen in Mg03, maar de afwezigheid in andere *Megaloceros*-monsters betekent dat *Osmunda* geen reguliere component van het voedsel van het reuzenhert was. Pollen van Poaceae is in alle geanalyseerde monsters aanwezig, maar steeds in lage percentages; alleen in Mg05 was het percentage wat hoger en werd een kluitje onrijp gras-pollen waargenomen. Onze resultaten sluiten goed aan bij onderzoek waarbij isotopen en slijtagesporen werden onderzocht: reuzenherten waren 'mixed feeders'. De dominantie van pollen van *Artemisia*, zoals waargenomen door Van Geel et al. (2018) voor een enkele molaar, bleek ook voor andere molaren van het reuzenhert te gelden, waarbij kluitjes van onrijp *Artemisia*-pollen indicatief waren voor vraat van bloeiende planten. Daarmee hebben we verdere aanwijzingen dat het reuzenhert regelmatig *Artemisia* planten at. Voor de discussie over de noodzaak om kalkhoudende planten te eten en een mogelijk verband tussen het uitsterven van reuzenherten en de beschikbaarheid van *Artemisia* verwijzen we naar Van Geel et al. (2018). Saarinen et al. (2016) concludeerden dat *M. giganteus* meestal leefde in gebieden met een open vegetatie, maar er zijn ook aanwijzingen, via pollen, voor een bosachtige omgeving.

Cervus elaphus

Op grond van relatief hoge percentages van pollen van *Corylus*, *Alnus* en varens wijzen de monsters Ce07, Ce11, Ce12, Ce13, en Ce14 op een holocene ouderdom, uiteraard voorafgaand aan de overspoeling door de stijgende zeespiegel. De andere Ce-monsters hebben hoogstwaarschijnlijk een pleistocene ouderdom. Ce04 en Ce10 vallen op door hoge *Betula*-waarden. Een kluitje *Betula*-pollen in Ce04 wijst op vraat van bloeiende berk. Ce05 bevatte zeer veel pollen van *Helianthemum* en kluitjes pollen wijzen op vraat van *Helianthemum*. De hoeveelheid *Humulus* en *Impatiens* (springzaad) in Ce06 wijst waarschijnlijk op vraat, terwijl de pollenspectra van Ce06, Ce15 en Ce16 indiceren dat *Urtica* (brandnetel) gegeten werd. Ce08 en Ce12 wijzen op vraat van *Filipendula*, en Ce11 geeft aan dat *Equisetum* werd gegeten. Ce08 en Ce14 wijzen op vraat van *Symphytum* (smeerwortel). Asteroideae, Apiaceae (schermbloemen), Poaceae en Cyperaceae (zeggen) kwamen in veel monsters voor. Volgens Saarinen et al. (2016) was *Cervus elaphus* geassocieerd met open en ook met gesloten bos.

Rangifer tarandus

De meeste monsters laten lage percentages zien voor stuifmeel van bomen en dat wijst op een sub-arctisch open landschap. In Rt08 werd weinig berkenstuifmeel gevonden, maar een kluitje *Betula nana*-pollen wijst op gegeten dwergberk. Rt05 en Rt07 geven hoge percentages *Salix* (wilg) pollen te zien; gezien de verdere samenstelling van de pollenspectra gaat het hoogstwaarschijnlijk om een dwergwilg. *Artemisia* komt algemeen voor in de meeste monsters; Rt03 en Rt08 bevatten zelfs kluitjes *Artemisia*-pollen. Kluitjes Cyperaceae in twee monsters die verder ook rijk zijn aan Cyperaceae-pollen (Rt02 en Rt06) doen vermoeden dat bloeiende Cyperaceae werden gegeten. Verschillende monsters laten hoge percentages zien van *Helianthemum*. Drie monsters bevatten zelfs kluitjes van het stuifmeel van zonneroosjes: hoogstwaarschijnlijk werd *Helianthemum* gegeten.



Figuur 2. A-E: Kluitjes van pollen uit kiesplooien.

A) Apiaceae (cf. *Sium*) pollen uit *Megaloceros giganteus* (Mg09);

B) *Artemisia*-pollen uit *Megaloceros giganteus* (Mg09);

C) cf. *Artemisia* uit *Megaloceros giganteus* (Mg09);

D) *Humulus*-pollen uit *Megaloceros giganteus* (Mg04);

E) *Scabiosa* pollen uit *Rangifer tarandus* (Rt03);

F) HdV-1400 ascosporen uit *Coelodonta antiquitatis* (Ca06).

Aggregates of pollen from molar fold samples.

A) part of an aggregate of Apiaceae (cf. *Sium*) from *Megaloceros giganteus* (Mg09);

