

# Mammoeten moeten ook drinken

## Een nieuwe visie op een laat-pleistoceen ecosysteem

*Hanneke J.M. Meijer*

### Samenvatting

Resten van ijsstijddieren worden al sinds jaar en dag gevonden in Siberië en Europa. Ondanks de grote hoeveelheid fossiel materiaal, is er nog steeds geen eenduidig en helder beeld van het toenmalige ecosysteem. De vroegste theorie is die van een extreme ijswereld; het meest recente idee is dat van de 'mammoetsteppe'. In dit artikel wordt een faunalijst gepresenteerd van een ongemengde fauna, gebaseerd op laat-pleistoceen fossiel materiaal afkomstig uit een natte zandzuigerij nabij Losser (Overijssel). De faunalijst bestaat uit dertig diersoorten: drie vissoorten, elf vogelsoorten en zestien zoogdiersoorten. Deze faunalijst is gecombineerd met een florareconstructie van Orvelte (Drenthe) om een gedetailleerde reconstructie van een ecosysteem uit het Laat Pleistoceen te verkrijgen. Het beeld dat ontstaat is dat van een rivier omgeven door droge, grassige vlaktes met een gevariëerde flora en fauna.

### Summary

Remains of ice age mammals have since long been found throughout Siberia and Europe. Despite the overwhelming amount of fossil material, the interpretation of the material regarding the ecosystem, from the earliest idea of an iceworld to the most recent theory of the so-called mammoth steppe, has still not yielded a clear and unambiguous picture. In this paper, a coherent faunal list is presented, based on fossil material from the Late Pleistocene, collected at a wet sandpit nearby Losser, province of Overijssel. The faunal list consists of thirty vertebrate species: three fish species, eleven bird species and sixteen mammal species. This faunal list is combined with a floral reconstruction based on the paleobotanical remains from Orvelte, province of Drenthe to be able to reconstruct an ecosystem of the Late Pleistocene. The picture that arises is that of a river surrounded by rather dry, grassy plains with a diverse flora and fauna.

### Inleiding

Resten, zoals botten, tanden en kiezen van mammoeten en andere ijsstijdbewoners, worden al sinds eeuwen gevonden in Europa en Siberië. Daarnaast komen in de permafrost van Siberië nog gedeeltelijke karkassen voor. In vroeger tijden zorgden deze vondsten vaak voor veel opwinding en werden soms bijna bovennatuurlijke eigenschappen toegedicht aan deze dieren. Zo dacht men, omdat veel resten diep onder het aardoppervlak, bij rivieroeveren en op hellingen gevonden werden, dat de mammoet "op de wijze van de Mol, onder de grond leeft en graaft" (Harting, 1867). Harting (1867) beschrijft een groot aantal overblijfselen van o.a. "den Rhinoceros en de Mammout", en naast feiten geeft zijn boek ook een goed beeld van de verwarring die er was omtrent het leefgebied van deze dieren.

Siberië is nog steeds de vindplaats van vele resten van ijsstijddieren. Tegenwoordig is het een extreem en vijandig gebied voor deze diersoorten, met temperaturen ver onder nul, veel sneeuw en ijs, weinig vegetatie en beschutting.

Daar veel vondsten werden gedaan diep in de permafrost of net aan het oppervlak, leidde dat tot het idee dat deze dieren leefden en gestorven waren in een omgeving vergelijkbaar met die waarin men ze vond, dus koud met veel sneeuw en ijs. Dit eerste idee van een wereld waarin de mammoet en zijn tijdgenoten leefden, namelijk een koude, vijandige sneeuw- en ijswoestijn, was de basis voor de bekende prenten van Burian (Augusta & Burian, 1964). In zijn reconstructies zien we wolharige mammoeten met hun enorme gebogen stoottanden de sneeuw opzij schuiven op zoek naar voedsel onder de sneeuw, en wolharige neushoorns die moeizaam door de kniehoge sneeuw ploeteren. Dit idee is een goede weerspiegeling van de kennis en denkwijze uit die tijd, maar met onze huidige kennis kunnen we deze theorie al snel opzij schuiven. Als we inderdaad aannemen dat er een flinke laag sneeuw lag gedurende het grootste deel van het jaar, dan zal dat tot gevolg hebben gehad dat daaronder weinig tot geen vegetatie heeft gegroeid. De weinige vegetatie die ondanks de lage temperaturen, de dikke sneeuwlaag en het gebrek aan licht kon



Fig 1 De zuigput in het buurtschap Holt-und-Haar (Lossler, Overijssel) bij de Duitse grens

The wet sandpit at Holt-und-Haar municipality (province of Overijssel) near the border with Germany. Here an unmixed fauna is found, containing the typical elements of the Weichselien. Two specimens have been dated at respectively  $42,800 \pm 2,370/1,830$  BP (reindeer antler) and  $44,840 \pm 3,230/2,300$  BP (mammoth rib). In age and geographical distance the site is close to Orvelte (province of Drenthe), where especially palaeo-botanical remains were found

overleven, zou niet voldoende zijn geweest om de kuddes wolharige mammoeten, neushoorns, rendieren en bizens te voeden.

