

Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) van de Nederlandse stranden buiten Zeeland

Bram Langeveld¹, Sander Schouten², Lex Kattenwinkel³, Arthur Oosterbaan⁴, Taco Bor⁵

Abstract

Fossil teeth of the great white shark *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) from the Netherlands are predominantly known from the beaches of Zeeuws-Vlaanderen (province of Zeeland) and are usually assigned a Pliocene age. We inventoried specimens recovered from other Dutch beaches and found at least 491 specimens from 13 sites in the provinces of Noord- and Zuid-Holland based on 38 collections (of which 36 private collections) and 7 other sources. The North Sea beach of the Wadden Island of Texel and the village of Noordwijk (Zuid-Holland) are new sites; the Zandmotor (Sand Engine) near Ter Heijde is the richest site with 385 specimens. Upper teeth are statistically significant more abundant than lower teeth. Reconstructed total lengths for the sharks based on tooth crown height range from c. 147 to c. 562 cm; size class 301-350 cm is most abundant. A radiocarbon dating did not yield results; hence the exact age of the specimens remains disputed. However, we conclude that not all material can be interpreted as reworked Pliocene specimens. They are too abundant (at the Zandmotor, where Pliocene material is very rare, they are just marginally rarer than in the province of Zeeland) and they are too well preserved; often better than the material from the province of Zeeland. The abundant material shows that the species was not extremely rare in the North Sea in the geological past. *Carcharodon carcharias* was most likely present in the southern part of the North Sea during periods when the sea surface temperature of the open and deep connection with the Atlantic Ocean near the Orkney Islands was sufficiently high, as was the case for certain periods of the Late Pleistocene (Eemian) and early Holocene.

Samenvatting

Van het Nederlandse strand zijn fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) vooral bekend uit Zeeuws-Vlaanderen en worden ze over het algemeen een pliocene ouderdom toegekend. Wij inventariseerden niet-Zeeuwse strandvondsten en telden ten minste 491 tanden van 13 vindplaatsen in Noord- en Zuid-Holland op basis van 38 collecties (waarvan 36 privécollecties) en 7 andere bronnen. Het Noordzeestrand van Texel ter hoogte van De Koog en Noordwijk (Zuid-Holland) zijn nieuwe locaties; de Zandmotor bij Ter Heijde is de rijkste vindplaats met 385 exemplaren. Bovenkaakstanden komen statistisch significant meer voor dan onderkaakstanden. De gereconstrueerde totale lengte van de witte haaien op basis van de kroonhoogte van de fossiele tanden loopt uiteen van ca. 147 tot ca. 562 cm; de grootteklasse 301-350 cm overheerst. Een ¹⁴C-datering leverde geen resultaat, waardoor de precieze ouderdom van de niet-Zeeuwse strandvondsten onduidelijk blijft. Wij concluderen echter dat beslist niet alle tanden verspoeld plioceen materiaal kunnen zijn. Daarvoor zijn het er teveel (op de Zandmotor, waar plioceen materiaal zeldzaam is, zijn de tanden nauwelijks zeldzamer dan in Zeeland) en is hun conservering te goed; vaak beter dan het Zeeuwse materiaal. Het talrijke materiaal maakt duidelijk dat de witte haai in het verleden niet uiterst zeldzaam was in de Noordzee. Waarschijnlijk was *Carcharodon carcharias* in de Noordzee aanwezig in perioden dat de zeeoppervlaktetemperatuur van de open en diepe verbinding met de Atlantische Oceaan langs de Orkney-eilanden voor een langere periode hoog genoeg was, zoals dat in bepaalde perioden van het Laat Pleistoceen (Eemien) en vroege Holoceen het geval was.

Introductie

Strandvondsten van fossiele haaiantanden komen in Nederland vooral van de Zeeuws-Vlaamse kust (De Wes, 2000; Reumer, 2008; Kattenwinkel, 2016). Veel verder daarvandaan dan Texel kun je niet komen. Toen Gijs van der Woerd iets ten noorden van De Koog een grote, zwarte en gekartelde haaiantand (fig. 1) van het Noordzeestrand van Texel raapte en deze op 29 december 2020 aan een van ons (AO) per e-mail ter determinatie voorlegde waren we dan ook verbaasd over de vindplaats. Op basis van de donkere verkleuring betrof het een fossiel en op basis van de karakteristieke karteling konden wij vaststellen dat het een tand van een witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) is. Deze schijnbaar unieke vondst (Ecomare, 2021) vormde de aanleiding om oude aanteken-



Fig. 1. Fossiele tand van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), Noordzeestrand van Texel bij De Koog. Linguaal (links) en labiaal (rechts) aanzicht. Collectie en foto's Gijs van der Woerd.



Fig. 2. Fossiele tand van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) zoals aangetroffen op de Zandmotor bij Ter Heijde op 31 januari 2021. Collectie en foto Willy van Wingerden.

ningen (van BL uit 2013) en nieuwe gegevens over andere niet-Zeeuwse vondsten van fossiele tanden van de witte haai te verzamelen, samen te vatten en te delen. Want, hoewel bijzonder, uiterst zeldzaam zijn vondsten van fossiele tanden van de witte haai op met name diverse Zuid-Hollandse stranden niet echt (fig. 2). En dat maakt ze des te interessanter.

De witte haai *Carcharodon carcharias* heeft een torpedovormig lichaam met de bekende grote rugvin, een grijze rug en een witte buik en een bek vol met de karakteristiek gekartelde tanden. Volwassen exemplaren halen een totale lengte tot ongeveer 6 meter (Compagno, 2001). Het is een actieve jager, die soms zelfs uit het water springt om zijn prooi onverwachts aan te vallen (Martin *et al.*, 2005), hoewel de soort ook aas eet, bijvoorbeeld walviskarkassen (Fallows *et al.*, 2013). Tot de prooien van deze haai behoren onder andere beenvissen (een breed scala aan grote en kleine, demersale en pelagische soorten), kraakbeenvisen (zowel andere haaien als roggen en chimaeren) en verschillende groepen zeezoogdieren, vooral zeehonden en verwanten, maar ook tandwalvisen (Compagno, 2001). Het dieet verandert met de leeftijd: de jonge dieren (van minder dan 3 meter lengte) voeden zich voornamelijk met vis. Exemplaren langer dan 3 meter gaan zich meer richten op andere prooien zoals zeezoogdieren, vogels en zeeschildpadden (Estrada *et al.*, 2006). De enige vijanden van een volwassen witte haai zijn de mens en de zwaardwalvis of orka *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) (Pyle *et al.*, 1999). Opvallend is een fysiologische aanpassing waardoor het dier warmte kan vasthouden. Witte haaien zijn daar zo goed in dat hun kerntemperatuur tot 14,3 °C boven de omringende watertemperatuur kan liggen (Gold-

man, 1997). Door deze aanpassing kan de witte haai zijn spieren en maag op een hogere temperatuur houden dan de watertemperatuur, met als voordeel dat de haai bij het jagen in staat is om langer en sneller te zwemmen dan de andere (koudbloedige) vissen. Verder stelt dit *Carcharodon carcharias* ook in staat om te jagen en overleven in relatief kouder water, zoals voor de kust van Zuid-Afrika en Californië (Compagno, 2001; Carrier, 2017). Tegenwoordig heeft de witte haai een wereldwijde verspreiding in alle warme en gematigde zoute wateren (Compagno, 2001) met een sterke voorkeur voor gebieden met een zeeoppervlaktetemperatuur (sea surface temperature; SST) tussen 14 en 23 °C (Weltz *et al.*, 2013; Curtis *et al.*, 2014), maar komt de soort niet voor in de Noordzee (Fergusson, 1996; Heessen & Ellis, 2009; Ebert & Stehmann, 2013; Camphuysen & Henderson, 2017); het huidige verspreidingsgebied reikt tot halverwege Frankrijk (Ebert & Stehmann, 2013). Nergens in zijn verspreidingsgebied is de soort echt talrijk (Compagno, 2001).

De fossiele overlevering van haaien is over het algemeen beperkt tot hun tanden, omdat hun kraakbenige skelet slecht fossiliseert. Haaien wisselen hun leven lang tanden, waardoor een individu in zijn leven duizenden tanden kan verliezen. Die tanden hebben een goede kans om fossiel bewaard te blijven, zijn bruikbaar om verschillende (fossiele) soorten te onderscheiden en de evolutie van deze diergroep door de tijd te volgen (Cappetta, 2012; Pimiento & Benton, 2020). *Carcharodon carcharias* heeft in totaal 23 tot 29 tandposities in de bovenkaak en 21 tot 25 tandposities in de onderkaak (Ebert & Stehmann, 2013). Zowel in de boven- als onderkaak zijn er per kaakhelft drie anteriore tanden, gevolgd door een variabel aantal laterale tanden (Bass *et al.*, 1975; Uyeno & Matsushima, 1979; Hubbell, 1996). Tand van de witte haai zijn herkenbaar aan hun formaat, vorm en vooral de karteling. De tanden zijn driehoekig, die uit de onderkaak zijn smaller dan die uit de bovenkaak en de voortanden uit de bovenkaak kunnen meer dan 5 cm hoog worden (Hubbell, 1996). De onregelmatige, vrij grove, karteling in combinatie met de afgeplatte kroon is een typisch kenmerk (Cappetta, 2012; Ehret *et al.*, 2012).

Van het Nederlandse strand zijn fossiele tanden van *Carcharodon carcharias* vooral bekend uit Zeeuws-Vlaanderen, zoals van Cadzand (Souverein & Stoel, 1995; Verschuere, 1998) tot Nieuwvliet en van langs de Westerschelde, zoals Ritthem (Kattenwinkel, 2016) en de Kaloet (Kattenwinkel, 2000, 2016; Van Nieulande, 2001). Ook is er materiaal bekend uit de Westerschelde (Kattenwinkel, 2016), zoals opgezogen bij Ellewoutsdijk (bijvoorbeeld collectie Natuurhistorisch Museum Rotterdam NMR997900001155 en NMR997900001161; Slieker *et al.*, 2020) en is er een melding van een exemplaar dat werd opgezogen van de voor de kust van Walcheren gelegen Steenbanken (Kattenwinkel, 2009). Op alle Zeeuwse vindplaatsen zijn het schaarse vondsten (Kattenwinkel, 2009, 2016).



Fig. 3. Tafonomische klassen van mechanische slijtage aan fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758). Elke tand in linguaal (links) en labiaal (rechts) aanzicht. De tanden zijn niet op gelijke schaal afgebeeld.

1) Niet gesletten: A. Maasvlakte 2, collectie en foto Roel van Reijmersdal, hoogte 36 mm; B. Zandmotor, collectie en foto Mirjam Kruijzinga, hoogte 32 mm; **2) Licht gesletten:** C. Maasvlakte 2, collectie en foto Hans en Karin Verhulsdonck, hoogte 40 mm; D. Zandmotor, collectie en foto Dick Duineveld, hoogte 46 mm; **3) Matig gesletten:** E. Zandmotor, collectie en foto Ivan van Marrewijk, hoogte 40 mm; F. uit schelpen afkomstig uit een wadgeul tussen Vlieland en Terschelling, foto Thijs de Boer, hoogte 41 mm; **4) Sterk gesletten:** G. Maasvlakte 2, collectie en foto Roel van Reijmersdal, hoogte 39 mm; H. Zandmotor, collectie en foto Dick Duineveld, hoogte 31 mm.

Ook van het strand van Zuid-Holland zijn fossiele tanden van *Carcharodon carcharias* bekend, namelijk Ouddorp (Kattenwinkel, 2009), Rockanje (Janse, 2005a), de Maasvlakte (Janse, 2004), Maasvlakte 2 (Den Ouden *et al.*, 2013; Kuitens *et al.*, 2015), het strand van Hoek van Holland tot Monster (Langeveld *et al.*, 2016; Schouten, 2017), de Zandmotor bij Ter Heijde (Mol & Langeveld, 2018; Langeveld & Mol, 2021) en Katwijk (De Ruijter, 2020). Noordelijker worden vindplaatsen schaarser. Er is een exemplaar van het strand van Zandvoort bekend (De Ruijter, 2020); ook op Ameland komen ze zeer zelden voor (De Bruyne & Bandini, 2013). Er is ook een exemplaar gevonden op een schelpenpad (het Lieuwe Trientjepad) op Schiermonnikoog (De Boer, 2009); dit is geen strandvondst, maar hier wel vermeldenswaard. De schelpen gebruikt voor dit pad zijn namelijk opgevoerd in de wadgeulen tussen Vlieland en Terschelling (e-mail Th. de Boer, Schelpenmuseum Paal 14, Schiermonnikoog, 28-1-2021). Wij verzamelden nieuwe gegevens over niet-Zeeuwse strandvondsten van tanden van de witte haai en delen die hier.

Materiaal en methoden

Om een overzicht van niet-Zeeuwse strandvondsten van tanden van *Carcharodon carcharias* te verkrijgen werd een selectie van 41 verzamelaars per e-mail benaderd met de vraag waar en hoeveel exemplaren ze gevonden hadden tot en met 31 januari 2021 en de vraag om foto's van dit materiaal. Deze burgerwetenschappers (citizen scientists) zijn vooral actief op de Zandmotor bij Ter Heijde en de stranden van Maasvlakte 2 en Hoek van Holland, maar ook wel elders langs de kust. Sommige van de benaderde verzamelaars tipten de auteurs over andere verzamelaars die ook exemplaren in hun collectie hebben; vaak werden die verzamelaars vervolgens ook benaderd. Ook werd de website natuurtijdschriften.nl doorzocht voor literatuurmeldingen en werd geselecteerde niet-gedigitaliseerde literatuur en het Centraal Systeem van de Strandwerkgemeenschap geraadpleegd. De collecties van Naturalis Biodiversity Center (Leiden), Natuurhistorisch Museum Rotterdam (Rotterdam), Oertijdmuseum (Boxtel), Ecomare (De Koog, Texel), Natuurcentrum Ameland (Nes, Ameland) en Schelpenmuseum Paal 14 (Schiermonnikoog) werden geraadpleegd. Wij zijn ons ervan bewust dat we ook materiaal gemist hebben, maar het ontstane overzicht is naar onze mening compleet genoeg om te delen en nader te beschouwen. De gebruikte morfologische terminologie is naar Bor (2013).