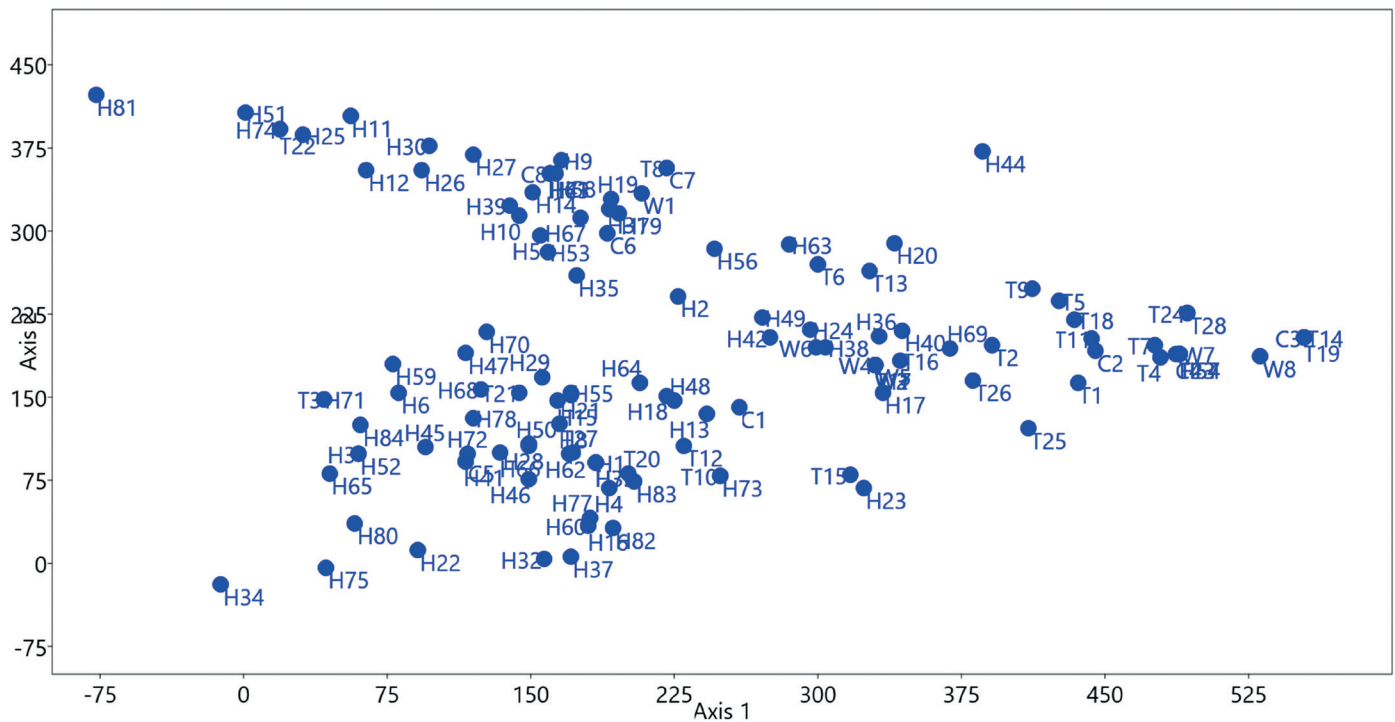
B) *Artemisia* pollen from *Megaloceros giganteus* (Mg09);

C) cf. *Artemisia* from *Megaloceros giganteus* (Mg09);

D) *Humulus* pollen from *Megaloceros giganteus* (Mg04);

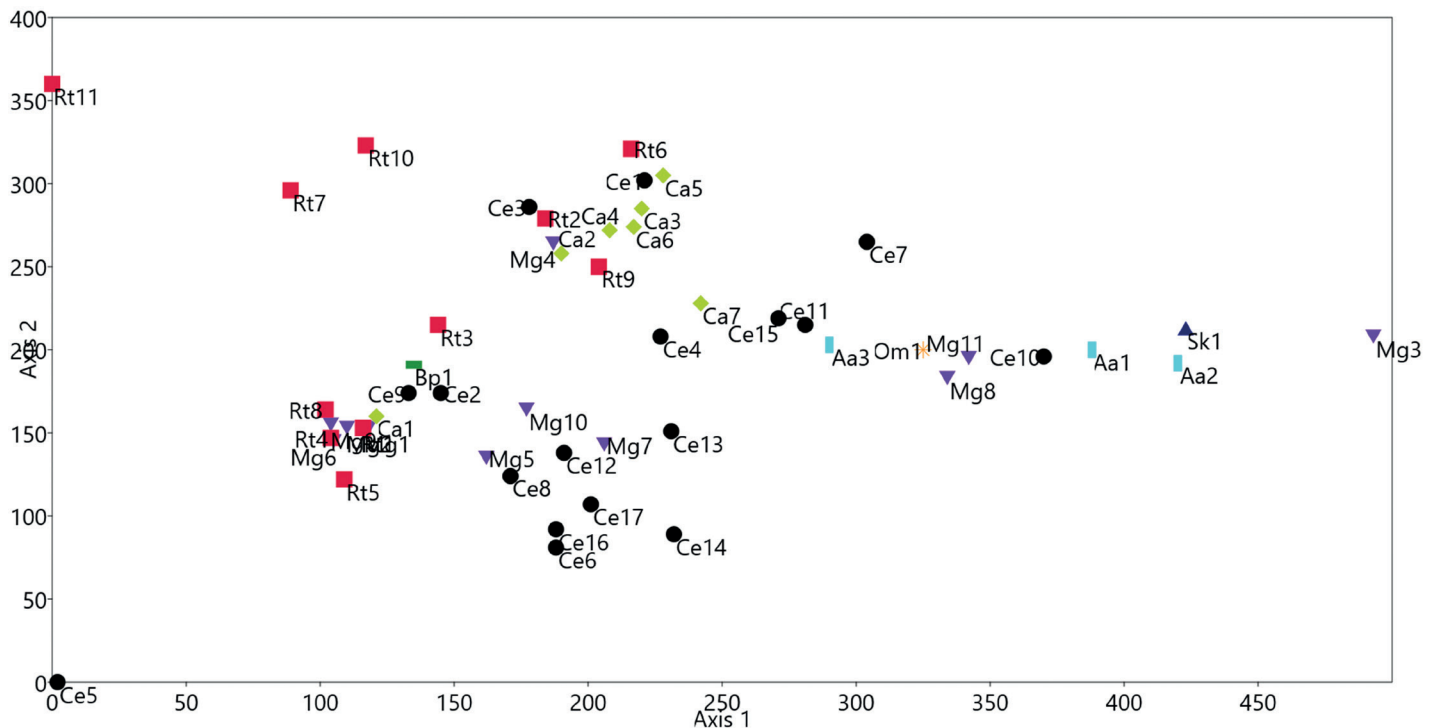
E) *Scabiosa* pollen from *Rangifer tarandus* (Rt03);

F) HdV-1400 ascospores from *Coelodonta antiquitatis* (Ca06).



Figuur 3. Detrended Correspondence Analysis van de botanische taxa. T: bomen en struiken; H: landkruiden; W: moeras- en waterplanten; C: vasculaire cryptogamen. De nummering correspondeert met de genummerde namen van taxa zoals weergegeven in figuur 1.

Detrended Correspondence Analysis of botanical taxa. T: trees and shrubs; H: upland herbs; W: wetland plants; C: vascular cryptogams. Numbering corresponds with numbered names of taxa as indicated in Figure 1.



