

HET VERDWIJNEN VAN ZOOGDIERSOORTEN

Paul Sondaar

Vondsten van fossielen tonen ons, dat meer dan 99% van alle soorten die eens op aarde leefden, uitgestorven is. Toch is er vrij weinig bekend over het uitsterven als fenomeen of als proces. Is het mogelijk om te voorspellen wanneer een soort zal uitsterven en hoe dit zal verlopen?

Speciaal de laatste jaren is er een hernieuwde belangstelling voor dit onderwerp ontstaan, vooral voor de zogenaamde massa-extincties. Deze zijn gekenmerkt doordat in relatief korte tijd een groot aantal soorten uit verschillende groepen wereldwijd uitsterft door een mogelijke catastrofe. Deze massa-extincties zijn natuurlijk spectaculair, maar hiertoe behoort slechts een klein gedeelte van de extincties die er in de loop der tijd zijn voorgekomen. Bovendien blijft de vraag, wat de achtergrond zijn van de catastrofes zijn geweest.

Het uitsterven van soorten en het ontstaan van nieuwe soorten zijn belangrijke elementen in de paleontologie, en wel om de relatieve ouderdom van aardlagen te bepalen. Men nam het uitsterven van soorten voorheen slechts als een gegeven aan, terwijl er de laatste decennia een toenemende belangstelling ontstaan is om de achtergronden ervan te onderzoeken. Een van de belangrijkste problemen om op te lossen is het vaststellen van het paleomilieu. Het is evident dat verandering van het milieu invloed heeft op de flora en fauna. Bij het verdwijnen van landzoogdieren speelt bijv. de geografie een grote rol.

De verspreiding van landzoogdieren is afhankelijk van de bestaande geografie; zeeën zijn effectieve barrières voor deze dieren. Een verandering in de bestaande geografie door het ontstaan van landverbindingen kan catastrofale gevolgen hebben en vele soorten zullen uitsterven door de 'moordende' concurrentie van nieuwkomers.

Bij het verdwijnen van zoogdiersoorten kunnen natuurlijk ook andere factoren een rol spelen, zoals verandering in klimaat en de komst van

roofdieren in gebieden waar deze voorheen niet aanwezig waren. Een van de sprekendste voorbeelden is wel de komst van de Noord-amerikaanse sabeltandtijger in Zuid-Amerika, waarbij zowel de factor geografie als die van concurrentie een rol speelt (fig.1).

MIGRATIES EN UITSTERVEN

DE PANAMA-LANDBRUG

Het ontstaan van de Panama-landbrug in het Plio-Pleistoceen, ongeveer 3,5 miljoen jaar geleden, betekende het einde van de lange isolatie van Zuid-Amerika en daardoor een interactie tussen de unieke Zuidamerikaanse landfauna en die van het continent Noord-Amerika.

De geschiedenis van de plaattectoniek en het verschuiven van de continenten laat zien dat het ontstaan van deze landverbinding - met de voor het terrestrische leven zo dramatische gevolgen - niet uniek is. Zo kwam tussen het eiland-continent Europa en Azië in het Oligoceen een landverbinding tot stand, hetgeen uiteindelijk het verdwijnen van vele endemische Europese genera tot gevolg had. Het subcontinent India 'botste' in het Eoceen tegen het continent Azië, waardoor India vanuit Azië gekoloniseerd werd door zoogdieren.

Het bijzondere van de landverbinding tussen Noord- en Zuid-Amerika is, dat het effect ervan zo goed gedocumenteerd is, speciaal wat betreft de vertebratenfossielen en dateringen van migraties. Bezien we de huidige Zuidamerikaanse zoogdierfauna, dan blijkt het grootste deel zijn oorsprong te vinden