Het idee van de vijandige sneeuw- en ijswoestijn ging langzaam over in de toendra-theorie, waarbij meer nadruk werd gelegd op de vegetatie. In het toendra-idee ging men uit van een toendra-ecosysteem, dat gekenmerkt wordt door lage temperaturen, de aanwezigheid van een permanent bevroren ondergrond (permafrost) en een toendra vegetatie. Toendra-vegetatie bestaat voornamelijk uit (korst)mossen, heide en kruidachtigen, op een vaak boomloze, vochtige ondergrond. Hoewel deze theorie een grotere vegetatiecomponent heeft, zijn er een tweetal tegenargumenten. Ten eerste is een toendra-vegetatie over het algemeen giftig voor herbivoren. In de zeer korte zomer moet de vegetatie zoveel mogelijk groeien. De energiereserves van de plant zitten daarom grotendeels in de wortels. Om te voorkomen dat ze tijdens het korte groeiseizoen worden opgegeten door herbivoren, hebben toendraplantten een afweermecanisme van vies-smakende en giftige stoffen ontwikkeld, waardoor herbivoren de planten mijden (Guthrie, 1990). Daarnaast is de temperatuurstijging in de zomer genoeg om de bovenste laag van de permafrost te laten ontdooien. Hier-

door ontstaat een modderige en drassige bovenlaag. Rendieren zijn door hun brede hoeven aangepast aan het lopen op een zachte ondergrond (Willemsen, 1984) maar grotere herbivoren, zoals bizens, neushoorns en wolharige mammoeten, daarentegen niet. Door hun groter gewicht zullen zij simpelweg wegzakken in de modderige bovenlaag.

Door de twee bovenstaande argumenten werd duidelijk dat ook het toendra-model alleen geen goede voorstelling was van een laat-pleistoceen ecosysteem. De toendra-theorie werd toen uitgebreid tot een toendra-steppe, ook wel steppe-toendra genoemd. Door de toevoeging van elementen uit een steppevegetatie ontstaat een mozaïekvegetatie zoals die tegenwoordig op de Aziatische steppes groeit. Op de vochtige plekken groeit een toendra-vegetatie, op de wat drogere gedeelten een steppevegetatie met o.a. grassen en zegges (Kozhevnikov & Ukrantseva, 1999). Deze gedeeltes met steppevegetatie, de 'steppoids', zouden een hoge productiviteit hebben die voldoende was om grote kuddes herbivoren te voeden (Kozhevnikov & Ukrantseva, 1999). Deze drogere steppoids komen voort uit het idee dat het klimaat in die tijd een stuk droger was (Guthrie, 1990). De daling van de temperatuur veroorzaakte een daling van de zeespiegel, wat landinwaarts op het continent voor een daling van de hoeveelheid neerslag zorgde, omdat de wind hierdoor minder vochtig was. Maar ook dit model vertoont een aantal zwakke plekken. Zo zijn er nog steeds hevige



Fig 2 De heer J. v.d. Steeg en de auteur op één van de hopen van opgespoten zand

Mr. J. v.d. Steeg and the author on one of the sand heaps at Holt-und-Haar: the dredged sand is transported through pipe-lines and spouted up on sand heaps

Tabel 1 Faunalijst van Holt-und-Haar, Laat Pleistoceen

Table 1 Fauna list of Holt-und-Haar, The Netherlands, Late Pleistocene

<b>Taxon</b>	<b>aantal individuen/number of individuals</b>
<b>Class Pisces (Vissen)</b>	
Order Salmoniformes	
<i>Esox lucius</i> (snoek)	5
<i>Coregonus</i> sp.(houtingachtige)	1
Order Gadiformes	
<i>Lota lota</i> (kwabaal)	2
<b>Class Aves (Vogels)</b>	
Order Gaviiformes	
<i>Gavia stellata</i> (roodkeelduiker)	1
Order Anseriformes	
<i>Branta leucopsis</i> (brandgans)	2
<i>Anas platyrhynchos</i> (wilde eend)	1
<i>Anas</i> sp. (eend)	1
<i>Anser anser</i> (grauwe gans)	1
<i>Anser albifrons</i> (kolgans)	1
<i>Mergus</i> sp. (zaagbekje)	1
<i>Melanitta fusca</i> (grote zee-eend)	1
Order Charadriiformes	
<i>Haematopus ostralegus</i> (scholekster)	1
Order Galliformes	
Tetraonidae (hoenders)	2
<i>Lagopus mutus</i> (sneeuwhoender)	1
<b>Class Mammalia (Zoogdieren)</b>	
Order Insectivora	
<i>Desmana</i> cf. <i>moschata</i> (watermol)	1
Order Carnivora	
<i>Canis lupus</i> (wolf)	1
<i>Alopex lagopus</i> (poolvos)	1
<i>Panthera spelaea</i> (grottenleeuw)	1
<i>Crocuta spelaea</i> (grottenhyena)	2
<i>Mustela putorius</i> (bunzing)	1
Order Proboscidae	
<i>Mammuthus primigenius</i> (wolh. mammoet)	3
Order Perissodactyla	
<i>Equus caballus</i> (paard)	6
<i>Coelodonta antiquitatis</i> (wolh. neushoorn)	3
Order Artiodactyla	
<i>Rangifer tarandus</i> (rendier)	3
<i>Alces alces</i> (eland)	1
<i>Megaloceros giganteus</i> (reuzenhert)	1
<i>Bison priscus</i> (steppenwisent)	2
Order Rodentia	
<i>Spermophilus</i> sp. (grondeekhoorn)	1
<i>Castor fiber</i> (bever)	1
Order Lagomorpha	
<i>Lepus timidus</i> (poolhaas)	1