Figuur 4. Detrended Correspondence Analysis van zoologische taxa. Paarse driehoek: M. giganteus; zwarte punt: C. elaphus; rood vierkant: R. tarandus; lichtblauw staafje: A. alces; donkergroen liggend staafje: B. priscus; oranje ster: O. moschatus; lichtgroene diamant: C. antiquitatis; donkerblauwe driehoek: S. kirchbergensis.

Figure 4. Detrended Correspondence Analysis of zoological taxa. Purple inverted triangle: M. giganteus; black dot: C. elaphus; red square: R. tarandus; light blue bar: A. alces; dark green dash: B. priscus; orange star: O. moschatus; light green diamond: C. antiquitatis; dark blue triangle: S. kirchbergensis.

Molar list			
Code	Collection	Location	Molar
Mg01	NMR999100013942	ZM	M3 sup. dex.
Mg02	NMR999100013942	ZM	M3 sup. dex.
Mg03	HM0017	ZM	premolar indet.
Mg04	BKO2866	MV2	M1 sup. sin.
Mg05	MKR AH9	MV2	M2 sup. sin.
Mg06	16MV037	MV2	m2 inf. sin.
Mg07	18MV013	MV2	m2 inf. sin.
Mg08	HTSM00806	MV2	m3 inf. dex.
Mg09	BDW001	EG	complete maxilla
Mg10	RCEWB2	WB	M3 sup. sin.
Mg11	NMR99900008893	KK	mand. p4 m3
Ce01	RVB185	ZM	M2 sup. sin.
Ce02	RVB256	ZM	m1 inf. dex.
Ce03	WWW003	ZM	P4 sup. dex.
Ce04	IVM205	ZM	M1 sup. dex.
Ce05	IVM190	ZM	P4 sup. dex.
Ce06	HM0018	ZM	m3 inf. sin.
Ce07	DDU005	ZM	M2 sup. sin.
Ce08	RVB291	MV1	m3 inf. dex.
Ce09	WPE002	MV2	M1 sup. dex.
Ce10	HKV694	MV2	m3 inf. dex.
Ce11	DB2566	MV2	M2 sup. sin.
Ce12	HKV498bi	MV2	M2 sup. sin.
Ce13	HKV498bu	MV2	M2 sup. sin.
Ce14	DB1456	MV2	M1 sup. sin.
Ce15	17MV047	MV2	m1 or m2
Ce16	HVK549	MV2	p4 inf. sin.
Ce17	HVK176A	HvH	P2 sup. dex.
Rt01	IVM450	ZM	M3 sup. dex.
Rt02	IVM172	ZM	M3 sup. dex.
Rt03	DDU006	ZM	M2 sup. sin.
Rt04	WWW002	ZM	p4 inf. sin.
Rt05	HVK369	ZM	M3 sup. sin.
Rt06	HM0006	ZM	P3 sup. dext.
Rt07	HM0008	ZM	M2 sup. dext.
Rt08	HVK176	HvH	m2 inf. sin.
Rt09	NMR999100000500	WE	mandibula m1-m2 sin.
Rt10	BHO001/1	HV	mandibula sin. with p2/p3/p4/m1/m2/m3
Rt11	BHO001/2	HV	mandibula sin. with p2/p3/p4/m1/m2/m3
Aa01	HVK183	ZM	M2 sup. sin.
Aa02	NatMusBrabant42638	OS	mandibula p2-m3 dex.
Aa03	NMR999100008377	PHH	mandibula p2-m3 dex.
Bp01	NMR999100009684	ZH	mandibula m1-m3
Om01	DDU004	ZM	m3 inf. dex.
Ca01	DDU003	ZM	P3 sup. dex.
Ca02	DDU002	ZM	M1 sup. dex.
Ca03	DDU001	ZM	DP4 sup. dex.
Ca04	RVB300	ZM	M2 sup. dex.
Ca05	NMR999100007608	MV2	M3
Ca06	NMR999100000487	WE	P2 dex.
Ca07	NMR999100008760	ZR	M3 sin.
Sk01	NMR999100008752	ZH	M3 dex.

Location	Location name	Latitude	Longitude
EG	Eurogeul	52°10'28"N	3°23'16"E
HV	Heelweg-Varsseveld	51°59'15"N	6°29'04"E
HvH	Hoek van Holland	51°59'25"N	4°06'45"E
KK	Kampen-Kattendiep	52°35'11"N	5°48'31"E
MV1	Maasvlakte-1	51°57'24"N	4°01'25"E
MV2	Maasvlakte-2	51°57'24"N	4°01'25"E
OS	Oosterschelde	51°34'26"N	3°56'54"E
PH	Punthorst	52°35'22"N	6°16'23"E
WE	Westerschelde-Ellewoutsdijk	51°23'10"N	3°48'42"E
WB	Woerden-Breeveld	52°06'11"N	4°55'24"E
ZH	Zwolle-Haerst	52°33'40"N	6°08'54"E
ZM	Zandmotor	52°03'19"N	4°11'05"E
ZR	Zevenaar-Rhederlaag	51°59'24"N	6°01'47"E

Tabel 1. Positie van molaren in de kaak, code en nummering van monsters, collectiecodes, en locaties van de sites.

Table 1. Molar positions in jaws, code and numbering of samples, collection codes, and location of sites.

Volgens Milotic et al. (2017) is begrazing een stimulans voor de groei en uitbreiding van *Helianthemum*. De percentages van *Pedicularis palustris*-type (kartelblad) in de Rt-monsters (absent in bijna alle andere monsters) wijzen op *Pedicularis* (*P. lapponica*?) als voedselbron. Andere noemenswaardige taxa zijn *Centaureum* (duizendguldenkruid), *Papaver rhoeas*-type (klaproos) and *Polemonium* (jacobsbladder) in Rt09, *Triglochin* (zoutgras) in Rt11 en *Silene dioica*-type (koekoeksbloem) in Rt07. Poaceae-pollen komt in het algemeen meer voor bij *R. tarandus* dan bij *M. giganteus*, maar minder dan bij *C. elaphus*. Grassen maakten kennelijk deel uit van het rendierdieet, maar niet op grote schaal. De pollendata passen goed bij de resultaten van meso- en microwearstudies van rendieren uit het Noordzeegebied. Op basis van pollenvondsten komen Saarinen et al. (2016) tot de conclusie dat *Rangifer tarandus* voorkwam in open landschappen.

