

BOTANISCHE INFORMATIE OVER HET DIEET EN DE LEEFOMGEVING VAN PLEISTOCENE GROTE GRAZERS

BOTANICAL INFORMATION ABOUT DIET AND THE ENVIRONMENT OF LARGE
PLEISTOCENE HERBIVORES

DR. BAS VAN GEEL, INSTITUUT VOOR BIODIVERSITEIT EN ECOSYSTEEM DYNAMICA / INSTITUTE FOR
BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM DYNAMICS (IBED), UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, SCIENCE PARK
904, POSTBUS 94240, 1090 GE AMSTERDAM; B.VANGEEL@UVA.NL

Samenvatting

Tijdens de afgelopen ruim 20 jaar heb ik door grote herbivoren geconsumeerd materiaal, met name feces en plantenresten uit kiesplooien, kunnen onderzoeken. In de meeste gevallen ging het om een samenwerkingsverband met Dick Mol en een team van andere experts. Het betrof monsters van pleistocene, in sommige gevallen uitgestorven zoogdieren uit Siberië, Noordwest-Europa, Noord-Amerika en zuidelijk Zuid-Amerika. In deze uitgebreide samenvatting wordt een overzicht gegeven van resultaten uit eerder gepubliceerde artikelen. Van het onderzoek aan pollen uit kiesplooien afkomstig uit de Noordzee (Van Geel et al., 2018, 2019) werd al eerder in Cranium verslag gedaan (Van Geel et al., 2020). Voor het onderzoek aan mammoetmest wordt verwezen naar Van Geel et al. (2008, 2011a, b) en Polling et al. (2021). Recentelijk verscheen een artikel (Van Geel et al., 2022) over onderzoek aan mest van de uitgestorven reuzenluiaard *Mylodon darwini* Owen, 1840. Over de hieronder besproken resultaten van het paleo-botanisch onderzoek van voedselresten van de Siberische wolharige neushoorn 'Sasha' (*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)) werd niet eerder verslag gedaan.

Summary

During a period of more than 20 years I had the opportunity to study (often together with Dick Mol, and a team of other experts) botanical material from feces and molar folds of large Pleistocene herbivores. The studied material was from Siberia, NW-Europe, N-America and southern S-America. Some of the herbivore species are now extinct. In this extended abstract an overview is given of results as published in various papers in international scientific journals. The study of botanical infills of molars from the North Sea area (Van Geel et al., 2018, 2019) was already reported in Cranium (Van Geel et al., 2020). For paleobotanical mammoth research reference is made to Van Geel et al. (2008, 2011a, b) and Polling et al. (2021). Recently Van Geel et al. (2022) published a study about fecal material from the extinct giant ground sloth *Mylodon darwini* Owen, 1840. Results of a study of material from the Siberian *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (wooly rhino baby 'Sasha') are published here for the first time.

WOLHARIGE NEUSHOORNBABY 'SASHA'

Vier monsters uit gebitselementen van wolharige neushoornbaby (*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)) Sasha (<https://scienceinfo.net/the-only-intact-rhino-mummy-from-the-ice-age.html>; Fig. 1) werden met succes onderzocht op botanische microfossielen. Tabel 1 geeft de resultaten in aantallen en percentages. Alle pollentypen werden opgenomen in de pollensom die gebruikt werd voor het berekenen van de percentages. Percentages van zogenaemde 'niet-pollen paly-nomorfen' (NPP), zoals schimmelsporen (van Geel & Aptroot, 2006), werden berekend ten opzichte van de pollensom.

De vier monsters worden gedomineerd door pollen van Poaceae (grassen) en vertegenwoordigers van het geslacht *Artemisia* (alsem), terwijl pollen van bomen heel weinig voorkomt. Deze gegevens wijzen op een boomloze steppevegetatie. De lichtminnende kruidachtige planten (onder meer Asteraceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, *Potentilla* type, *Plantago*, *Galium*, Fabaceae en *Sanguisorba officinalis*) passen in het beeld van een steppevegetatie met, waarschijnlijk, een vrij hoge populatiedichtheid van grote herbivoren (mammoetsteppe, zie Guthrie (1990, 2001)).