discussies gaande over het type vegetatie wat er op de toendra-steppe gegroeid zou hebben (Kozhevnikov & Ukraintseva, 1999). Een goede definitie van toendra-steppe lijkt ook te ontbreken, waardoor de discussie bemoeilijkt wordt. Daarnaast is er ook nog steeds onduide-

lijkheid over de (invloed van de) toenmalige abiotische factoren, zoals temperatuur en vochtigheid, op het ecosysteem.

In de jaren '80 van de vorige eeuw komt Guthrie met een vrij nieuwe visie op het mammoetecosys-

Tabel 2 Enkele belangrijke habitat-kenmerken van de aanwezige diersoorten met een onderverdeling naar ecologische parameters

Table 2 Some important habitat features of the present species, with classification according to ecological parameters. Wet habitats with fishes and aquatic birds as well as dry habitats with fowls, horses and bison are represented. Species living in swampy as well as more dry environments are the moose, goose and polecat

Taxon	1	2	3	4	5	6
<i>Esox lucius</i> (snoek)	x	x				x
<i>Coregonus</i> sp. (houtingachtige)	x	x				x
<i>Lota lota</i> (kwabaal)	x	x				x
<i>Gavia stellata</i> (roodkeelduiker)	x	x	x			x
<i>Branta leucopsis</i> (brandgans)		x	x			x
<i>Anas platyrhynchos</i> (wilde eend)		x		x		x
<i>Anas</i> sp. (eend)		x		x		x
<i>Anser anser</i> (grauwe gans)		x	x			x
<i>Anser albifrons</i> (kolgans)	x	x	x			x
<i>Mergus</i> sp. (zaagbekje)	x	x	x	x		x
<i>Melanitta fusca</i> (zee-eend)		x		x		x
<i>Haematopus ostralegus</i> (scholekster)	x	x	x			x
<i>Tetraonidae</i> (hoenders)	x	x	x		x	
<i>Lagopus mutus</i> (sneeuwhoender)			x		x	
<i>Desmana</i> cf. <i>moschata</i> (watermol)	x	x	x	x		x
<i>Canis lupus</i> (wolf)			x	x	x	x
<i>Alopex lagopus</i> (poolvos)			x		x	
<i>Panthera spelaea</i> (grottenleeuw)			x		x	
<i>Crocota spelaea</i> (grottenhyena)			x	x	x	
<i>Mustela putorius</i> (bunzing)			x	x	x	x
<i>Mammuthus primigenius</i> (wolharige mammoet)			x		x	
<i>Equus caballus</i> (paard)			x		x	
<i>Coelodonta antiquitatis</i> (wolharige neushoorn)			x		x	
<i>Rangifer tarandus</i> (rendier)			x		x	
<i>Alces alces</i> (eland)			x	x	x	x
<i>Megaloceros giganteus</i> (reuzenhert)			x		x	
<i>Bison priscus</i> (steppenwisent)			x		x	
<i>Spermophilus</i> sp. (grondeekhoorn)			x		x	
<i>Castor fiber</i> (bever)	x	x	x	x		x
<i>Lepus timidus</i> (poolhaas)			x		x	

- 1; stromend water / flowing water
- 2; stilstaandwater / stagnant water
- 3; open landschap / open landscape
- 4; dichtbegroeid landschap / dense landscape (forest)
- 5; droge omgeving / dry environment
- 6; natte omgeving / wet environment
- x; toepasbaar / applicable



Fig 3 De wisent (*Bison priscus*), een steppe-grazer die is aangepast aan een harde en droge ondergrond

