

DE SABELTANDKAT *HOMOTHERIUM LATIDENS* – EEN ONDERDEEL VAN DE LAAT PLEISTOCENE MAMMOETFAUNA VAN HET NOORDELIJK HALFROND

JELLE REUMER, NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM / UNIVERSITEIT UTRECHT / NATURALIS,
LEIDEN; J.W.F.REUMER@UU.NL

REMCO FOLKERTSMA, UNIVERSITEIT POTSDAM, DUITSLAND

JOHANNA PAIJMANS, UNIVERSITEIT POTSDAM, DUITSLAND; PAIJMANS.JLA@GMAIL.COM

In de vaste tentoonstelling van Het Natuurhistorisch in Rotterdam bevindt zich een bijzondere onderkaak met inventarisnummer NMR999100001695. Het is de rechter onderkaak van een sabeltandtijger (of -kat), *Homotherium latidens*. De kaak werd op 16 maart 2000 ten zuidoosten van de Bruine Bank door de UK33 opgevist uit de Noordzee. De kaak is aan de hand van morfologische kenmerken met een grote mate van zekerheid toegeschreven aan het geslacht *Homotherium* en op basis van de Europese herkomst geïdentificeerd als *H. latidens*. In 2003 werd deze vondst gepubliceerd in het *Journal of Vertebrate Paleontology* onder de titel 'Late Pleistocene survival of the saber-toothed cat *Homotherium* in Northwestern Europe' (Reumer et al., 2003). Aan die publicatie ging een lange worsteling om erkenning vooraf, omdat de tot dan toe jongste vondsten van de sabeltandkat in Europa meer dan 300.000 jaar oud zijn (Steinheim, Duitsland [Adam, 1961] en Artenac, Frankrijk [Beden et al., 1984]). Recent zijn daar ook twee vondsten uit de Duitse archeologische vindplaats Schöningen bijgekomen, die eveneens ca. 300.000 jaar oud zijn (Serangeli et al., 2015). De koolstofdateringen van de kaak uit de Noordzee gaven echter een ouderdom aan van circa 30.000 jaar; dat is dus beduidend jonger en tevens een sterke indicatie voor de hypothese dat *Homotherium* ook in het late Pleistoceen in Europa voorkwam.



De aanwezigheid van een laat-pleistocene *Homotherium* in Europa was controversieel; meerdere alternatieve theorieën zijn geopperd over de ouderdom dan wel de oorsprong van deze *Homotherium*kaak. De kaak is gedateerd met behulp van zes onafhankelijke koolstofdateringen, zowel van monsters genomen van de kaak zelf als ook van de nog aanwezige gebits-elementen, en al deze metingen wijzen erop dat de kaak uit het Laat-Pleistoceen komt (Reumer *et al.* 2003). Dit wordt ondersteund doordat andere vondsten van de Bruine Bank ook fauna-elementen betreffen die met het Laat-Pleistoceen worden geassocieerd, zoals de wolharige mammoet (*Mammuthus primigenius*) en de grottenleeuw (*Panthera leo spelaea*; Mol *et al.* 2006). Tot dusverre is er geen bewijs om aan te nemen dat de gevonden *Homotherium*onderkaak niet Laat-Pleistoceen en Europees van oorsprong is.

De vondst wierp nieuwe vragen op over het geslacht *Homotherium* en de aanwezigheid ervan in Europa. Het was onduidelijk hoe de vondst uit de Noordzee is te vergelijken met Noord-Amerikaanse vondsten van *Homotherium*, die ondanks een sterke overlap in morfologie vanouds te boek staan onder de naam *Homotherium serum*, een andere soort dus. Is het Noordzee-individu gerelateerd aan uit het Midden-Pleistoceen bekende exemplaren van *Homotherium*, wat erop zou kunnen wijzen dat *Homotherium* 300.000 jaar geleden niet volledig uitstierf in Eurazië? Of is er sprake van een secundaire kolonisatie in het Laat-Pleistoceen vanuit een bronpopulatie in Noord-Amerika? Om dit verder te onderzoeken werd in 2006 door Prof. Michael Hofreiter (Universiteit van Potsdam) een klein gaatje in de kaak geboord om materiaal te vergaren in een poging het DNA af te lezen en daarna te vergelijken met het DNA van andere katachtigen.