Monster 4 had een speciale inhoud vanwege kluitjes identiek stuifmeel van grassen, schermbloemigen (Fig. 2, beeld 1-3) en cypergrassen, waarbij duidelijk was dat het ging om onrijp, nog aan elkaar gekleefd pollen. Daar kunnen we de conclusie aan verbinden dat grassen, schermbloemigen en cypergrassen - kort voorafgaand aan de bloei - werden gegeten.

Coprofiele (mestminnende) schimmels (Fungi) hebben waarschijnlijk een belangrijke rol gespeeld in het ecosysteem van de mammoetsteppe, met name waar het ging om afbraak en het daarmee weer beschikbaar komen (recycling) van nutriënten. Sporen van coprofiele schimmels kunnen we verwachten in monsters uit de mammoetsteppe vanwege het rijkelijk aanwezige substraat (mest) voor die schimmels (Van Geel et al., 2007).

Maar we kunnen zelfs een gedragsaspect afleiden uit het veel voorkomen van mestschimmels. Enkele monsters waren uitzonderlijk rijk aan sporen van de mestschimmels *Sordaria*, *Sporormiella* en *Apiosordaria* (Tabel 1). Behalve deze grote aantallen sporen werden in de monsters 2 en 5 ook de resten van schimmel-vruchtlichamen waargenomen, vaak nog deels gevuld met kluitjes sporen (Fig. 2, beeld 4, 5 en 6). Vruchtlichamen van mestminnende schimmels worden gevormd op het oppervlak van uitgepoepte mest. Anders dan de sporen die in de vruchtlichamen worden gevormd, worden vruchtlichamen zelf niet door de wind verspreid. Dit betekent dat Sasha mest gegeten heeft. Dat gedrag wordt aangeduid met het woord coprofagie.

We hebben eerder gepubliceerd over coprofagie bij mammoeten (Van Geel et al., 2008, 2011a,b). Coprofagie is belangrijk omdat daarmee bepaalde nutriënten en vitaminen die in de darmen door de microflora worden gevormd (en daar niet meer voldoende worden geabsorbeerd) beschikbaar komen voor een dier dat mest eet. Met andere woorden: het eten van mest is nuttig. Coprofagie is waargenomen bij



ANASTASIA LOGINOVA
YAKUTIAN ACADEMY OF SCIENCES

Figure 1. Sasha, the baby woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), found in north-eastern Siberia in 2015. This was the first find of a whole body of woolly rhino in permafrost.

Sasha de baby wolharige neushoorn, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), gevonden in noordoost Siberië in 2015. Het was de eerste vondst van een compleet wolharige neushoornkarkas in de permafrost.