The bison (*Bison priscus*) is found on cold but dry steppes. Its diet consists mainly of grasses, but also other plants such as sedges are eaten. The bison is a representative of the dry habitat on the mammoth steppe

teem. Dit ecosysteem, de mammoetsteppe, heeft geen hedendaagse analoog. Het belangrijkste kenmerk van de mammoetsteppe was de droogte, en niet de lage temperatuur, zoals in eerdere modellen werd verondersteld. Door dit drogere klimaat ontstond een vegetatie die werd gedomineerd door grassen, maar die verre van homogeen was (Guthrie, 1990). Het idee van deze door gras gedomineerde vlakte wordt ondersteund door de vele laat-pleistocene fossielen van grote grazers, zoals paarden, bizons en mammoeten, die gevonden worden in Europa en Siberië. In deze theorie wordt dan ook de nadruk gelegd op de nauwe samenhang van zowel flora als fauna (Kahlke, 1999), iets wat ook in eerdere modellen vaak niet aan de orde kwam. Guthrie (1990) schetst in grote lijnen de voorwaarden waaraan dit ecosysteem zou hebben moeten voldoen, en geeft hiervoor ook goede argu-

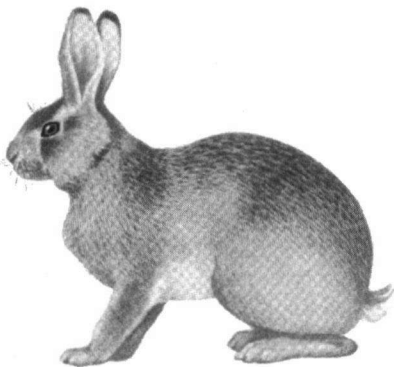


Fig 4 De sneeuwhaas (*Lepus timidus*) is een vlakte-bewoner en eet grassen, zaden, boombast en mossen

The open plain dwelling snow hare (*Lepus timidus*) feeds on grasses, seeds, bark and lichen. It is a less common element of ice age faunas but apparently part of the mammoth steppe

menten. Daarnaast geeft zijn beschouwing over de mammoetsteppe als een ecosysteem zonder hedendaagse analoog nieuwe mogelijkheden. Helaas wordt een precieze beschrijving van het ecosysteem niet gegeven en blijft het voornamelijk tot een schets beperkt.

Tot nu toe is er geen eenduidige en heldere beschrijving bekend van het mammoetecosysteem. Eén van de belangrijkste redenen hiervoor is dat er weinig vindplaatsen zijn met fossiel materiaal uit één periode, die ons een goed beeld kunnen geven van hoe de wereld van de mammoet eruit zag. Er zijn wel vele individuele vondsten bekend van dieren uit het Laat Pleistoceen, zoals de wolharige mammoet en de wolharige neushoorn, maar een ongemengde of 'schone' fauna uit één plek is er niet. Ook de vondsten uit Siberië zijn oppervlakte-vondsten. In



Fig 5 Het rendier (*Rangifer tarandus*) vinden we tegenwoordig op de nattere toendra's, maar kennelijk kon hij ook goed overleven op de drogere delen van de mammoetsteppe

The reindeer (*Rangifer tarandus*) is nowadays restricted to the more wet tundra's, to which it is well-adapted with its wide-spread toes. Apparently it could live in the more dry environment of the mammoth-steppe as well. Their diet consists of lichens, mosses, grasses, leaves and dwarf birch

Nederland worden vondsten vooral gedaan bij zuigputten, of komen fossielen uit de Noordzee; in beide gevallen is er weinig of geen stratigraphische informatie beschikbaar en kan vaak niet gezegd worden uit welke geologische periode ze afkomstig zijn. Hierdoor is het vaak twijfelachtig of de gevonden fossielen dezelfde ouderdom hebben. De meeste fauna's worden daarom dan ook beschouwd als gemengde fauna's die ook elementen bevatten uit het Vroege of Midden Pleistoceen, of zelfs het Holoceen. Een voorbeeld hiervan is de Heerewaarden-fauna (Ligtermoet,



Fig 6 De grondeekhoorn (*Spermophilus citellus*) is een bewoner van de droge vlakten, en eet zaden, wortels, grassen en soms insecten

The ground squirrel (*Spermophilus citellus*) lives on dry plains, where it digs tunnels till two metres in depth. Its diet consists of seeds, roots, grasses and sometimes insects. The ground squirrel is a representative of the dry habitat of the mammoth steppe

1985), die elementen uit verschillende tijdperken bevat.

In 1991 werden fossiele resten van een wolharige mammoet en een wolharige neushoorn *in situ* gevonden nabij Orvelte, provincie Drenthe (Beuker, 1993; Mol & Van Kolfshoten, 1993; Van Kolfshoten & Mol, 1993). Een wervel van de wolharige mammoet werd gedateerd op  $46.800 \pm 1.500/1.250$  jaar voor heden, wat overeenkomt met het Moershoofd Interstadium in het Weichselien. Helaas werden er geen resten van andere zoogdieren gevonden. De bodemlaag was echter rijk aan palaeo-botanische resten, fossiele insecten en visresten en er werd een flora-reconstructie van het landschap gemaakt (Cappers *et al.*, 1993).

