

Flora en fauna van 'Holt und Haar'; gegevens uit een Weichseliën-groeve gecombineerd

Bas van Geel, Jan F. van de Steeg en Hanneke J.M. Meijer

Samenvatting

De paleontologische gegevens, in combinatie met de palynologische analyse van twee sedimentmonsters uit de groeve Holt und Haar (Duits-Nederlands grensgebied; Weichseliën Midden-Pleniglaciaal) leiden tot een gedetailleerd beeld van landschap en vegetatie. De invloed van herbivoren op de soortensamenstelling van de vegetatie tijdens interstadialen wordt door botanisch paleoecologen ten onrechte buiten beschouwing gelaten.

Summary

Palaeontological records in combination with a palynological study of two sediment samples from a waterlogged sand deposit near the German-Dutch border allow for a detailed interpretation of Weichselian Middle Pleniglacial environmental conditions. The effect of herbivores on vegetation composition should be taken into account by palynologists.

Inleiding

De zandafgraving Holt und Haar (fig. 1) ligt in het buurtschap Westenberg in de Duitse gemeente Bad Bentheim op ongeveer 350 meter van de Nederlandse grens. Het maaiveld ter plaatse ligt op 30.5 meter boven het huidige

zeeniveau. De locatie is gelegen in de Dinkelvallei tussen de stuwwal van Oldenzaal in het westen en een west-oost verlopende rug van zandsteen aan de Duitse kant (Schlüter, 2005). De zandwinning betreft afzettingen uit de laatste ijstijd (Weichseliën). De bovenste vier meter bestaat uit fijne en middelgrove zanden (meest door de wind afgezet: 'dekzand') met daaronder een laag van grove, via stromend water vervoerde zanden. Voor de zandwinning wordt gebaggerd tot een diepte van 20 meter. Net als in de nabijgelegen Twentse dekzandgebieden (Ran, 1990; van Huissteden, 1990) zijn tussen de zandige afzettingen ook enkele lagen aanwezig: af en toe worden er tussen het opgebaggerde materiaal compacte brokken weinig sediment aangetroffen. In de afgelopen jaren zijn er behalve veel botten ook een aantal midden-paleolitische vuurstenen artefacten (Schlüter, 200b) gevonden (fig. 2). Om meer zekerheid over de ouderdom van de vondsten te krijgen zijn er door bemiddeling van de toenmalige provinciaal archeoloog Ad Verlinde een tweetal botten uit de groeve Holt und Haar C-14 gedateerd. Dit gebeurde op het Centrum voor Isotopen Onderzoek van de Rijksuniversiteit Groningen, in opdracht van de Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek. De uitkomst van de meting aan een rendiergewei was $42.800 \pm 2.370/1.830$ BP (BP staat voor C-14 'jaren' voor 1950); een mammoetrib werd op $44.840 \pm 3.230/2.300$ BP gedateerd. Deze dateringen wijzen op een periode die meestal als het Moershoofd Interstediaal (deel uitmakend van

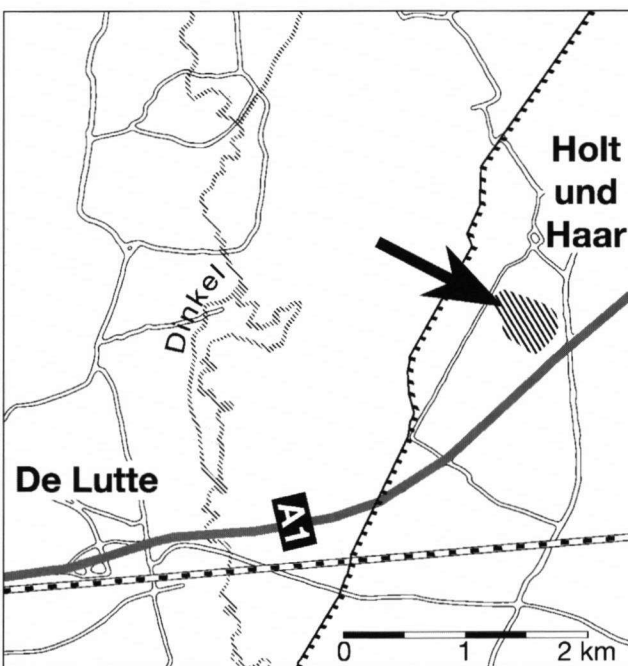


Fig 1 Kaartje van het Nederlands-Duits grensgebied. De groeve Holt und Haar is aangegeven met een pijl.

Map of the Dutch-German border area showing the location (arrow) of sandpit Holt und Haar.