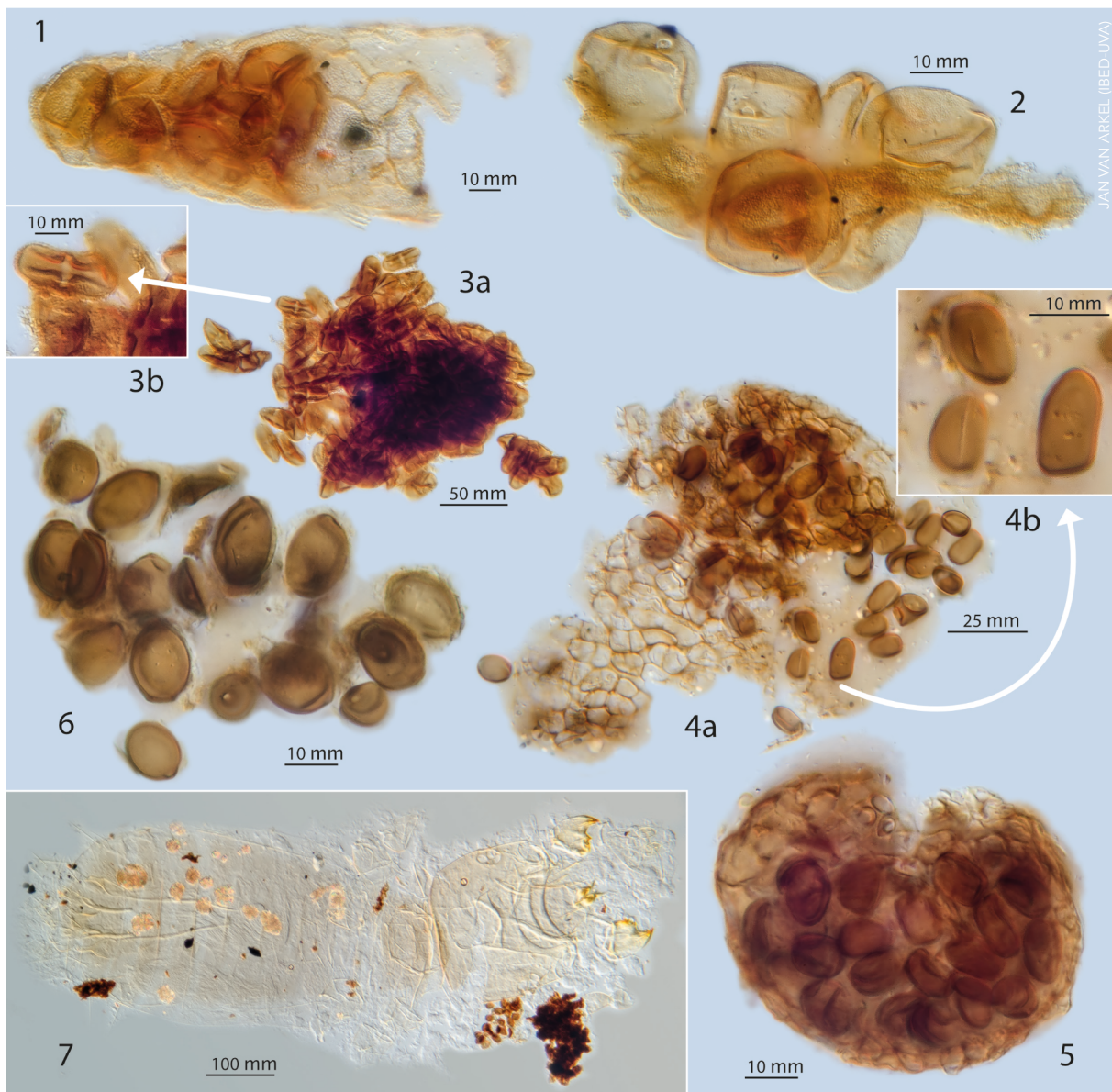


Figure 2. Microfossil material from molar folds of Sasha, a baby woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799).

1) and 2) Anther fragments of Poaceae with monoporate pollen grains still inside (fossilized before dispersal of separate grains)

3) Lump of Apiaceae pollen, fossilized before dispersal of separate grains.

4) Squashed fruit-body of *Sporormiella* with spore cells.

5) Fruitbody of *Sporormiella*, full of ascospore cells.

6) Cluster of ascospores of *Apiosordaria*.

7) *Liposcelis* sp. (Psocoptera).

All illustrated objects are from pollen slides. 1, 2 and 3 are from sample 4; 4 and 5 are from sample 5; 6 and 7 are from sample 2.

Microfossielen uit monsters uit de kiezen van Sasha, een baby wolharige neushoorn *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799).

1) en 2) Meeldraadfragmenten van gras waarin het kenmerkende monoporate stuifmeel nog aanwezig is (gefossiliseerd voorafgaand aan bloei en verspreiding van het pollen).

3) Kluit pollen van Schermbloemige (gegeten terwijl pollen nog niet rijp was).

4) Geplet vruchtlichaam van schimmel *Sporormiella* met sporen.

5) Vruchtlichaam van *Sporormiella*, nog vol met ascosporen.