Om de mechanische slijtage aan de tanden zo objectief mogelijk te kunnen beoordelen, werden tafonomische klassen gedefinieerd. Bij het opstellen van deze tafonomische klassen werd gekeken naar een combinatie van kenmerken, omdat bijvoorbeeld slijtage aan de kartels van de snijranden ook ontstaan kan zijn tijdens het foerageren en de wortels afgerond kunnen zijn door bioerosie van destructieve microben (Underwood *et al.*, 1999; Irmis & Elliott,

2006; Boessenecker *et al.*, 2014). De geïnventariseerde tanden werden voornamelijk aan de hand van de verzamelde foto's zoveel als mogelijk ingedeeld in vier tafonomische klassen, die als volgt zijn gedefinieerd (fig. 3):

- 1) Niet gesleten
 - De individuele kartels van de snijrand zijn duidelijk driehoekig.
 - Het oppervlak van de wortel is glad, de onderliggende sponsachtige structuur is niet zichtbaar.
 - De hals, een smalle groeve zonder emailachtige laag op de grens tussen kroon en wortel, is goed herkenbaar.
 - Een eventuele voedingsgroeve en centrale foramina zijn goed herkenbaar.
- 2) Licht gesleten
 - De individuele kartels van de snijrand zijn duidelijk driehoekig.
 - Het oppervlak van de wortel is licht gesleten, waardoor de onderliggende sponsachtige structuur zichtbaar is.
 - Hals, voedingsgroeve en centrale foramina zijn moeilijker herkenbaar.
- 3) Matig gesleten
 - De individuele kartels van de snijrand zijn minder driehoekig.
 - Het email van de tandkroon is aan de basis afgesleten.
 - De worteltakken zijn duidelijk afgerond, maar nog goed te onderscheiden; ze reiken nog steeds voorbij het midden van de wortel.
 - De hals, voedingsgroeve en centrale foramina zijn vrijwel verdwenen.
 - De kroon en wortel zijn donker gekleurd en vertonen sporen van polijsting.
- 4) Sterk gesleten
 - De karteling van de snijranden is sterk gesleten, de driehoekige vorm van de kartels is grotendeels verdwenen.
 - Het email van de tandkroon is aan de basis afgesleten.
 - De wortel is sterk afgerond; de worteltakken zijn verdwenen, waardoor de wortel in het midden het hoogst is.
 - Hals, voedingsgroeve en centrale foramina zijn verdwenen.
 - De kroon en wortel zijn donker gekleurd en vertonen sporen van polijsting.

Om de niet-Zeeuwse tanden van *Carcharodon carcharias* beter te duiden werd Zeeuws materiaal in de collecties van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam en een van ons (LK) bestudeerd en werden foto's van Zeeuws materiaal in de de collecties van het Oertijdmuseum en Michiel Bil bestudeerd. Dit materiaal werd verzameld op de stranden van de Zwarte Polder/Nieuwvliet-Bad (coördinaten ca. 51.39, 3.44), Ritthem (ca. 51.45, 3.65), de Kaloot (ca. 51.44, 3.70), Dishoek (ca. 51.47, 3.52) en het werd opgebaggerd uit de Westerschelde (ca. 51.38, 3.81). Voor het Natuurhistorisch Museum Rotterdam werd in 2019 een aan-

tal ^{14}C -dateringen uitgevoerd in het Centrum voor isotopenonderzoek van de Rijksuniversiteit Groningen, waaronder aan een tandkroon van *Carcharodon carcharias*. Deze tandkroon was afkomstig van de Zandmotor uit de collectie van een van ons (SS). Collageen werd geïsoleerd uit het dentine volgens Dee *et al.* (2020) (e-mail S.W.L. Palstra, Rijksuniversiteit Groningen, Centrum voor isotopenonderzoek, 9-8-2021).

Chi-kwadraattoetsen (Chi^2) om de aangetroffen frequentie van onder- versus bovenkaakstanden te onderzoeken (Holmes *et al.*, 2011) werden gedaan met PAST 4.04 (Hammer *et al.*, 2001) waarbij de verwachte waarden per kaak berekend werden op basis van het gemiddelde aantal tandposities per kaak (bovenkaak: 26, onderkaak: 23) gedeeld door het gemiddelde totaal aantal posities ($26 + 23 = 49$) maal het totaal aantal getelde tanden in een collectie.

Shimada (2003) onderzocht het verband tussen de kroonhoogte van een tand van een bepaalde tandpositie en de totale lengte van de witte haai waartoe die tand behoort en ontwikkelde regressieformules die bij fossiele tanden kunnen worden gebruikt om een indicatie van de totale lengte te berekenen voor de haai waarvan de tand afkomstig is. Wij pasten Shimada (2003: table 1) toe op 49 tanden van uiteenlopende grootte waarvan we de tandpositie met redelijke zekerheid konden bepalen. Metingen werden gedaan vanaf de foto's met schaal aanduiding met GNU Image Manipulation Program 2.10.8 (gimp.org) en MB-Ruler 5.4 (markus-bader.de/MB-Ruler). De relatie tussen de afmetingen van de tand en de totale lengte van de witte haai is echter geen mooie rechte lijn: de spreiding van waarden is best groot (zie de tabellen in Hubbell (1996) en de gegevens in Shimada (2003: appendix 1)). Dat drukt zich in Shimada (2003) uit in vrij grote standaardfouten bij de formules. Wij geven de resultaten uit de formules weer plus en min eenmaal die standaardfout; daarmee is de kans dat de werkelijke lengte van de haai binnen de zo ontstane grootte spreiding ligt 67%. Daarnaast is er een behoorlijke mate van onzekerheid bij de bepaling van de tandpositie van fossiele tanden (zeker bij laterale tanden), omdat enerzijds de morfologische variatie best groot is (zie de foto's in o.a. Hubbell (1996)) en anderzijds de tanden genoeg perfect bewaard moeten zijn om de subtiele verschillen in symmetrie, hellingshoek en vooral wortelvorm te kunnen zien die nodig zijn voor een nauwkeurige bepaling van de tandpositie. Daar waar we geen onderscheid konden maken tussen UA1/UA2 en LA1/LA2 pasten we de formules voor beide posities toe en geven beide uitkomsten, een gemiddelde en de gezamenlijke totale spreiding.



Fig. 4. Locaties van strandvondsten van fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) buiten Zeeland (zie tabel 1 voor coördinaten). Kaart: OpenStreetMap-auteurs (CC BY-SA 2.0).

Tabel 1: Overzicht van niet-Zeeuwse fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) op basis van (privé-)collecties en de literatuur. De coördinaten geven de vindplaats bij benadering aan. X geeft aan dat het aantal exemplaren niet vermeld is in de bron. A NMR997900001241; B NMR997900161309; C NMR997900172994; D NMR997900001808.

Gebruikte afkortingen

AO: Arthur Oosterbaan

BL: Bram Langeveld

df: statistische vrijheidsgraden (degrees of freedom)

LA: anterieure tand uit de onderkaak (lower anterior)

LK: Lex Kattenwinkel

LL: laterale tand uit de onderkaak (lower lateral)

p: p-waarde; de statistische kans dat de observatie op toeval berust

SS: Sander Schouten

UA: anterieure tand uit de bovenkaak (upper anterior)

UL: laterale tand uit de bovenkaak (upper lateral)

Resultaten

VINDPLAATSEN EN AANTALLEN

Het totaaloverzicht van niet-Zeeuwse strandvondsten van tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* telt ten minste 491 tanden van 13 vindplaatsen op basis van 38 collecties (waarvan 36 privécollecties) en 7 andere bronnen (tabel 1; fig. 4 en 5). Het Noordzeestrand van Texel ter hoogte van De Koog kunnen we nu ook aanmerken als vindplaats dankzij de vondst die de aanleiding van dit artikel vormde. Ook Noordwijk (Zuid-Holland) is een nieuwe locatie. De Zandmotor is de rijkste vindplaats met 385 exemplaren (fig. 6), maar door onze selectie van verzamelaars is het ook de meest bezochte vindplaats. De collectie van Henk Mulder werd tot en met 31 januari 2021 in circa 3500 uur zoeken op de Zandmotor bij elkaar gebracht (geëxtrapoleerd van Langeveld & Liscaljet (2019)) en bevat 33 exemplaren. Dit komt dus neer op circa 100 uur zoeken per exemplaar en geeft een grove indicatie van de zeldzaamheid op de Zandmotor; tanden van *Carcharodon carcharias* zijn in deze collectie zelfs algemener dan kiezen van de wolharige mammoet *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (vergelijk het aantal vondsten in Langeveld & Liscaljet (2019)), terwijl de Zandmotor bij uitstek bekend staat als vindplaats van laat-pleistocene zoogdierresten (Van der Valk *et al.*, 2011) en juist niet als vindplaats van haaiantanden. Maasvlakte 2 komt met 71 vondsten op de tweede plaats. Wij kunnen de zeldzaamheid daar niet op eenzelfde wijze kwantificeren, maar gegeven de intensieve bemonstering van deze vindplaats door veel verzamelaars lijken tanden van *C. carcharias* daar toch wat zeldzamer te zijn dan op de Zandmotor. Den Ouden *et al.* (2013) bemonsterden het strand van Maasvlakte 2 met een Mega Beach Cleaner: een automatische zeef die achter een tractor wordt voortgetrokken. In totaal werden 9 vakken van elk 200 meter lengte bemonsterd over een breedte van 210 cm tot een diepte van 15 cm over een maaswijdte van 1,5 cm; er werd dus 567 m³ sediment gezeefd. Het residu leverde een met zekerheid gedetermineerde tand van *Carcharodon carcharias* op en een exemplaar dat als cf. *C. carcharias* werd gedetermineerd (Den Ouden *et al.*, 2013). Ten slotte wordt *C. carcharias* tamelijk regelmatig aangetroffen op het strand van Hoek van Holland tot Monster, inclusief 's-Gravenzande, terwijl vondsten van de stranden van Ouddorp, Rockanje en de (oude/eerste) Maasvlakte zeer schaars zijn.

Van stranden ten noorden van de Zandmotor inventariseerden wij slechts minimaal acht exemplaren (niet alle literatuurbronnen geven exacte aantallen), die werden aangetroffen op de stranden van Katwijk, Noordwijk, Zandvoort, De Koog (Texel), Ameland en in materiaal uit een wadgeul tussen Vlieland en Terschelling. Hoewel de stranden ten noorden van de Zandmotor (door onze selectie van en überhaupt) door fossielenverzamelaars minder intensief bemonsterd worden, is toch duidelijk dat tanden van *Carcharodon carcharias* daar werkelijk aanzienlijk zeldzamer zijn. Zo bevat de collectie van Ellen van der Niet maar één exemplaar van het strand van Noordwijk, terwijl zij sinds 2003 tweemaal per week nauwkeurig zoekt op het strand van Katwijk, Noordwijk of Langevelderslag (e-mail Ellen van der Niet, 23-2-2021). In de collectie van Johan Passchier, die ook al lang regelmatig op het Noordwijkse strand zoekt (Passchier, 2002), ontbreekt de soort (e-mail Johan Passchier, 12-1-2021). In de collectie van Arie Twigt, die met name in 2020 zeer intensief zocht op het strand van Katwijk, bevindt zich één exemplaar. In de vrij omvangrijke collectie van Lodewijk Reehorst van het strand van IJmuiden (Reehorst, 2017, 2019) ontbreekt de soort (e-mail Lodewijk Reehorst, 9-10-2021). De vondst van Texel verraste ons, terwijl een van ons (AO) al ruim 30 jaar tientallen bijzondere strandvondsten per jaar van het eiland onder ogen krijgt bij Ecomare. Johan Krol (Natuurcentrum Ameland - Amelander Musea) zag in ruim drie decennia veel bijzondere strandvondsten van Ameland, waaronder slechts drie tanden van de witte haai; twee Amelander tanden bevinden zich in de collectie van het Natuurcentrum Ameland en werden waarschijnlijk zo'n 15 tot 20 jaar geleden nabij paal 14 op Ameland verzameld (e-mail Johan Krol, Natuurcentrum Ameland - Amelander Musea, 27-1-2021).

Sinds 1990 wordt de Nederlandse kustlijn waar nodig structureel met zandsuppleties (vooroever- en strandsuppleties) aangevuld om erosie te compenseren en landverlies te voorkomen (Kustnota, 1990). Daarvoor wordt over het algemeen sediment gebruikt dat door sleephopperzuigers dichtbij de plaats waar het nodig is gewonnen wordt. Dit gebeurt meestal niet ver zeewaarts van de doorgaande NAP -20 meter dieptelijn tot zo'n twee meter onder de originele zeebodem (Ministerie van Infrastructuur en Milieu & Ministerie van Economische Zaken, 2015). Het is waarschijnlijk dat de meeste niet-Zeeuwse tanden van *Carcharodon carcharias* niet op natuurlijke wijze zijn aangespoeld, maar dankzij deze suppleties op het strand terecht zijn gekomen (Janse, 2005b). De grootste concentraties (de Zandmotor en Maasvlakte 2) vallen immers samen met de grootste suppleties (Langeveld, 2013; Kuitema *et al.*, 2015).

MORFOLOGIE

Tanden van recente witte haaien vertonen aanzienlijke variaties in hun morfologie, zowel binnen een enkel individu als tussen juveniele en volwassen exemplaren (zie bijvoor-



Fig. 5. Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) van 12 niet-Zeeuwse vindplaatsen; linguaal aanzicht: **A.** strand Ouddorp, collectie Natuurhistorisch Museum Rotterdam NMR997900001241; **B.** strand Rockanje, collectie Wim van den Broek 3211-1575; **C.** strand Maasvlakte, NMR997900161309; **D.** strand Maasvlakte 2, collectie en foto Mirjam Kruizinga; **E.** strand Hoek van Holland, collectie en foto Sander Schouten; **F.** strand 's-Gravenzande, NMR997900172994, foto Hans Langeveld; **G.** Zandmotor, collectie en foto Hans en Karin Verhulsdonck; **H.** strand Katwijk, collectie Arie Twigt; **I.** strand Noordwijk, collectie en foto Ellen van der Niet; **J.** strand Zandvoort, collectie en foto Wim Kruiswijk; **K.** uit schelpen afkomstig uit een wadgeul tussen Vlieland en Terschelling, foto Thijs de Boer; **L.** Noordzeestrand Ameland bij paal 14, collectie Natuurcentrum Ameland, foto Johan Krol. Zie figuur 1 voor het exemplaar van het Noordzeestrand van Texel.

beeld Hubbell (1996)). Deze variatie zien we ook terug in het materiaal dat op de Nederlandse stranden wordt gevonden (fig. 5, 6 en 7). Anterieure bovenkaakstanden hebben een brede en bijna symmetrische driehoekige kroon. De laterale bovenkaakstanden zijn gekenmerkt door een distale helling. De labiale zijde van de tandkroon is vlak, de linguale zijde licht convex. De snijranden zijn recht tot licht concaaf of licht convex en lopen door van de apex tot aan de kroonbasis. De snijranden zijn grof gekarteld, maar de ruimte tussen de afzonderlijke kartels is onregelmatig verdeeld. De emailachtige laag van de tandkroon is

glad, maar bij grotere tanden kunnen aan de basis van de labiale zijde diepe plooiën voorkomen. De worteltakken zijn niet goed gescheiden met vaak afgeronde worteluiteinden. De basale rand van de wortel is licht gewelfd. De labiale zijde van de wortel is vlak, de linguale zijde convex met een moeilijk herkenbaar centraal foramen of voedingsgroeve. De tanden uit de onderkaak kunnen worden onderscheiden van die uit de bovenkaak door hun smallere en dikkere, rechtopstaande kroon, de in linguaal of labiaal aanzicht meer concave snijranden en beter gescheiden worteltakken. In het strandmateriaal komen boven-



Fig 6. Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758); linguaal aanzicht: 22 exemplaren verzameld op de Zandmotor bij Ter Heijde in 2016. Schaal in cm. Collectie en foto Willy van Wingerden.

kaakstanden opvallend en statistisch significant meer voor dan onderkaakstanden: van 94 tanden van de Zandmotor in de collectie van Willy van Wingerden (een tand was te beschadigd om aan de boven- of onderkaak toe te wijzen) konden er slechts 15 (16%) als onderkaakse positie worden herkend (Chi^2 35,934, df 1, $p < 0,001$); in de collectie Ivan van Marrewijk konden wij 14 van de 50 tanden (28%) toeschrijven aan de onderkaak (Chi^2 6,5217, df 1, $p < 0,05$). Er zijn geen ernstig misvormde (pathologische) tanden aangetroffen.