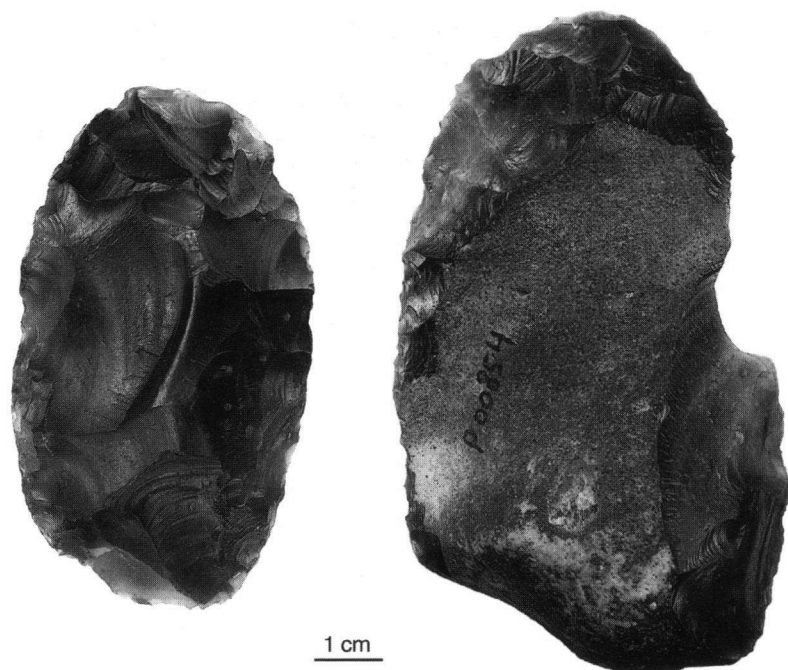


Fig 2 Twee middenpaleolithische vuurstenen artefacten uit de groeve Holt und Haar (collectie Oorthuis/van de Steeg).
© Frans de Vries/Archeoforum:
www.archeoforum.nl.

Two mid-palaeolithic flint artefacts from the sandpit Holt und Haar (collection Oorthuis/van de Steeg).
© Frans de Vries/Archeoforum:
www.archeoforum.nl.

Midden-Pleniglaciaal; zie fig. 3) wordt aangeduid (van der Hammen *et al.*, 1967). Vanuit de onderzoeksgroep Paleo-ecologie en Landschapsecologie van de Universiteit van Amsterdam (UvA) en vanuit het Instituut voor Aardwetenschappen van de Vrije Universiteit (VU) zijn gedurende de afgelopen vier decennia uitgebreide geologische en botanisch paleo-ecologische studies verricht aan afzettingen uit de laatste ijstijd en het daaraan voorafgaande warme Eemiën. Veel van die studies werden verricht aan materiaal uit Twente. Daarbij ging het om de ontwikkelingen van landschap, vegetatie en klimaat gedurende Saaliën, Eemiën, Weichseliën en Holoceen (van der Hammen, 1951, 1971; van der Hammen *et al.*, 1967; van der Hammen & Wijmstra, 1971; Brinkkemper *et al.*, 1987; van Geel *et al.*, 1981, 1986, 1989, 1995; Kolstrup, 1980; Ran, 1990; van Huissteden *et al.*, 1986, 2001; van Huissteden, 1990; Vandenberghe & van Huissteden, 1988). Tot nu toe werden bij het interpreteren van gegevens en bij de reconstructies van ecosystemen voor de periode van het Weichseliën vooral de klimatologische, geologische en bodemkundige aspecten en diverse botanisch-ecologische factoren in aanmerking genomen. Bij het interpreteren van

de vegetatie-ontwikkeling werd een mogelijke rol van herbivoren door de (botanisch geörienteerde) palynologen echter vrijwel buiten beschouwing gelaten. Ook palynologen in het buitenland gaan vrijwel nooit in op de mogelijke effecten van begrazing.

In Cranium zijn reeds eerder artikelen verschenen over de vindplaats Holt und Haar. Dit betrof een artikel waarin Meijer (2001) een faunalijs (vissen, vogels, zoogdieren) presenteerde en waarin zij aantoonde dat de zeer gevarieerde fauna wijst op de aanwezigheid van droge zowel als natte biotopen. De gedetailleerde vegetatiereconstructie van de vindplaats Orvelte (Cappers *et al.*, 1993) werd daarbij gebruikt als referentie voor de vindplaats Holt und Haar. In tabel 1 geven we een overzicht van de tot nu toe in de groeve Holt und Haar gevonden diersoorten. De soorten die nog niet eerder waren gemeld zijn aangemerkt met een sterretje. Zoals eerder opgemerkt (Meijer 2001, 2002) zijn er soorten die wijzen op open water (vissen, watermol (Schlüter, 2006a; fig. 4), eland, buning, bever en watervogels), terwijl de vondsten van de grote grazers zoals paard, steppewisent, wolharige neushoorn en

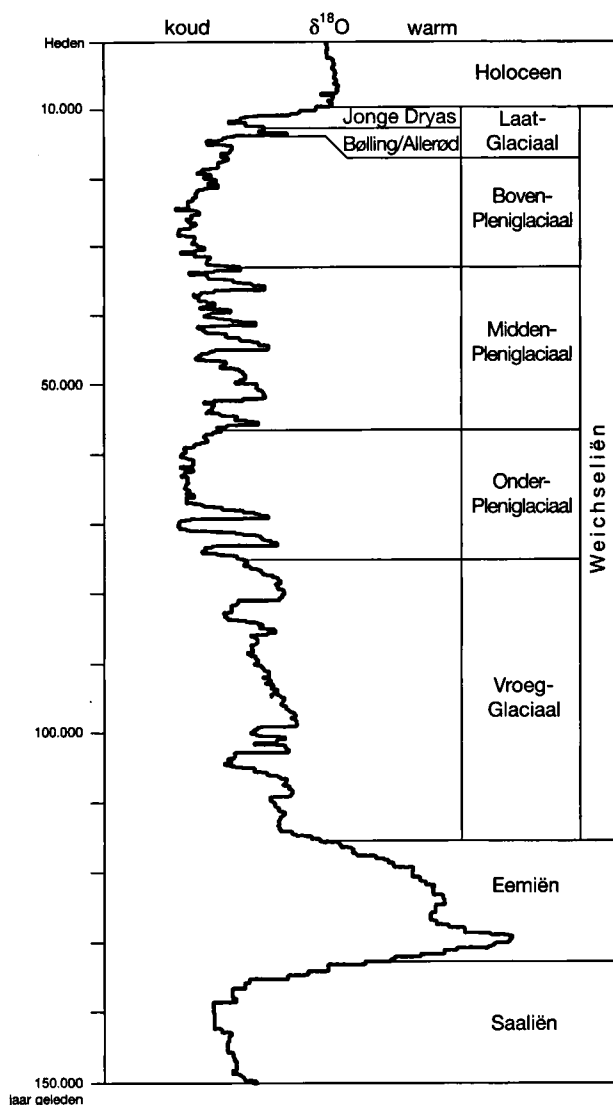


Fig 3 Curve die de belangrijkste klimaatveranderingen van de laatste 150.000 jaar aangeeft, gebaseerd op metingen van zuurstof-isotopen in boringen uit de Groenlandse ijskap.