Alces alces

Afgaand op de hoeveelheid stuifmeel van bomen en struiken – *Betula*, *Pinus* (den), *Corylus* (hazelaar), *Alnus* (els), *Taxus*, *Tilia* (linde), *Ulmus* (iep), *Frangula alnus* (sporkehout) – en varensporten, en daarbij de geologische gegevens in aanmerking nemend, zijn Aa01 en Aa02 van een vroeg- of een midden-holocene ouderdom. Een kluitje *Alnus*-pollen in Aa02 wijst op consumptie van bloeiende *Alnus*. Aa03 is ouder dan de andere twee monsters (misschien Allerød interstadiaal, of Preboreaal), want *Alnus* en *Corylus* zijn vrijwel afwezig, terwijl *Pinus*-pollen hoge percentages te zien geeft. Er werd zelfs een hofstoppel van *Pinus* aangetroffen. Aa03 bevatte indicatoren voor open water – *Nymphaea* (waterlelie), *Myriophyllum* (vederkruid), *Potamogeton* (fonteinruid), *Sparganium* (egelskop), *Typha* (lisdodde) – en verschillende algen (*Botryococcus*, *Pediastrum*, *Spirogyra*, *Tetraedron*, *Zygnema*-type, *Mougeotia*, HdV-128A en HdV-128B). De *Equisetum*-sporen zijn hoogstwaarschijnlijk van de nat-groeiende soort *E. fluviatile*, de holpijp. Aa01 en Aa02 vertegenwoordigen relatief droge standplaatsen met onder meer *Calluna* (struikheide), *Lonicera* (kamperfoelie) en varens. Aa02 bevatte epidermis van *Salix*: een duidelijke aanwijzing voor de consumptie van wilg. Wilgen zijn belangrijk in het dieet van de modern elanden. In overeenstemming met onze resultaten vonden Saarinen et al. (2016) dat *Alces alces* – met lage mesowear-waarden – samenging met weinig kruidenpollen, hetgeen wijst op een aan bos aangepaste ‘browser’.

Bison priscus

Het enige pollenspectrum dat we hebben van *Bison priscus* wordt volkomen gedomineerd door *Artemisia*, Asteroideae en Poaceae. Boompollen is afwezig en dat wijst op een sub-arctische weichseliensteppe. Dit is in overeenstemming met eerdere studies betreffende de paleobiologie van de steppewisent. Saarinen et al. (2016) vonden dat *Bison priscus* meest geassocieerd was met open vegetatie, maar dat de soort ook voorkwam in milieus met bomen.

Ovibos moschatus

Kluitjes *Betula*-pollen, gevonden in de enige voor ons beschikbare molaar, wijzen op ‘browsing’ van bloeiende berken, maar het landschap was wel vrij open, gezien het voorkomen van Asteraceae, Ericaceae (heide) en Poaceae.

Polygonum viviparum (knolduizendknoop) is een arctisch-alpiene soort die voorkomt in een open subarctisch landschap.

Coelodonta antiquitatis

De percentages van boompollen zijn laag en de vegetatie werd gedomineerd door Poaceae, Cyperaceae, *Plantago*, *Galium*-type (walstro), *Gentianella campestris* (veldgentiaan), *Scabiosa* (duifkruid), *Helianthemum*, *Artemisia* en andere Asteraceae. Kluitjes van Poaceae-pollen in drie monsters wijzen op de consumptie van bloeiende grassen en daarom zijn grassen waarschijnlijk overgerepresenteerd in de pollenspectra. De gegevens wijzen duidelijk op een grazersdieet en dat sluit goed aan bij eerder onderzoek van slijtagesporen en maaginhouden. Ca05 laat een spectrum van natte habitats zien: de alg HdV-128A is heel algemeen en er zijn ook enkele andere algensporen aangetroffen. Schimmelsporen van het type HdV-1400 (Fig. 2F) die eerder werden aangetroffen in interstadiale afzettingen uit het Weichselien (Van Geel et al., 2010) zijn kennelijk gebonden aan de habitat van *C. antiquitatis* (koud, droog klimaat). De aanwezigheid van sporen van de mestminnende *Podospora*, *Sordaria* en *Sporormiella* zou er op kunnen wijzen dat HdV-1400 ook een spore van een mestminnende schimmel is.

Stephanorhinus kirchbergensis

Het enige pollenspectrum van *S. kirchbergensis* geeft een dominantie te zien van boompollen (vooral *Alnus* en *Corylus*, met wat *Betula*, *Quercus* (eik), *Tilia*, en *Ulmus*). In combinatie met *Viscum album* (maretak), *Hedera helix* (klimop), varens en *Kretzschmaria deusta* (een parasitische schimmel op diverse boomsoorten; Van Geel & Aptroot, 2006; Van Geel et al., 2013) wijst het monster op bos en op een eemien interglaciale ouderdom of op een vroeg-weichselien interstadiaal. We kunnen een holocene ouderdom uitsluiten want *S. kirchbergensis* stierf kort na het eind van het Eemien uit (Van der Made, 2010; Mol et al., 2012).

DCA

Fig. 3 toont de DCA-plot van de botanische taxa. Er zijn drie zwak onderscheidbare clusters. De rechtercluster omvat vooral thermofiele interglaciale taxa zoals *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, varens, *Frangula*, *Hedera*, *Lonicera*, *Myrica*, *Quercus*, *Rhamnus*, *Tilia*, *Typha*, *Ulmus* en *Viscum* en daarbij de meeste taxa van natte standplaatsen. De meeste taxa aan de linkerkant komen voor in boomloze landschappen.