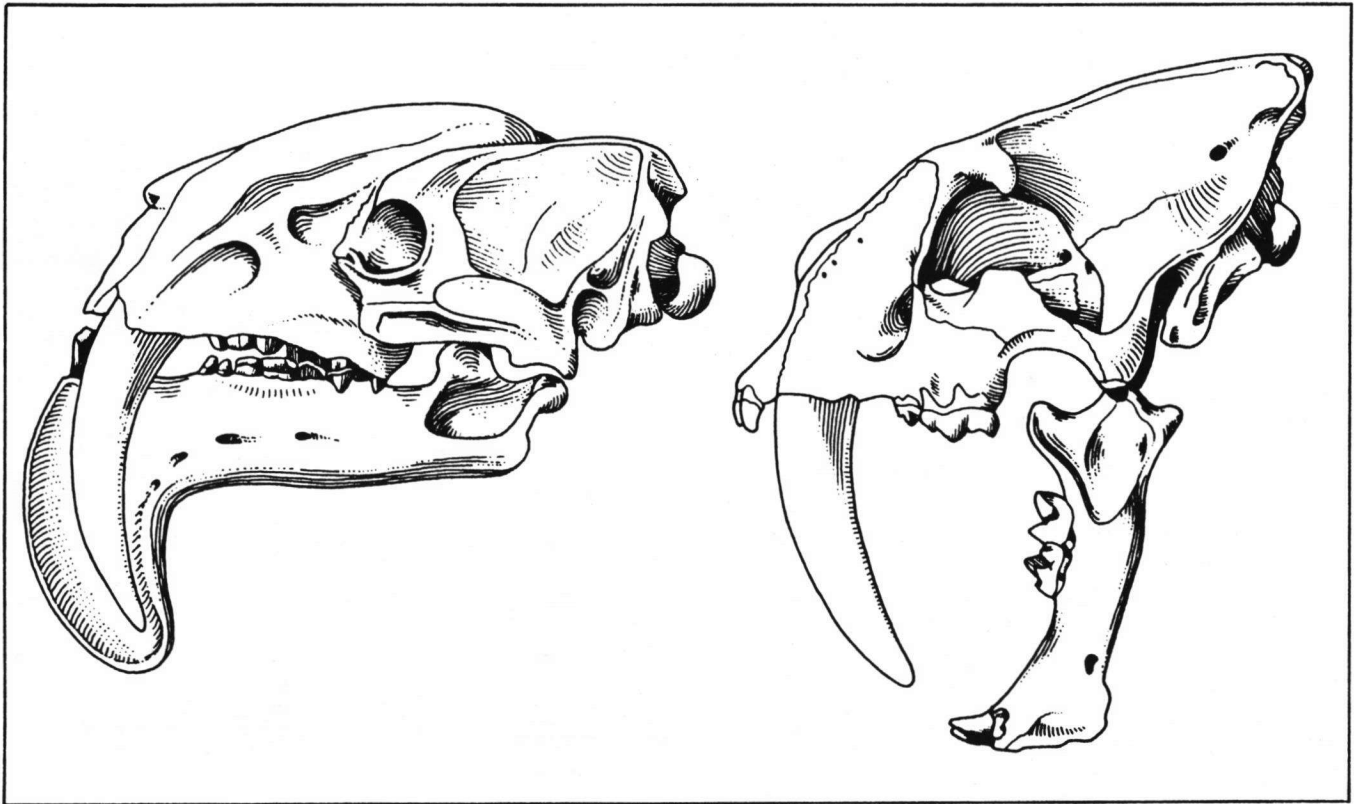


Fig. 1 De Zuidamerikaanse buidel-sabeltandtijger *Thylacosmilus* verdween met de komst van de Noordamerikaanse sabeltandtijger *Smilodon* (resp. links en rechts).

in Noord-Amerika. De primaten vormen hierop een uitzondering (WEBB, 1976; SIMPSON, 1980). Het uitsterven van de meeste autochtone zoogdieren in Zuid-Amerika was het gevolg van de komst van vicarissen uit Noord-Amerika, waarbij de Noordamerikaanse Carnivora een belangrijke rol speelden. De oorspronkelijke roofdieren van Zuid-Amerika zijn buidelroofdieren, o.a. een buidel-sabeltandtijger, buidelwolven en zeer grote loop-roofvogels.

De bestudering van de fossiele fauna's van verschillende ouderdom uit de beide continenten laat zien, dat deze fauna-omslag in eerste instantie niet catastrofaal was, maar dat het een proces was, waarbij het klimaat en de vegetatie van Midden-Amerika een belangrijke rol speelden. Zo was Midden-Amerika bij het ontstaan van de landbrug bedekt met een tropisch regenwoud, dat zo'n twee miljoen jaar geleden veranderde in een meer gevarieerde vegetatie. Vlak na het ontstaan van de landbrug zijn het voornamelijk Zuidamerikaanse zoogdieren die in Noord-Amerika verschijnen, nl. negen genera, terwijl slechts vier genera de omgekeerde reis maakten. Deze eerste uitwisseling had geen duidelijke invloed op de oorspronkelijke fauna's van de beide continenten. In het begin van het Pleistoceen veranderde dit drastisch. Niet minder dan veertien Noord-

amerikaanse zoogdiergenera vinden we dan nieuw in Zuid-Amerika, terwijl er slechts vier de reis omgekeerd maakten.

Door de veranderde vegetatie van Midden-Amerika was het nu mogelijk dat ook aan de savanne aangepaste zoogdieren de reis over de Middenamerikaanse landbrug maakten.

Deze nieuwe migratiegolf was desastreus voor de Zuidamerikaanse autochtone zoogdierfauna. Als we de Ungulaten als voorbeeld nemen, dan zijn het tien genera uit Noord-Amerika, zoals paarden, tapirs, pecari's, lama's en olifanten, die samen met roofdieren zoals de sabeltandtijger het uitsterven veroorzaakten van niet minder dan zeven Zuidamerikaanse hoefdiergenera. Slechts vier autochtone genera overleefden in eerste instantie de concurrentie met hun Noordamerikaanse vicarissen en de confrontatie met de Carnivora.

De uit Noord-Amerika geïmmigreerde hoefdieren maakten in Zuid-Amerika een heel eigen evolutie door en er ontstonden nieuwe genera en soorten. Aan het einde van het Pleistoceen was de radiatie maximaal en waren er zo'n twintig genera hoefdieren in Zuid-Amerika. Van de autochtone Zuidamerikaanse hoefdieren waren er nog slechts drie genera over (fig.2)

Net als in Noord-Amerika zien we op de overgang Pleistoceen-Holoceen een desastreuze

