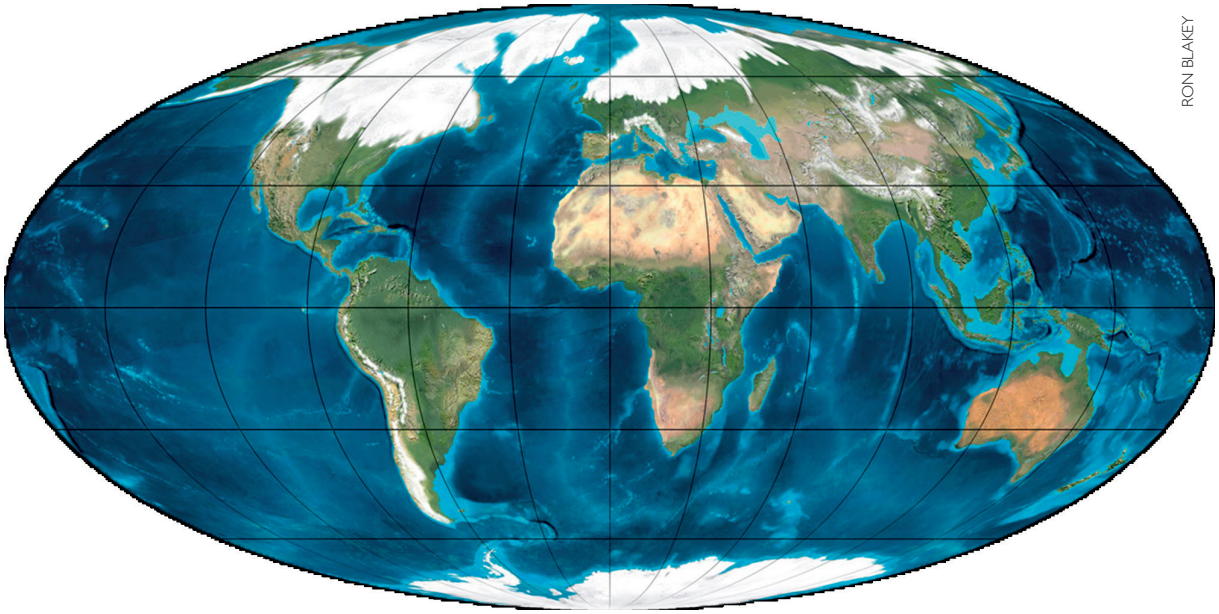


RON BLAKEY

EN TOEN WERD HET KOUD…

EVOLUTIE VAN DE ZOOGDIEREN DEEL 6

…en weer warm en weer koud en weer warm en weer koud. Het is duidelijk, in deze laatste aflevering van 'Evolutie van de zoogdieren' zijn we aanbeland in het ons zo geliefde Pleistoceen. Het Pleistoceen, ook wel de IJstijd of het IJstijdvak genoemd, is niet de eerste periode waarin de aarde enorm afkoelde en er grote ijskappen ontstonden.

Het Pleistoceen is de periode die 2,588 miljoen jaar geleden begon en 11.700 jaar geleden weer eindigt. Het is de eerste periode van het Kwartair, dat op zijn beurt weer bestaat uit het Pleistoceen en Holoceen, en wordt gekenmerkt door een afwisseling van extreem koude en warmere periodes. Deze afwisseling van koude en warme periodes is in de geschiedenis van de aarde opmerkelijk te noemen. In het Paleoproterozoïcum (de Huroniën-ijstijd van 2,4-2,1 miljard jaar geleden) en Neoproterozoïcum (het Cryogeen van 850-6350 miljoen jaar geleden) raakt de aarde vrijwel compleet bedekt met ijs. Deze perioden van complete ijsbedekking worden sneeuwbal-aarde genoemd. Aanwijzingen voor ijskappen vinden we vervolgens in het Ordovicium-Siluur (de Andeën-Sahariën ijstijd van 460-430 miljoen jaar geleden) en het Carboon-Perm (de Karoo-ijstijd van 360-260 miljoen jaar geleden). Daarna is het lange tijd warm op aarde. Pas in het Eoceen, zo'n 49 miljoen jaar geleden, komt daar verandering in. Vanaf die tijd zet er een koeling in die in het Vroeg-Oligoceen (34-28 miljoen jaar geleden) resulteert in een permanente ijskap op de Zuidpool. Vanaf dan bevindt de aarde zich pas weer in een ijstijd, want dat is immers een periode met permanente ijskappen op de polen.