Fig. 4 toont de DCA van de zoölogische taxa, en dat gebaseerd op de pollenspectra uit de kiezen. De figuur geeft clustering van de verschillende soorten te zien, maar ook variatie tussen soorten. De monsters van *C. antiquitatis* clusteren sterk samen (behalve monster Ca01). Dat is in scherp contrast met de monsters van *C. elaphus* die een grote spreiding te zien geven. We veronderstellen dat dit te maken heeft met de extreme dieetflexibiliteit van *C. elaphus*, terwijl *C. antiquitatis* een tot grazen beperkt dieet laat zien. Monsters van *R. tarandus* clusteren dichtbij *M. giganteus* en *B. priscus* en de positie van sommige monsters van *R. tarandus* lijkt erg op die van *C. antiquitatis*. Monsters van *M. giganteus* geven een grote variatie langs Axis 1, maar niet langs Axis 2. Dit houdt waarschijnlijk verband met een meer gespecialiseerd dieet dan dat van *C. elaphus*. *A. alces* en *S. kirchbergensis* clusteren samen en dat wordt verklaard door boompollen in die

monsters. De dominantie van *Betula*-pollen in het monster van *O. moschatus* verklaart de clustering met interglaciale taxa, maar *Betula* is waarschijnlijk sterk overgerepresenteerd (pollenkluutje wijst op vraat van bloeiende berk).

De aanwezigheid van drie punten ver buiten de andere punten heeft te maken met bijzondere taxa. Mg03 is het enige monster dat rijk is aan *Osmunda regalis*. Rt11 heeft veel pollen van *Triglochin* en *Pedicularis palustris*-type (waarschijnlijk begrazing van bloeiende planten). Ce05 bevat opvallend veel *Helianthemum*, met een kluutje van dat pollen.

R. tarandus en *C. elaphus* behoren tot de zoogdieren die niet uitgestorven zijn op de overgang naar het Holoceen. We zien in de DCA-plot een grotere variatie bij *R. tarandus* en *C. elaphus* dan bij de uitgestorven *M. giganteus* en *C. antiquitatis*. Soorten die weinig divers zijn in hun dieet zijn kwetsbaar bij grote veranderingen in de vegetatie en dat kan tot uitsterven leiden. Bij de abrupte klimaatveranderingen aan het einde van het Weichselien veranderde de vegetatiesamenstelling nogal abrupt en het is waarschijnlijk geen toeval dat soorten met een beperkt dieet mede daardoor uitgestorven zijn (Augustyniak, 2010; Van Geel et al., 2018).

DISCUSSIE

1. Chronologie en fenologie

Hoeveel tijd (dagen, weken, maanden, jaren) vertegenwoordigt een pollenmonster uit een infundibulum? Met andere woorden: in hoeveel tijd raakte een infundibulum opgevuld? In het geval dat een pollenspectrum een heel korte periode vertegenwoordigt, kunnen gedeelten van het bloeiseizoen (en dus een beperkt aantal verschillende plantensoorten) vertegenwoordigd zijn in pollenmonsters; zelfs als het gaat om het fourageren in eenzelfde gebied. Infundibula die opgevuld raakten met fijngekauwde plantenresten in een periode van het jaar dat er niets bloeide (late herfst en winter) zullen weinig of geen pollen bevatten. We stellen ons voor dat het opvullen van de infundibula direct begon na het doorkomen van de molaren. Dat doorkomen verloopt volgens een bepaald chronologisch patroon en een nauwgezette timing in de groei van zoogdieren (Hillson, 2005). Een variatie in de timing van een paar weken kan al leiden tot een aanzienlijk verschil in de bloei van soorten en dus in de samenstelling van pollenspectra uit infundibula. Kan het zijn dat na decompositie van plantenmateriaal ruimte is ontstaan voor verdere samendrukking in de infundibula? Met andere woorden: kunnen monsters uit infundibula toch lange tijdsintervallen vertegenwoordigen; misschien zelfs hele bloeiseizoenen? We kunnen helaas de antwoorden op onze vragen nog niet beantwoorden. Verder onderzoek, eventueel experimenteel onderzoek aan infundibula van levende dieren, kan misschien duidelijkheid geven.

2. Voedselkeuze en de ouderdom van de molaren

Wat waren effecten van de individuele voedselkeuze van herbivoren op onze pollenspectra en kunnen we individuele verschillen onderscheiden van algemene patronen op soortniveau? De geregistreerde verschillen tussen monsters van dezelfde diersoort geven ons aanwijzingen over individuele

voedselkeuzes en we kunnen proberen verschillen te verklaren. De overvloed aan pollen van Poaceae bij *Coelodonta*, die bekend staat als een grazer, is een duidelijk voorbeeld van een samenhang tussen onze pollengegevens en het eerder veronderstelde dieet van de soort.

Daarbij wijst de clustering van onze monsters in de DCA op structuur in de dataset die wellicht verklaard kan worden door voedselvoorkeur en selectie bij het vergaren van voedsel door de verschillende soorten.

Bloeiwijzen (bloemen) zijn meestal gepositioneerd aan de door zon beschenen buitenzijde van de plant en daarom zal het vaak voorkomen dat dieren bloemen met al dan niet gerijpt stuifmeel eten. We hebben herhaaldelijk in onze microscopische preparaten kluutjes onrijp pollen waargenomen. Het eten van bloemen kan leiden tot een sterke oververtegenwoordiging van pollentypen, maar het voorkomen van kluutjes pollen is tegelijk een voordeel omdat het conclusies toelaat over geconsumeerde plantensoorten.

Individuele herbivoren leefden gedurende een relatief korte periode, maar de klimatologische omstandigheden waren bepaald niet stabiel over langere tijdspannen (interglacialen, glaciale stadialen, interstadialen en perioden van snel veranderende klimatologische omstandigheden). Na klimaatveranderingen vond migratie van plantensoorten plaats en verschillende opeenvolgende klimaten leidden tot nieuwe vegetatietypen. Om die reden zullen verschillen tussen pollenspectra voorkomen die niet samenhangen met het seizoen of de voedselkeuze van de herbivoren, maar vooral met de ouderdom en het daarbij horende klimaat en de daaraan gerelateerde vegetatie.

We moeten ons ook bewust zijn van het feit dat de ‘pollenregen’, speciaal waar het gaat om door de wind meegevoerd pollen, neergedaald is op planten die vervolgens door herbivoren gegeten werden. Aldus kunnen we stuifmeel verwachten dat in het geheel niet te maken heeft met voedselkeuze.