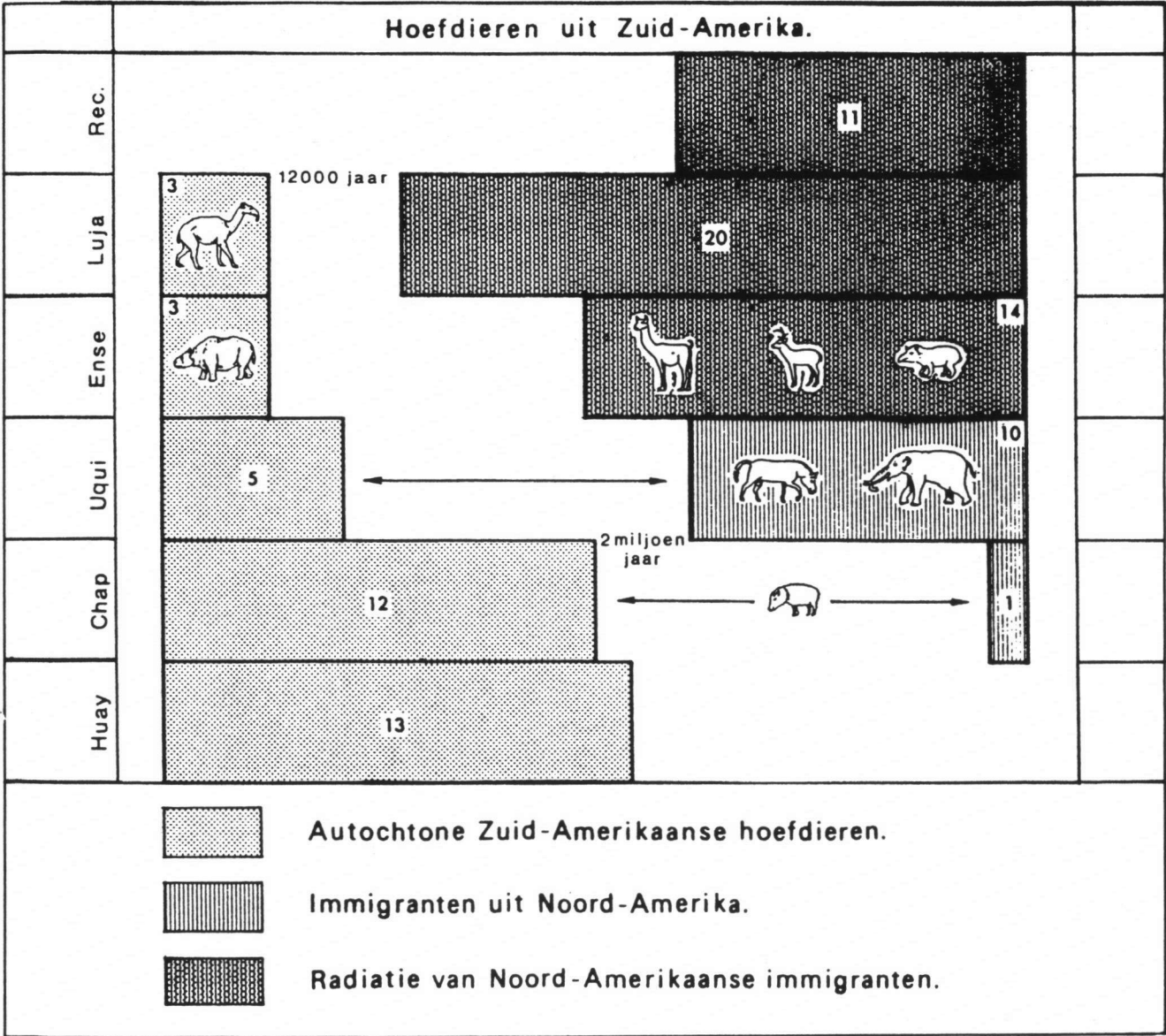
Fig. 2 Immigratie en radiatie van zoogdieren na het ontstaan van de Middenamerikaanse landbrug : Eerste fase (Huayquerian), tot ca. 3,5 miljoen jaar geleden. Er kunnen dertien genera autochtone Zuidamerikaanse ungulaten worden onderscheiden.

Tweede fase (Chapadmalalan), ca. 3,5 tot 2 miljoen jaar geleden. De Middenamerikaanse landbrug is nu ontstaan, welke de twee continenten met elkaar verbindt. Alleen de pecari *Argyrohyus* verschijnt in de Zuidamerikaanse fauna. Waarschijnlijk maakt een dicht tropisch regenwoud de doorgang van andere hoefdieren onmogelijk.

Derde fase (Uquian), ca. 2 miljoen jaar geleden. De vegetatie van Midden-Amerika verandert door klimaatsverandering. In Noord-Amerika maakt de savannevegetatie plaats voor een steppevegetatie. Tien Noordamerikaanse hoefdiergenera migreren via de Middenamerikaanse landbrug naar Zuid-Amerika, met als gevolg het uitsterven van autochtone Zuidamerikaanse hoefdieren.

Vierde fase (Ensenadan en Lujanian), tot het eind van het Pleistoceen, 12 000 jaar geleden. Uit de oorspronkelijk tien Noordamerikaanse hoefdiergenera evolueren ca. twintig nieuwe genera in Zuid-Amerika.

Vijfde fase (vanaf 12 000 jaar geleden). We zien een catastrofale teruggang van de megafauna in Zuid-Amerika; bij de hoefdieren verdwijnen niet minder dan negen genera, plus de drie nog overgebleven autochtone genera.



teruggang van de megafauna. De autochtone Zuidamerikaanse hoefdieren verdwenen geheel en van de overige twintig hoefdiergenera overleefden er slechts elf tot in de huidige Zuidamerikaanse fauna.

Het ontstaan van de landverbinding tussen Noord- en Zuid-Amerika had dus uiteindelijk het uitsterven van alle Zuidamerikaanse zoogdieren tot gevolg. Dit uitsterven vond plaats in verschillende fasen, zoals met de hoefdieren het geval was.

EILANDEN

Om eilanden te bereiken moeten landvertebraten een waterbarrière overbruggen. Voor sommige diersoorten blijkt dit onder bijzondere omstandigheden mogelijk te zijn, zoals blijkt uit fossielen die op eilanden gevonden worden. Het best gedocumenteerd zijn de overblijfselen van zoogdieren, die eens op de Middellandse-Zeeëilanden leefden, totdat de neolithische mens, de eerste boer, ze ongeveer 8 000 jaar geleden uitroeide. Het zijn vooral de eilanden Cyprus, Kreta, Sicilië, Sardinië en Mallorca waar veel fossiel materiaal verzameld werd en waarvan men zich een beeld kan vormen t.a.v. de vraag hoe de eilandfauna's er evolueerden en weer verdwenen.

Wat de grote zoogdieren betreft worden op de eilanden meestal fossielen gevonden van dwergolifanten, -herten, -antilopen en -nijlpaarden. Behalve dat de dieren klein waren, kunnen we nog allerlei andere kenmerken bestuderen, waarin ze verschillen van hun voorouders van het vasteland. De dwergnijlpaarden hadden een locomotie die meer op die van een varken leek dan op die van een groot nijlpaard. De dwergantilope van Mallorca had, net als de knaagdieren, doorgroeiende snijtanden.