Curve showing major climate shifts during the last 150,000 years, based on oxygen isotope ratios in cores from Greenland ice.

wolharige mammoet, grondeekhoorn en roofdieren, als grottenbeer, grottenleeuw, grottenhyena en wolf, wijzen op droge gebieden. De vondsten van vuurstenen artefacten wijzen op de aanwezigheid van mensen. Die zullen zich in het landschap met droge steppebodems en de daartussen gelegen laagten met moerassen en meren goed hebben

kunnen handhaven, want de jacht zal ruim voldoende hebben opgeleverd. Het voorkomen van een aantal vogels die tegenwoordig gebonden zijn aan de zee of de nabijheid van de zee, zoals de roodkeelduiker, zwarte zee-eend en de zeekoet lijkt opmerkelijk omdat bij een extra lage zeespiegel tijdens de laatste ijstijd de Noordzee grotendeels droog lag. Post (2005) heeft echter aan de hand van vondsten van botten van mariene zoogdieren kunnen aantonen dat de zee tijdens enkele minder koude intervallen aanwezig was in het zuidelijke Noordzee-gebied.

Meijer (2001) heeft een overzicht gegeven over de in de loop der tijd veranderde visie (Guthrie, 1990) van paleontologen ten aanzien van de relatie tussen (mega)fauna, vegetatie, bodem en klimatologische omstandigheden tijdens de laatste ijstijd. In dit artikel geven we een uitbreiding op de eerder gepubliceerde faunalijs van de vindplaats Holt und Haar. Tevens bespreken we de resultaten van een palynologische analyse van twee brokken venig sediment. Met de nu ter beschikking staande gegevens kunnen we een meer complete reconstructie geven van de vegetatie, het type landschap en van de daarin voorkomende zoogdieren, vogels en vissen. Tevens gaan we in op de interactie tussen herbivoren en vegetatie tijdens interstadialen (perioden met een gematigd koud klimaat) van het Weichseliën.

Materiaal en methoden

In 2005 heeft de tweede auteur enkele sedimentmonsters verzameld die afkomstig waren uit de zuigput Holt und Haar. Het betrof kluiten venig materiaal van elk ca 0,4 liter. Het materiaal werd ongeveer een uur na het baggeren verzameld en werd goed afgesloten verpakt. Door de eerste auteur werd een 6-tal submonsters genomen vanuit het ongecontamineerde binnenste deel van de kluiten sediment. Kleine monsters (ca. 1 cc) werden gebruikt voor de bereiding van microfossielen (pollen = stuifmeel, schimmelsporen, algen). Monsters voor het onderzoek naar botanische macroresten hadden een volume van ca. 8 cc. Voor de analyse van microfossielen werden preparaten gemaakt die onder een microscoop werden geanalyseerd. De analyse-resultaten van twee representatieve submonsters (1C en 2A) worden hier besproken.

Tabel 1 Overzicht van de tot nu toe in de groeve Holt und Haar gevonden diersoorten. De soorten die nog niet eerder waren gemeld (Meijer, 2001) zijn aangemerkt met een sterretje.

Table 1 Overview of the animal species that were found in Holt und Haar till now. Species that have not been reported earlier (Meijer, 2001) are marked with an asterix.