Het aantal tanden met een hoogte van 50 mm of meer is op één hand te tellen. De grootste complete tand die wij gezien hebben bevindt zich in de collectie van Ron Nederpelt. Het betreft een eerste of tweede bovenkaakstand tand (UA1-2) met een hoogte van 58 mm (fig. 7A). De collectie van Greg Harkema bevat een UA1-2 met een hoogte van 52 mm en in de collectie van Willy van Wingerden bevindt zich nog een UA1-2 met een hoogte van 50 mm (fig. 6: linksboven). Een fragment van waarschijnlijk een UA1-2 van Maasvlakte 2 in de collectie van Cè-

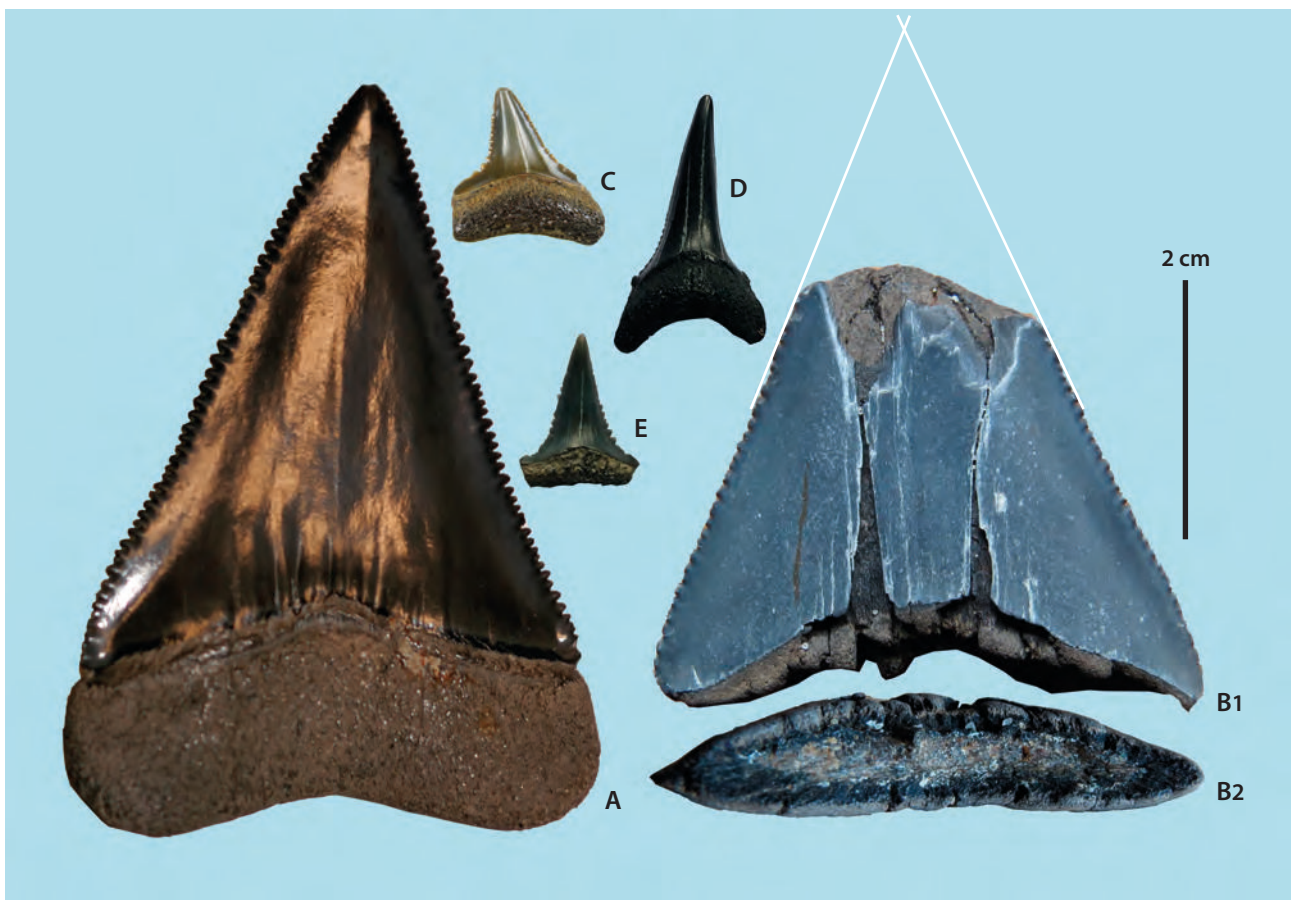


Fig. 7. Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) van de Zandmotor bij Ter Heijde (A, C t/m E) en Maaslakte 2 (B). **A.** het grootste complete exemplaar van de Nederlandse kust buiten Zeeland: eerste of tweede bovenkaakstand (UA1-2), hoogte 58 mm, labiaal aanzicht, collectie en foto Ron Nederpelt; **B.** fragment van een groot exemplaar (waarschijnlijk UA1-2) en reconstructie (witte lijnen), kroonbreedte minimaal 43 mm, linguaal (B1) en basaal aanzicht (B2), collectie en foto's Cédric Heins; **C.** een van de kleinste exemplaren: laterale onderkaakstand (mogelijk LL6), hoogte 10 mm, linguaal aanzicht, collectie Jerry Streutker; **D.** kleine onderkaakse voortand (LA1) met rudimentaire bijspitsen, linguaal aanzicht, collectie en foto Mark Zondag; **E.** kleine onderkaakse tand met rudimentaire bijspitsen, linguaal aanzicht, collectie en foto Mark Zondag.

dric Heins (fig. 7B) meet maar liefst ten minste 43 mm in kroonbreedte. De afgeplatte kroon van dat exemplaar (fig. 7B2) laat geen ruimte voor twijfel over de determinatie als *C. carcharias*. Een ruwe reconstructie van dit exemplaar naar Adnet *et al.* (2010), door twee lijnen parallel aan de zijden van de kroon te trekken en die te laten kruisen (fig. 7B1), levert een kroonhoogte van ten minste 52 mm op. De kleinste tanden die we hebben gezien zijn laterale tanden met een hoogte van ongeveer 1 cm. Een laterale onderkaakstand (mogelijk een LL6) in de collectie van Jerry Streutker heeft een hoogte van slechts 10 mm (fig. 7C). Weinig groter is een laterale bovenkaakstand (mogelijk een UL4) in de collectie van Ivan van Marrewijk met een hoogte van 11 mm. In de collectie van Mark Zondag is een kleine onderkaakse voortand (LA1) aanwezig met een hoogte van 20 mm met rudimentaire bijspitsen (fig. 7D). Een ander klein onderkaakstandje (fig. 7E; kroonhoogte 11 mm) in deze collectie heeft ook bijspitsen. Dit fenomeen wordt vaak gezien bij juveniele witte haaien (Hubbell, 1996).

In het gebit van een witte haai zijn de eerste en tweede bovenkaakstand het grootst (Hubbell, 1996). Het is dan ook niet verwonderlijk dat de grootste gevonden tanden tot deze kaakposities behoren. Tabel 2 geeft aan de hand van Shimada (2003) een indicatie van de lengte van de witte haaien die de Noordzee ooit bevolkten op basis van de kroonhoogte van de aangetroffen fossiele tanden. De grootste UA1-2 met een hoogte van 58 mm (kroonhoogte 46 mm) is afkomstig van een witte haai met een totale lengte van ongeveer 535/555 cm (spreiding 511 tot 577 cm). De laterale onderkaakstand (mogelijk een LL6) met de geringe kroonhoogte van 7 mm wijst toch op een haai van maar liefst circa 561 cm (spreiding 486 tot 637 cm). Een van de kleinste aangetroffen tanden wijst dus op een van de grootste aangetroffen haaien. Het opvallend grote fragment in de collectie van Cédric Heins met een gereconstrueerde kroonhoogte van ten minste 52 mm zou, aangenomen dat het een UA1-2 betreft, afkomstig zijn van een haai van maar liefst ten minste 604/627 cm (spreiding 580 tot 649 cm). Deze getallen geven een goede indicatie van de

TABEL 2

Collectie	Positie	Kroonhoogte (mm)	Totale lengte (cm)	Totale lengte (cm) spreiding
Ivan van Marrewijk	cf. UL4	8	147	112 tot 181
Ivan van Marrewijk	LA1-2	16	210/230	159 tot 269
Greg Harkema	UA1-2	16	190/191	166 tot 214
Peter en Ingrid de Bruijn DB2898	LA1-2	17	224/245	173 tot 284
Mark Zondag	LA1	15	215	177 tot 254
Peter en Ingrid de Bruijn DB3181	LA1-2	18	237/260	186 tot 299
Willy van Wingerden	UA1-2	23	270/276	246 tot 298
Hans en Karin Verhulsdonck	UA1	24	282	258 tot 306
Dick Duineveld, Willy van Wingerden	UA1-2	24	282/288	258 tot 310
Rick van Bragt	LA1	21	305	266 tot 343
Willy van Wingerden	LA1-2	24	319/349	268 tot 388
Greg Harkema, Willy van Wingerden	UA1-2	25	293/300	269 tot 322
Mark Zondag, Willy van Wingerden	UA1-2	26	305/313	281 tot 335
Ivan van Marrewijk	UA1-2	27	316/325	292 tot 347
Hans en Karin Verhulsdonck	UA1	28	328	304 tot 352
Patrick Ouwehand, Willy van Wingerden	UA1-2	28	328/337	304 tot 359
Ivan van Marrewijk	LA1-2	27	359/394	308 tot 433
Willy van Wingerden	UA3	21	350	311 tot 389
Dick Duineveld, Greg Harkema, Heleen Zwennes, Mark Zondag, Willy van Wingerden (2 ex.)	UA1-2	29	339/349	315 tot 371
Patrick Ouwehand, Willy van Wingerden	UA1-2	30	351/361	327 tot 383
Hans en Karin Verhulsdonck	UA2	30	361	339 tot 383
Willy van Wingerden	UA1-2	32	374/385	350 tot 407
Patrick Ouwehand, Peter en Ingrid de Bruijn DB2328, Willy van Wingerden	UA1-2	33	385/397	361 tot 419
Hans en Karin Verhulsdonck	UA1	34	397	373 tot 421
Mirjam Kruizinga, Rick van Bragt, Willy van Wingerden (2 ex.)	UA1-2	34	397/409	373 tot 431
Willy van Wingerden	UA1-2	35	409/421	385 tot 443
Rick van Bragt	UA1-2	36	420/434	396 tot 456
Dick Duineveld	LA1	31	454	415 tot 492
Willy van Wingerden	UA1-2	38	443/458	419 tot 480
Greg Harkema, Hans en Karin Verhulsdonck	UA1-2	40	466/482	442 tot 504
Arie Twigt	LA1-2	40	536/588	485 tot 627
Jerry Streutker	cf. LL6	7	561	486 tot 637
Ron Nederpelt	UA1-2	46	535/555	511 tot 577

TABEL 3

Vindplaats	Kaloot	Dishoek	Oudorp	Rockanje	Maasvlakte	Maasvlakte 2	Hoek van Holland	's-Gravenzande	Zandmotor	Katwijk	Noordwijk	Zandvoort	Vlieland en Terschelling	wadgeul tussen Vlieland en Terschelling	Ameland	Totaal niet-Zeeuws
Totaal	44	15	2	3	2	71	13	6	385	2	1	1	1	1	2	490
Klasse 1) Niet gesleten						3		1	3							7
Klasse 2) Licht gesleten	4	4	1			12	3	1	47							64
Klasse 3) Matig gesleten	14	10		3		38	7	3	180	2	1	1	1	1	2	239
Klasse 4) Sterk gesleten	25				2	12	1		31							46
Klasse niet toe te wijzen	1	1	1			6	2	1	124							134

grootste witte haaien waarvan we de tanden fossiel aantreffen. De kleinste UA1-2 heeft een kroonhoogte van 16 mm; dat wijst op een witte haai van 190/191 cm (spreiding 166 tot 214 cm). De kleinste LA1-2 met kroonhoogte 16 mm wijst op een witte haai met een totale lengte van 210/230 cm (spreiding 159 tot 269 cm). De LA1 (met rudimentaire bijspitsen) met kroonhoogte 15 mm wijst op een witte haai met een totale lengte van rond de 215 cm (spreiding 177 tot 254 cm) en de laterale bovenkaakstand (mogelijk een UL4) met kroonhoogte 8 mm wijst op een totale lengte van circa 147 cm (spreiding 112 tot 181 cm). Deze getallen geven een goede indicatie van de kleinste witte haaien waarvan we de tanden fossiel aantreffen.

CONSERVERING

De conservering van de niet-Zeeuwse tanden van de witte haai valt over het algemeen in tafonomische klasse 3) Matig gesleten, hoewel exemplaren van alle tafonomische klassen voorkomen (tabel 3). De kleur van de kroon is overheersend donker: zwart, grijs en wat donkergroen. De wortel is overwegend zwart van kleur. Twee exemplaren in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam hebben een duidelijk afwijkende kleur. Het gaat om een tand van het strand van 's-Gravenzande en een exemplaar van het strand van Ouddorp. Deze worden hieronder besproken.