Er is een opvallende gelijkenis in kenmerken tussen de dieren van de verschillende eilanden, wat uitgelegd kan worden als een aanpassing aan het eilandmilieu, waarin grote roofdieren ontbreken. Door de afwezigheid van grote roofdieren was groot zijn geen voordeel meer en waren dwergen duidelijk in het voordeel in het bergachtige landschap. Het ontbreken van grote rivieren op eilanden maakte het voor de nijlpaarden noodzakelijk elders hun voedsel te vergaren dan op de natuurlijke weiden langs de rivieren. Behalve dat ze klein werden, verloor de voet het zoolkussen, waardoor ze meer als herkauwers gelopen moeten hebben en zich zeer goed konden bewegen in het bergachtige terrein van Cyprus en Kreta, waar ook de fossielen van deze dieren gevonden werden.

Opvallend is, dat het steeds dezelfde diersoorten zijn die op de eilanden terechtkomen,

hetgeen niet zeer verwonderlijk is als we de goede zwemcapaciteiten van deze dieren in aanmerking nemen. Een andere overeenkomst is, dat deze dieren meestal in kudden leven. We kunnen veronderstellen dat ze in een groep op een eiland arriveerden, wat essentieel is voor een succesvolle kolonisatie. Hoewel roofdieren soms goede zwemmers zijn, zullen ze door hun solitaire leefwijze niet succesvol zijn geweest als kolonisatoren van eilanden. Het is duidelijk dat de waterbarrière de oorzaak was van het feit, dat de verscheidenheid aan soorten vele malen kleiner was op eilanden dan op het vasteland en dat grote roofdieren er ontbraken. De aanpassingen die de dieren op de eilanden ondergingen, moeten zich geologisch gesproken zeer snel hebben voltrokken. Vinden we eenmaal de eilandfauna, dan kan deze zeer lang praktisch onveranderd blijven voortleven. Een goed voorbeeld hiervan is de fauna van Mallorca met de dwerggeit *Myotragus*, die reeds in het Pliocene aanwezig was. Het dier heeft minstens 3 miljoen jaar op het eiland geleefd zonder dat het duidelijke veranderingen onderging. Het moet zeer goed aangepast zijn geweest aan het eilandmilieu en het zal door zijn aanwezigheid voor mogelijke nieuwkomers van het vasteland onmogelijk zijn geweest zich op het eiland te vestigen.

In het ijstijdvak, het Pleistoceen, treden er op het vasteland allerlei veranderingen op in de zoogdierenfauna; er sterven soorten uit en nieuwe vormen evolueren, terwijl de eilandfauna onveranderd blijft. De vestiging van de neolithische mens en zijn huisdieren op Mallorca, ongeveer 5 000 jaar geleden, had catastrofale gevolgen voor de eilandfauna en *Myotragus* stierf uit.

Op de grotere eilanden zoals Kreta en Cyprus verscheen de neolithische mens eerder: ongeveer 7 500 jaar geleden. Hierdoor verdwenen ook op Cyprus de dwergnijlpaarden en -olifanten en op Kreta stierf de gevarieerde hertenfauna met dwerg- en op giraffen lijkende vormen uit. Het uitsterven van al deze bijzondere endemen heeft zich zeer snel voltrokken, zoals in grotafzettingen vaak waar te nemen is. Zonder dat de aard van de sedimentatie in de grot noemenswaardig verandert, zijn de lagen met fossielen van endemen en die met huisdieren haarscherp te onderscheiden en te dateren. De oorzaak moet gezocht worden in een overbejaging door de mens en de import van huisdieren. De eilandzoogdieren moeten een gemakkelijke prooi geweest zijn voor de mens, doordat ze zich niet snel voortbewogen met hun korte poten. Wat betreft de kleine zoogdieren voltrok het uitsterven van endemen zich minder snel. In de loop van de tijden verdwijnen ze geleidelijk en wordt hun

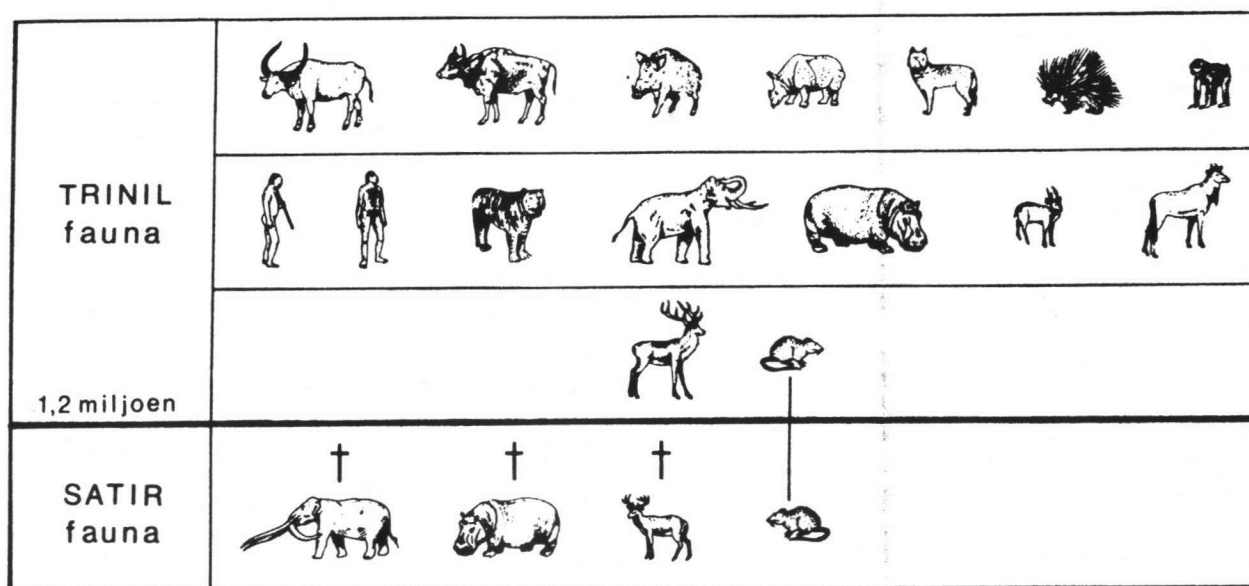


Fig. 3 Door een landbrug wordt Java ongeveer 1,2 miljoen jaar geleden verbonden met Azië. De eilandfauna (Satir) sterft uit door de komst van de continentale fauna (Trinil) met roofdieren.