De beperkingen van ons onderzoek in aanmerking nemend kunnen we stellen dat we hoe dan ook nieuwe informatie hebben verkregen over de voedselkeuze van reuzenherten, edelherten, rendieren, elanden, steppewisenten, muskusossen, de wolharige neushoorn en de bosneushoorn.

CONCLUSIES

We hebben via stuifmeelonderzoek inzicht gekregen in het dieet van acht grote soorten herbivoren die leefden tijdens het Eemien (het vorige interglaciaal), het Weichselien, en het Vroeg- en Midden-Holoceen (tot aan de inundatie als gevolg van de zeespiegelstijging). Consumptie van plantensoorten komt tot uiting in hoge percentages van het pollen en in het bijzonder door de aanwezigheid van kluutjes onrijp pollen van een soort in de preparaten. Vergeleken met pollendiagrammen uit boringen zijn onze pollenspectra sterk vertekend. Sommige van onze vragen over de oorsprong van de geanalyseerde stuifmeelkorrels (via de pollenregen dan wel door actieve voedselkeuze) kunnen nog niet beantwoord worden. Toekomstig experimenteel onderzoek kan uitsluitsel geven.

Door de ecologie van de gevonden taxa te combineren met een statistische analyse hebben we een beeld gekregen van variaties in het dieet van de veelal samen voorkomende grote herbivoren in mammoetsteppe. Er wordt een debat gevoerd over voedselconcurrentie en verschillende niches van grote herbivoren (Owen-Smith, 2002). 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 milieuomstandigheden, met name tijdens de klimaatveranderingen in de overgang van het Weichselien naar het Holoceen toen steppevegetatie overging in toendra en bos.

DANKWOORD

De auteurs bedanken leden van de Werkgroep Pleistocene Zoogdieren (F. de Boer, R. van Bragt, P. en I. de Bruijn, D. Duineveld, B. Hofs, G. de Jong, B. Korf, C. van der Kraan, M. Kruizinga, I. van Marrewijk, M. van der Meer, H. Mulder, W. Peters, M. Simmelink, H. ter Steege, K. en H. Verhulsdonck, W. van Wingerden, H. Wijnstekers, B. de Wilde) en K. van Hooijdonk (Natuurmuseum Brabant, Tilburg) en F. Laarman (Rijksdienst voor het Cultureel Erfgoed) voor het geven van toestemming om molaren te bemonsteren voor paleo-ecologisch onderzoek. Annemarie Philip bereidde de monsters en Jan van Arkel nam de foto's van schimmelsporen en pollenkluitjes. Twee anonieme collega's gaven zeer bruikbaar commentaar op een manuscript dat vooraf ging aan het in *Quaternary Science Reviews* gepubliceerde artikel. Annelize van Dijk las de tekst kritisch door en gaf redactionele aanwijzingen.

LITERATUUR

- Ashraf, M., M.Q. Hayat, A.S. Mumtaz (2010) A study on elemental contents of medicinally important species of *Artemisia* L. (Asteraceae) found in Pakistan. *Journal of Medicinal Plants Research* 4, 2256-2263.
- Augustyniak, S. (2010) *Dietary variation and niche range of Quaternary herbivores*. Master thesis, Imperial College London, 48 pp.
- Berlioz, E., C. Azorit, C. Blondel, M. Sierra Tellado Ruiz, G. Merceron (2017) Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix* 28, 222-230.
- Beug, H.-J. (2004) *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Verlag Friedrich Pfeil, München.
- Boeskorov, G., P.A. Lazarev, A.V. Sher, S.P. Davydov, N.T. Bakulina, M.V. Shchelchkova, J. Binladen, E. Willerslev, B. Buigues, A.N. Tikhonov (2011) Woolly rhino discovery in the lower Kolyma River. *Quaternary Science Reviews* 30, 2262-2272.
- Boeskorov, G., O. Potapova, A. Protopopov, L. Agenbroad, E. Maschenko, B. Shapiro, N. Rudaya, S. Zhilich, S. Trofimova, V. Plotnikov, M. Shchelchkova, I. Belolubsky, M. Tomshin, S. Kolesov, A. Tikhonov (2014) The Yukagir Bison: initial analysis of a complete frozen mummy of *Bison priscus* from the Early Holocene of Northern Eurasia. *Scientific Annals, School of Geology, Aristotle University of Thessaloniki, Greece, Special Volume 102*, 35-36.
- Brinkkemper, O., B. van Geel, J. Wieggers (1987) Palaeoecological study of a Middle-Pleniglacial deposit from Tilligte, The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 51, 235-269.
- Chen, H., J. Ma, F. Li, Z. Sun, H. Wang, L. Luo, F. Li (1998) Seasonal composition and quality of red deer *Cervus elaphus* diets in northeastern China. *Acta Theriologica* 43-1, 77-94.
- Chritz, K.L., G.J. Dyke, A. Zazzo, A.M. Lister, N.T. Monaghan, J.D. Sigwart (2009) Palaeobiology of an extinct Ice Age mammal: stable isotope and cementum analysis of giant deer teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 282, 133-144.
- Clutton-Brock, T., N. McIntyre (1999) *Red deer*. Colin Baxter Photography, Grantown-on-Spey.
- Drucker, D., H. Bocherens, A. Bridault, D. Billiou (2003) Carbon and nitrogen isotopic composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195, 375-388.
- Dungan, J.D., R.G. Wright (2005) Summer diet composition of moose in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Alces* 41, 139-146.
- Faegri, K., J. Iversen (1989) *Textbook of pollen analysis*, John Wiley and Sons, Chichester.
- Fortelius, M., P. Mazza, B. Sala (1993) *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica* 80, 63-155.
- Fox-Dobbs, K., J.A. Leonard, P.L. Koch (2008) Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleocological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261, 30-46.
- Gebert, C., H. Verheyden-Tixier (2001) Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review* 31, 189-201.
- Glimmerveen, J., D. Mol, H. van der Plicht (2006) The Pleistocene reindeer of the North Sea - initial palaeontological data and archaeological remarks. *Quaternary International* 142-143, 242-246.
- Grange, T., J.-P. Brugal, L. Flori, M. Gautier, A. Uzunidis, E.-M. Geigl (2018) The evolution and population diversity of *Bison* in Pleistocene and Holocene Eurasia: Sex matters. *Diversity* 10-65; doi:10.3390/d10030065.
- Guthrie, R.D. (1990) *Frozen fauna of the mammoth steppe: The story of Blue Babe*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hammer, Ø, D.A.T. Harper, P.D. Ryan (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4-1, 1-9.
- Hill, M.O., H.G. Gauch (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.
- Hillson, S. (2005) *Teeth* (Cambridge Manuals in Archaeology). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoek, W.Z. (1997) *Palaeogeography of Lateglacial vegetations: aspects of Lateglacial and early Holocene vegetation, abiotic landscape and climate in the Netherlands*. NSG 230, Koninklijk Nederlands Aardrijkskundig Genootschap, Utrecht/Amsterdam.
- Hofmann, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443-457.
- Kahlke, R.-D. (1999) *The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammoth-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals)*. Fenske Companies, Rapid City (SD).
- Kirillova, I.V., O.F. Chernova, J. van der Made, V.V. Kukarskih, B. Shapiro, J. van der Plicht, F.K. Shidlovskiy, P.D. Heintzman, T. van Kolfschoten, O.G. Zanina (2017) Discovery of the skull of

- Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) above the Arctic Circle. *Quaternary Research* 88, 537-550.
- Klein, D.R. (1965) Ecology of deer range in Alaska. *Ecological Monographs* 35, 259-284.
- Klein, D.R. (1991) Comparative ecological and behavioral adaptations of *Ovibos moschatus* and *Rangifer tarandus*. *Rangifer* 12-2, 47-55.
- Klein, D.R., C. Bay (1994) Resource partitioning by mammalian herbivores in the high Arctic. *Oecologia* 97, 439-450.
- Kleynhans, E.J., A.E. Jolles, M.R.E. Bos, H. Olff (2011) Resource partitioning along multiple niche dimensions in differently sized African savanna grazers. *Oikos* 120, 591-600.
- Kristensen, D.K., E. Kristensen, M.C. Forchhammer, A. Michelsen, N.M. Schmidt (2011) Arctic herbivore diet can be inferred from stable carbon and nitrogen isotopes in C3 plants, faeces, and wool. *Canadian Journal of Zoology* 89, 892-899.
- Kuitema, M., T. van Kolfschoten, F. Busschers, D. de Loecker (2015) The geoarchaeological and palaeontological research in the Maasvlakte 2 sand extraction zone and on the artificially created Maasvlakte 2 beach – a synthesis. *BOORrapporten* 566, 351-398.
- Laban, C., K. Rijdsdijk (2002) De Rijn-Maasdelta's in de Noordzee. *Grondboor & Hamer* 56-3/4, 60-65.
- Langeveld, B. (2013) De Zandmotor versus het strand van Hoek van Holland: opvallende verschillen in de vondstfrequentie van fossiele kleppen van bivalven geven informatie over de geologische geschiedenis van de zandwingebieden. *Afzettingen WTKG* 34-4, 177-181.
- Ligi, K., T. Randveer (2012) Pre-winter diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Estonia. *Baltic Forestry* 18, 150-155.
- Lister, A.M., A.J. Stuart (2019) The extinction of the giant deer *Megaloceros giganteus* (Blumenbach): New radiocarbon evidence. *Quaternary International* 500, 185-203.
- Louwe Kooijmans, L.P. (1970) Mesolithic bone and antler implements from the North Sea and from the Netherlands. *Berichten van de Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek* 20/21, 27-73.
- MacPhee, R.D.E., A.N. Tikhonov, D. Mol, Ch. de Marliave (2002) Radiocarbon chronologies and extinction dynamics of the Late Quaternary mammalian megafauna of the Taimyr Peninsula, Russian Federation. *Journal of Archaeological Science* 29, 1017-1042.
- Milotic, T., H.N. Suyoto, S. Provoost, M. Hoffmann (2017) Herbivore-induced expansion of *Helianthemum nummularium* in grassland-scrub mosaic vegetation: circumstantial evidence for zoochory and indirect grazing impact. *Plant Ecology* 218, 867-884. doi: 10.1007/s11258-017-0736-8
- Moen, R.A., J. Pastor, Y. Cohen (1999) Antler growth and extinction of Irish elk. *Evolutionary Ecology Research* 1, 235-249
- Mol, D., K. Post, J.W.F. Reumer, J. van der Plicht, J. de Vos, B. van Geel, G. van Reenen, J.P. Pals, J. Glimmerveen (2006) The Eurogeul – first report of the palaeontological, palynological and archaeological investigations of this part of the North Sea. *Quaternary International* 142/143, 178-185.
- Mol, D., K. Post, H. van der Plicht (2012) Fossielen van bosneushoorn (*Stephanorhinus kirchbergensis*) en bosolifant (*Elephas antiquus*) uit het Eurogeulgebied. *Cranium* 29-2, 20-25.
- 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*. Uitgeverij Veen Magazines B.V., Diemen.
- Nowak, R.M. (1991) *Walker's mammals of the world* (5th Edition) Vol.2.
- Oakes, E.J., R. Harmsen, C. Eberl (1992) Sex, age, and seasonal differences in the diets and activity budgets of muskoxen (*Ovibos moschatus*). *Canadian Journal of Zoology* 70, 605-616.
- Owen-Smith, R.N. (2002) *Adaptive herbivore ecology. From resources to populations in variable environments*. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge.
- Raghavan, M., G.E. Themudo, C.I. Smith, G. Zazula, P.F. Campos (2014) Musk ox (*Ovibos moschatus*) of the mammoth steppe: tracing palaeodietary and palaeoenvironmental changes over the last 50,000 years using carbon and nitrogen isotopic analysis. *Quaternary Science Reviews* 102, 192-201.
- Ran, E.T.H. (1990) Dynamics of vegetation and environment during the Middle Pleniglacial in the Dinkel Valley (The Netherlands). *Mededelingen van de Rijks Geologische Dienst* 44, 141-205.
- Rivals, F., M.C. Mihalbachler, N. Solounias, D. Mol, G.M. Semperebon, J. de Vos, D.C. Kalthoff (2010) Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286, 42-54.
- Rivals, F., A.M. Lister (2016) Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Review* 146, 116-133.
- Rivals, F., E. Schulz, T.M. Kaiser (2009) Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. *Quaternary Science Reviews* 28, 3388-3400.
- Rivals, F., G.M. Semperebon (2017) Latitude matters: an examination of behavioural plasticity in dietary traits amongst extant and Pleistocene *Rangifer tarandus*. *Boreas* 46, 254-263.
- Saarinne, J., J. Eronen, M. Fortelius, H. Seppä, A.M. Lister (2016) Patterns of diet and body mass of large ungulates from the Pleistocene of Western Europe, and their relation to vegetation. *Palaeontologia Electronica* 19.3.32A, 1-58, palaeo-electronica.org/content/2016/1567-pleistocene-mammal-ecometrics.
- Shipley, L.A. (2010) Fifty years of food and foraging in moose: lessons in ecology from a model herbivore. *Alces* 46, 1-13.
- Soubrier, J., G. Gower, K. Chen, S.M. Richards, B. Llamas, K.J. Mitchell, S.Y.W. Ho, P. Kosintsev, M.S.Y. Lee, G. Baryshnikov, R. Bollongino, P. Bover, J. Burger, D. Chivall, E. Crégut-Bonnouere, J.E. Decker, V.B. Doronichev, K. Douka, D.A. Fordham, F. Fontana, C. Fritz, J. Glimmerveen, L.V. Golovanova, C. Groves, A. Guerreschi, W. Haak, T. Higham, E. Hofman-Kamińska, A. Immel, M.-A. Julien, J. Krause, O. Krotova, F. Langbein, G. Larson, A. Rohrlach, A. Scheu, R.D. Schnabel, J.F. Taylor, M. Tokarska, G. Tosello, J. van der Plicht, A. van Loenen, J.-D. Vigne, O. Wooley, L. Orlando, R. Kowalczyk, B. Shapiro, A. Cooper (2016) Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature Communications* 7, 13158.
- Spinney, L. (2018) The lost world. *Nature* 454, 151-153.
- Straus, L.G. (1981) On the habitat and diet of *Cervus elaphus*. *Munibe, Sociedad de Ciencias Aranzadi, San Sebastián* 33-3/4, 175-182.
- Stuart, A.J., A.M. Lister (2012) Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Review* 51, 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.007>
- Suter, W., U. Suter, B. Krüsi, M. Schütz (2004) Spatial variation of summer diet of red deer *Cervus elaphus* in the eastern Swiss Alps. *Wildlife Biology* 10, 43-50.
- Tykot, R.H. (2004) Stable isotopes and diet: You are what you eat.