<u>Klasse Pisces (Vissen)</u>	<u>Klasse Mammalia (Zoogdieren)</u>
Orde Gadiformes (Kabeljauwachtigen)	Orde Artiodactyla (Evenhoevigen)
<i>Lota lota</i> - Kwabaal (kabeljauwachtige)	<i>Rangifer tarandus</i> - Rendier
Orde Perciformes (Baarsachtigen)	<i>Alces alces</i> - Eland
<i>Perca fluviatilis</i> * - Baars	<i>Megaloceros giganteus</i> - Reuzenhert
Orde Salmoniformes (Zalmachtigen)	<i>Bison priscus</i> - Steppewisent
<i>Coregonus sp.</i> - Houtingachtige	<i>Ovibos moschatus</i> * - Muskusos
<i>Esox lucius</i> - Snoek	Orde Carnivora (Roofdieren)
<u>Klasse Aves (Vogels)</u>	<i>Canis lupus</i> - Wolf
Orde Anseriformes (Watervogels/Eenden, Ganzen en Zwanen)	<i>Alopex lagopus</i> - Poolvos
<i>Anser albifrons</i> - Kolgans	<i>Panthera spelaeus</i> - Grottenleeuw
<i>Anser anser</i> - Grauwe gans	<i>Crocota spelaeus</i> - Grottenhyena
<i>Anas platyrhynchos</i> - Wilde eend	<i>Mustela putorius</i> - Bunzing
<i>Anas sp.</i> - Grondeleenden	<i>Ursus spelaeus</i> * - Grottenbeer
<i>Aythya cf. marila</i> * - Toppereend	Orde Insectivora (Insekteneters)
<i>Aythya sp.*</i> - Duikeenden	<i>Desmana cf. moschata</i> - Watermol
<i>Branta leucopsis</i> - Brandgans	Orde Lagomorpha (Haasachtigen)
<i>Cygnus cf. bewickii</i> * - Kleine zwaan	<i>Lepus timidus</i> - Sneeuwhaas
<i>Mergus sp.</i> - Zaagbekken	Orde Perissodactyla (Onevenhoevigen)
<i>Melanitta nigra</i> * - Zwarte zee-eend	<i>Equus hydruntinus</i> - Wilde ezel
Orde Charadriiformes (Steltlopers)	<i>Equus caballus</i> - Paard
<i>Haematopus ostralegus</i> - Scholekster	<i>Coelodonta antiquitatis</i> - Wolharige neushoorn
<i>Uria cf. aalge</i> * - Zeekoet	Orde Proboscidae (Slurfdieren)
<i>Gallinago megala</i> * - Siberische snip	<i>Mammuthus primigenius</i> - Wolharige mammoet
<i>Vanellus vanellus</i> - Kievit	Orde Rodentia (Knaagdieren)
Orde Falconiformes (Stootvogels)	<i>Spermophilus sp.</i> - Grondeekhoorn
<i>Haliaeetus albicilla</i> * - Zeearend	<i>Castor fiber</i> - Bever
Orde Galliformes (Hoenders)	<i>Lemmus lemmus</i> * - Toendra lemming
<i>Lagopus mutus</i> - Alpennieuwhoen	<i>Dicrostonyx torquatus</i> * - Gekraagde lemming
<i>Lagopus lagopus</i> * - Moerassniewhoen	<i>Microtus spp.*</i> - Veldmuizen
<i>Lagopus sp.*</i> - Sneeuwhoenders	<u>Klasse Amphibia (Amfibieën)</u>
<i>Tetraonidea</i> - Ruigpoothoenders	Orde Salientia (Kikkers en Padden)
Orde Gaviiformes (Zeeduikers)	<i>Rana sp./Bufo sp.</i> - Kikker of pad
<i>Gavia stellata</i> - Roodkeelduiker	

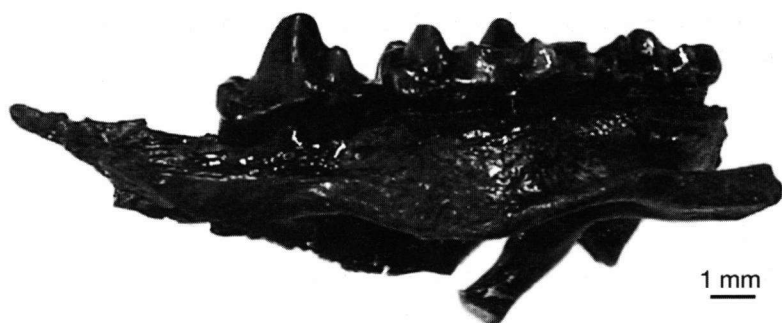


Fig 4 Kaakje van een Watermol (*Desmana* cf. *moschata*) uit de groeve Holt und Haar (collectie Oorthuis/Van de Steeg).
© Frans de Vries/Archeoforum:
www.archeoforum.nl.

Maxilla of Russian Desman (*Desmana* cf. *moschata*) from the sandpit Holt und Haar (collection Oorthuis/Van de Steeg).
© Frans de Vries/Archeoforum:
www.archeoforum.nl.

Interpretatie van de analyse van microfossielen

De regionale vegetatie

Stuifmeel van bomen is slechts in heel lage percentages aanwezig (tabel 2). Vanuit diverse studies weten we dat gedurende de warme interglacialen (bijvoorbeeld het Eemien) en ook gedurende het relatief warme Vroeg-glaciaal (fig. 3) bossen aanwezig waren. Zulke bossen zijn onmiskenbaar af te leiden uit hoge stuifmeelpercentages van bomen in pollendiagrammen uit die periode. In de Holt und Haar-monsters scoort de den wat betreft de bomen het hoogst. Maar we weten dat stuifmeel van dennen sterk overgerepresenteerd is in boomloze landschappen. Dat komt omdat dit stuifmeel luchtzakken heeft waardoor het door de wind over zeer grote afstanden vervoerd wordt. De gevonden percentages zijn zo laag dat de den niet aanwezig zal zijn geweest. Ook het stuifmeel van wilg en berk is slechts in heel lage percentages aanwezig. Als er al berken en wilgen aanwezig waren in de betreffende periode dan zullen dat waarschijnlijk koudebestendige dwergsoorten zijn geweest.

De vegetatie van de droge bodems had, gezien de hoge percentages van grassen, het karakter van een steppe. Dat wil zeggen een open, boomloos landschap en een relatief droog klimaat. In dat beeld past ook de aanwezigheid van onder meer alsem, composieten, kruisbloemen, vertegenwoordigers van de anjer- en de ganzenvoetfamilie, zonneroosje, weegbree en ruit.

De strikt lokale vegetatie

Het stuifmeel van cypergrassen (o.a. zegge-soorten behoren daartoe) domineert beide spectra. Dat wil niet zeggen dat cypergrassen het landschap domineerden. De

dominantie van wortelresten van zegge-soorten en van aquatische mos-soorten (*Amblystegiaceae*) bij de macroresten wijst er op dat ter plaatse van de vorming van het venige sediment moerassen aanwezig waren waarin zegge-soorten voorkwamen. Met ander woorden: de hoge percentages van *Cyperaceae* zullen vooral te maken hebben met de productie van het stuifmeel ter plaatse (overrepresentatie van strikt lokaal voorkomende soorten). Het lokale milieu werd verder gekarakteriseerd door soorten die in open water voorkomen. De algen *Botryococcus*, *Pediastrum*, *Tetraedron* en *Spirogyra* passen goed in het beeld van ondiep water, eventueel gedurende de zomer droogvallend.