Terwijl Orvelte de grote zoogdieren mist, is er de laatste jaren een ongemengde Weichselien fauna gevonden in een zuigput in het buurtschap Holt-und-Haar bij Losser, provincie Overijssel, bij de Duits-Nederlandse grens (figs 1 en 2). Door het ontbreken van afwijkende elementen, en het feit dat alle vondsten op één en dezelfde plek zijn gedaan, en dan alleen wanneer bepaalde lagen aangeboord werden (J. vd. Steeg, pers. comm.), kan er vanuit gegaan worden dat het hier om een ongemengde fauna gaat. Twee elementen van de fauna zijn vanwege het archeologische belang gedateerd. Een rendiergewei is gedateerd op  $42.800 \pm 2.370/1.830$  jaar voor heden, een mammoetrib op  $44.840 \pm 3.230/2.300$  jaar voor

heden. Deze gegevens wijzen op eenzelfde ouderdom als het materiaal van Orvelte. Daar Orvelte ook in afstand vlakbij Holt-und-Haar ligt, nemen we aan dat beide locaties een en hetzelfde ecosysteem vertegenwoordigen.

De bedoeling van dit artikel is te komen tot een lokale omgevingsreconstructie van de mammoetsteppe, aan de hand van de fauna-resten van Holt-und-Haar en de flora-resten van Orvelte.

## Materiaal en methode

Het materiaal is verkregen door jarenlang wekelijks intensief zoeken door Jan van der Steeg, Annemarie Oorthuis en Dick Schlüter op en nabij de zandhopen en de zeefinstallatie van de zuigput bij Holt-und-Haar. Na thuiskomst werd het materiaal gewassen, gedroogd, geprepareerd en genummerd. Het materiaal bevindt zich in de privé-collecties van dhr. J. vd. Steeg en dhr. D. Schlüter en bestaat voornamelijk uit botten, tanden en geweien of fragmenten hiervan. Van de ruim tweeduizend elementen zijn alleen die elementen bestudeerd die nog grotendeels of geheel intact waren (ongeveer vierhonderd stuks). Het materiaal was vaak erg goed geconserveerd en vertoonde over het algemeen een gelijke mate van hardheid en kleur, variërend van licht- tot donkerbruin. Een gedeelte van de elementen vertoonde sporen van afroling. Een ander deel daarentegen was zo mooi bewaard gebleven dat zelfs afdrucken van bloedvaten nog aanwezig waren.

De bestudering van deze collectie gebeurde in het kader van een doctoraalstage binnen de opleiding Biologie aan de Universiteit Leiden. Het materiaal is bestudeerd met behulp van de verge-

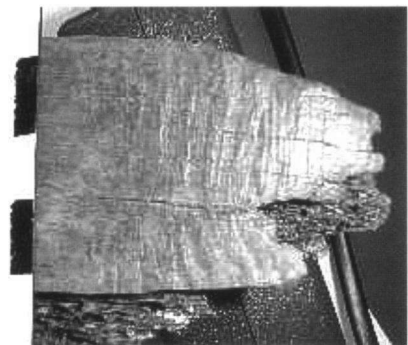


Fig 7 Knaagsporen op een wervel van een steppenwisent, veroorzaakt door een wolf

Gnawing marks of a wolf on a vertebra of a bison (*Bison priscus*). Clear parallel marks can be seen on the end of the neural spine

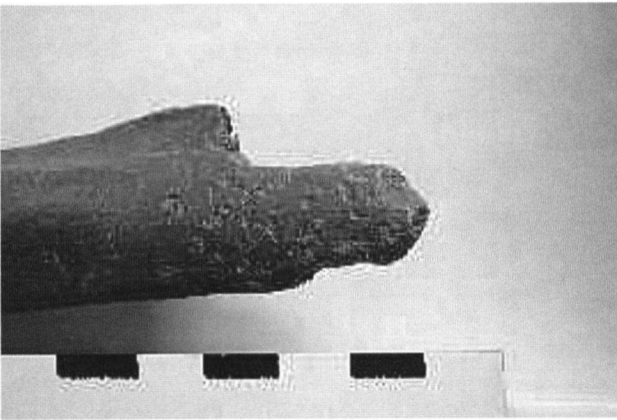


Fig 8 Knaagsporen op een rib van een wolharige mammoet, veroorzaakt door een grottenhyena

Gnawing marks of a cave hyena on a rib of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*). The impact of the large carnassials is clearly visible. The larger carnivores, cave hyena, wolf and cave lion, hunted the large herbivores on the mammoth-steppe

lijkingcollectie van het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis te Leiden en de vergelijkingcollectie van het Biologisch-Archeologisch Instituut te Groningen. Om te kunnen komen tot een realistische ecologische reconstructie is gekeken naar de huidige habitat-kenmerken van de gevonden diersoorten, indien mogelijk. Voor de uitgestorven diersoorten is gebruik gemaakt van de ecologische beschrijvingen volgens Kahlke (1999).