- Proceedings of the International School of Physics 114*, 433-444.
- Van Asperen, E.N., R.-D. Kahlke (2015) Dietary variation and overlap in Central and Northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity. *Quaternary Science Review 107*, 47-61.
- Van der Made, J. (2010) The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). *Veröffentlichungen des Landesamtes für Denkmalpflege und Archäologie 62*, 433-500.
- Van der Made, J., R. Grube (2010) The rhinoceroses from Neumark Nord and their nutrition. In: Meller, H. (Ed.), *Elefantenreich – Eine Fossilwelt in Europa*. Landesmuseum für Vorgeschichte, Halle, Germany, 383-394.
- Van der Valk, B., D. Mol, H. Mulder (2011) Mamoetbotten en schelpen voor het oprapen: verslag van een onderzoeksexcursie naar fossielen op ‘De Zandmotor’ voor de kust tussen Ter Heijde en Kijkduin (Zuid-Holland). *Afzettingen WTKG 32-3*, 51-53.
- Van Geel, B., A. Aptroot, C. Baittinger, H.H. Birks, I.D. Bull, H.B. Cross, R.P. Evershed, B. Gravendeel, E.J.O. Kompanje, P. Kuperus, D. Mol, K.G.J. Nierop, J.P. Pals, A.N. Tikhonov, G. van Reenen, P.H. van Tienderen (2008) The ecological implications of a Yakutian mammoth’s last meal. *Quaternary Research 69*, 361-376.
- Van Geel, B., S.J.P. Bohncke, H. Dee (1981) A palaeoecological study of an upper Late Glacial and Holocene sequence from ‘De Borcherch’, The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology 31*, 367-448.
- Van Geel, B., J. Sevink, D. Mol, B.W. Langeveld, R.W.J.M. van der Ham, C.J.M. van der Kraan, J. van der Plicht, J.S. Haile, A. Rey-Iglesia, E.D. Lorenzen (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. doi: 10.1002/jqs.3069.
- Van Geel, B., B.W. Langeveld, D. Mol, W.O. van der Knaap, J.F.N. van Leeuwen (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*, 1-14.
- Van Geel, B., A. Aptroot (2006) Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia 82*, 313-329.
- Van Geel, B., L.H. van Wijngaarden-Bakker (2002) De eland van Borne en het gebruik van stuifmeel voor milieu-reconstructie en datering. *Grondboor & Hamer 56*, 137-141.
- Van Geel, B. (2001) Non-pollen palynomorphs. In: Smol, J.P., H.J.B. Birks and W.M. Last (Eds.) *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, algal and siliceous indicators*. Kluwer, Dordrecht, 99-119.
- Van Geel, B., J.A.A. Bos, J. van Huissteden, J.P. Pals, H. Schatz, J.M. van Mourik, G.B.A. van Reenen, J. Wallinga, J. van der Plicht (2010) Palaeoecological study of a Weichselian wetland site in the Netherlands suggests a link with Dansgaard-Oeschger climate oscillation. *Netherlands Journal of Geoscience 89*, 187-201.
- Van Geel, B., S. Engels, C. Martin-Puertas, A. Brauer (2013) Ascospores of the parasitic fungus *Kretzschmaria deusta* as rainstorm indicators during a late Holocene beech-forest phase around lake Meerfelder Maar, Germany. *Journal of Paleolimnology 50*, 33-40.
- Villalba, J.J., F.D. Provenza (2009) Learning and dietary choice in herbivores. *Rangeland Ecology and Management 62*, 399-406.
- Walch, K. (2000) De eland in het Holoceen van Nederland. *Cranium 17-1*, 30-46.