Discussie

Een steekproef van slechts twee monsters is bijzonder klein, maar toch kunnen we, gebruik makend van de beschikbare literatuur (Brinkkemper *et al.*, 1987; Ran, 1990) de Holt und Haar-monsters interpreteren als onmiskenbaar afkomstig uit de laatste ijstijd (Weichselien). Vrijwel zeker dateren de monsters uit het Midden-Pleniglaciaal (fig. 3); er waren geen bossen, maar er was wel een vegetatie van kruidachtige planten en er waren moerassen waarin veenvorming plaatsvond. De twee monsters vormen vrij toevallige momentopnamen uit een zeer lange periode. We moeten ons een soort mozaïeklandschap voorstellen: droge bodems met de daarbij behorende open vegetatie en hier en daar een laagte met een meertje of een moeras. Soms stoven de moerassen en meertjes dicht met zand terwijl er elders door uitstuiven of door stromend water (het paleo-Dinkel riviersysteem

Tabel 2 Analyse van microfossielen van Holt und Haar / Table 2 Analysis of microfossils of Holt und Haar.

Monster		1C (res. nr. 23850)		2A (res. nr. 23851)	
Pollen:		aantal	%	aantal	%
<i>Betula</i>	Berk	8	2,9	5	1,5
<i>Pinus</i>	Den	16	5,8	13	3,8
<i>Salix</i>	Wilg	4	1,5	4	1,2
Poaceae	Grassenfamilie	71	25,8	74	21,8
Chenopodiaceae	Ganzenvoetfamilie	1	0,4	1	0,3
<i>Artemisia</i>	Alsem	5	1,8	+	+
<i>Potentilla</i> -type	Ganzerik	12	4,4	10	2,9
Brassicaceae	Kruisbloemenfamilie	5	1,8	5	1,5
<i>Helianthemum</i>	Zonneroosje	1	0,4	1	0,3
<i>Galium</i> -type	Walstro	1	0,4	-	-
Ericales	Heide	5	1,8	-	-
Asteraceae ligulifl.	Composietenfamilie	2	0,7	2	0,6
Asteraceae tubulifl.	Composietenfamilie	1	0,4	-	-
Apiaceae	Schermbloemenfamilie	1	0,4	-	-
Caryophyllaceae	Anjerfamilie	2	0,7	1	0,3
<i>Succisa</i>	Blauwe knoop	1	0,4	-	-
Ranunculaceae	Ranonkelfamilie	1	0,4	1	0,3
<i>Plantago</i>	Weegbree	1	0,4	1	0,3
<i>Thalictrum</i>	Ruit	-	-	1	0,3
<i>Polygonum bistorta</i> -type	mogelijk <i>P. viviparum</i>	-	-	+	+
Cyperaceae	Cypergrassenfamilie	137	49,8	218	64,3
Sporen:	<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	2	0,6
Algen:	<i>Botryococcus</i>	23	8,4	2	0,6
	<i>Pediastrum</i>	5	1,8	7	2,1
	Type 128A (van Geel <i>et al.</i> , 1989)	79	28,7	104	30,7
	<i>Spirogyra</i>	2	0,7	+	+
	<i>Tetradron minimum</i>	-	-	1	0,3
Schimmels:	<i>Glomus</i>	2	0,7	1	0,3
Levermossen:	<i>Riccia</i> - Watervorkjes	1	0,4	-	-
Mossen:	bladresten	++	++	-	-
	<i>Sphagnum</i> spore	-	-	1	0,3
Macroresten:	veel wortels, vooral van Cyperaceae; in beide monsters	++	++	++	++

Tabel 3 Belangrijkste verschillen tussen toendra en steppe.

Table 3 Main differences between tundra and steppe.

<u>Toendra</u>	<u>Steppe</u>
Klimaat vochtig (dik sneeuwdek in de winter)	Klimaat droog (ook 's winters voedsel bereikbaar)
Laat voorjaar (eerst moet sneeuw gesmolten zijn)	Snelle start van het groeiseizoen (weinig of geen sneeuw)
Dikke (isolerende) humeuze bodembedekking	Begraasd, dus weinig ophoping van organisch materiaal
Recycling van nutriënten traag	Recycling van nutriënten snel
Ondiepe ontdooiing in de zomer (weinig nutriënten uit bodem beschikbaar; ondiepe wortels)	Bodems diep ontdooid (veel nutriënten beschikbaar voor diep wortelende planten)
Veel planten oneetbaar, met groeipunten aan de stengeltop	Vooraf grassen (groeipunt direct boven de bodem)

was in de buurt) nieuwe laagten met moerasvegetatie ontstonden.

De vegetatiesamenstelling die afgeleid kan worden van de Holt und Haar-monsters is minder gevarieerd dan de vegetatie die kon worden afgeleid uit de studie van de vindplaats Orvelte (Cappers *et al.*, 1993). Dat komt deels omdat op de locatie Orvelte ongeveer 30 liter materiaal verzameld en bestudeerd werd, terwijl in Holt und Haar slechts twee kleine macrorest-monsters werden onderzocht. Verder zijn verschillen denkbaar die samenhangen met diversiteit in het landschap: een geïsoleerd meertje in Twente zal een minder diverse vegetatie gehad hebben dan het beekdal bij Orvelte. Daarbij moeten we beseffen dat er tijdens het Weichseliën Midden-Pleniglaciaal grote wisselingen in klimaat zijn opgetreden (fig. 3). Er zijn wat betreft klimaat en vegetatie dus ook grote contrasten denkbaar tussen monsters van verschillende ouderdom. Relatief warme perioden zullen waarschijnlijk ook de grootste biodiversiteit hebben gehad.