## Resultaten

Na bestudering van het materiaal (Meijer, 2001) werd een faunalijs verkregen, bestaand uit dertig diersoorten: drie vissoorten, elf vogelsoorten en zestien zoogdiersoorten (tabel 1). Het minimum aantal individuen dat gevonden is, ligt op vijftig (hierbij is uitgegaan van het aantal keer dat één en hetzelfde bot van een bepaalde diersoort gevonden werd, bijv. het rechter schouderblad), waarvan vier jonge, onvolwassen dieren.

## Reconstructie: discussie en conclusie

De faunalijs vertoont een grote verscheidenheid aan diersoorten. Naast de bekende soorten van de ijstijdfauna, zoals de wolharige mammoet en neushoorn, wisent (fig. 3) en paard, zien we ook zeldzamer soorten, zoals de sneeuwhaas (fig. 4), de watermol, snoek en roodkeelduiker. Deze verscheidenheid aan diersoorten weerspiegelt een gevarieerde omgeving. Om tot een goede

omgevingsreconstructie van de vindplaats te kunnen komen, is er gekeken naar de habitat-kenmerken van de gevonden diersoorten. Tabel 2 geeft een korte samenvatting van enkele belangrijke habitat-kenmerken van elke diersoort, en laat een onderverdeling in ecologische parameters zien. Zowel een nat habitat, waarin vooral vissen en watervogels goed gedijen, als een droog habitat met hoenders, paarden en bizens, zijn vertegenwoordigd. Daarnaast zijn de eland, ganzen en bunzing soorten die zowel waterrijke gebieden als de wat drogere gebieden tot hun leefomgeving rekenen.

De aanwezigheid van een droge plek is niet zo verwonderlijk, want dat werd al beschreven door Guthrie (1990) en Kahlke (1999). De bewoners van deze koude, droge biotoop waren de wolharige mammoet, de wolharige neushoorn, de wisent, het paard en het rendier. Het rendier (fig. 5) komt tegenwoordig meer op de nattere toendra's voor, maar zijn aanwezigheid hier geeft aan dat hij ook in staat was om in drogere omstandigheden te leven, al dan niet op doortocht. De aanwezige herbivoren worden gekenmerkt door hun hypsodonte kiezen; een aanpassing aan het eten van voornamelijk grassen. Hun aanwezigheid wijst erop dat deze droge biotoop waarschijnlijk een open vlakte was, voornamelijk begroeid met grassen en kruiden. Daarnaast zijn wisents en paarden met hun hoeven uitstekend aangepast aan het lopen op een hard en droog substraat. Ook de grondeekhoorn (fig. 6), tegenwoordig een bewoner van de Aziatische steppes, is een bewoner van een droge vlakte; dit beestje graaft een gangenstelsel van soms wel twee meter diepte.



Fig 9 De poolvos (*Alopex lagopus*) is een jager op kleinere dieren, zoals de grondeekhoorns, poolhazen en hoenders

The arctic fox (*Alopex lagopus*) hunted the smaller animals on the mammoth-steppe, like the ground squirrel, the arctic hare and the fowl

De grote aantallen herbivoren dienden als prooi voor de carnivoren. Zowel de wolf als de grottenleeuw waren actieve jagers, en op diverse botten zijn knaagsporen aangetroffen van beide carnivoren (fig. 7). De karkassen die zij achterlieten, werden verder opgeknaagd door de hyena's (fig. 8), hoewel hyena's ook actieve jagers zijn. Kleinere carnivoren zoals de bunzing en de poolvos werden ook aangetroffen. Voor hen viel er genoeg te jagen op de grondeekhoorns, poolhazen en hoenders die op de vlakke naar voedsel liepen te scharrelen.

Een heel ander beeld geeft het natte biotoop. Ook hier zien we een grote verscheidenheid aan diersoorten, van vissen en watervogels tot semi-aquatische dieren, die allemaal hun eigen waterbiotoop vereisen (fig. 10). Zowel de bever (*Castor fiber*) als de watermol (*Desmana cf. moschata*) zijn semi-aquatische zoogdieren, die een deel van hun leven in het water doorbrengen. Beide dieren bouwen nesten die geheel of gedeeltelijk onder de waterspiegel liggen wat betekent dat het water minstens twee meter diep moet zijn geweest. De bever heeft geen speciale voorkeur voor stromend of stilstaand water, zolang het water maar diep genoeg is, en dat geldt ook voor de watermol. Zowel de snoek (*Esox lucius*) als de kwabaal (*Lota lota*) komen beide in langzaam stromend, helder water voor. In de meeste gevallen geldt dit ook voor de watervogels, die zowel stromend als stilstaand water gebruiken als voeder- en broedplaats. De roodkeelduiker