Bert van der Valk verzamelde op 20 september 2012 op een toen nog onbegroeid stuk opgespoten duin aan het strand van 's-Gravenzande, dus afkomstig van maximaal vier meter onder de zeebodem uit zandwinplaats Vak E (Langeveld, 2013; formeel zandwinvak P18F (Niekus *et al.*, 2021)) in het Eurogeulgebied (Mol *et al.*, 2006), een tand van *Carcharodon carcharias*. De tand is opgenomen in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam onder nummer NMR997900172994. Het exemplaar (fig. 5F) meet 46 mm in hoogte, is goed bewaard gebleven en valt in tafonomische klasse 1) Niet gesleten. Aan de top van de kroon is een scherp email afgebroken. De wortel vertoont wat barstjes en er ontbreekt een klein stukje aan de linguale zijde. De karteling op de kroon oogt scherp. De sponsachtige onderliggende structuur van de wortel begint net zichtbaar te worden. De kleur wijkt af van de typische donkere kleuren: de kroon is namelijk oranje-wit met her en der een wat donkere zweem en de wortel is vuilwit van kleur. De beschadiging aan de top toont een bijna witte kern van de tand. Doordat deze tand op een kaal stuk duin verzameld werd dat in 2009 werd opgespoten, is het stuk maximaal drie jaar door de zon gebleekt. Zelfs rekening houdende met dit feit, lijkt het bijzonder onwaarschijnlijk

dat deze tand ooit donker gekleurd was, zoals gebruikelijk voor tanden van *Carcharodon carcharias* van deze vindplaats en bovendien is er geen noemenswaardig kleurverschil tussen de beide zijden, iets wat wel verwacht mag worden bij een door de zon gebleekt object dat plat in het zand lag. Het is veel waarschijnlijker dat deze tand nooit donker verkleurd is geweest en daarmee dus wezenlijk afwijkt van de andere vondsten. Invloed van de zon en andere elementen op de tand zouden echter wel goed de scheurtjes en schade aan de wortel kunnen verklaren. De schade aan de top van de kroon lijkt erg recent en is mogelijk door het opspuiten veroorzaakt.

Een exemplaar dat op 9 juli 2008 door M.A. van der Meulen op het strand van Ouddorp werd verzameld, opgenomen in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam onder nummer NMR997900001241, heeft ook een afwijkende kleur (fig. 5A). Deze tand meet 42 mm in hoogte en heeft een gevlekte oranjebruine en donkergroenblauwe kroon en een egale oranjebruine wortel. Aan de top van de kroon en langs de snijranden is het email op diverse plekken afgebroken, waar een donkerdere binnenkant zichtbaar is; behalve aan de top, waar de kern van de tand oranjebruin is. De tand valt in tafonomische klasse 2) Licht gesleten. De kleur doet denken aan het exemplaar van dezelfde vindplaats genoemd door Kattenwinkel (2009).

¹⁴C-DATERING

Naar aanleiding van Schouten (2017) werd gepoogd een tandkroon van *Carcharodon carcharias* van de Zandmotor te ¹⁴C-dateren. De tand werd volledig opgebruikt voor de datering, maar het resultaat was helaas dat er niet voldoende collageen kon worden geïsoleerd en dus kon de datering niet plaatsvinden (brief S.W.L. Palstra, Rijksuniversiteit Groningen, Centrum voor isotopenonderzoek, 5-7-2019).

ZEEUWS MATERIAAL

Zeeuws materiaal werd bestudeerd aan de hand van foto's van vijf tanden van het strand de Zwarte Polder (Nieuwvliet) in de collectie van het Oertijdmuseum, foto's van twaalf tanden van het strand van Dishoek in de collectie van Michiel Bil en materiaal in de collectie van een van ons (LK), namelijk van de Kaloot (44 exemplaren) en de stranden van Nieuwvliet-Bad (3), Dishoek (3) en Ritthem (3) en materiaal in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam uit de Westerschelde (NMR997900001155 en NMR997900001161). Lex Kattenwinkel verzamelde in de loop van 25 jaar met gemiddeld circa 150 uur zoeken per jaar (totaal 3750 zoekuren) 47 tanden van *Carcha-*

Tabel 2: Reconstructie van de totale lengte (TL) in cm van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) voor 49 niet-Zeeuwse fossiele tanden aan de hand van Shimada (2003: table 1).

Tabel 3: Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) ingedeeld naar tafonomische klasse per vindplaats in Zeeland (Kaloot, Dishoek) en daarbuiten (de overige vindplaatsen).



Fig. 8. Fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758); linguaal aanzicht: 12 exemplaren verzameld op de Kaloot (Zeeland). Collectie en foto Lex Kattenwinkel.

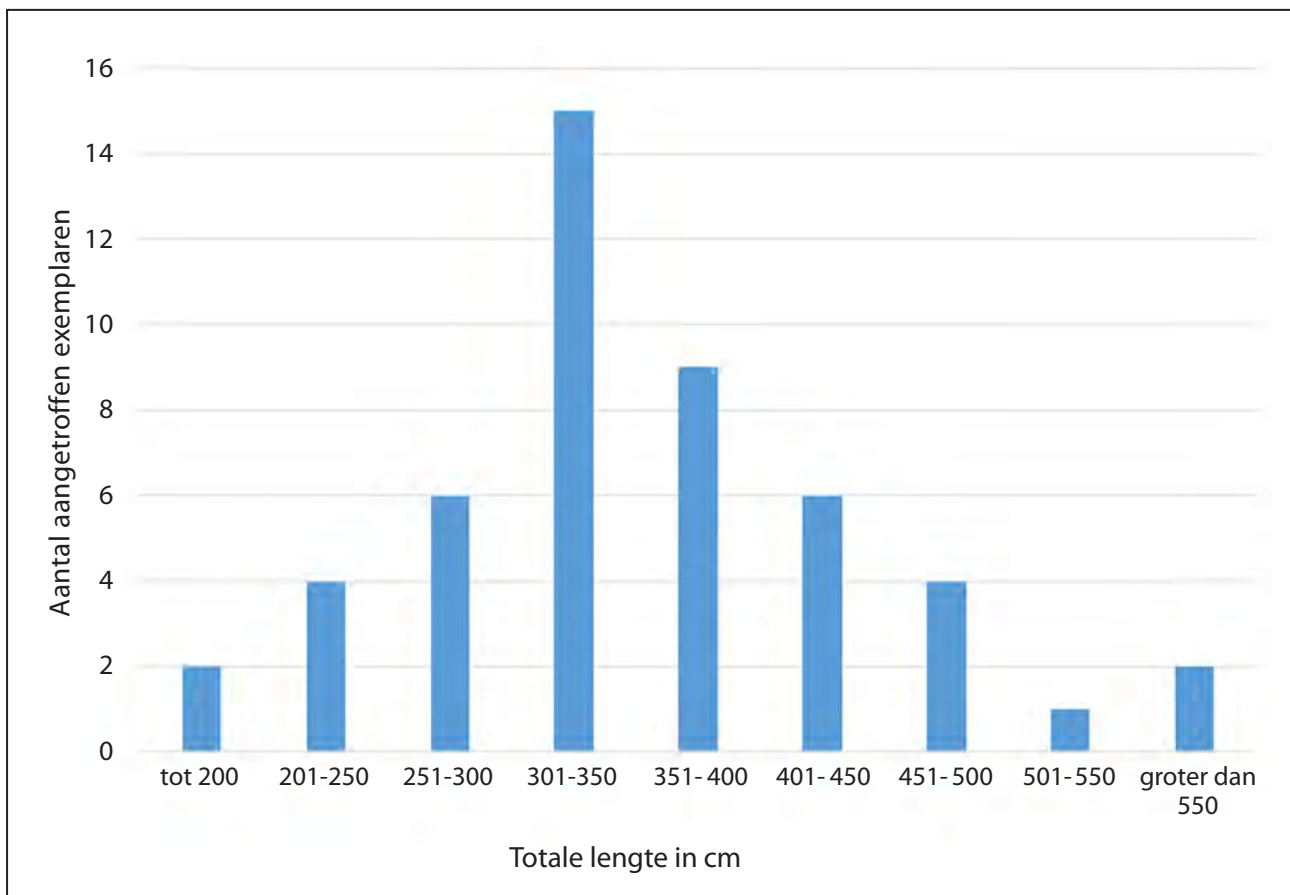
rodon carcharias op de Kaloot (drie ervan bevinden zich niet langer in zijn collectie). Dit komt neer op gemiddeld 80 uur per exemplaar. Daarbij moet worden aangetekend dat de vondstfrequentie tussen 1997 en 2010 hoger lag dan tussen 2010 en 2021; in die eerste periode schat hij de frequentie op één tand per circa 50 uur; in de tweede periode schat hij één tand per circa 150 uur. De bestudeerde foto's en exemplaren tonen aan dat het Zeeuws-Vlaamse materiaal en het materiaal van de Kaloot/uit de Westerschelde overwegend in tafonomische klasse 4) Sterk gesleten valt (tabel 3; fig. 8). De kronen zijn zwart, grijs en donkergroen van kleur; de wortels zijn overwegend zwart tot donkerbruin. Het materiaal van Dishoek wijkt af van het andere Zeeuwse materiaal. Dit gaat om relatief goed bewaard gebleven exemplaren die in tafonomische klasse 2) Licht gesleten en overwegend 3) Matig gesleten vallen (tabel 3).

Discussie

KARAKTERISERING VAN DE VONDSTEN

De gereconstrueerde totale lengte van de niet-Zeeuwse witte haaien op basis van de kroonhoogte van de fossiele tanden loopt uiteen van circa 147 tot circa 562 cm. Witte haaien hebben bij de geboorte een totale lengte van 1,20-1,50

Fig. 9. Reconstructie van de totale lengte van witte haaien *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) aan de hand van 49 niet-Zeeuwse fossiele tanden (gegevens in tabel 2).



meter, mannetjes worden volwassen bij een totale lengte van 3,60-4,00 meter en vrouwtjes bij een totale lengte van 4,50-5,00 meter (Ebert & Stehmann, 2013). Op de stranden worden dus tanden gevonden van zowel neonate en juveniele, als subadulte en volwassen witte haaien. In ons strandmateriaal overheerst de grootteklasse 301-350 cm (fig. 9); dat zijn dus subadulte haaien. Villafaña *et al.* (2020) bestudeerden fossiele tanden van de witte haai van drie pliocene vindplaatsen in Chili en Peru en reconstrueerden de totale lengte van de haaien per vindplaats; zij vonden opvallende verschillen tussen de vindplaatsen en concludeerden op basis van de grootteverspreiding en deze onderlinge verschillen dat een van de locaties een kraamkamer (shark nursery) was. Moderne kraamkamers voor haaien worden gekenmerkt door het relatief algemeen voorkomen van jonge en pasgeboren dieren ten opzichte van andere locaties, het terugkeren naar en verblijven van jonge haaien in het gebied over meerdere jaren en het min of meer geografisch afgesloten karakter waardoor er bescherming is van roofdieren terwijl er wel een ruim voedselaanbod voor de jonge haaien is (Villafaña *et al.*, 2020). De grootteverspreiding die we aantreffen in het strandmateriaal vormt geen bewijs dat de Noordzee in het verleden zo'n kraamkamerfunctie had voor de witte haai en bovendien is de niet-gestandaardiseerde wijze van verzamelen ongeschikt om dit met deze methode aan te tonen. De aanwezigheid van enkele tanden met gereconstrueerde lengten die vallen in de spreiding van de lengte van neonate dieren is op zijn minst wel een indicatie dat er mogelijk ooit witte haaien geboren werden in de Noordzee of vroeg in hun leven daarheen migreerden. Het aantal tanden maakt duidelijk dat de witte haai in het geologische verleden in ieder geval niet uiterst zeldzaam was in de Noordzee.

In het strandmateriaal komen bovenkaakstanden opvallend en statistisch significant meer voor dan onderkaakstanden. Gegevens over de snelheid waarmee recente *Carcharodon carcharias* tanden wisselt en of die snelheid afhankelijk is van de tandpositie zijn ons niet bekend. Dat is ook lastig te bepalen voor een soort die niet in gevangenschap is te houden. Bij sommige andere haaiensoorten is de snelheid van tandwisseling (maar niet per tandpositie of kaak) wel onderzocht: dit blijkt afhankelijk van onder andere de soort, watertemperatuur en het voedselaanbod en mogelijk van de individuele leeftijd van de haai en loopt uiteen van 8 tot 70 dagen (Luer *et al.*, 1990; Berkovitz & Shellen, 2017). Ook bij exemplaren van de zandtiigerhaai *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 (net als *C. carcharias* onderdeel van de orde Lamniformes) die in aquaria werden gehouden is wel gekeken naar de snelheid waarmee tanden verloren werden, maar helaas niet naar de uitval van tanden per tandpositie (Overstrom, 1991; Correia, 1999). Correia (1999) verzamelde alle tanden van *C. taurus* die in de loop van zes maanden gewisseld werden en stelde vast dat de frequentie waarin tanden van een bepaalde grootte werden aangetroffen overeenkomt met de frequentie waarin tanden van die grootte in het gebit van deze soort voorko-

men; dat zou kunnen betekenen dat de snelheid van wisselen gelijk is op alle posities.

In de paleontologische literatuur is vaker melding gemaakt van een overschot aan bovenkaakse tanden bij lamniforme soorten. Van den Bosch (1971) vermeldt voor *Odontaspis acutissima* (Agassiz, 1843) (nu gezien als synoniem van *Carcharias taurus*) uit het Rupelien van Lintorf (Duitsland) een klein overschot aan bovenkaakstanden ten opzichte van onderkaakstanden en een groot overschot aan voortanden ten opzichte van zijtanden. De Ceuster (1976) komt tot een vergelijkbare conclusie voor tanden van *Isurus hastalis* (Agassiz, 1843) (nu gezien als synoniem van *Carcharodon hastalis* (Agassiz, 1843) en *Carcharodon plicatilis* (Agassiz, 1843)) uit een post-Mioceen basisgrind van Rumst (België), waar de verhouding tussen bovenkaaks- en onderkaakstanden circa 3,5 : 1 is. Beide auteurs vermoeden dat dit een biologische oorzaak heeft en dat de voortanden sneller wisselen dan de zijtanden en de bovenkaakstanden sneller dan de onderkaakstanden. Villafaña *et al.* (2020) vonden 143 bovenkaakstanden (63%) tegen slechts 83 onderkaakstanden (37%) in hun pliocene materiaal van *Carcharodon carcharias* uit Chili en Peru; ook dat is een statistisch significant verschil (χ^2 4,8103, df 1, $p < 0,05$). Naast mogelijke biologische oorzaken spelen voor de strandvondsten vermoedelijk ook hydrodynamische aspecten en de wijze van verzamelen (sampling bias) een rol bij de dominantie van bovenkaakstanden. Zie ook Cadée & Wesselingh (2009) voor een overzicht van hydrodynamische effecten op de sortering van schelpen op het strand. Bovenkaakstanden zijn veel breder en platter waardoor ze een grotere speelbal zijn in de branding en eerder boven komen drijven op het strand dan onderkaakstanden. Daarnaast zullen de bovenkaakstanden door hun groter oppervlak ook eerder opvallen bij verzamelaars.