De periode van het Boven-Pleniglaciaal komt niet in aanmerking omdat er toen een poolwoestijn aanwezig was waarin planten en dieren niet konden leven. Uit die zeer koude periode hebben we geen koolstof-14 dateringen uit Twente (Ran, 1990) omdat er geen organische afzettingen uit die tijd gevonden zijn (te koud voor plantengroei en daarmee ook onleefbaar voor dieren).

Tegenwoordig zijn de koudste gebieden met begroeiing de toendra's, zoals we die kennen

van Noord-Europa en Noord-Amerika. Die gebieden vormen geenszins het referentiebeeld voor de situatie tijdens de niet al te extreme klimaatfases (interstadialen) van het Weichseliën in Nederland en aangrenzend NW-Europa. In tabel 3 worden de belangrijkste verschillen tussen steppe en toendra op een rij gezet. Guthrie (1990) heeft er op gewezen dat de ecologische draagkracht van toendra's en steppegebieden voor wat betreft grote grazers heel verschillend is. Dat houdt vooral verband met de hoeveelheid neerslag (zompige bodems zijn niet geschikt voor betreding door megafauna) maar ook met het feit dat verschillende toendraplantengiften giftige stoffen bevatten. In steppegebieden zijn grassen dominant en die kunnen juist goed tegen begrazing omdat hun groeipunt vlak boven de bodem zit. Begrazing leidt voor grassen niet tot schade, maar werkt juist stimulerend (ontwikkeling wortelstelsel; vegetatieve uitbreiding ten koste van andere, meer kwetsbare planten).

De winter is een kritische periode om te overleven. In een steppe kunnen herbivoren 's winters gemakkelijk voedsel vinden; dit in tegenstelling tot de bereikbaarheid van voedsel in dikbesneeuwde toendra's. Volgens Dr. Frans Vera (mondelinge mededeling) is een snel invallen van de vorst in steppegebieden (zoals tegenwoordig in Mongolië) van belang; grassen worden als het ware gevriesdroogd en houden daarmee veel voedingswaarde. Bij een langzaam afnemende temperatuur zouden veel voedingsstoffen in de wortels opgeslagen worden en dan zou dat ten koste gaan van de

voedingswaarde van het bovengrondse materiaal.

De temperatuur was niet de enige factor die de ecologische draagkracht in de koude gebieden bepaalde. Vooral de lage hoeveelheid neerslag was van essentieel belang voor de leefbaarheid van de mammoetsteppe. De factor begrazing en betreding/vertrapping in steppegebieden zal op zichzelf ook een positieve invloed gehad hebben op de concurrentiepositie van steppe-planten (voordeel voor grassen die goed tegen begrazing kunnen, en voor pioniers van open bodems zoals *Artemisia*-soorten) ten opzichte van toendra-planten. In dit verband is recent onderzoek naar de effecten van begrazing door Olofsson (2006) van interesse. Hij constateerde dat intensieve begrazing (door rendieren in toendra's in noord-Noorwegen) leidde tot grote veranderingen in de vegetatie: terreinen die aanvankelijk gedomineerd werden door dwergstruiken en mossen veranderden in weiden met grassen en zegge-soorten. Bij hogere bodemtemperaturen en snellere omzetting van nutriënten (via mest) kwamen de grasachtigen in een betere concurrentiepositie ten opzichte van dwergstruiken en mossen. De toegenomen begrazingsdruk leidde tot een verhoogde primaire productie, hetgeen weer gunstig was voor de grazers.

De interpretatie van de soortensamenstelling van de vegetatie tijdens Midden-Pleniglaciale interstadialen heeft paleo-ecologen voor het probleem geplaatst dat er soorten gevonden zijn (bijvoorbeeld *lisdodde*; Kolstrup, 1980), die gemiddelde juli-temperaturen nodig hebben boven 10 graden Celsius. In principe hadden er in NW-Europa dan ook bomen aanwezig moeten zijn, want we weten dat bomen tegenwoordig voorkomen bij een gemiddelde juli-temperatuur van 10 graden of hoger. In een artikel getiteld 'The puzzle of Weichselian vegetation types poor in trees' heeft Else Kolstrup (1990) diverse milieufactoren en geologische aspecten op een rij gezet om de afwezigheid van bomen tijdens de Midden-Pleniglaciale interstadialen te kunnen verklaren. Kolstrup bediscussieert deze discrepantie en noemt als mogelijke oorzaken:

- te harde wind (Kolstrup & Wijmstra, 1977). Kolstrup vindt dit uiteindelijk geen waarschijnlijke oorzaak;
- te koude winters (echter, de soort *Armeria maritima* kan niet tegen zeer strenge vorst maar

kwam toch voor);

- droogte (er waren echter wel moerassen, dus droogte als oorzaak valt af);
- vorstverschijnselen die vestiging van bomen belemmeren (teveel bodemdynamiek, met snelle afwisseling van erosie en sedimentatie);
- het afbranden van vegetatie;
- snelle klimaatveranderingen waardoor te weinig tijd beschikbaar zou zijn voor migratie vanuit de refugia in zuidelijke streken. Ook bodemvorming zou aldus onvoldoende op gang komen;
- mogelijke exploitatie van de vegetatie door mensen;
- de aanwezigheid van herbivore zoogdieren; dit wordt echter slechts terloops door Kolstrup genoemd.