Het onderzoeken van DNA uit fossielen brengt een aantal moeilijkheden met zich mee. Afhankelijk van de staat van bewaring en ouderdom van het fossiel zal het DNA in meer of mindere mate zijn vergaan (gedegradeerd). Speciale technieken zijn noodzakelijk om het DNA uit het botpoeder te extraheren en de DNA code te kunnen bepalen

(‘DNA sequencing’). Daarnaast is het vaak zo dat na de afzetting en tijdens het fossilisatieproces allerlei andere bronnen van DNA in het fossiel kunnen binnendringen, variërend van de bacteriën die gepaard gaan met ontbinding van het karkas 30.000 jaar geleden, tot het DNA van de paleontologen die de kaak na de vondst hanteerden en bestudeerden. In sommige gevallen kan dit ertoe leiden dat minder dan 0,1% van het DNA in een fossiel daadwerkelijk afstamt van de oorspronkelijke eigenaar (het zogenoemde ‘endogeen DNA’). In het geval van de *Homotherium* uit de Noordzee lieten zowel de hoeveelheid als de conservatie van endogeen DNA te wensen over, wat aanvankelijk leidde tot een aantal mislukte pogingen om het DNA te sequencen. Pas toen er in recentere jaren grote sprongen in de DNA-technologieën werden gemaakt, kon het DNA van de Noordzeekaak worden onderzocht. De resultaten van dit onderzoek werden in 2017 gepubliceerd in het tijdschrift *Current Biology* (Paijmans *et al.*, 2017).

Om zoveel mogelijk DNA van de Noordzee-*Homotherium* te kunnen sequencen hebben we gebruik gemaakt van de zogenaamde ‘hybridisation capture’ techniek. Hierbij wordt synthetisch DNA gebruikt om het endogeen DNA als het ware uit het monster te vissen, en het eventueel aanwezige DNA van bacteriën en paleontologen en andere mogelijke verontreinigingen weg te spoelen. Voor het succesvol uitvoeren van hybridization capture is het nodig om ongeveer te weten wat voor DNA *sequence* het monster heeft. Hiervoor kan bijvoorbeeld het DNA van een verwante soort gebruikt worden. Helaas is *Homotherium* niet nauw verwant aan de tegenwoordig levende katachtigen (Barnett *et al.*, 2005), waardoor het hybridisation capture experiment zeer moeilijk zou zijn. Daarom hebben we eerst het DNA van een ander *Homotherium*fossiel uit Noord-Amerika gesequenced. Het gaat hierbij om een fossiel dat ironisch genoeg eerst was geïdentificeerd als het opperarmbeen van een leeuw (*Panthera leo*) en dat pas na DNA sequencing om een *Homotherium* bleek te gaan. Omdat het *Homotherium*fossiel van de Noordzeekaak helaas onder slechtere omstandigheden bewaard is gebleven, hebben we alleen gewerkt met het zogenoemde mitochondriaal DNA. Dit

mitochondriaal DNA bevindt zich niet in de celkernen maar in de mitochondriën, kleine organellen in het celvocht die stofwisselingstaken verrichten. Het mitochondriaal DNA wordt in de eicellen alleen via de vrouwelijke lijn doorgegeven; zaadcellen bevatten geen mitochondriën. Elke cel bevat honderden tot duizenden mitochondriën maar slechts één celkern. Dus, in tegenstelling tot de aanwezigheid van slechts één enkele kopie van het eigen (genomische) DNA, zijn er honderden tot duizenden kopieën van het mitochondriaal DNA, waardoor dit makkelijker te onderzoeken is. Zodoende hebben we het mitochondriaal DNA van het Noordzee-*Homotherium* kunnen reconstrueren en vergeleken met het DNA van de Noord-Amerikaanse *Homotherium* en met dat van andere katachtigen, zoals bijvoorbeeld de Noord-Amerikaanse laat-pleistocene sabeltandtijger *Smilodon*.