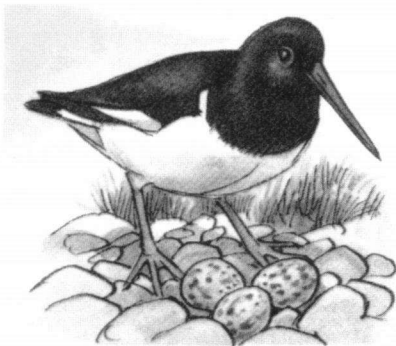


Fig 10 De scholekster (*Haematopus ostralegus*) is een waadvogel van de zee kust. Om te nestelen trekt hij geregeld landinwaarts, tegenwoordig tot in Utrecht en Overijssel

The oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) lives in coastal areas and wet inland meadows. Regularly it breeds more inland, nowadays reaching the Dutch provinces of Utrecht and Overijssel. Nests are made on the ground in the sand or mud or in the grass. This bird is element of the more wet habitat of the mammoth steppe



Fig 11 De grote zeeëend (*Melanitta fusca*) broedt op zoetwater

The velvet scotter (*Melanitta fusca*) lives exclusively at the sea, but breeds at freshwater lakes. Nests are built on islands and watersides with dense shore vegetation in forested areas. It is a representative of the wet habitat on the mammoth steppe

(*Gavia stellata*) en de grote zeeëend (*Melanitta fusca*, fig. 11) zijn beide vogels die hun voedsel zoeken op zee, maar broeden op zoetwater, en zullen dit gebied dan ook voornamelijk als broedgebied gebruikt hebben. De begroeiing op de oevers fungeerde als broedplaats voor de watervogels. De kolgans (*Anser albifrons*) en de grauwe gans (*Anser anser*) vertonen een voorkeur voor dichte waterkantvegetatie, drassige gronden en enigszins ondiepe poelen. De aanwezigheid van deze twee vogels geeft aan dat de waterkant hier en daar overging in een moeras. Een moerasachtig gebied is een uitstekende voedselbron voor de eland (*Alces alces*, fig. 12), die zich vooral voedt met moeras- en waterplanten en die uitstekend is aangepast aan een natte omgeving. De minder natte waterkanten voorzien in een habitat voor de bunzing (*Mustela putorius*), die een voorkeur heeft voor kleinschalige, vochtige terreinen waarin voldoende voedsel zoals knaagdieren, vissen en amfibieën voorradig is.

Het patroon van een groot waterlichaam omgeven door droge vlaktes wordt ook beschreven in de florareconstructie van Orvelte (Cappers *et al.*, 1993). De reconstructie, gedaan op basis van pollenonderzoek en macroscopische plantenresten, beschrijft een beekdal met hogerop een grote, open en droge vlakte op een plateau. Veel van de vaatplanten in het beekdal, zoals moeraskruid (*Rorippa palustris*) en waterscheerling (*Cicuta virosa*) wijzen op de aanwezigheid van open water en moerasvegetaties. Daarnaast zullen ook veel mossen zoals buizerdmos (*Rhytidium rugosum*) en boompjesmos (*Climacium dendroides*) hier hebben gegroeid. Op de meer vochtige tot droge vlakte





Fig 12 De eland (*Alces alces*) is aangepast aan een natte omgeving, en eet vooral moeras- en waterplanten

The moose (*Alces alces*) feeds especially on water and swamp plants, but in wintertime also on twigs and barks. It is especially adapted to marshes and swampy forest regions, and is a representative of the wet habitat on the mammoth steppe

buiten het beekdal was een nagenoeg boomloze vegetatie aanwezig, gedomineerd door dwergberk (*Betula nana*), grassen en kruiden zoals voorjaarszegge (*Carex caryophylla*) en schapenzuring (*Rumex acetosella*).

Deze reconstructie van een laat-pleistocene flora sluit naadloos aan bij de reconstructie van de fauna uit Holt-und-Haar, en we kunnen deze twee beelden dan ook over elkaar heen leggen om zo een levendig beeld te krijgen van hoe Nederland er in het Moershoofd Interstadiaal uitzag.

Waarschijnlijk was er een langzaam stromende, hier en daar stilstaande rivier, waarin vissen als de snoek en de kwabaal voorkwamen tussen de watervegetatie bestaande uit waterranonkel, waterdriblad en kranswieren. Op de met fonteinkruid, pijlkruid en boterbloemen begroeide oevers maakten eenden en andere watervogels hun nest, terwijl de bever en de watermol er hun hol onder groeven. De waterkanten waren begroeid met zegges, riet en dotterbloemen. In de wat meer zompige en moerassige gedeeltes liep een eland op zoek naar voedsel, en naast hem scharrelden de kolgans en grauwe gans tussen het mos. De oevers waren het jachtgebied van de bunzing; daarachter ging het landschap over in een droge, open grasvlakte, begroeid met o.a. grassen, zegges, dwergberk en schapenzuring, waar kuddes wolharige mammoeten en neushoorns, bizons, paarden en rendieren graasden. Grottenleeuwen, wolven en hyena's maakten jacht op deze herbivoren, terwijl de poolvos jaagde op sneeuwwhoenders en grondeekhoorns.