6) Cluster van ascosporen van *Apiosordaria*.

7) *Liposcelis* spec. (Psocoptera).

1, 2 en 3 komen uit monster 4; 4 en 5 waren aanwezig in monster 5; 6 en 7 komen uit monster 2.

	sample 1		sample 2		sample 4		sample 5	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Alnus	1	0.3	1	0.4	-	-	2	0.6
Betula	-	-	-	-	1	0.3	3	0.8
cf. Larix	-	-	-	-	-	-	1	0.3
Pinus	1	0.3	-	-	-	-	2	0.6
Salix	1	0.3	-	-	-	-	-	-
Plant families								
Apiaceae	8	2.6	2	0.8	65	20.6*	-	-
Artemisia	93	30.4	104	39.4	39	12.3	63	17.6
Asteraceae liguliflorae	3	1.0	3	1.1	+	+	2	0.6
Asteraceae tubuliflorae	4	1.3	5	1.9	-	-	6	1.7
Brassicaceae	8	2.6	1	0.4	2	0.6	5	1.4
Caryophyllaceae	18	5.9	15	5.7	6	1.9	28	7.8
Chenopodiaceae	-	-	1	0.4	-	-	-	-
Cyperaceae	25	8.2	20	7.6	58	18.4*	32	9.0
Fabaceae	7	2.3	1	0.4	-	-	13	3.6
cf. Filipendula	-	-	-	-	-	-	1	0.3
Galium type	-	-	4	1.5	1	0.3	17	4.8
cf. Papaver	-	-	5	1.9	-	-	3	0.8
Persicaria maculosa type	-	-	-	-	-	-	2	0.6
Plantago	6	2.0	4	1.5	-	-	5	1.4
Poaceae	123	40.2	93	35.2	142	44.9*	161	45.1
Potentilla type	7	2.3	3	1.1	7	2.2	5	1.4
Ranunculaceae	-	-	-	-	-	-	2	0.6
Rosaceae undiff.	1	0.3	-	-	1	0.3	-	-
Rumex acetosa type	-	-	1	0.4	-	-	-	-
Sanguisorba officinalis	-	-	-	-	-	-	4	1.1
Pollen sum								
Pollen sum	306		264		316		357	
Spores								
Monolete psilate (ferns)	3	1.0	1	0.4	1	0.3	-	-
Trilete psil. w. perispodium	1	0.3	3	1.1	-	-	1	0.3
Sordaria (HdV-55A)	33	10.8	52	19.7	3	0.9	262	73.4
Cercophora type (HdV-112)	2	0.6	1	0.4	-	-	-	-
Sporormiella (HdV-113)	116	37.9	123**	46.5	10	3.2	494**	138.3
Apiosordaria (HdV-169)	-	-	161**	61.0	-	-	-	-
Glomus (HdV-207)	4	1.3	-	-	16	5.1	13	3.6
Type HdV-128A	-	-	-	-	2	0.6	-	-
Pediastrum	-	-	-	-	-	-	3	0.8

Table 1. Results of microfossil analysis (numbers and percentages) of four samples from molar folds of Sasha, the woolly rhino baby *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799).

*) Including lumps of pollen.

**) Including fragments of fruit-bodies with ascospores.

Samples:

- 1) Upper D1 dex. matrix from the upper infundibulum.
- 2) Upper D2 dex. matrix from the upper infundibulum.
- 3) Upper D3 matrix from the upper infundibulum (no microfossils).
- 4) Upper D2 dex matrix from the lower infundibulum.
- 5) Oral cavity (tongue).

Resultaten (aantallen en percentages) van de microfossielanalyse van vier monsters genomen uit kiezen van Sasha, de baby wolharige neushoorn *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799).

*) Inclusief kluitjes pollen.