De resultaten van de fylogenetische analyse geven aan dat de *Homotherium* uit de Noordzee nauw verwant is aan de Noord-Amerikaanse *Homotherium*. De *Homotherium* en *Smilodon* soorten bleken zuster groepen te zijn, die in de cladistiek een basale *clade* vormen naast alle tegenwoordig levende katachtigen. Met behulp van informatie van andere fossielen konden we vervolgens de fylogenetische stamboom kalibreren, om een schatting te krijgen van het moment op de geologische tijdschaal waarop soorten van elkaar splitsen, of wanneer hun gemeenschappelijke voorouder leefde. Met behulp van deze methode hebben we aangetoond dat de individuen van *Homotherium serum* en *Homotherium latidens* die in onze studie zijn onderzocht ongeveer 145.000 jaar geleden een gemeenschappelijke voorouder deelden. Deze resultaten kunnen wijzen op zowel (a) een doorgaande overleving van *Homotherium* in het Laat-Pleistoceen van Europa in plaats van een uitsterven in het Midden-Pleistoceen, als ook (b) een verspreiding van *Homotherium* in het Laat-Pleistoceen van Noord-Amerika gevolgd door een herkolonisatie van Eurazië via de Beringstraat. In het eerste geval zou *Homotherium* dus nooit afwezig zijn voorgekomen in Europa, maar eventueel in zulke lage populatiedichtheden voor zijn gekomen dat de soort na het Midden-Pleistoceen onder de ‘detectiedrempel’ viel. Dat



NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM

Boven: Originele onderkaak van *Homotherium latidens* (Collectienummer NMR999100001695, Natuurhistorisch Museum Rotterdam).

Onder: Afgietsel door Remie Bakker, Manimal Works Rotterdam (kleurafwijking in de foto's zijn ontstaan door verschillende belichtingsomstandigheden).



REMIE BAKKER, MANIMAL WORKS

laatste wil zeggen dat er zó weinig fossielen van bewaard zijn gebleven, dat de kans dat er in een assemblage van verschillende soorten ook een botje of een kies van *Homotherium* zit, uiterst klein is. Er zijn enkele studies die eveneens melding doen van recentere *Homotherium* vondsten in Europa; zo is er bijvoorbeeld bij opgravingen in Kozármisleny in Hongarije een laat-pleistocene *Homotherium latidens* gevonden (Varga & Radvánszky, 2012) en andere (soms omstreden) vondsten (Barnett, 2014) zijn ook gedaan. Anderzijds kan het ook zijn dat *Homotherium* tijdens het Midden-Pleistoceen in Europa wel volledig uitstierf, en vervolgens tijdens het Laat-Pleistoceen opnieuw vanuit Noord-Amerika via de drooggevalen Beringstraat weer naar Eurazië is gemigreerd; het exemplaar uit de Noordzee is dan het gevolg van deze laat-pleistocene herinvasie. Om te toetsen welke van deze hypothesen de juiste is, moeten van meer vermeende laat-pleistocene *Homotherium* monsters het DNA worden onderzocht, evenals van midden-pleistocene *Homotherium* monsters.

Hoewel onze studie in totaal slechts drie *Homotherium* monsters omvatte, suggereren de resultaten dat deze monsters zeer weinig genetische diversiteit vertonen. Dit was ook gevonden in eerdere studies van Noord-Amerikaans *Homotherium*-DNA (Widga *et al.*, 2012). Ook zijn de morfologische verschillen tussen beide *Homotherium* soorten erg klein (Koot, 2007; Koot, *et al.* 2009); door sommige andere auteurs is zelfs opgemerkt dat het onderscheid tussen *Homotherium latidens* en *Homotherium serum* puur gebaseerd is op de geografische vindplaats en de geologische tijdschaal waaruit de fossielen stammen (Turner & Antón, 1997; Antón *et al.*, 2014). De nieuwe DNA-resultaten kunnen een verdere indicatie zijn dat beide *Homotheriums* tot één enkele circumboreale (ofwel Holarctische) soort behoren. Gezien de taxonomische prioriteitsvoorschriften moeten in dit geval zowel de Noord-Amerikaanse sabeltandkat als de Euraziatische laat- en midden-pleistocene *Homotherium* worden gerangschikt onder één naam: *Homotherium latidens* (Owen, 1846).