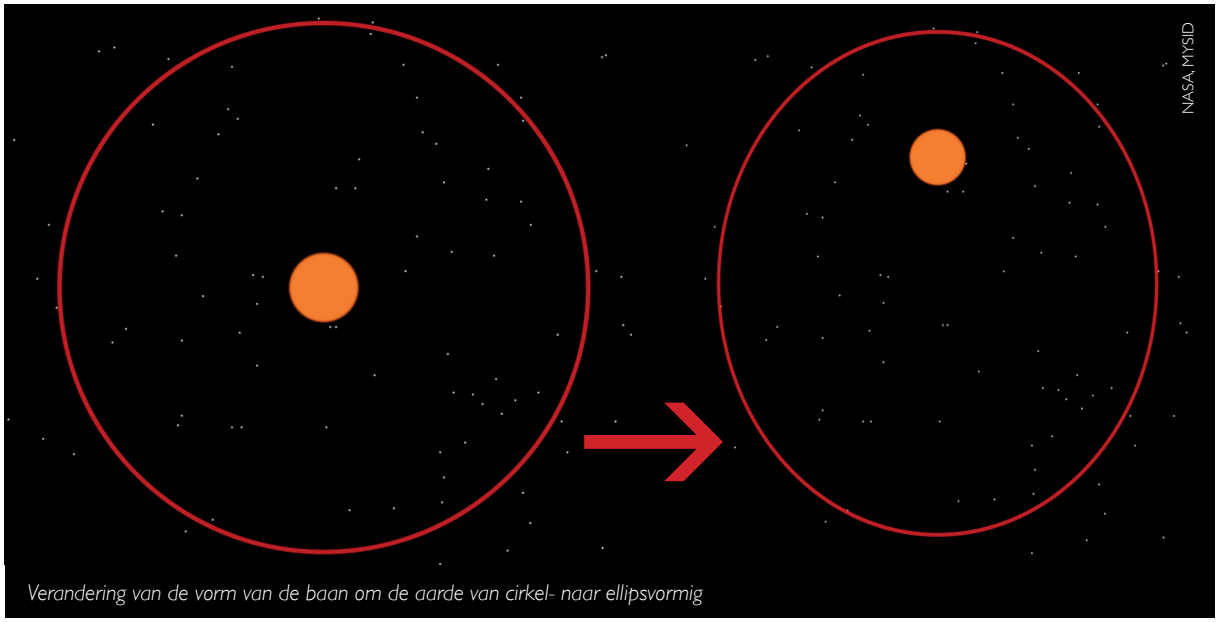
Het Pleistoceen is een unieke periode in de geschiedenis van onze aarde. Natuurlijk denken we bij het Pleistoceen aan de vrieskou (glacialen), maar wat deze periode eigenlijk typeert is de relatief snelle afwisseling met warmere periodes (interglacialen). Deze afwisseling zorgt ervoor dat het Pleistoceen een heel dynamische periode is, waarin het klimaat steeds aan verandering onderhevig is. Over het algemeen wordt aangenomen dat het klimaatmodel van het Pleistoceen is ingezet door de vorming van de landengte van Panama. Deze landengte maakte de verbinding tussen Noord en Zuid-Amerika en zorgde ervoor dat de zeestroom die eerder tussen die twee continenten doorliep afgebogen werd (Haug & Keigwin, 2004). De lucht boven de landdelen werd daardoor niet meer verwarmt door het warme zeewater en het klimaat werd kouder. Zeestromen hebben een enorme invloed op het klimaat. Zo zorgt de warme golfstroom die langs ons deel van Europa loopt voor een relatief warm klimaat bij ons, terwijl het in Noord-Amerika op dezelfde breedtegraad, waar de golfstroom niet loopt, een heel stuk kouder is.