De meest uitgebreide studie van vegetatie-ontwikkelingen tijdens het Midden-Pleniglaciaal in Twente is van Ran (1990). De openheid van het landschap (afwezigheid van bomen) en de aanwezigheid van steppevegetatie op de droge bodems is duidelijk, maar de eventuele beïnvloeding van de vegetatiesamenstelling door herbivoren komt in de publicatie van Ran niet aan de orde. Wij zijn van mening dat grote herbivoren zoals paarden en mammoeten niet alleen hebben geprofiteerd van de steppevegetaties; ze zullen ook mede bepalend zijn geweest voor de soortensamenstelling van de vegetatie. Begrazing zal zeker remmend gewerkt hebben op de immigratie van bomen vanuit hun zuidelijker gelegen refugia. Pas nadat de klimaatomslog (van koud en droog naar warm en vochtig) op de overgang van Pleniglaciaal naar Laat-Glaciaal had plaatsgevonden kwam de immigratie van boomsoorten op gang (met een terugslag in de koude Jonge Dryas periode). De voor grote herbivoren ongunstige effecten van een toename van de neerslag (zompige bodems; uitbreiding toendra-vegetatie ten koste van steppe-soorten) zal hebben geleid tot afname van de populatiedichtheden van de grazers, en zelfs mede hebben geleid tot het uitsterven van onder meer mammoet en wolharige neushoorn. Door verminderde graasdruk, en uiteraard na toename van de temperatuur, zullen de levenskansen van kiemplanten van bomen sterk toegenomen zijn. Zimov (2005) deelt herbivoren een zeer belangrijke rol toe waar het gaat om de omslag van steppe naar toendra-vegetatie aan het eind van de laatste ijstijd. Meer geavanceerde jachtmethoden van mensen die op grote grazers

jaagden en de daaruit voortvloeiende vermindering van de populatiedichtheden van grazers zouden de ontwikkeling van de toendra-vegetatie bevorderd hebben.

Wij menen dat botanisch paleo-ecologen die Weichseliën-afzettingen onderzoeken de wisselwerking tussen herbivore zoogdieren en vegetatie tot nu toe ten onrechte vrijwel buiten beschouwing hebben gelaten. Een recente publicatie van Andreev *et al.* (2006) over de vegetatieontwikkeling tijdens het midden-Weichseliën op het Yamal schiereiland in N-Siberië kan hier als voorbeeld dienen. Op grond van het voorkomen van *Artemisia* concluderen de auteurs dat er sprake moet zijn geweest van bodemverstoring. Dat daarbij behalve vorstwerking ook grote herbivoren een rol gespeeld zullen hebben komt kennelijk niet bij hen op.

Hoogstwaarschijnlijk hielden grote grazers hun eigen ecosysteem (steppe) mede in stand. Hun invloed op de soortensamenstelling en de structuur van de vegetatie (Olafsson, 2006) is een factor waarmee terdege rekening moet worden gehouden bij het interpreteren van botanische paleo-gegevens (vergelijk Vera, 1997 en Vera *et al.*, 2002, voor het Holoceen) en bij het reconstrueren van klimaatveranderingen met behulp van die botanische gegevens. De analyse van sporen van mestschimmels (Davis, 1987; van Geel, 2001; van Geel *et al.*, 2003) in stuifmeelpreparaten kan daarbij nuttig zijn.

Dankwoord

De auteurs bedanken Dr. J. de Vos en Dr. L.W. van den Hoek Ostende (Naturalis) voor het determineren van het zoogdiermateriaal. Dr. D.C. Brinkhuizen (Stichting Monument en Materiaal) hielp bij het determineren van de visresten en Dr. W. Prummel (Groninger Instituut voor Archeologie) en Ing. H.J. van Grouw (Naturalis) hielpen bij het op naam brengen van het vogelmateriaal. Dr. Frans Vera (Staatsbosbeheer) wordt bedankt voor het geven van commentaar op het manuscript en Jan van Arkel voor hulp met de illustraties. De tweede auteur bedankt Annemarie van de Steeg - Oorthuis voor haar steun bij het verzamelen van het botmateriaal.

Adressen van de auteurs

B. van Geel
Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem
Dynamica, Onderzoeksgroep Paleo-ecologie en
Landschapsecologie, Universiteit van
Amsterdam, Kruislaan 318, 1098 SM
Amsterdam

E-mail: vanGeel@science.uva.nl

J. F. van de Steeg
Valkstraat 18, 7581 EK Losser
E-mail: jsteeg@wgs.nl

H. J. M. Meijer
Faculteit der Bewegingswetenschappen
Van der Boechorststraat 9, 1081 BT Amsterdam
E-mail: h.meijer@fbw.vu.nl

Literatuur

- Andreev, A. A., S. L. Forman, O. Ingólfsson & W. F. Manley, 2006. Middle Weichselian environments on western Yamal Peninsula, Kara Sea, based on pollen records. *Quaternary Research* 65: 275-281.
- Brinkkemper, O., B. van Geel & J. Wieggers, 1987. Palaeoecological study of a Middle-Pleniglacial deposit from Tilligte, The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 51: 235-269.
- Cappers, R. T. J., J. H. A. Bosch, S. Bottema, G. R. Coope, B. van Geel, B. Mook-Kamps & H. Woldring, 1993. De reconstructie van het landschap. In: W. A. B. van der Sanden, R. T. J. Cappers, J. R. Beuker & D. Mol (red.). *Mens en mammoet. Hoofdstuk 3* (p. 27-41): De mammoeten van Orvelte en de vroegste bewoning van Noord-Nederland. *Archeol. Monogr. Drents Museum Deel 5*. Assen, 62 pp.
- Davis, O. K., 1987. Spores of the dung fungus *Sporormiella*: increased abundance in historic sediments and before Pleistocene megafauna extinction. *Quaternary Research* 28: 290-294.
- Guthrie, R. D., 1990. *Frozen fauna of the Mammoth Steppe; the story of Blue Babe*. Chicago: University of Chicago Press, 323 p.
- Kolstrup, E., 1980. Climate and stratigraphy on northwestern Europe between 30,000 BP and 13,000 BP, with special reference to the Netherlands. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 32 (15): 181-253.
- Kolstrup, E., 1990. The puzzle of Weichselian vegetation types poor in trees. *Geologie en Mijnbouw* 69: 253-262.
- Kolstrup, E. & T. A. Wijmstra, 1977. A palynological investigation of the Moershoofd, Hengelo, and