We ontdekten verder dat *Homotherium* en *Smilodon* ongeveer 18 miljoen

jaar geleden van elkaar zijn gesplitst, en ongeveer 20 miljoen jaar geleden van de overige katachtigen. Alle nog levende katachtigen deelden ongeveer 15 miljoen jaar geleden een gemeenschappelijke voorouder. De twee sabeltand-katachtige geslachten *Homotherium* en *Smilodon* vallen in de kattenstamboom dus verder van elkaar af dan onze huis-kat van een leeuw.

Door het DNA van het iconische fossiel van de kaak uit de Noordzee te onderzoeken, hebben we de classificatie ervan als een soort van het geslacht *Homotherium* kunnen bevestigen en de mitochondriale fylogenetische relaties met andere *Homotherium* en met *Smilodon* en levende katachtigen kunnen onderzoeken. Het onderzoek van de Europese en Amerikaanse fossielen toonde een lage genetische diversiteit aan. Iets vergelijkbaars wordt gevonden in moderne wijdverspreide toproofdieren (bijv. leeuw of luipaard). Onze resultaten suggereren dat alle Holarctische *Homotherium* als één soort moet worden geclassificeerd: *H. latidens*. Hoewel op basis van het beschikbare bewijs twee scenario's voor de aanwezigheid van *Homotherium* tijdens het Laat-Pleistoceen in Europa mogelijk zijn, kunnen de resultaten nieuwe inzichten verschaffen in de populatiedynamiek voorafgaand aan het uitsterven van een soort die leeft bij zeer lage populatiedichtheden.

LITERATUUR

Adam, K.D. (1961) Die Bedeutung der pleistozänen Säugetier-Faunen Mitteleuropas für die Geschichte des Eiszeitalters. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 78, 1-34.

Antón, M., M.J. Salesa, A. Galobart, Z.J. Tseng (2014) The Plio-Pleistocene scimitar-toothed felid genus *Homotherium* (Fabri, 1890) (Machairodontinae, Homotherini): diversity, palaeogeography and taxonomic implications. *Quaternary Science Reviews* 96, 259-268.

Barnett, R. (2014) An inventory of British remains of *Homotherium* (Mammalia, Carnivora, Felidae), with special reference to the material from Kent's Cavern. *Geobios* 47, 19-29.

Barnett, R., I. Barnes, M.J. Phillips, L.D. Martin, C.R. Harington, J.A. Leonard, A. Cooper (2005) Evolution of the extinct Sabretooths and the American cheetah-like cat. *Current Biology* 15, R589-590.

Beden, M., L. de Bonis, M. Brunet, J.-F. Tourneepiche (1984) Première découverte d'un félin machairodonte dans le Pleistocène moyen des Charentes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris II-298*, 241-244.

Koot, M. (2007) *Sabre-tooth Mayhem. An overview of the various species of Homotherium and an analysis of their validity*. MSc thesis (Utrecht University).

Koot, M.B., J.W.F. Reumer, J. de Vos (2009) Testing the potential monospecificity of the sabre-tooth cat genus *Homotherium* using comparative data from recent large cats. *North American Palaeontological Convention* 9, 96.

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.

Owen, R. (1843) *Report on the British Mammalia, Part I*. British Association for the Advancement of Science (John Murray).