plaats ingenomen door vastelandvormen. De relatie tussen het uitsterven van de 'grote' eilandzoogdieren en de komst van de neolithische mens is duidelijk.

Op Java en ook op Sicilië leefde eens een bijzondere eilandfauna. Op Java tot ongeveer 1,2 miljoen jaar geleden en op Sicilië tot ongeveer 60 000 jaar terug. De eilandfauna van Java is slecht bekend en bestudeerd, maar dat er reuzenschilpadden, herten, olifanten en een primitieve nijlpaardsoort leefden in die periode, is duidelijk aangetoond. Grote carnivoren ontbraken. Ongeveer 1,2 miljoen jaar geleden ontstond er een landverbinding met Azië, met het gevolg dat de vastelandfauna van Azië nu Java koloniseerde en het verdwijnen veroorzaakte van de gehele autochtone eilandfauna met uitzondering van enkele knaagdiersoorten (fig. 3).

Op Sicilië leefden tot ongeveer 60 000 jaar geleden dwergolifanten en endemische herten. De jongere fauna is een vastelandfauna, waaruit geconcludeerd mag worden, dat Sicilië destijds verbonden is geweest met het vasteland van Italië. Deze landverbinding had tot gevolg, dat de roofdieren op het eiland arriveerden en de dwergolifanten uitstierven, omdat ze een makkelijke prooi voor de roofdieren waren. Een landverbinding tussen een eiland en het continent had dus direct catastrofale gevolgen voor de autochtone eilandfauna.

Door de landverbindingen Java-Azië (1,2 miljoen jaar geleden) en Sicilië-Italië (60 000 jaar geleden) kwam ook de pleistocene mens op deze voormalige eilanden terecht. In het

eerste geval was het *Homo erectus* en in het tweede de Neandertaler. Het is niet duidelijk welke rol de mens bij het uitsterven van de oorspronkelijke eilandfauna's van Java en Sicilië heeft gespeeld.

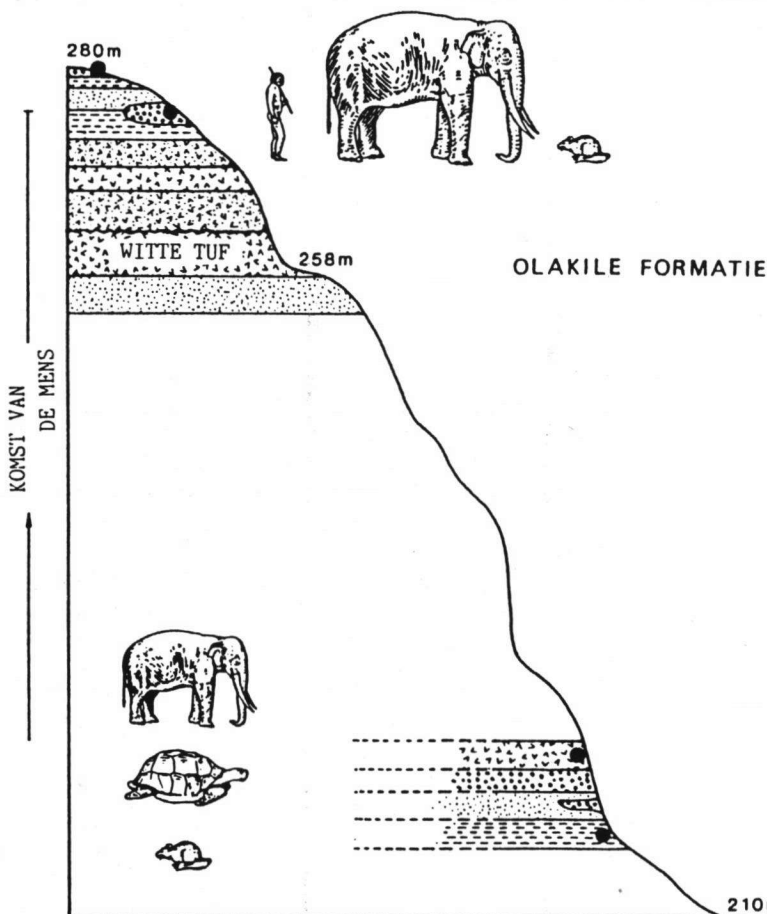
De aanwezigheid van de neolithische mens is duidelijk herkenbaar aan de resten van huisdieren (o.a. schapen en varkens) en potscherven. We nemen het Middellandse-Zeegebied als voorbeeld: De komst van de mens op de eilanden hier was catastrofaal voor de bijzondere eilandfauna. Veel minder is bekend over de invloed van de pleistocene mens - die jager-verzamelaar was - op een eilandfauna. Toch moet het mogelijk zijn geweest voor deze mens om zeebarrières te overbruggen. Australië werd zeker 40 000 jaar geleden al gekoloniseerd door mensen, wat volgens MARTIN (1984) het uitsterven van een gedeelte van de megafauna van dit continent tot gevolg had.