- Denekamp Interstadials in the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 56: 85-102.
- Meijer, H. J. M., 2001. Mammoeten moeten ook drinken. Een nieuwe visie op een laat-Pleistoceen ecosysteem. *Cranium* 18 (2): 17-26.
- Meijer, H. J. M., 2002. Pleistocene vogels; de ornithofauna van Holt-und-Haar (Dld.) *Cranium* 19 (2): 135-145.
- Olofsson, J., 2006. Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. *Journal of Ecology* 94: 431-440.
- Post, K., 2005. A Weichselian marine mammal assemblage from the southern North Sea. *Deinsea* 11: 21-27.
- Ran, E. T. H., 1990. Dynamics of vegetation and environment during the Middle Pleniglacial in the Dinkel Valley (The Netherlands). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 44 (3): 141-205.
- Schlüter, D., 2005. Mammoeten en Neanderthalers uit de Dinkel. Provinciaal Natuurhistorisch museum Natura Docet, 64 pp.
- Schlüter, D., 2006a. Fossiele watermol uit de Dinkelvallei. *Grondboor en Hamer* 60 (2): 33-36.
- Schlüter, D., 2006b. Neanderthalers in Overijssel en het Graafschap Bentheim. *Grondboor en Hamer* 60 (3): 66-72.
- Vandenberghe, J. & J. van Huissteden, 1988. Fluvio-aeolian interaction in a region of continuous permafrost. *Proceedings 5th International Conference on Permafrost*, p. 876-881.
- Van der Hammen, T., 1951. Late-glacial flora and periglacial phenomena in the Netherlands. *Dissertatie Leiden. Leidse Geologische Mededelingen* 17: 71-183.
- Van der Hammen, T., 1971. The Upper Quaternary stratigraphy of the Dinkel valley. In: T. van der Hammen & T. A. Wijmstra (eds). *Upper Quaternary of the Dinkel valley. Mededelingen Rijks Geologische Dienst N.S. 22: 59-72.*
- Van der Hammen, T., G. C. Maarleveld, J. C. Vogel & W. H. Zagwijn, 1967. Stratigraphy, climatic succession and radiocarbon dating of the Last Glacial in the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 46: 79-95.
- Van der Hammen, T. & T. A. Wijmstra, 1971. The Upper Quaternary of the Dinkel Valley (Twente, Eastern Overijssel, The Netherlands). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst N.S. 22: 55-213.*
- Van Geel, B., 2001. Non-pollen palynomorphs. In: J. P. Smol, H. J. B. Birks & W. M. Last (eds). *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, algal and siliceous indicators*, p. 99-119. Dordrecht: Kluwer.
- Van Geel, B., S. J. P. Bohncke & H. Dee, 1981. A palaeoecological study of an upper Late Glacial and Holocene sequence from "De Borchert", The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31: 367-448.
- Van Geel, B., J. Buurman, O. Brinkkemper, J. Schelvis, A. Aptroot, G. van Reenen & T. Hakbijl, 2003. Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science* 30: 873-883.
- Van Geel, B., G. R. Coope & T. van der Hammen, 1989. Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (the Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology* 60: 25-129.
- Van Geel, B., A. G. Klink, J. P. Pals & J. Wieggers, 1986. An Upper Eemian lake deposit from Twente, eastern Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 47: 31-61.
- Van Geel, B., J. P. Pals, G. B. A. van Reenen & J. van Huissteden, 1995. The indicator value of fossil fungal remains, illustrated by a palaeoecological record of a Late Eemian/Early Weichselian deposit in the Netherlands. In: G. F. W. Herngreen & L. van der Valk (eds). *Neogene and Quaternary geology of North-West Europe. Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 52: 297-315.
- Van Huissteden, J., 1990. Tundra rivers of the last glacial: sedimentation and geomorphological processes during the Middle Pleniglacial in Twente, eastern Netherlands. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 44 (3): 3-138.
- Van Huissteden, J., J. C. G. Schwan & M. D. Bateman, 2001. Environmental conditions and paleowind directions at the end of the Weichselian Late Pleniglacial recorded in aeolian sediments and geomorphology (Twente, Eastern Netherlands). *Netherlands Journal of Geosciences* 80 (2): 1-18.
- Van Huissteden, J., J. Vandenberghe & B. van Geel, 1986. Late Pleistocene Stratigraphy and Fluvial History of the Dinkel Basin (Twente, Eastern Netherlands). *Eiszeitalter und Gegenwart* 36: 43- 59.
- Vera, F., 1997. Metaforen voor de Wildernis - eik, hazelaar, rund, paard. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 426 pp.
- Vera, F., F. Buissink & J. Weidema, 2002. Wildernis in Nederland. Het verhaal van bossen en beesten. Baarn: Tirion, 199 pp.
- Zimov, S. A., 2005. Pleistocene Park: return of the mammoth's ecosystem. *Science* 308: 796-798.