De vorming van de landengte van Panama zorgde dus voor een aanzienlijk kouder klimaat. De afwisselingen met warmere periodes zijn hiermee nog niet verklaard. Hiervoor moeten we kijken naar de Milankovic-parameters. De Servische astronoom Milutin Milankovic publiceerde al in 1920 zijn ideeen over hoe het klimaat beinvloed wordt door drie parameters:

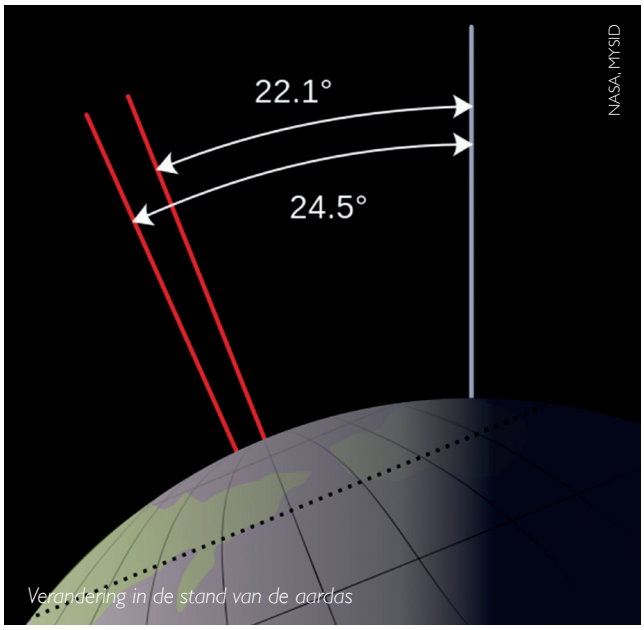
- De variatie van de excentriciteit van de baan van de aarde om de zon. Deze baan is niet perfect cirkelvormig, maar verandert van bijna cirkelvormig, naar iets ellipsvormig, waarbij ook de zon niet altijd precies in het midden ligt. De tijd waarin de baan van cirkel naar ellips vervormt en weer terug is ongeveer 100.000 jaar.

- De stand van de aardas. De hoek van de aardas ten opzicht van het vlak waarin de aarde om de zon draait varieert tussen 22,1 en 24,5 graden. De tijd waarin een volle verandering gemaakt wordt is ongeveer 41.000 jaar.

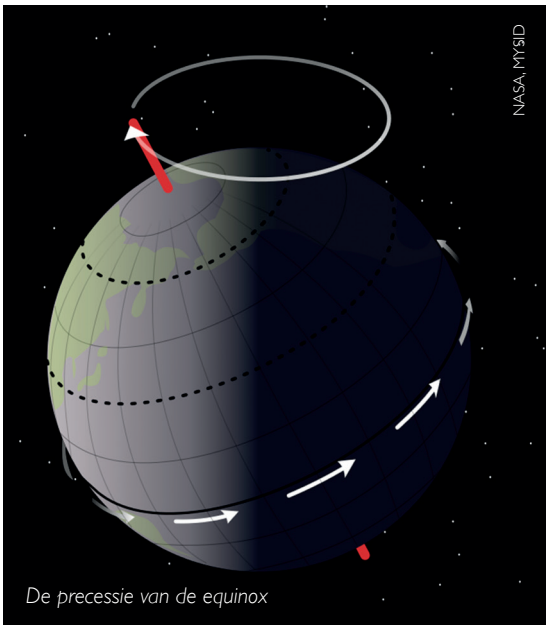
- De precessie van de equinox. De aarde draait niet alleen om zijn as, hij tolt ook een beetje. Dit tollen wordt veroorzaakt door getijdekrachten die door de zon en maan op de aarde uitgeoefend worden. Doordat de aarde niet precies rond is, maar meer de vorm van een mandarijn heeft, draait de aarde



Verandering van de vorm van de baan om de aarde van cirkel- naar ellipsvormig



Verandering in de stand van de aardas



De precessie van de equinox

niet precies om zijn as, maar gaat hij tollen. De periodiciteit van deze parameter is ongeveer 26.000 jaar.

Alledrie de parameters hebben invloed op het klimaat en op gezette tijden versterken ze elkaars invloed op het klimaat waardoor extreem koude of juist warmere tijden ontstaan.