Stenen werktuigen uit het Pleistoceen werden ook gevonden op eilanden zoals Sulawesi, Flores en Timor in Zuidoost-Azië en Sardinië in het Middellandse-Zeegebied. Op midden Flores bij Boaleza werden door de Nederlandse onderzoeker Verhoeven stenen werktuigen tezamen met fossielen van een reuzenrat en de pleistocene olifant *Stegodon* gevonden. Deze soortenarme fauna past in het beeld van de eilandfauna's. De olifant was ongewoon in die zin, dat hij niet verdwergd was. In 1980 werden door een gezamenlijk onderzoeksteam van het Institute of Technology in Bandung en de Universiteit van Utrecht in een heuvel

bij Olakile (midden Flores) verschillende fossilhoudende lagen ontdekt in tufafzettingen. In de stratigrafisch oudere lagen werden fossielen gevonden van een reuzenschildpad en een dwergolifant (*Stegodon*). Op jongere vindplaatsen aan de top van de heuvel werd dezelfde grote vorm van *Stegodon* gevonden, die bij Boaleza werd aangetroffen met stenen werktuigen. De grote olifant bleek dus geologisch gezien jonger te zijn dan de dwergvorm, ook weer een ongewoon beeld voor een eilandfauna. Grote zoogdieren zoals de olifant verdwergen normaal gesproken op pleistocene eilanden. In de fauna met de grote olifanten op Flores moet ook de mens aanwezig zijn geweest, gezien het voorkomen van stenen artefacten. De fauna-evolutie op Flores past niet in het evolutiemodel voor eilandzoogdieren, dat opgesteld kan worden aan de hand van voorbeelden uit het Middellandse-Zeegebied. Hier echter speelde de pleistocene mens geen rol (Sardinië uitgezonderd). Deze mens, een jager, die op de eilanden van Zuidoost-Azië en ook op Sardinië al in het Midden-Pleistoceen aanwezig was, zal zeker een stempel op de fauna-evolu-

tie gedrukt hebben. De fauna-opeenvolging op Flores kan dan ook verklaard worden door de komst van de mens in het Midden-Pleistoceen. De oudere fauna met de dwergolifanten, reuzenratten en -schildpadden past nog in het eiland-evolutiemodel. De komst van de jagende mens op het eiland zal voor de dwergolifanten en reuzenschildpadden het einde hebben betekend, daar ze een gemakkelijke prooi waren. De grote vasteland-olifant moet hierna gekomen zijn. Doordat er nu wel een 'roofdier' op het eiland aanwezig was, nl. de mens, verdwergen deze olifanten niet. Het plotseling uitsterven van de dwergolifanten en reuzenschildpadden kan dus heel goed verklaard worden door de komst van de pleistocene mens (fig. 4).

Een soortgelijke plotselinge faunaverandering, gepaard gaande met het uitsterven van eilandzoogdieren, zien we in het Midden-Pleistoceen van Sardinië. De eiland-antilope *Nesogoral*, een dwergvarken en een aap verdwijnen, en daarvoor in de plaats komt een fauna met een hert, *Megaloceros cazioti*, en een hondachtige, *Cynotherium sardous*.



● VINDPLAATSTEN VAN VERTEBRATENFOSSIELEN

Fig. 4 Het profiel bij Olakile (Flores, Indonesië). Verschillende vindplaatsen liggen hier in een stratigrafische opeenvolging. In de oudste lagen worden een dwerg-*Stegodon* en een reuzenschildpad gevonden, terwijl in de jongere een grote *Stegodon* voorkomt. Ook werden in deze lagen stenen werktuigen gevonden. Het verdwijnen van de dwerg-*Stegodon* en de reuzenschildpad kan in verband gebracht worden met de komst van de jager en verzamelaar, de mens in het Midden-Pleistoceen.

In beide fauna's komt de fluithaas *Prolagus sardus* voor. Italiaanse archeologen vonden recentelijk stenen werktuigen uit het Midden-Pleistoceen in Noord-Sardinië. De mens was dus ook in het Midden-Pleistoceen aanwezig op Sardinië. Het voorkomen van de fluithaas *Prolagus* met zijn hoge reproductie was mogelijk cruciaal voor de pleistocene mens om zich permanent op het eiland te kunnen vestigen, zoals ook de reuzenratten op de eilanden in Zuidoost-Azië de functie gehad kunnen hebben van primaire voedselbron voor de mens.

De bovenpleistocene fauna van Sardinië is soortenarm, hetgeen past in het algemene faunabeeld van eilanden, maar het hert heeft niet de gebruikelijke eiland-aanpassingen zoals korte poten. De komst van de mens op het eiland in het Midden-Pleistoceen kan zeer goed het uitsterven van de dwergantilope en het dwergvarken tot gevolg hebben gehad. Het hert arriveerde tegelijkertijd met de mens op het eiland en behield zijn vastelandproporties. Van deze eilandmens is nog maar zeer weinig fossiel materiaal gevonden: een stuk bovenkaak zonder kiezen, een slaapbeen en een stukje ellepijp.

Al deze botten vertonen bijzondere kenmerken als ze vergeleken worden met fossielen van het vasteland uit het Boven-Pleistoceen en Holoceen. De beide schedelfragmenten konden gedateerd worden op ongeveer 9 000 jaar, dat is duizend jaar vóór de neolithische boeren voet aan wal zetten. De grootte van de tanden en kiezen kan worden geschat aan de hand van hun wortelholten (alveolen) in het gevonden stuk bovenkaak. Het blijkt dat deze mens kleine tanden en een uitzonderlijk grote eerste ware kies had. De combinatie van kleine snijtanden en grote molaren is zover nog niet bekend bij *Homo sapiens*.

Ook het slaapbeen en de ellepijp hebben afwijkende kenmerken.

Het fossiel materiaal is nog niet voldoende voor verreikende conclusies. De afwijkende morfologie is mogelijk een indicatie voor endemisme in een geïsoleerde preneolithische populatie op Sardinië. De komst van de neolithische mens ongeveer 8 000 jaar geleden betekende waarschijnlijk het einde voor het endemische hert *Megaloceros cazioti* en de hondachtige *Cynotherium*, maar misschien ook wel voor deze eilandmens.