**) Inclusief vruchtlichamen die nog sporen bevatten.

Monsters:

- 1) Bovenkaaks D1 dex. matrix van het bovenste infundibulum.
- 2) Bovenkaaks D2 dex. matrix van het bovenste infundibulum.
- 3) Bovenkaaks D3 matrix van het bovenste infundibulum (geen microfossielen).
- 4) Bovenkaaks D2 dex matrix van het onderste infundibulum.
- 5) Orale holte (tong).

moderne *Rhinoceros* kalveren (Rookmaaker, 1983). Het verschijnsel wordt in verband gebracht met het vestigen van de microflora in het maag-darmkanaal waar die microflora nodig is voor de cellulose-afbraak. In het geval van Sasha weten we niet of het de mest van de eigen soort betrof. Dat mammoeten juist mammoetmest aten, weten we op grond van chemisch mestonderzoek (Van Geel et al., 2011a). In de Sasha-monsters 1, 4 en 5 werden sporen van de schimmel *Glomus* aangetroffen. Dergelijke sporen worden onder het bodemoppervlak gevormd. Het bovengronds aanwezig zijn wijst op bodemerosie door wind, door water, en door vertrapping van de vegetatie, hetgeen niet verbazingwekkend is in een landschap waar grote dieren rondlopen.

De beschikbare monsters van Sasha waren erg klein (ca. 0,5 cm³). Het materiaal heeft behalve fragmentjes van grasweefsel (met karakteristieke huidmondjes en typische epidermiscellen, korte en lange; Van Geel et al., 2011a) en enkele *Larix*-naalden geen andere botanische macroresten opgeleverd. In monster 2 werd een *Liposcelis*-soort (Psocoptera; Fig. 2, beeld 7) gevonden. Deze insecten leven voornamelijk van schimmels en die waren, vanwege de mest, in overvloed aanwezig.

HET DIEET VAN DE REUZENLUIAARD *MYLONDON DARWINII*

Van Geel et al. (2022) onderzochten de botanische inhoud (vooral stuifmeel) van mest van de uitgestorven reuzenluisaard *Mylodon darwini* Owen, 1840. Die mest werd meer dan een eeuw geleden gemonsterd in de grot Ultima Esperanza in Zuid-Chili. Het feces-materiaal werd al die jaren bewaard door het Zoölogisch Museum in Amsterdam en het maakt nu deel uit van de collectie van Naturalis in Leiden. Een ¹⁴C-datering van de door ons bewerkte mest wijst op een laat-glaciale ouderdom. Determinatie van stuifmeel geeft een indruk van het dieet, dat voor een belangrijk deel heeft bestaan uit Kraaiheide (*Empetrum*), aardbeiplanten (*Fragaria*) en de kussenvormende plant *Azorella*. Stuifmeel uit poep geeft uiteraard een scheef beeld van de vegetatie omdat het maar een klein deel van het jaar vertegenwoordigt en omdat de individuele voedselvoorkeur van het dier medebepalend is voor wat we vinden. Vergelijking met een met ¹⁴C-gedateerd pollendiagram, gebaseerd op sedimenten uit een op vier kilometer afstand gelegen meertje, laat zien dat de *Mylodon* waarvan we de poep onderzochten leefde in een boomloos

steppe-toendra landschap. Het uitsterven van de reuzen-luiaard gebeurde pas eeuwen later, toen de mens en ook bomen vanuit het noorden migreerden tot in zuidelijk Zuid-Amerika.

TWEE MASTODONTEN

Birks et al. (2018) analyseerden materiaal uit de darmen van twee laat-glaciale mastodonten (*Mammuth americanum* (Kerr, 1792)) die bewaard waren gebleven in meersedimenten in Ohio en Michigan. Een uitgebreide set van microfossielen en macroresten gaf nieuwe inzichten in wat de dieren kort voor hun dood hadden gegeten. Daarbij werden ook aspecten van de regionale vegetatie gereconstrueerd. Niet-pollen palynomorfen, zoals schimmels en algen, leenden zich uitstekend voor het maken van onderscheid tussen de mestmonsters en de lokale meerafzetting. Er zijn aanwijzingen dat de mastodonten door mensen waren bejaagd en dat ze na hun dood onder water werden gehouden opdat het vlees langer houdbaar zou blijven. Beide mastodonten hebben geleefd in een landschap met een gemengd bos van coniferen en bladverliezende boomsoorten. De dieren aten bladeren en twijgen, vooral van *Picea* (spar). Daarnaast aten ze ook moerasplanten. Uit de gevonden plantenresten valt af te leiden dat de mastodonten werden gedood in het voorjaar of de zomer.