Hoewel dit beeld zeer plaatselijk is, wordt duidelijk dat het mammoetecosysteem een vrij gevarieerd en heterogeen ecosysteem was. De droge vlaktes beschreven door Guthrie (1990) worden afgewisseld door rivieren en meren. De aanwezigheid van water is natuurlijk geen verrassing. Zoals altijd moet een landmassa gedraineerd worden en de grote kuddes herbivoren hebben naast grote hoeveelheden voedsel ook drinkwater nodig. De vondsten uit Orvelte en Holt-und-Haar geven inzicht in deze wateren. Ze tonen de vis- en vogelfauna, alswel ook de ietwat verrassende semi-aquatische bever en watermol. Het open water zal gediend hebben als drinkplaats voor alle dieren van de vlaktes, zoals de grazers, de landvogels en de kleine zoogdieren. Daarnaast was het een geschikte jachtplek voor carnivoren op zoek naar drinkende, onoplettende mammoeten, neushoorns en bizons.

De gevonden grote zoogdieren vormen de bekende fauna van het Laat Pleistoceen. Een mammoetsteppe, droog genoeg om de kuddes grazers te dragen en hen van voldoende voedsel te voorzien, lijkt meer acceptabel voor een dergelijke fauna dan een toendra of poolwoestijn. De palaeo-botanische data verkregen uit Orvelte komen overeen met een dergelijk biotoop op de hogere vlaktes in het landschap. Niettemin, de natte gedeelten van het landschap zijn minstens zo belangrijk voor een ecosysteem. De palaeobotanische gegevens van Orvelte en de fauna van Holt-und-Haar geven met name inzicht in dit intrinsieke onderdeel van het leefgebied van de mammoet.

### Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar Jan v.d. Steeg, Annemarie Oorthuis en Dick Schlüter voor het geduldig ter beschikking stellen van (een deel van) hun collectie. Daarnaast wil ik ook graag John de Vos en Cor Strang bedanken voor hun hulp bij het bestuderen van deze collectie, en Lars van den Hoek Ostende voor het lezen van dit artikel.

### Adres van de auteur

Hanneke J.M. Meijer  
p/a Naturalis  
Nationaal Natuurhistorisch Museum  
Postbus 9517  
2300 RA Leiden  
e-mail: jm\_meijer@hotmail.com

## Referenties

- Augusta, J. & Z. Burian, 1964. A Book of Mammoth. London.
- Beuker, J.R., 1993. Mammoetexpositie in het Drents Museum. *Cranium* 10, 2: 117 - 118.
- Cappers, R.T.J., J.H.A. Bosch, S. Bottema, G.R. Coope, B. Van Geel, E. Mook - Kamps & H. Woldring, 1993. De reconstructie van het landschap. In: R.T.J. Cappers, J.R. Beuker and D. Mol, (eds). *Mens en Mammoet. Archeologische Monografieën van het Drents Museum* 5: 27-41.
- Guthrie, R.D., 1990. Frozen fauna of the Mammoth Steppe. The story of Blue Babe.
- Harting, P., 1867. *Album den Natuur: De Mammout*.
- Kahlke, R.D., 1999, The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus - Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (large mammals): 3 -219.
- Kozhevnikov, J.P. & V.V. Ukraintseva, 1999. Pleistocene tundra-steppe: arguments pro and con. In: Haynes, G., J. Klimowicz & J.W.F. Reumer (eds). *Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of an extinct ecosystem. Proceedings of the First International Mammoth Conference St Petersburg October 16-21, 1995*. *Deinsea* 6: 199 - 210. Rotterdam: Natuurmuseum.
- Ligtermoet, L.J., 1985. Een reconstructie van de Fauna-opeenvolging op basis van zoogdierresten uit een zuigput te Heerewaarden aan de Maas. *Cranium* 2, 1: 17-46.
- Meijer, H.J.M., 2001. Drenching the Mammoths: a new view on the woolly mammoth ecosystem? Doctoraal verslag. Rijksuniversiteit Leiden. Ongepubliceerd manuscript.
- Mol, D. & Th. Van Kolfschoten, 1993. De mammoeten van Orvelte en andere dieren uit de ijstijd. In: Van der Sanden, W.A.B., R.T.J. Cappers, J.R. Beuker & D. Mol (eds). *Mens en Mammoet. Archeologische Monografieën van het Drents Museum* 5: 14-26.
- Van Kolfschoten, Th. & D. Mol, 1993. De mammoeten en de neushoorn van Orvelte (Drenthe). *Cranium* 10, 2: 101-111.
- Willemsen, G.F., 1984. De evolutie van het rendier. *Cranium* 1, 2: 55-62.