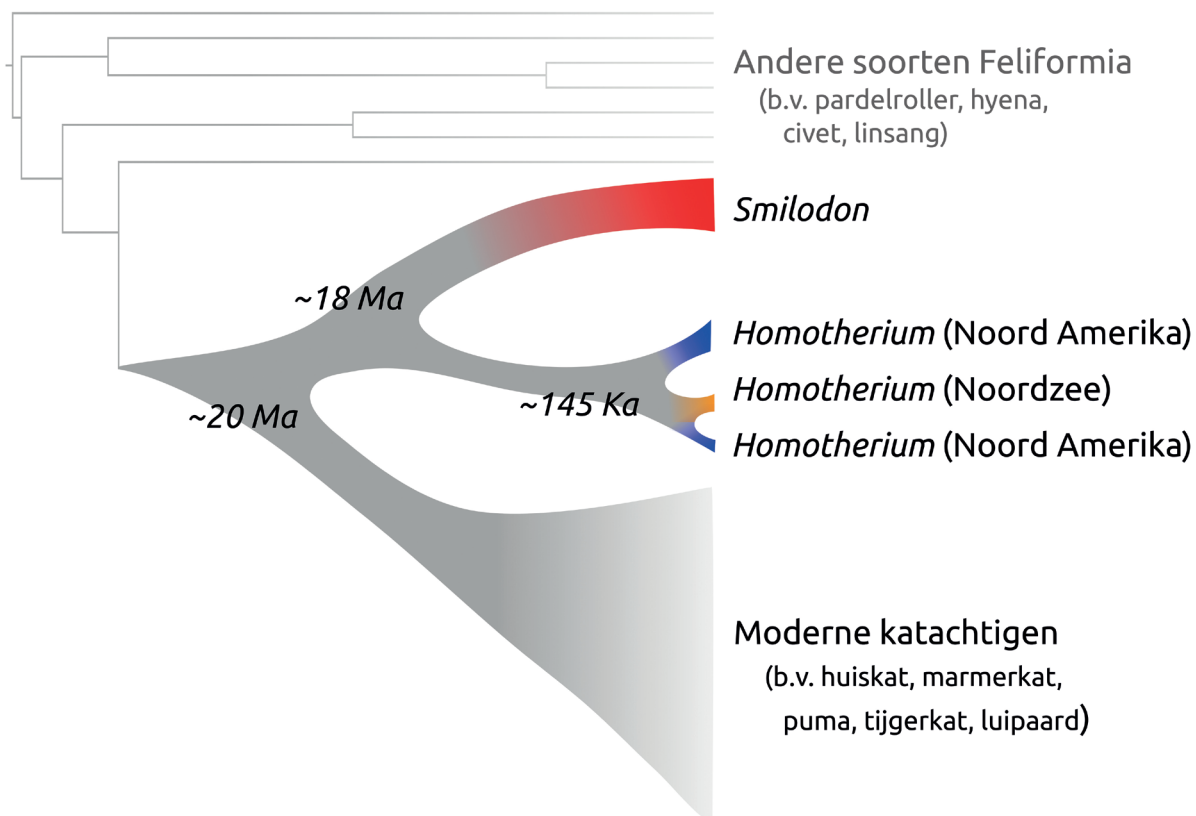
Paijmans, J.L.A., R. Barnett, M.T.P. Gilbert, M.L. Zepeda-Mendoza, J.W.F. Reumer, J. de Vos, G. Zazula, D. Nagel, G.F. Baryshnikov, J.A. Leonard, N. Rohland, M.V. Westbury, A. Barlow, M. Hofreiter (2017) Evolutionary History of Saber-Toothed Cats Based on Ancient Mitogenomics. *Current Biology* 27, 3330-3336.e5.

Reumer, J.W.F., L. Rook, K. van der Borg, K. Post, D. Mol, J. de Vos (2003) Late Pleistocene survival of the saber-toothed cat *Homotherium* in northwestern Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 260-262.

Serangeli, J., T. van Kolfschoten, B.M. Starkovich, I. Verheijen (2015) The European saber-toothed cat (*Homotherium latidens*) found in the 'Spear Horizon' at Schöningen (Germany). *Journal of Human Evolution* 89, 172-180.

Turner, A., M. Antón (1997) *The Big Cats and Their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to Their Evolution and Natural History*, Columbia University Press.

Varga, G., B. Radvánszky (2012) Comment on article "Kovács, J., *et al.* Reconstructing the paleoenvironment of East Central Europe in the Late Pleistocene using the oxygen and carbon isotopic signal of tooth in large mammal remains". *Quaternary International* 292, 217-218.



Representatie van de mitochondriale fylogenetische relaties tussen de sabeltandkatachtige *Homotherium* en *Smilodon*, en levende Feliformia (katachtigen).



REMIE BAKKER, MANIMAL WORKS