GEOLOGISCHE OUDERDOM

Er is al langer discussie over de ouderdom van de niet-Zeeuwse tanden van de witte haai (Schouten, 2017). De ^{14}C -datering die wij lieten uitvoeren leverde geen resultaat doordat er niet voldoende collageen kon worden geïsoleerd. Dit zegt niets over de ouderdom, maar meer iets over een matige bewaartoestand van het fossiel; collageen kan in tandemail immers ten minste ruim anderhalf miljoen jaar bewaard blijven (Cappellini *et al.*, 2019) en is zelfs geïsoleerd uit botmateriaal van *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 van circa 67 miljoen jaar oud en uit botmateriaal van *Lufengosaurus* van circa 195 miljoen jaar oud (Lee *et al.*, 2017; Boatman *et al.*, 2019).

Carcharodon carcharias is fossiel vanaf het vroeg Pliocen bekend (Ehret *et al.*, 2012). Uit een zandzuigput bij Balgoij (Noord-Brabant) is een tand met zekerheid bekend uit pliocene afzettingen (Formatie van Oosterhout) van circa 3 tot 4 miljoen jaar oud (Bor & Peters, 2015). Ook uit België is de soort bekend uit pliocene afzettingen; de soort komt zeldzaam voor in de Formatie van Kattendijk en in de Zanden

TABEL 4

Vindplaats	Kaloot	niet-Zeeuws materiaal
Klasse 1) Niet gesleten	0%	2%
Klasse 2) Licht gesleten	9%	18%
Klasse 3) Matig gesleten	33%	67%
Klasse 4) Sterk gesleten	58%	13%

Tabel 4: Procentuele vergelijking van de frequentie van tafonomische klassen van fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) die ingedeeld konden worden in een tafonomische klasse tussen Zeeuws materiaal van het strand van de Kaloot en niet-Zeeuws materiaal (Kaloot: 43; niet-Zeeuws: 356 exemplaren).

van Oorderen (Formatie van Lillo) en ook andere noordwest Europese vindplaatsen met een bekende stratigrafie zijn van pliocene ouderdom (Bor & Peters, 2015). Wereldwijd zijn er vooral pliocene vindplaatsen van *C. carcharias*; pleistocene vindplaatsen zijn in de minderheid: de Paleobiology Database bevat 31 pliocene voorkomens tegen 14 pleistocene voorkomens (Paleobiology Database, 2021). Voor de vondsten van de Zeeuwse stranden, waar talrijke pliocene mollusken worden gevonden, wordt over het algemeen een pliocene ouderdom aangenomen (Kattenwinkel, 2009). Janse (2004, 2005a) denkt bij het materiaal van de Maasvlakte en van Rockanje ook aan een pliocene ouderdom en vermoedt dat het gaat om verspoeld materiaal; dat geldt ook voor Den Ouden *et al.* (2013) over materiaal van Maasvlakte 2. Op basis van het bekende stratigrafisch voorkomen en de Zeeuwse vondsten ligt een pliocene ouderdom voor het materiaal van de niet-Zeeuwse stranden dus voor de hand. Echter, als gevolg van de lokale geologie, dat wil zeggen een dalende ondergrond in het Noordzeebekken, zijn fossielen die met zekerheid kunnen worden toegeschreven aan tijdvakken voor het Laat Pleistoceen zeer zeldzaam aan de Zuid-Hollandse kust en noordelijker nog zeldzamer (Leeuw, 2010; Moerdijk *et al.*, 2010; Cadée & Cadée, 2011; Oosterbaan & Mol, 2014) en betreft dat steeds omgewerkt, getransporteerd materiaal (Janse, 2013). Maasvlakte 2 is een uitzondering: deze vindplaats is opvallend rijk aan landzoogdiermateriaal uit het Vroeg/Midden Pleistoceen, als gevolg van de uitzonderlijk diepe zandwinning voor dit gebied (Mol & Langeveld, 2014). Pliocene of ouder (marin) materiaal is ook daar echter zeer zeldzaam (Janse, 2012). Dergelijke zeldzame oude omgewerkte fossielen die met name op de Zuid-Hollandse stranden worden aangetroffen betreffen vooral fossiele schelpen uit het Eoceen en Pliocene (Hordijk & Janse, 1987; Langeveld *et al.*, 2012; Raven, 2012; Langeveld, 2013) en zijn waarschijnlijk door de Oerschelde in het Laat Pleistoceen aangevoerd vanuit het zuiden (Slupik *et al.*, 2013). Het, zoals hier aangetoond, toch tamelijk talrijk voorkomen van tanden van *Carcharodon carcharias* past niet goed bij de zeldzaamheid van omgewerkt plioceen materiaal op deze stranden; bovendien is de soort ook zeldzaam in pliocene afzettingen van Nederland en België (Bor & Peters, 2015)

en op de Zeeuwse stranden (Kattenwinkel, 2016). De Kaloot, een typische Zeeuwse vindplaats van fossiele haai-tanden (Kattenwinkel, 2000) en klassieke locatie voor pliocene schelpen (Moerdijk *et al.*, 2010), levert één tand van *C. carcharias* per circa 50-80 uur verzamelen op; op de Zandmotor kost het vinden van een exemplaar gemiddeld circa 100 uur. De tanden zijn op de Zandmotor dus weinig zeldzamer, terwijl deze locatie is opgebouwd uit sediment van recente zandbanken en onderliggende laat-pleistocene estuariene Rijn-Maasafzettingen (Van der Valk *et al.*, 2011) dat tot zes meter onder de zeebodem voor de kust van Den Haag werd gewonnen (Langeveld, 2013) en waarin slechts sporadisch plioceen materiaal wordt gevonden (Langeveld *et al.*, 2012; Raven, 2012). Daarnaast concluderen wij dat de niet-Zeeuwse tanden van de witte haai over het algemeen in hun conservering (overwegend tafonomische klasse 3) Matig gesleten en kleur (overheersend donker verkleurde kronen: zwart, grijs en wat donkergroen) afwijken van het Zeeuwse materiaal. Het Zeeuwse materiaal valt overwegend in tafonomische klasse 4) Sterk gesleten (tabel 4) en met name de wortels zijn in het Zeeuwse materiaal vaak sterker afgesleten of zelfs volledig verdwenen; groene tinten komen aanzienlijk meer voor in de kronen (fig. 6 en 8). Het materiaal van het strand van Dishoek vormt echter een belangrijke uitzondering: dat Zeeuwse materiaal lijkt qua conservering juist sterker op het niet-Zeeuwse materiaal dan op het andere Zeeuwse materiaal (tabel 3). Dit materiaal werd overigens niet eerder gepubliceerd en verdient nadere bestudering. Opvallend is dat het strand van Dishoek is opgespoten met sediment van de Steenbanken (Wetsteyn, 2004; Cardol, 2019); op dit strand overheerst daardoor (laat-)pleistoceen en holoceen materiaal, terwijl plioceen en ouder materiaal aanzienlijk zeldzamer is (Rijken, 1996; Langeveld *et al.*, 2021). Wij concluderen dus dat beslist niet alle niet-Zeeuwse strandvondsten van *Carcharodon carcharias* tanden verklaard kunnen worden als omgewerkt en getransporteerd plioceen materiaal: de conservering is vaak beter dan het Zeeuwse materiaal en het voorkomen op met name de Zandmotor is nauwelijks zeldzamer dan in het Zeeuwse.

De ^{14}C -datering leverde helaas geen concrete data op, dus een onderbouwde uitspraak over de ouderdom kunnen we niet doen. Mogelijk brengen gegevens uit boringen, van andere Nederlandse vindplaatsen of geslaagde (^{14}C -)dateringen in de toekomst meer duidelijkheid. Wel kunnen we speculeren over de mogelijkheden. Uitbreiding vanuit het verspreidingsgebied in het zuiden (de Atlantische Oceaan of mogelijk uit de Middellandse Zee (Vicens & Gracia, 1999; Marsili, 2006, 2008; Leone *et al.*, 2020)) zodra de omstandigheden in de Noordzee (zeespiegel en temperatuur) in orde waren, lijkt geen probleem: witte haaien zijn actieve zwemmers die grote afstanden afleggen. Zo is er een migratie van 11.100 kilometer in 99 dagen bekend van een vrouwelijk exemplaar van 3,8 meter dat van Zuid-Afrika naar Australië zwom (en later weer terug naar Zuid-Afrika) (Bonfil *et al.*, 2005). In 2014 haalde een in Florida met een satelliet-

volgsysteem getagd 4,4 meter groot vrouwtje van de witte haai, genaamd Lydia, nog de kranten, omdat ze de Mid-Atlantische rug was overgestoken en richting Ierland zwom, maar circa 1200 kilometer voor de Ierse kust is omgekeerd (OCEARCH Shark Tracker: oearch.org/tracker/detail/lydia). En eerder dit jaar stond Nukumi in de belangstelling van de media; een in oktober 2020 in Nova Scotia gezenderd 5,2 meter groot vrouwtje dat begin april 2021 de Mid-Atlantische rug is overgestoken en richting de Canarische Eilanden zwom (laatste ping 11 april 2021) (oearch.org/tracker/detail/nukumi). Bovendien zijn er ook seizoenmigraties bekend, die correleren met de zeewateroppervlaktetemperatuur (Curtis *et al.*, 2014) en is de beperkte waterdiepte van het zuidelijk deel van de Noordzee van niet meer dan 40-50 meter (Bloomfield *et al.*, 2011) geen probleem; witte haaien komen in diepe oceanen voor, maar ook in ondiepe zeeën en kustnabij. De soort heeft een sterke voorkeur voor een zeewateroppervlaktetemperatuur tussen 14 en 23 °C (Weltz *et al.*, 2013; Curtis *et al.*, 2014). In de zuidelijke Noordzee is de watertemperatuur tegenwoordig van juli tot oktober 14 °C of hoger (Becker & Schulz, 2000; Reynolds *et al.*, 2002) en dus in theorie hoog genoeg voor *Carcharodon carcharias*. Gegeven dat feit en het huidige voedselaanbod van de Noordzee in de vorm van grote populaties van diverse soorten zeehonden en dolfijnen (Broekhuizen *et al.*, 2016) lijkt het vreemd dat de witte haai tegenwoordig niet als zomergast in de Noordzee voorkomt (Ingram, 2020). De zuidelijke verbinding tussen de Noordzee en de Atlantische Oceaan, via het Nauw van Calais, is echter een honderden kilometers lange, nauwe en ondiepe passage. De noordelijke verbinding langs de Orkney-eilanden is wel een open en diepe verbinding, maar de zeewateroppervlaktetemperatuur haalt daar momenteel in de zomer zelden 14 °C (Becker *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 2002). Voor witte haaien zijn beide passages van de Atlantische Oceaan naar de Noordzee tegenwoordig dus weinig aantrekkelijk. Daarnaast maakt het tegenwoordige intensieve gebruik van de zuidelijke Noordzee voor visserij, scheepvaart en andere doeleinden het gebied wellicht onaantrekkelijk voor de soort (Heessen & Ellis, 2009; Boldrocchi *et al.*, 2017; Rigby *et al.*, 2019). Compagno (2001) vermeldt voor het verspreidingsgebied weliswaar ‘mogelijk Engeland’, maar volgens Ebert & Stehmann (2013) zijn er in het noordoostelijke deel van de Atlantische Oceaan geen bevestigde waarnemingen ten noorden van de Golf van Biskaje en is de Noordzee niet meer opgenomen in de verspreidingskaart. Op basis van de beperkte historische vangsten en bronnen is de witte haai in het oostelijk deel van de Atlantische Oceaan de laatste eeuwen altijd al zeldzaam geweest (Fergusson, 1996) en de moderne geïsoleerde populatie in de Middellandse Zee (Gubili *et al.*, 2011; Leone *et al.*, 2020) is waarschijnlijk de laatste decennia afgenomen als gevolg van menselijke activiteiten (Boldrocchi *et al.*, 2017). Wellicht is de soort inmiddels zo zeldzaam geworden in het noordoostelijk deel van de Atlantische Oceaan dat de populatie niet meer tot in de Noordzee reikt of dat de soort onder de drempelwaarde voor waarnemingen (detection threshold) valt. In het geologische verleden was

dat anders, zo blijkt uit de vondsten van de fossiele tanden. Gegeven de lokale geologie en fossielvondsten op de stranden en het verloop van de zeespiegelcurve van de Noordzee gedurende het Laat Pleistoceen en Holoceen (Beets & Van der Spek, 2000; Berendsen, 2011; Hijma *et al.*, 2012) zijn er twee andere perioden mogelijk waarin de vondsten van *Carcharodon carcharias* in de Noordzee geplaatst zouden kunnen worden: het Eemien en het Holoceen voor het begin van historische bronnen.