PLEISTOCENE EXTINCTIES

Het plotseling uitsterven van endemen kan goed gekoppeld worden aan het tijdstip waarop de mens op een eiland terechtkwam. Een landbrug, waardoor het eiland in verbinding kwam met het vasteland, was in sommige gevallen

ook de oorzaak van het uitsterven van de eilandfauna. Klimaatveranderingen in het Pleistoceen hadden slechts marginale veranderingen in de zoogdierfauna van de eilanden tot gevolg. Dit in tegenstelling tot het vasteland, waar gedurende het Pleistoceen vele zoogdieren verdwenen en nieuwe soorten evolueerden. Aan het einde van het Pleistoceen zien we echter een drastische teruggang van de megafauna. Van de dieren met een gewicht van meer dan 50 kg verdwijnt ongeveer 50%, waardoor van een massale extinctie gesproken wordt. De achtergronden van dit dramatische gebeuren vormen het onderwerp van discussies waarin twee verschillende mogelijkheden worden geopperd. Het uitsterven zou een gevolg zijn van overbejaging door de mens of - de andere hypothese - van veranderingen in het klimaat, die de vegetatie dermate veranderden dat een groot gedeelte van de megafauna verdween.

Een verdediger van het eerste model, 'overkill' door de mens, is de Amerikaanse paleontoloog MARTIN (1984). Hij wijst erop, dat het uitsterven niet synchroon plaatsvond. In Australië verdwijnen ongeveer 40 000 jaar geleden de grote reuzenbuideldieren als *Diprotodon* en *Zygomaturus*, reuzenkangoeroes en andere grote buideldieren. In Noord-Amerika vond het verlies aan megafauna voornamelijk plaats aan het einde van het Pleistoceen, ongeveer 12 000 jaar geleden. Het verlies aan dieren met een gewicht van meer dan 50 kg is ongeveer 75%, terwijl het verlies aan kleinere zoogdieren slechts 10% is.

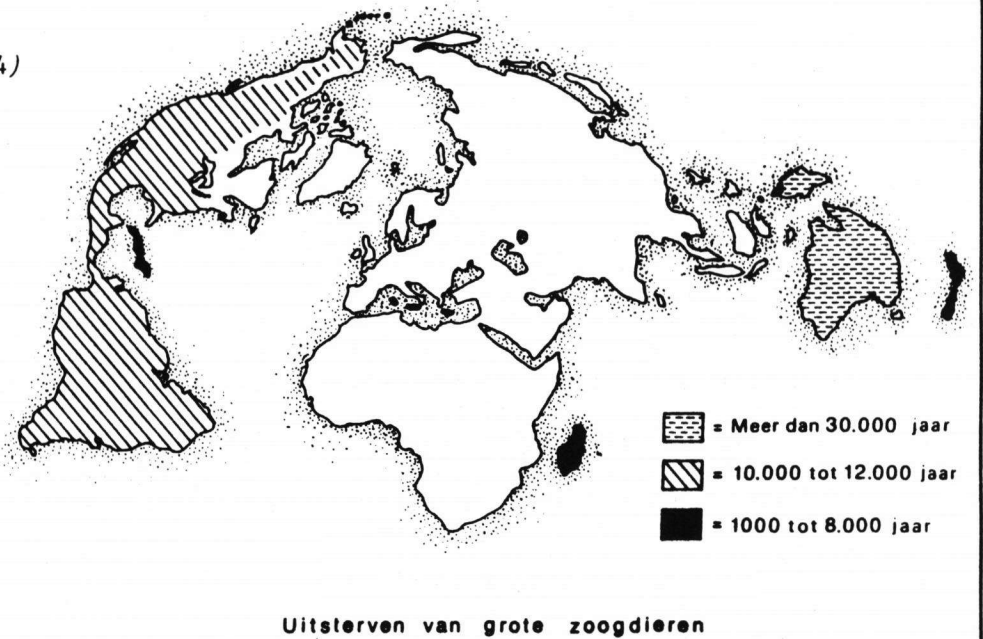
In dezelfde periode viel de drastische teruggang van de Zuid Amerikaanse megafauna.

In Afrika was het verlies aan megafauna praktisch nihil, terwijl in Eurazië aan het einde van het Pleistoceen de mammoet, de wolharige neushoorn en het reuzenhert verdwenen, maar de rest van de megafauna bleef praktisch ongewijzigd.

Op Madagascar zien we het plotseling verdwijnen van de grotere zoogdieren (reuzenlemur, dwergnijlpaard e.a.) ongeveer 1 000 jaar geleden. MARTIN (1984) wijst erop, dat er een verband bestaat tussen het verschijnen van de mens in bepaalde gebieden en het uitsterven van de megafauna. De mens arriveerde ongeveer 40 000 jaar geleden in Australië, 15 000 jaar geleden in Amerika en 1 000 jaar geleden op Madagascar. In de werelddelen waar de mens reeds geruime tijd verbleef, Eurazië en Afrika, was het uitsterven van de megafauna aan het eind van het Pleistoceen te verwaarlozen.

GUTRIE (1984) wijst dit model af en verdedigt de hypothese van habitatverandering als

Fig. 5 Het uitsterven van grote zoogdieren (naar MARTIN, 1984)



gevolg van klimaatsverandering aan het eind van het Pleistoceen (vgl. ook GUENTHER, 1987).

OWEN-SMITH (1987) komt tot een soort compromis en neemt aan dat overbejaging door de mens wel degelijk een rol speelde. Hierdoor nam de populatiegrootte van bijvoorbeeld de laatpleistocene olifanten in Noord-Amerika af. Dit moet ook zijn invloed gehad hebben op de vegetatie. OWEN-SMITH geeft voorbeelden uit Afrika, waar olifanten een dicht bos kunnen veranderen in een open vegetatie. Op door nijlpaarden begraasde gebieden met hoog gras verschijnt later een meer voedselrijke vegetatie. Een teruggang van de zeer grote zoogdieren had dus ook een verandering van de vegetatie tot gevolg.