VROEG-PLEISTOCEEN

Wanneer ik dit schrijf begint het Pleistoceen 2,588 miljoen jaar geleden. Als ik dit stuk vijf jaar geleden had geschreven, dan had ik u verteld dat de grens van het Plioceen naar het Pleistoceen op 1,806 miljoen jaar geleden had gelegen. In 2009 besloot de International Union of Geological Sciences, het instituut dat de indeling van de geologische tijd beheert, dat de grens tussen het Plioceen en het Pleistoceen gelijk getrokken moest worden met de Gauss/Matuyama grens. Deze grens markeert de overgang van een periode waarin het aardmagnetisch veld hetzelfde was als nu (Gauss), naar een periode waarin dit veld omgekeerd is (Matuyama). Daarnaast valt het begin van het Pleistoceen nu samen met het uitsterven van een aantal soorten nanofossielen, waardoor de grens op meerdere manieren te dateren is.

De fauna van het Vroeg-Pleistoceen is een mengeling van de nog vrij exotische elementen uit het Plioceen en voorlopers van wat later echt typische pleistocene elementen worden. Voorbeelden van die exotische groepen zijn tapirs, makaken en Europese jaguars (Mol *et al*., 2011). Ook de vegetatie heeft nog een exotisch karakter met soorten als de Kaukasische vleugelnoot (*Pterocarya*), gomboom (*Eucommia*) en wilde druif (*Vitis*). Deze exotische bomen en planten verdwijnen echter in de koude perioden van het Vroeg-Pleistoceen uit onze regionen.

Aan het begin van het Vroeg-Pleistoceen migreren de eerste mammoeten via de Levant naar Europa. De allereerste soort die we in Europa vinden is *Mammuthus rumanus* (Lister & Van Essen, 2003). Niet lang daarna verschijnt een soort die voor ons bekender is: *Mammuthus meridionalis*, oftewel de zuidelijke mammoet (Lister *et al*., 2005).

Ook in Nederland zijn resten gevonden van de zuidelijke mammoet. Op de Oosterschelde zijn meerdere botten opgevist, samen met andere elementen van de vroeg-pleistocene fauna, zoals het grote Tegelse hert en een vroeg-pleistocene hond. De bekendste vindplaats van vroeg-pleistocene zoogdieren in Nederland is echter het Limburgse Tegelen. Hier werden aan het begin van de twintigste eeuw in een kleigroeve resten gevonden van planten en dieren uit het Vroeg-Pleistoceen. Eugene Dubois, ontdekker van de javamens, was zeer geïnteresseerd in deze vindplaats, omdat de datering grofweg overeenkwam met die van zijn belangrijke Indonesische vondst. Als hij in Nederland resten van een 'Missing Link' zou willen vinden,

AUTEUR
NATASJA DEN OUDEN

Reconstructie van de omgeving van Tegelen in het Vroeg Pleistoceen

dan moest hij dus in sedimenten van die ouderdom zijn. De 'Missing Link' werd in Tegelen nooit gevonden. Wel een prachtige fauna met tapir, jaguar en - wat misschien wel het dichts bij de 'Missing Link' komt - een aap. Deze aap, *Macaca sylvanus florentina*, lijkt zeer sterk op de nu nog op Gibraltar en Noord-Afrika levende berberaap, maar kwam in het Vroeg-Pleistoceen dus ook in Nederland voor.

Nederland kent sinds kort een nieuwe vindplaats voor Vroeg-Pleistoceen materiaal. Enkele jaren geleden werd begonnen met de aanleg van een uitbreiding van de haven van Rotterdam: Maasvlakte 2. Deze ligt in het verlengde van de eerste Maasvlakte, die al in de jaren '60 werd aangelegd. Op de eerste Maasvlakte werd een grote hoeveelheid vondsten uit het Laat-Pleistoceen gedaan, maar ook vroeg en middenpleistocene elementen waren aanwezig. Zo meldden Van Kolfschoten & Vervoort-Kerkhoff (1999) vondsten van de kleine zoogdieren Mimomys reide en M. tigliensis, alsmede een vroegpleistocene eland (Alces cf. gallicus) en andere herten (Eucladoceros sp. en Cervus rhenanus). Uit de collectie van Andries Schoneveld waren in 2013 in de jubileumtentoonstelling van de WPZ resten te zien van de zuidelijke mammoet, de steppeneushoorn en de Europese jaguar (Liscaljet, 2013). Van Maasvlakte 2 zijn inmiddels ook vroeg-pleistocene soorten gemeld. Mol en Langeveld (2014) beschreven een vroeg-pleistoceen zwijn (Sus strozzi), de vroege eland (Alces latifrons) en de zuidelijke mammoet (Mammuthus meridionalis). Een zeer interessante vondst van Maasvlakte 2 is een kaak met kies van de Nederlandse makaak (Macaca sylvanus florentina). Deze soort kenden we al uit het Limburgse Tegelen, maar is nu dus ook op Maasvlakte 2 aangetroffen (Moeliker & Reumer, 2014; Reumer & Moeliker, 2014).