Het Eemien (Laat Pleistoceen) is een interglaciaal dat duurde van circa 130.000 jaar tot circa 115.000 jaar geleden, na de voorlaatste ijstijd (Saalien) en voor de laatste ijstijd (Weichselien). Op basis van geochemisch en pollenonderzoek en de verspreidingsgebieden van verschillende diergroepen is vastgesteld dat het een warme periode was waarbij de gemiddelde zomertemperatuur in Nederland tijdens het optimum zo'n 19 °C bedroeg (Berendsen, 2011). Ter vergelijking: die temperatuur bedroeg 16,2 °C in 1961-1990 en 17,5 °C voor 1991-2020 (KNMI, 2021). De Noordzee was in het Eemien een paar graden warmer dan tegenwoordig (Turney *et al.*, 2020) en verbonden met de Atlantische Oceaan via het Nauw van Calais (Cohen *et al.*, 2014); dat bood dus een directe weg voor migratie van zuidelijke mariene soorten, maar ook een noordelijke route is natuurlijk mogelijk (Spaink, 1958; Seidenkrantz & Knudsen, 1994). Met name op Maasvlakte 2, het strand van Hoek van Holland en de Zandmotor wordt zeer algemeen (op de Zandmotor zelfs dominant) een molluskenfauna aangetroffen die in het Eemien wordt geplaatst (Langeveld, 2011; Van der Valk *et al.*, 2011; Janse & Van Peursen, 2012; Den Ouden *et al.*, 2013). Deze fauna bevat vooral soorten die tegenwoordig nog in de Noordzee voorkomen, maar ook enkele soorten die tegenwoordig niet (in grote aantallen) zo noordelijk voorkomen, zoals de geknobbelde hartschelp *Acanthocardia tuberculata* (Linnaeus, 1758), de gewelfde mantel *Flexopecten flexuosus* (Poli, 1795), de dubbeltjesschelp *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758) of zelfs de getraliede strandschelp *Eastonia rugosa* (Helbling, 1779) (Langeveld & Mermuys, 2016). De molluskenfauna uit het Eemien doet dus duidelijk wat warmer aan dan de huidige molluskenfauna van de Noordzee (Spaink, 1958, 1974) en dat past goed bij de paleoklimatologische reconstructies van het Eemien als een interglaciaal dat op zijn klimaatoptimum enkele graden warmer was dan tegenwoordig (Cleveringa *et al.*, 2000; Van Leeuwen *et al.*, 2000; Berendsen, 2011). Het schelpmateriaal van Maasvlakte 2, het strand van Hoek van Holland en de Zandmotor is over het algemeen behoorlijk versleten; zo is bijvoorbeeld de sculptuur van de grijze tapijtshell *Venerupis senescens* (Cocconi, 1873) vaak deels verdwenen en dat geldt ook voor de knobbeltjes op *Acanthocardia tuberculata*. Dit wordt niet (uitsluitend) veroorzaakt door blootstelling aan de branding na het opspuiten; fossiele schelpen met dezelfde mate van slijtage worden ook verzameld in sediment dat ver boven de vloedlijn is opgespoten en fossiele schelpen die na zandwinning worden opgevist uit het Eurogeulgebied vertonen dezelfde conservering (Langeveld &

Mol, 2019). Het gaat dus om oude slijtage, mogelijk voor fossilisatie ontstaan tijdens het Eemien of wellicht daarna tijdens lokale omwerking van mariene Eemafzettingen door rivierprocessen in het Weichselien (Laban & Rijdsdijk, 2002; Wesselingh *et al.*, 2010, 2013; Hijma *et al.*, 2012). Als de tanden van *Carcharodon carcharias* overwegend in het Eemien geplaatst zouden worden, samen met deze molluskenfauna, dan is het logisch dat ook de tanden van de witte haai enige slijtage vertonen, als gevolg van dezelfde processen waaraan ook de schelpen hebben blootgestaan. De suppletie van 400.000 m³ sediment op het strand van Noordwijk in juni 2013 leverde weinig fossiel materiaal uit het Eemien op (Langeveld *et al.*, 2013). De enige tand van *Carcharodon carcharias* van het Noordwijkse strand werd ten noorden van deze suppletie verzameld op 14 september 2013 door Ellen van der Niet. Suppleties met weinig mollusken uit het Eemien leveren dus ook weinig tanden van de witte haai op, terwijl de grootste concentratie van tanden van *Carcharodon carcharias* samengaat met de grootste concentratie van schelpen met een veronderstelde Eemien ouderdom, namelijk op de Zandmotor. Opvallend is wel dat *Carcharodon carcharias* op de Waddeneilanden zeer zeldzaam is, terwijl daar toch wel vrij veel mollusken uit het Eemien worden gevonden (De Bruyne & De Boer, 2008). Kattenwinkel (2009) beschrijft een opvallend goed bewaard gebleven en afwijkend gekleurde tand van *Carcharodon carcharias* van de Steenbanken (voor de kust van Walcheren) en noemt nog een vergelijkbaar bewaard gebleven tand van het strand van Ouddorp. Kattenwinkel (2009) komt voornamelijk op basis van de goede conservering en de overeenkomst in kleur van de haaiantand met Eemien mollusken van dezelfde vindplaats tot de conclusie dat deze tand, en die van Ouddorp, heel goed een ouderdom in het Eemien kan hebben (maar zie de opmerking van Rijken (1996) over verkleuring). Opvallend is overigens wel dat fossielen van mariene gewervelden die op basis van hun huidige ecologie (warmteminnend) en huidige verspreidingsgebied (zuidelijker) in het Eemien kunnen worden geplaatst zeldzaam zijn. Onderzoek aan fossiele visresten van het strand van Hoek van Holland en de Zandmotor leverde determinaties op van goudbrasem *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 en ombervis *Argyrosomus regius* (Asso, 1801). Deze zuidelijke soorten zouden in het Eemien kunnen worden geplaatst (Langeveld *et al.*, 2016). Mariene zoogdierfauna's uit de Noordzee zijn echter overwegend aangepast aan koudere omstandigheden dan tegenwoordig en/of zijn met ¹⁴C-dateringen gedateerd in het Weichselien of Holoceen (Post, 2005; Mol *et al.*, 2008; Post & Brand, 2016; Helmendach & Post, 2021). Een opvallende uitzondering is de unieke onderkaak van de Mediterrane (of gewone) monniksrob *Monachus monachus* (Hermann, 1779) van het strand van de Zandmotor (een afgietsel bevindt zich in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam: NMR999100014004). Deze soort is warmteminnend en zou goed in het Eemien passen, maar de uitgevoerde ¹⁴C-datering leverde een ouderdom van circa 30.000 jaar op (zie Van der Plicht *et al.* (2012) voor een relevante discussie over ¹⁴C-dateringen); bovendien is er slechts één fossiel be-

kend (Mol & Langeveld, 2017). Met andere woorden: een belangrijke voedselbron voor (volwassen exemplaren van) de witte haai lijkt in het Eemien in de zuidelijke Noordzee te ontbreken, maar bekend is dat het dieet van de witte haai in verschillende gebieden kan variëren afhankelijk van de beschikbaarheid van geschikte prooien (Compagno, 2001). Het aantal bekende ¹⁴C-dateringen van zeezoogdieren uit de Noordzee is beperkt (Post & Brand, 2016): van bijvoorbeeld de tuimelaar *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) zijn er slechts drie dateringen; deze vallen in het Holoceen (Post, 2005; Mol *et al.*, 2008). De tuimelaar kent tegenwoordig een wereldwijde verspreiding in gematigde en tropische zeeën en oceanen (Richarz, 2011) en is onderdeel van het dieet van *Carcharodon carcharias* (Compagno, 2001) in bijvoorbeeld de Middellandse Zee (Boldrocchi *et al.*, 2017). Wij merken op dat het niet onmogelijk is dat bij het dateren van meer materiaal van *Tursiops truncatus* uit de Noordzee er exemplaren buiten het meetbereik (> 50.000 jaar) zullen vallen en dus mogelijk uit het Eemien dateren.

Na het Weichselien steeg de zeespiegel tijdens het begin van het Holoceen snel en liep de laagvlakte tussen Nederland en Engeland weer vol; de huidige Noordzee ontstond. Vanaf circa 8000-10.000 jaar geleden had de Noordzee min of meer haar huidige omvang bereikt. Het klimaat was op dat moment al ruwweg vergelijkbaar met het huidige en zou in Nederland ook niet meer sterk schommelen (Berendsen, 2011) hoewel tijdens het klimaatoptimum in het Midden Holoceen in noordwest Europa de zomers circa 1,5 °C warmer waren dan in 1890 (Davis *et al.*, 2003). De holoceene zeewateroppervlaktetemperatuur is op basis van diepe boringen op diverse locaties in de noordelijke Atlantische Oceaan (dus in de buurt van, maar niet in de Noordzee) gereconstrueerd. Daaruit bleek dat die temperatuur 7000 jaar geleden nabij de Noordzee circa 1 tot 2 °C hoger lag dan tegenwoordig en sindsdien langzaam daalde (Kim *et al.*, 2004), maar helemaal zeker is dat niet (Leduc *et al.*, 2017). Die mogelijk iets hogere dan de tegenwoordige watertemperatuur is niet ongunstig voor de witte haai. Er is nog een sterk argument aan te voeren voor een vroeg-holocene ouderdom van (een deel van) de tanden van *Carcharodon carcharias*: Schouten (2017) trof op resten van de tuimelaar *Tursiops truncatus* in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam met een veronderstelde ouderdom van zo'n 9000 tot 10.000 jaar (Post, 2005; Mol *et al.*, 2008) en op een bot van een grijze zeehond *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791), bijtsporen aan die kunnen worden toegeschreven aan de witte haai. Bovendien zijn uit het Vroeg en Midden Holoceen nog vrij talrijk fossielen van diverse andere mogelijke prooidieren bekend, zoals *Halichoerus grypus* (Post, 2005; Mol *et al.*, 2008; Post & Brand, 2016) in de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam (Slieker *et al.*, 2020). Daarnaast werd in de wateren bij Gairloch, aan de noordwestkust van Schotland, een gefossiliseerde tand van *Carcharodon carcharias* gevonden, verstrikt in het touw van een fuik, die op een diepte van 150 meter van de zeebodem werd getrokken (Underwood,

2012). Op basis van de geologische context veronderstelde Underwood (2012) dat een holocene ouderdom het meest waarschijnlijk is. Deze vondst suggereert de mogelijkheid van een noordelijke migratieroute voor witte haaien naar de holocene Noordzee. Echter, als de tanden van *Carcharodon carcharias* overwegend Holoceen van ouderdom zouden zijn, dan zou men verwachten dat de zeldzaamheid minder extreem zou toenemen vanaf de Zandmotor naar het noorden toe. Op dit deel van de Zuid-Hollandse en aansluitend de Noord-Hollandse kust worden immers aanzienlijk minder schelpen uit het Eemien gevonden, terwijl (oud) holoceen schelpmateriaal wel langs de gehele kust aanspoelt (Moerdijk *et al.*, 2010).

Conclusies

Onze inventarisatie van collecties en de literatuur leverde in totaal ten minste 491 fossiele tanden van de witte haai *Carcharodon carcharias* van 13 vindplaatsen buiten Zeeland op. Dat maakt duidelijk dat de witte haai in het verleden niet uiterst zeldzaam was in de Noordzee. Waarschijnlijk waren witte haaien in de Noordzee aanwezig in perioden dat de zeewateroppervlaktetemperatuur van de open en diepe verbinding met de Atlantische Oceaan langs de Orkney-eilanden voor een langere periode hoog genoeg was, zoals dat in bepaalde perioden van het Pliocen, Eemien en Holoceen het geval was. Deze noordelijke route werd voor het vroeg Pliocen ook door Bor & Peters (2015) gesuggereerd, omdat *Carcharodon carcharias* toen in de zuidelijke Noordzee al aanwezig was voor de veronderstelde opening van het Nauw van Calais. De precieze ouderdom van de talrijke niet-Zeeuwse strandvondsten blijft onduidelijk, maar wij concluderen dat beslist niet alle tanden verspoeld plioceen materiaal kunnen zijn. Daarvoor zijn het er teveel en is hun conservering te goed; vaak beter dan het Zeeuwse materiaal. Het is zeer waarschijnlijk dat een aanzienlijk deel van het materiaal afkomstig is uit het Eemien (Laat Pleistoceen), toen het noordoostelijk deel van de Atlantische Oceaan en de Noordzee wat warmer waren dan tegenwoordig. Er zijn ook aanwijzingen dat deze grote haai in het vroege Holoceen voorkwam in de Noordzee. Met de voorspelde opwarming van het klimaat en daardoor ook het zeewater als gevolg van het door de mens versterkte broeikaseffect (Friedrich & Timmermann, 2020) en wellicht betere bescherming van deze kwetsbare diersoort (Rigby *et al.*, 2019) is het interessant om de verspreiding van *Carcharodon carcharias* deze eeuw nauwlettend in de gaten te houden. Misschien keert dit formidabele roofdier binnenkort weer terug in de Noordzee.

Dankwoord

Dank aan Anders Schinkel, Arie Twigt, Bart Korf, Cédric Heins, Dick Duineveld, Ellen van der Niet, Erik Spithoven, Fred en Wendy Lamme, Gerard van der Velde, Gijs van der Woerd, Greg Harkema, Hans en Karin Verhulsdonck, Helene Zwennes, Henk Mulder, Henk ter Steege, Hidde Bakker, Ivan van Marrewijk, Jacqueline van Duijn, Jeffrey Dokkens, Jerry Streutker, Johan Passchier, Lodewijk Reehorst, Maarten Schoemaker, Mark Zondag, Martijn van der Meer,

Michiel Bil, Mirjam Kruizinga, Niels van Steijn, Patrick Ouwehand, Peter en Ingrid de Bruijn, Peter Wiesenhaan, Renate Wolthuis, Rick van Bragt, Roel van Reijmersdal, Ron Nederpelt, Tineke Lammerse, Trudy en Hans Langeveld, Vic Viveen, Vincent en Anne Marie Graper, Willy van Wingerden, Wim Kruiswijk en Wim van den Broek voor informatie over hun collecties en foto's van vondsten. Dank aan Bert van der Valk en M.A. van der Meulen voor het doneren van vondsten aan het Natuurhistorisch Museum Rotterdam. Dank aan Thijs de Boer (Schelpenmuseum Paal 14, Schiermonnikoog) voor informatie over een vondst en de collectie onder zijn beheer; aan Rien de Ruijter (Strandwerkgemeenschap) voor het nakijken van meldingen in het Centraal Systeem van de Strandwerkgemeenschap en aan hem en Sigune Tonbreeker voor het in contact brengen met Wim Kruiswijk; aan Johan Krol (Natuurcentrum Ameland - Amelander Musea) voor informatie over de collectie onder zijn beheer, foto's en inzicht in een literatuurstuk; aan René Fraaije (Oertijdmuseum) voor foto's en informatie over de collectie onder zijn beheer en aan Natasja den Ouden (Naturalis Biodiversity Center) voor informatie over de collectie onder haar beheer.