CONCLUSIE

Samenvattend kunnen we stellen dat studies van stuifmeel gecombineerd met macrorestanalyse de mogelijkheid bieden om een beeld te krijgen van het dieet en de leefomgeving van pleistocene grote grazers.

DANKWOORD

De auteur is veel dank verschuldigd aan Dick Mol, een uitstekende paleontoloog en organisator, die al twintig jaar geleden contact zocht waar het ging om samenwerking op het gebied van de reconstructie van het dieet en het milieu van pleistocene herbivore zoogdieren.

LITERATUUR

Birks, H.H., B. van Geel, D.G. Fisher, E.C. Grimm, W.J. Kuijper, J. van Arkel, G.B.A. van Reenen (2018) Evidence for the diet and habitat of two late Pleistocene mastodons from the Midwest, USA. *Quaternary Research* <https://doi.org/10.1017/qua.2018.100>

Geel, B. van, A. Aptroot (2006) Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia* 82, 313-329.

Geel, B. van, G.D. Zazula, C.E. Schweger (2007) Spores of coprophilous fungi from under the Dawson tephra (25,300 ¹⁴C years BP), Yukon Territory, northwestern Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252, 481-485.

Geel, B. van, 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.

Geel, B. van, R.D. Guthrie, J.G. Altmann, P. Broekens, I.D. Bull, F.L. Gill, B. Jansen, A.M. Nieman, B. Gravendeel (2011a) Mycological evidence for coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth. *Quaternary Science Reviews* 30, 2289-2303.

Geel, B. van, D.C. Fisher, A.N. Rountrey, J. van Arkel, J.F. Duivenvoorden, A.M. Nieman, G.B.A. van Reenen, A.N. Tikhonov, B. Buigues, B. Gravendeel (2011b) Palaeo-environmental and dietary analysis of intestinal contents of a mammoth calf (Yamal Peninsula, northwest Siberia). *Quaternary Science Reviews* 30, 3935-3946.

Geel, B. van, 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

Geel, B. van, 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.

Geel, B. van, B.W. Langeveld, D. Mol, P.W.O. van der Knaap, J.F.N. van Leeuwen (2020) Stuifmeel uit kiesplooiën geeft inzicht in de voedselkeuze van Laat-Pleistocene en Vroeg-Holocene herbivoren in Nederland en het aangrenzende Noordzeegebied. *Cranium* 37-1, 80-98.

Geel, B. van, J.F.N. van Leeuwen, K. Nooren, D. Mol, N. den Ouden, P.W.O. van der Knaap, F.V. Seersholm, A. Rey-Iglesia, E.D. Lorenzen (2022) Diet and environment of *Mylodon darwini* based on pollen of a Late-Glacial coprolite from the Mylodon Cave in southern Chile. *Review of Palaeobotany and Palynology* <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104549>

Guthrie, R.D. (1990) *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*. The University of Chicago Press, Chicago.

Guthrie, R.D. (2001) Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews* 20, 549-574.

Polling, M., A.T.M. ter Schure, B. van Geel, T. van Bokhoven, S. Boessenkool, G. MacKay, B.W. Langeveld, M. Ariza, H. van der Plicht, A.V. Protopopov, A. Tikhonov, H. de Boer, B. Gravendeel (2021) Multiproxy analysis of permafrost preserved faeces provides an unprecedented insight into the diets and habitats of extinct and extant megafauna. *Quaternary Science Reviews* 267, <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107084>

Rookmaaker, L.C. (1983) *Bibliography of the Rhinoceros*. Balkema, Rotterdam.