Het uitsterven van de megafauna aan het einde van het Pleistoceen zou dus veroorzaakt zijn door een combinatie van factoren, waarbij klimaatverandering, toename van de menselijke populatie op aarde, overbejaging door de mens en afname van de grote-zoogdierpopulatie een rol speelden. In sommige gevallen kon de oorzaak duidelijk worden gereconstrueerd, zoals in het geval van Madagascar, waar de mens verantwoordelijk gesteld moet worden voor het verdwijnen van de endemische megafauna (DEWAR, 1984). Niet alleen door deze overbejaging, maar ook door bosbranden veranderde de vegetatie drastisch sinds de aanwezigheid van de mens. Het uitsterven op

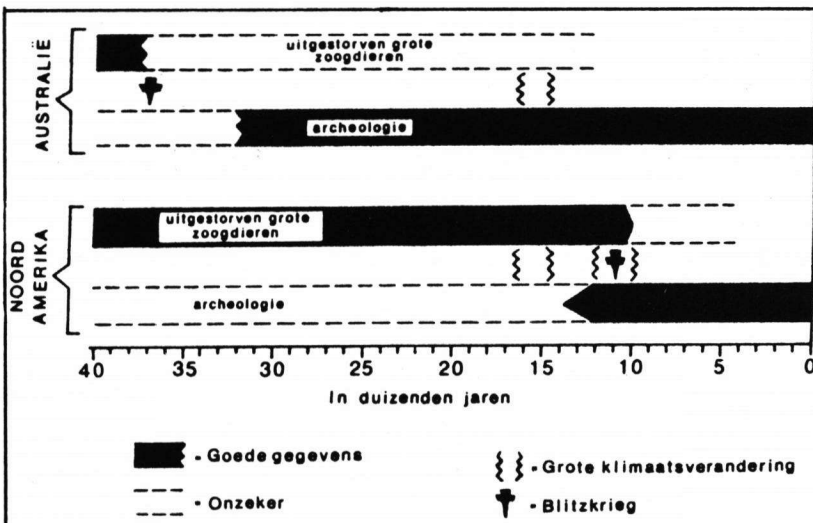


Fig.5 Het verband tussen uitsterven van grote zoogdieren en de komst van de mens in verschillende delen van de wereld (naar MARTIN, 1984)

de continenten is een complex gebeuren, waarbij verschillende factoren een rol speelden, maar waar de mens toch niet uit weg te denken is.

SLOTBESCHOUWING

Soorten sterven uit en nieuwe ontstaan, zelfs na mondiale catastrofes. Het herstel van de diversiteit in vormen geschiedt geologisch gesproken verbluffend snel. Met deze wetenschap zouden we ons geen zorgen hoeven maken

over het verdwijnen van soorten op dit ogenblik. Toch gaat de vergelijking van het heden met het verleden niet op. In het verleden zagen we steeds, dat er na het verdwijnen van soorten nieuwe verschenen met een bepaalde diversiteit eigen aan een bepaald milieu. In het kwartaal en vooral de laatste 10 000 jaar verdwijnen er in steeds hoger tempo soorten zonder dat er nieuwe voor in de plaats komen, hetgeen we in analogie met het verleden zouden verwachten. Dat de mens debet is aan dit uitsterven valt niet te ontkennen.

Met dank aan Jaap Luteyn, die de platen verzorgde, en Francien Braber, die de tekst verwerkte.

ADRES VAN DE AUTEUR: Instituut voor Aardwetenschappen, Budapestlaan 4, 3508 TA Utrecht.

summary

Some models of (especially Pleistocene) extinctions of larger mammals are outlined: Firstly, the species-exchange between North and South America after the two continents became connected in the Plio-Pleistocene and the subsequent disaster for the South American fauna. Secondly, the extinctions of insular faunas after the arrival of a continental fauna including man, with the examples of the Mediterranean islands and the Indonesian archipelago.

The role of man as an important factor in past extinctions of larger mammals has either been stressed (e.g. MARTIN, 1984) or been largely denied by those who believe in climatic change with ensuing destruction of habitats as the main reason for extinctions (e.g. GUTRIE, 1984). Models allowing for both overkill by man and changes in habitat seem to be more realistic, although some of the habitat changes must have been caused by man. It may be clear that man cannot be ruled out as a weighty factor, as the case of Madagascar established.

There is a marked difference between earlier and later extinctions, especially those occurring during the last 10 000 years: species have stopped being replaced by others that are adapted to the same environment. This, no doubt, is entirely due to man.

LITERATUUR

- DEWAR, R.E., 1984: Extinctions in Madagascar: the loss of the subfossil fauna. In: MARTIN & KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions, 574-593
- GUENTHER, E.W., 1987: Zur Frage des Aussterbens von eiszeitlichen Grosssäugern, insbesondere der Mammute, in Mitteleuropa. *Cranium* IV, 2, 67-75
- GUTRIE, D., 1984: Mosaics, allelochemicals and nutrients: on ecological theory of Late Pleistocene megafaunal extinctions. In: MARTIN & KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions, 259-298
- MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (eds.), 1984: Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution. University of Arizona Press, Tucson
- MARTIN, P.S., 1984: Prehistoric overkill: the global model. In: MARTIN & KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions, 354-403
- OWEN-SMITH, N., 1987: Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology*, 13, 351-362
- SIMPSON, G.G., 1980: Splendid isolation. The curious history of South American Mammals. Yale University Press, New Haven & London
- WEBB, S.D., 1976: Mammalian faunal dynamics of great American interchange. *Paleobiology*, 2, 220-234