Literatuur

- Adnet, S., A.C. Balbino, M.T. Antunes & J.M. Marín-Ferrer, 2010. New fossil teeth of the White Shark (*Carcharodon carcharias*) from the Early Pliocene of Spain. Implication for its paleoecology in the Mediterranean. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 256: 7-16.
- Bass, A.J., J.D. D'Aubrey & N. Kistnasamy, 1975. Sharks of the east coast of Southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. – Investigational Report Oceanographic Research Institute 39: 1-102.
- Becker, G.A. & A. Schulz, 2000. Atlas of North Sea surface temperatures. Weekly and monthly means for the period 1969 to 1993. – Deutsche Hydrographische Zeitschrift 51: 5-79.
- Becker, G.A., A. Frohse & P. Damm, 1997. The northwest European shelf temperature and salinity variability. – Deutsche Hydrographische Zeitschrift 49: 135-151.
- Beets, D.J. & A.J.F. van der Spek, 2000. The Holocene evolution of the barrier and the back-barrier basins of Belgium and the Netherlands as a function of late Weichselian morphology, relative sea-level rise and sediment supply. – Netherlands Journal of Geosciences 79: 3-16.
- Berendsen, H.J.A., 2011. De vorming van het land. Inleiding in de geologie en geomorfologie. – Van Gorcum, Assen.
- Berkovitz, B. & P. Shellis, 2017. The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates. – Academic Press.
- Bloomfield, H.J., Z. Allcock, O. Bos, O.A.L. Paramor, K.A. Allen, M. Aanesen, C. Armstrong, T. Hegland, W. Le Quesne, G.J. Piet, J. Raakær, S. Rogers, R. van Hal, L.J.W. van Hoof, H.M.J. van Overzee & C.L.J. Frid,

2011. MEFEPO North Sea Atlas, 2nd Edition – Liverpool, University of Liverpool.
- Boatman, E.M., M.B. Goodwin, H.-Y.N. Holman, S. Fakra, W. Zheng, R. Gronsky & M.H. Schweitzer, 2019. Mechanisms of soft tissue and protein preservation in *Tyrannosaurus rex*. – Scientific Reports 9: 15678. doi: [10.1038/s41598-019-51680-1](https://doi.org/10.1038/s41598-019-51680-1)
- Boessenecker, R.W., F.A. Perry & J.G. Schmitt, 2014. Comparative taphonomy, taphofacies, and bonebeds of the Mio-Pliocene Purisima Formation, Central California: strong physical control on marine vertebrate preservation in shallow marine settings. – PLoS ONE 9 (3): e91419. doi:10.1371/journal.pone.0091419
- Boldrocchi, G., J. Kiszka, S. Purkis, T. Storai, L. Zinzula & D. Burkholder, 2017. Distribution, ecology, and status of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the Mediterranean Sea. – Reviews in Fish Biology and Fisheries 27: 515-534.
- Bonfil, R., M. Meijer, M.C. Scholl, R. Johnson, S. O'Brien, H. Oosthuizen, S. Swanson, D. Kotze & M. Paterson, 2005. Transoceanic Migration, Spatial Dynamics, and Population Linkages of White Sharks. – Science 310: 100-103.
- Bor, T., 2013. Terminologie en determinatie van haaien- en roggentanden. – Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie 34 (4): 116-137.
- Bor, T.J. & W.J.M. Peters, 2015. The Pliocene locality Ballygoy (province of Gelderland, The Netherlands) and a new record of the great white shark, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758). – Cainozoic Research 15: 59-73.
- Broekhuizen, S., K. Spoelstra, J.B.M. Thissen, K.J. Canters & J.C. Buys, 2016. Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Natuur van Nederland 12. – Zoogdierverseniging, KNNV Uitgeverij.
- Cadée, G.C. & F.P. Wesselingh, 2009. Van levend schelpdier naar fossiele schelp: tafonomie van Nederlandse strandschelpen. – Informatieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging, nr. 13. spirula.nl/wp-content/uploads/2016/01/NMVinfolblad13.pdf
- Cadée, G.C. & M.C. Cadée, 2011. *Habecardium tenuisulcatum* (Nyst, 1836) op Texel aangespoeld. – Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie 32 (3): 64-65.
- Camphuysen, C.J. & P.A. Henderson, 2017. North Sea fish and their remains. – Royal Netherlands Institute for Sea Research & Pisces Conservation Ltd.
- Cappellini, E., F. Welker, L. Pandolfi, J. Ramos-Madrigal, D. Samodova, P.L. Rüter, A.K. Fotakis, D. Lyon, J.V. Moreno-Mayar, M. Bukhsianidze, R. Rakownikow, Jersie-Christensen, M. Mackie, A. Ginolhac, R. Ferring, M. Tappen, E. Palkopoulou, M.R. Dickinson, T.W. Stafford, Y.L. Chan, A. Götherström, S.K.S.S. Nathan, P.D. Heintzman, J.D. Kapp, I. Kirillova, Y. Moodley, J. Agusti, R. Kahlke, G. Kiladze, B. Martínez-Navarro, S. Liu, M. Sandoval Velasco, M.S. Sinding, C.D. Kelstrup, M.E. Allentoft, L. Orlando, K. Penkman, B. Shapiro, L. Rook, L. Dalén, M. Th.P. Gilbert, J.V. Olsen, D. Lordkipanidze & E. Willerslev, 2019. Early Pleistocene enamel proteome from Dmanisi resolves *Stephanorhinus* phylogeny. – Nature 574: 103-107.
- Cappetta, H., 2012. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In: H.P. Schultze (red.). Handbook of Paleichthyology, 3E. – Friedrich Pfeil, München.
- Cardol, A., 2019. *Pitar sulcatarius* van Dishoek. – Voluta 25 (1): 14-16.
- Carrier, J.C., 2017. Sharks of the Shallows: Coastal Species in Florida and the Bahamas. – John Hopkins University Press, Baltimore.
- Cleveringa, P., T. Meijer, R.J.W. van Leeuwen, H. de Wolf, R. Pouwer, T. Lissenberg & A.W. Burger, 2000. The Eemian stratotype locality at Amersfoort in the central Netherlands: a re-evaluation of old and new data. – Netherlands Journal of Geosciences 79: 197-216.
- Cohen, K., P. Gibbard & H. Weerts, 2014. North Sea palaeogeographical reconstructions for the last 1 Ma. – Netherlands Journal of Geosciences 93: 7-29.
- Compagno, L.J.V., 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). – FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 1, Vol. 2. Rome, FAO.
- Correia, J.P., 1999. Tooth Loss Rate from Two Captive Sandtiger Sharks (*Carcharias taurus*). – Zoo Biology 18: 313-317.
- Curtis, T.H., C.T. McCandless, J.K. Carlson, G.B. Skomal, N.E. Kohler, L.J. Natanson, G.H. Burgess, J.J. Hoey & H.L. Pratt, Jr. 2014. Seasonal Distribution and Historic Trends in Abundance of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Western North Atlantic Ocean. – PLoS ONE 9(6): e99240. doi:10.1371/journal.pone.0099240
- Davis, B.A.S., S. Brewer, A.C. Stevenson, J. Guiot *et al.*, 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. – Quaternary Science Reviews 22: 1701-1716.
- De Boer, Th., 2009. Witte haai *Carcharodon carcharias* (Linné, 1758) – <http://www.schelpenmuseum.nl/oudnieuws09.html#14> (geraadpleegd 28 januari 2021).
- De Bruyne, R. & D. Bandini, 2013. Ameland: Schelpenrijk. Het eilandgevoel beleven met schelpen, barnsteen en fossielen. – KNNV Uitgeverij.
- De Bruyne, R.H. & Th.W. de Boer, 2008. Schelpen van de Waddeneilanden. Gids van de schelpen en weekdieren van Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog. – Fontaine Uitgevers, 's-Graveland.
- De Ceuster, J., 1976. Stratigrafische interpretatie van Jong-Cenozoische afzettingen bij Rumst (Belgie, provincie Antwerpen) en beschrijving van de in een Post-Mioceen basisgrind aangetroffen vissenfauna, II. Systematische beschrijvingen en conclusies. – Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie 13: 119-172.
- De Ruijter, R., 2020. CS-verslag. – Het Zeepaard 80: 151-159.
- De Wes, C., 2000. Haaientanden en andere fossielen op het strand van Knokke tot Cadzand en van Nieuwvliet tot Breskens. – Haifischzahn Verlag, Cadzand.

- Dee, M.W., S.W.L. Palstra, A.Th. Aerts-Bijma, M.O. Bleeker, S. De Bruijn, F. Ghebru, H.G. Jansen, M. Kuitems, D. Paul, R.R. Richie, J.J. Spiensma, A. Scifo, D. van Zonneveld, B.M.A.A. Verstappen-Dumoulin, P. Wietzes-Land & H.A.J. Meijer, 2020. Radiocarbon Dating at Groningen: New and Updated Chemical Pretreatment Procedures. – *Radiocarbon* 62: 63-74.
- Den Ouden, N., F. Wesselingh, A. Janse, F. Dieleman & O. van Tongeren, 2013. Inventariserend onderzoek op de buitencontour. Rapport 3 van het geo-archeologisch en paleontologisch onderzoek zandwingebied en buitencontour Maasvlakte 2. – Naturalis Biodiversity Center.
- Ebert, D.A. & M.F.W. Stehmann, 2013. Sharks, batoids, and chimaeras of the North Atlantic. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. – Rome, FAO.
- Ecomare, 2021. Een zwarte tand van een witte haai op Texel. – <https://www.ecomare.nl/verdiep/nieuws/een-zwarte-tand-van-een-witte-haai-op-texel/> (geraadpleegd 12 januari 2021).
- Ehret, D.J., B.J. Macfadden, D.S. Jones, T.J. Devries, D.A. Foster & R. Salas-Gismondi, 2012. Origin of the White Shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the upper Neogene Pisco Formation of Peru. – *Palaeontology* 55: 1139-1153.
- Estrada, J.A., A.N. Rice, L.J. Natanson & G.B. Skomal, 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. – *Ecology* 87: 829-834.
- Fallows, C., A.J. Gallagher & N. Hammerschlag, 2013. White Sharks (*Carcharodon carcharias*) Scavenging on Whales and Its Potential Role in Further Shaping the Ecology of an Apex Predator. – *PLoS ONE* 8(4): e60797. doi.org/10.1371/journal.pone.0060797
- Fergusson, I.K., 1996. Distribution and Autecology of the White Shark in the Eastern North Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley (red.). *Great White Sharks. The Biology of Carcharodon carcharias*. – Academic Press: 321-345.
- Friedrich, T. & A. Timmermann, 2020. Using Late Pleistocene sea surface temperature reconstructions to constrain future greenhouse warming. – *Earth and Planetary Science Letters* 530: 115911.
- Goldman, K.J., 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. – *Journal of Comparative Physiology B* 167: 423-429.
- Gubili, C., R. Bilgin, E. Kalkan, S.Ü. Karhan, C.S. Jones, D.W. Sims, H. Kabasakal, A.P. Martin & L.R. Noble, 2011. Antipodean white sharks on a Mediterranean walkabout? Historical dispersal leads to genetic discontinuity and an endangered anomalous population. – *Proceedings of the Royal Society B* 278: 1679-1686.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9 p.
- Heessen, H.J.L. & J.R. Ellis, 2009. Haaien en roggen in de Noordzee. – *De Levende Natuur* 110: 257-260.
- Helmendach, F. & K. Post, 2021. Aanwijzingen voor het determineren van het bekken van de laat-pleistocene en holocene zeehonden van de Nederlandse kustwateren. – *Cranium* 38 (1): 76-84.
- Hijma, M.P., K.M. Cohen, W. Roebroeks, W.E. Westerhoff & F.S. Busschers, 2012. Pleistocene Rhine–Thames landscapes: geological background for hominin occupation of the southern North Sea region. – *Journal of Quaternary Science* 27: 17-39.
- Holmes, D., P. Moody & D. Dine, 2011. *Research methods for the Biosciences* (second edition). – Oxford University Press.
- Hordijk, L. & A. Janse, 1987. Mollusken uit het Pleistoceen van het Waterweggebied. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 8 (4): 68-74.
- Hubbell, G. 1996. Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. In: A.P. Klimley & D. Ainley (red.). *Great white sharks. The biology of Carcharodon carcharias*. – San Diego, Academic Press: 9-18.
- Ingram, S., 2020. Which sharks swim in UK seas? More than you might think. – <https://www.nationalgeographic.co.uk/animals/2020/07/which-sharks-swim-in-uk-seas-more-than-you-might-think> (geraadpleegd 25 februari 2021).
- Irmis, R.B. & D.K. Elliott, 2006. Taphonomy of a Middle Pennsylvanian marine vertebrate assemblage and an actualistic model for marine abrasion of teeth. – *Palaios* 21: 466-479.
- Janse, A., 2004. *Carcharodon* van de Maasvlakte. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 25 (3): 48-49.
- Janse, A., 2005a. *Carcharodon* - 2. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 26 (3): 44-45.
- Janse, A., 2005b. Waarnemingen van een wandelaar, ofwel Stratigrafie vanaf de wal: strandsuppleties Goeree Voorne (Zuid-Holland). – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 26 (4): 59-63.
- Janse, A., 2012. Maasvlakte-2. Nieuwe soorten voor dit gebied. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 33 (3) : 68-69.
- Janse, A., 2013. De Deltadienstboringen - vervolg. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 34 (2): 56-57.
- Janse, A. & A. van Peursen, 2012. Een KZGW/NMV/WTKG excursie op het nieuwe Maasvlakte-2 strand 23 juni 2012. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 33 (4): 89-92.
- Kattenwinkel, L., 2000. Haaiantanden van de Kaloot. – *Voluta* 6 (2): 12-13.
- Kattenwinkel, L., 2009. Goudbruine tand van een witte haai. – *Voluta* 15 (1): 4-6.
- Kattenwinkel, L., 2016. Vissen. In: H. Raad (red.) *Zeeuwse strandfossielen. Fauna Zeelandica in de oertijd. Fossielen-gids uitgegeven bij het 50-jarig jubileum Werkgroep Geologie KZGW 1966-2016*. – *Werkgroep Geologie/Koninklijk Zeeuwsch Genootschap der Wetenschappen*: 104-117.
- Kim, J.-H., N. Rambu, S.J. Lorenz, G. Lohmann, S.-I. Nam, S. Schouten, C. Rühlemann & R.R. Schneider, 2004.

- North Pacific and North Atlantic sea-surface temperature variability during the Holocene. – *Quaternary Science Reviews* 23: 2141-2154.
- KNMI, 2021. Klimaatdashboard. – <https://www.knmi.nl/klimaatdashboard> (geraadpleegd 25 februari 2021).
- Kuitem, M., Th. 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.
- Kustnota, 1990. Kustverdediging na 1990. – Tweede Kamer der Staten-Generaal, vergaderjaar 1989-1990, 21 136, nrs 5-6.
- Laban, C. & K. Rijdsdijk, 2002. De Rijn-Maasdelta's in de Noordzee. – *Grondboor & Hamer* 56: 60-65.
- Langeveld, B., 2011. Fossiele mollusken van het strand van Hoek van Holland. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 32 (4): 76-82.
- 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 Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 34 (4): 177-181.
- Langeveld, B. & D. Mol, 2019. Fossiele mollusken opgevoerd uit het Eurogeulgebied. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 40 (2): 31-40.
- Langeveld, B. & D. Mol, 2021. Maasvlakte 2 en de Zandmotor als fossielenvindplaatsen. – *Gea* 54 (1): 41-53.
- Langeveld, B. & N. Liscaljet, 2019. Henk Mulder. – *Cranium* 36 (2): 90-95.
- Langeveld, B. & S. Mermuys, 2016. Kort verslag van de Maasvlakte 2-excursie op 31 oktober 2015 met een vondst van *Eastonia rugosa* (Helbling, 1779). – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 37 (1): 15-17.
- Langeveld, B., A. Cardol, B. Nieland & H. Mulder, 2021. Vogelvondsten uit het Laat Pleistoceen en Holoceen van Dishoek en het Banjaardstrand uit zandsuppleties van de Steenbanken. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 42 (3): 91-104.
- Langeveld, B., E. van der Niet & M.C. Cadée, 2013. Van de zeebodem naar het strand: vondsten uit de strandsuppletie Noordwijk juni 2013. – *Het Zeepaard* 73: 167-182.
- Langeveld, B., J. Streutker & D.C. Brinkhuizen, 2016. Fossiele visresten van de Delflandse Kust (Eurogeulgebied). – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 37 (3): 73-85.
- Langeveld, B., T. Langeveld & H. Mulder, 2012. *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816): nog een exemplaar van de Zandmotor en enkele fragmenten van Arendsduin (Zuid-Holland). – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 33 (2): 41-42.
- Lee, Y.-C., C.-C. Chiang, P.-Y. Huang, C.-Y. Chung, T.D. Huang, C.-C. Wang, C. Chen, R.-S. Chang, C.-H. Liao & R.R. Reisz, 2017. Evidence of preserved collagen in an Early Jurassic sauropodomorph dinosaur revealed by synchrotron FTIR microspectroscopy. – *Nature Communications* 8: 14220. doi: 10.1038/ncomms14220
- Leeuw, D., 2010. Een Zwinkokkel op het Noord-Hollandse strand. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 31 (2): 47.
- Leone, A., G.N. Puncher, F. Ferretti, E. Sperone, S. Tripepi, P. Micarelli, A. Gambarelli, M. Sarà, M. Arculeo, G. Doria, F. Garibaldi, N. Bressi, A. Dall'Asta, D. Minelli, E. Cilli, S. Vanni, F. Serena, P. Díaz-Jaimes, G. Baele, A. Cariani & F. Tinti, 2020. Pliocene colonization of the Mediterranean by Great White Shark inferred from fossil records, historical jaws, phylogeographic and divergence time analyses. – *Journal of Biogeography* 47: 1119-1129.
- Luer, C.A., P.C. Blum & P.W. Gilbert, 1990. Rate of Tooth Replacement in the Nurse Shark, *Ginglymostoma cirratum*. – *Copeia* 1990: 182-191.
- Marsili, S., 2006. Analisi sistematica, paleoecologica e paleobiogeografica della selaciofauna Plio-Pleistocenica del Mediterraneo. – PhD thesis, Università di Pisa, Pisa.
- Marsili, S., 2008. Systematic, paleoecologic and paleobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean Elasmobranch fauna. – *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memoire Serie A* 113: 81-88.
- Martin, R., N. Hammerschlag, R. Collier & C. Fallows, 2005. Predatory behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. – *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 1121-1135.
- Ministerie van Infrastructuur en Milieu & Ministerie van Economische Zaken, 2015. Beleidsnota Noordzee 2016-2021. – Bijlage 2 bij het Nationaal Waterplan 2016-2021.
- Moerdijk, P.W., A.W. Janssen, F.P. Wesselingh, G.A. Peeters, R. Pouwer, F.A.D. van Nieulande, A.C. Janse, L. van der Slik, T. Meijer, R. Rijken, G.C. Cadée, D. Hoeksema, G. Doeksen, A. Bastemeijer, H. Strack, M. Vervoenen & J.J. ter Poorten, 2010. De fossiele schelpen van de Nederlandse kust. – *Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis, Leiden*.
- Mol, D. & B. Langeveld, 2014. Wat determinatiesessies aan nieuwe gegevens kunnen opleveren: nieuws van het strand van Maasvlakte 2. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 35 (2): 40-59.
- Mol, D. & B. Langeveld, 2017. "Het raadsel van het kaakje van Vermeer" kopte het dagblad Trouw op woensdag 22 februari 2017. – *Cranium* 34 (1): 8-12.
- Mol, D. & B. Langeveld, 2018. Reconstructie van laatpleistocene en vroeg-holocene fauna's aan de hand van de Zandmotorcollectie van Henk Mulder en de eerste vondst van een phalange van de wolharige mammoet. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 39 (4): 85-96.
- 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.

- 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.
- Niekus, M.J.L.Th., L. Johansen, D. Stapert & K.M. Cohen, 2021. Opgezogen, Opgespoten en Opgeraapt. Vuurstenen artefacten van de Zandmotor en hun sedimentaire context. – Steekproefrapport 2020-07/05.
- Oosterbaan, A. & I. Mol, 2014. Geheimen van het cleithrum. – *Cranium* 31 (2): 37-39.
- Overstrom, N.A., 1991. Estimated tooth replacement in captive sand tiger sharks (*Carcharias taurus* Rafinesque 1810). – *Copeia* 1991: 525-526.
- Paleobiology Database, 2021. Datadownload van de Paleobiology Database op 13 oktober 2021 met parameter: taxa = *Carcharodon carcharias*. – paleobiodb.org
- Passchier, J., 2002. Bijzondere vondsten. Een linker sprongbeen van een grottenleeuw (*Panthera spelaea*). – *Cranium* 19 (2): 161-163.
- Pimiento, C. & M.J. Benton, 2020. The impact of the Pull of the Recent on extant elasmobranchs. – *Palaeontology* 63: 369-374.
- Post, K., 2005. A Weichselian marine mammal assemblage from the southern North Sea. – *Deinsea* 11: 21-27.
- Post, K. & D. Brand, 2016. Melding van een fossiele kaak van een baardrob *Erignathus barbatus* (Erxleben, 1777) van de Noordzee. – *Cranium* 33 (2): 25-29.
- Pyle, P., M.J. Schramm, C. Keiper & S.D. Anderson, 1999. Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. – *Marine Mammal Science* 15: 563-568.
- Raven, H., 2012. *Scaphella lamberti* (J. Sowerby, 1816) van de Zandmotor. – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 33 (2): 41.
- Reehorst, L., 2017. Botten van het strand van IJmuiden, Noord-Holland. Wat je gedurende anderhalf jaar zoeken kan vinden! – *Cranium* 34 (1): 92-96.
- Reehorst, L., 2019. Nieuwe vondsten van het strand van IJmuiden. – *Cranium* 36 (2): 96-99.
- Reumer, J., 2008. Opgeraapt Opgevestigd Uitgehakt. Fossielen vertellen de geschiedenis van Nederland. – Uitgeverij Contact.
- Reynolds, R.W., N.A. Rayner, T.M. Smith, D.C. Stokes & W. Wang, 2002. An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. – *Journal of Climate* 15: 1609-1625.
- Richarz, K., 2011. Zoogdieren van Europa. Alle belangrijke soorten. – De Fontein|Tirion Uitgevers, Utrecht.
- Rigby, C.L., R. Barreto, J. Carlson, D. Fernando, S. Fordham, M.P. Francis, K. Herman, R.W. Jabado, K.M. Liu, C.G. Lowe, A. Marshall, N. Pacoureaux, E. Romanov, R.B. Sherley & H. Winker, 2019. *Carcharodon carcharias*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T3855A2878674. – <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T3855A2878674.en>. (geraadpleegd 28 maart 2021).
- Rijken, R., 1996. De zandsuppleties van de winplaats Steenbanken 1990-'95. – *Voluta* 2 (2): 16-28.
- Schouten, S., 2017. De witte haai (*Carcharodon carcharias* Linnaeus, 1758) in het (Vroeg) Holoceen van de Noordzee? – *Cranium* 34 (1): 68-73.
- Seidenkrantz, M.-S. & K.L. Knudsen, 1994. Marine high resolution records of the last interglacial in Northwest Europe: A review. – *Géographie physique et Quaternaire* 48: 157-168.
- Shimada, K., 2003 (2002). The relationship between the tooth size and total body length in the white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae). – *Journal of Fossil Research* 35: 28-33.
- Slieker, F.J.A., H. van der Es, R. Andeweg & B.W. Langeveld, 2020. Natural History Museum Rotterdam - Specimens. Version 1.21. Natural History Museum Rotterdam. Occurrence dataset. – <https://doi.org/10.15468/kwqaay> (geraadpleegd via GBIF.org op 13 januari 2021).
- Slupik, A.A., F.P. Wesselingh, D.F. Mayhew, A.C. Janse, F.E. Dieleman, M. van Strydonck, P. Kiden, A.W. Burger & J.W.F. Reumer, 2013. The role of a proto-Schelde River in the genesis of the southwestern Netherlands, inferred from the Quaternary successions and fossils in Moriaanshoofd Borehole (Zeeland, the Netherlands). – *Netherlands Journal of Geosciences* 92: 69-86.
- Souverein, P. & P.B. Stoel, 1995. Fossiele haaietanden uit het Tertiair van Cadzand. – *Grondboor & Hamer* 49: 51-53.
- Spaink, G., 1958. De Nederlandse Eemlagen. I. Algemeen overzicht. – *Wetenschappelijke mededelingen Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging* 29: 1-44.
- Spaink, G., 1974. Het Eemien. – *Grondboor & Hamer* 28: 30-35.
- Turney, C.S.M., R.T. Jones, N.P. McKay, E. van Sebillle, Z.A. Thomas, C.-D. Hillenbrand & C.J. Fogwill, 2020. A global mean sea surface temperature dataset for the Last Interglacial (129–116 ka) and contribution of thermal expansion to sea level change. – *Earth System Science Data* 12: 3341-3356. doi.org/10.5194/essd-12-3341-2020
- Underwood, C., 2012. White Sharks in UK Waters. – *Shark Focus* 45: 6-7.
- Underwood, C.J., S.F. Mitchell & K.J. Veltkamp, 1999. Microborings in mid-Cretaceous fish teeth. – *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 52: 269-274.
- Uyeno, T. & Y. Matsushima, 1979. Comparative study of Teeth from Naganuma Formation of Middle Pleistocene and Recent Specimens of the Great White Shark, *Carcharodon carcharias* from Japan. – *Bulletin of The Kanagawa Prefectural Museum Natural Science* 11: 11-30.
- Van den Bosch, M., 1971. Elasmobranchii uit het Rupelien van Lintorf bij Düsseldorf (Westduitsland). – *Me-*

- dedelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie 8: 46-61.
- Van der Plicht, H., K. Post & D. Mol, 2012. Over aasvliegen en een mammoetkalf uit de Eurogeul. – *Cranium* 29 (2): 14-19.
- Van der Valk, B., D. Mol & H. Mulder, 2011. Mammoetbotten 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 Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 32 (3): 51-53.
- Van Leeuwen, R.J.W., D.J. Beets, J.H.A. Bosch, A.W. Burger, P. Cleveringa, D. van Harten, G.F.W. Herengreen, R.W. Kruk, C.G. Langereis, T. Meijer, R. Pouwer & H. de Wolf, 2000. Stratigraphy and integrated facies analysis of the Saalian and Eemian sediments in the Amsterdam-Terminal borehole, the Netherlands. – *Netherlands Journal of Geosciences* 79: 161-196.
- Van Nieulande, F., 2001. Mensenhaai (‘Jaws’) aangespoeld op het Kalootstrand! – *Afzettingen Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 22 (1): 15-16.
- Verschueren, S., 1998. Fossiele haaien, roggen en draakvissen van het strand van Cadzand en Nieuwvliet-Bad. In: T. Lindemann (red.). *Gids voor strandfossielen van Cadzand en Nieuwvliet-Bad. Haaien- en roggentanden, schelpen, krabben, slangsterren, zoogdierresten.* – *Geode* 1998 (2): 29-67.
- Vicens, D. & F. Gracia, 1999. *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) en el Plistocè superior de Mallorca. – *Bolletí de la Societat d’Història Natural de les Balears* 42: 167-170.
- Villafaña, J.A., S. Hernandez, A. Alvarado, K. Shimada, C. Pimiento, M.M. Rivadeneira & J. Kriwet, 2020. First evidence of a palaeo-nursery area of the great white shark. – *Scientific Reports* 10: 8502. doi.org/10.1038/s41598-020-65101-1
- Weltz, K., A.A. Kock, H. Winker, C. Attwood & M. Sikweyiya, 2013. The Influence of Environmental Variables on the Presence of White Sharks, *Carcharodon carcharias* at Two Popular Cape Town Bathing Beaches: A Generalized Additive Mixed Model. – *PLoS ONE* 8 (7): e68554. doi.org/10.1371/journal.pone.0068554
- Wesselingh, F., D. de Loecker, W. Borst & O. van Tongeren, 2013. Mollusken. In: M. Kuitens, D. de Loecker, M. van Kolfschoten, W. Borst, J. van Doesburg, H.P. van der Es, J. Opdebeeck, A. Otte, J.W.F. Reumer, O. van Tongeren, H.J.T. Weerts & F. Wesselingh. *Succesvol botvangen. Rapport 4 van het geo-archeologisch en paleontologisch onderzoek zandwingebied en buitencontour Maasvlakte 2.* – *Faculteit der Archeologie, Universiteit Leiden*: 31-34.
- Wesselingh, F., K. Post, A. Janse, T. Meijer & D. Mol, 2010. Schelpjes en takken op mammoetbeenderen geven inzicht in het laat-pleistocene afzettingsmilieu van de Eurogeul. – *Cranium* 27 (2): 29-31.
- Wetsteyn, B., 2004. Zandsuppleties Walcheren (2). – *Voluta* 10 (2): 6-8.
- ¹Bram Langeveld, *Natuurhistorisch Museum Rotterdam, Westzeedijk 345, 3015 AA Rotterdam, e-mail: langeveld@hetnatuurhistorisch.nl*
- ²Sander Schouten, *Natuurhistorisch Museum Rotterdam, Westzeedijk 345, 3015 AA Rotterdam, e-mail: sanderschouten88@hotmail.com*
- ³Lex Kattenwinkel, *e-mail: lexkat8@zeelandnet.nl*
- ⁴Arthur Oosterbaan, *Ecomare, Ruijslaan 92, 1796 AZ De Koog - Texel, e-mail: arthuroosterbaan@ecomare.nl*
- ⁵Taco Bor, *e-mail: tacobor@xs4all.nl*