MIDDEN PLEISTOCEEN

De overgang van Vroeg naar Midden-Pleistoceen wordt wederom gemarkeerd door een omslag in het aardmagnetisch veld. Dit was tevens de laatste keer dat het aardmagnetisch veld zich compleet omdraaide, van de omgekeerde staat (Matuyama) naar de staat zoals wij die nu kennen (Brunhes).

Het Midden-Pleistoceen is een tijd van veranderingen. Niet alleen is het aardmagnetisch veld veranderd ten opzicht van de periode ervoor, ook de frequentie van de glacialen veranderde drastisch. Waar in het Vroeg-Pleistoceen de 41.000 jarige cyclus de overhand had en glacialen en interglacialen elkaar relatief snel opvolgden, was er in het Midden-Pleistoceen een verschuiving richting de 100.000 jarige cyclus (Clark *et al*., 2006). Dit betekent dat glacialen niet alleen veel langer duurden, maar ook intenser konden zijn. In Nederland zien we dat terug in twee glacialen waarin het landijs ons land deels bedekte. In het Elster-glaciaal (ca. 430.000 jaar geleden) reikte het landijs tot de lijn Den Helder-Assen. In het Saale-glaciaal (ca. 150.000 jaar geleden) kwam het zelfs tot de lijn Haarlem-Utrecht-Nijmegen.

De veranderingen in klimaat hadden zijn weerslag op de vegetatie en fauna. Tijdens het Elster-glaciaal ontwikkelde zich een compleet nieuwe biogeografische regio (Kahlke, 2014). De bosgebieden die de in het noorden gelegen toendra en de meer zuidelijk gelegen steppes van elkaar scheidden verdwenen. Hierdoor vermengden toendra en steppe-elementen zich en ontstond er wat we nu de mammoetsteppe noemen. Karakteristieke dieren van de mammoetsteppe zijn natuurlijk mammoeten en neushoorns. In de midden-pleistocene mammoetsteppe zien we dan ook vroege neushoorns (*Coelodonta tologoijensis*) en steppemammoeten (*Mammuthus trogontherii*). Beide zijn soorten die zich aan het begin van het Midden-Pleistoceen of zelfs al in het Vroeg-Pleistoceen in China ten noorden van de Himalaya en in Tibet hebben ontwikkeld. In het Midden-Pleistoceen trokken ze richting het westen en werden daar vergezeld door soorten die zich in het Arctisch gebied ontwikkeld hadden, zoals vroege rendieren van het genus *Rangifer* (Kahlke, 2014).

Maastricht-Belvédère is een vindplaats waar juist een interglaciaal vertegenwoordigd is. In 1980 werden daar in een groeve vuurstenen werktuigen gevonden. Uiteindelijk bleek Maastricht-Belvédère niet een enkele vindplaats te zijn, maar een complex aan vindplaatsen, uit verschillende tijden binnen het Midden en Laat-Pleistoceen. Zo zijn er vindplaatsen met vuurstenen artefacten die rond 70.000-100.000 jaar geleden gedateerd kunnen worden (Roebroeks et al., 1987). Maar er zijn ook locaties met aanwijzingen voor menselijke bewoning, die rond 330.000 jaar geleden gedateerd kunnen worden. Eén van de vindplaatsen in het Maastricht-Belvederecomplex die het meest tot de verbeelding spreekt is Site G. Op deze vindplaats werd een vuurstenen mes gevonden tussen de resten van een steppeneushoorn (Stephanorhinus hemitoechus). Gebruikssporenanalyse op het mes gaf aan dat het werktuig ook daadwerkelijk gebruikt was voor het slachten van dikhuiden. Naast steppeneushoorn werden op deze vindplaats ook resten gevonden van bosolifant, edelhert, ree, reuzenhert en rund (De Warrimont, 2007). De tijd waarin deze vindplaats gevormd werd bleek een vol interglaciaal te zijn met temperaturen die iets boven die van nu liggen. Naar deze vindplaats is het Belvédère-interglaciaal genoemd.

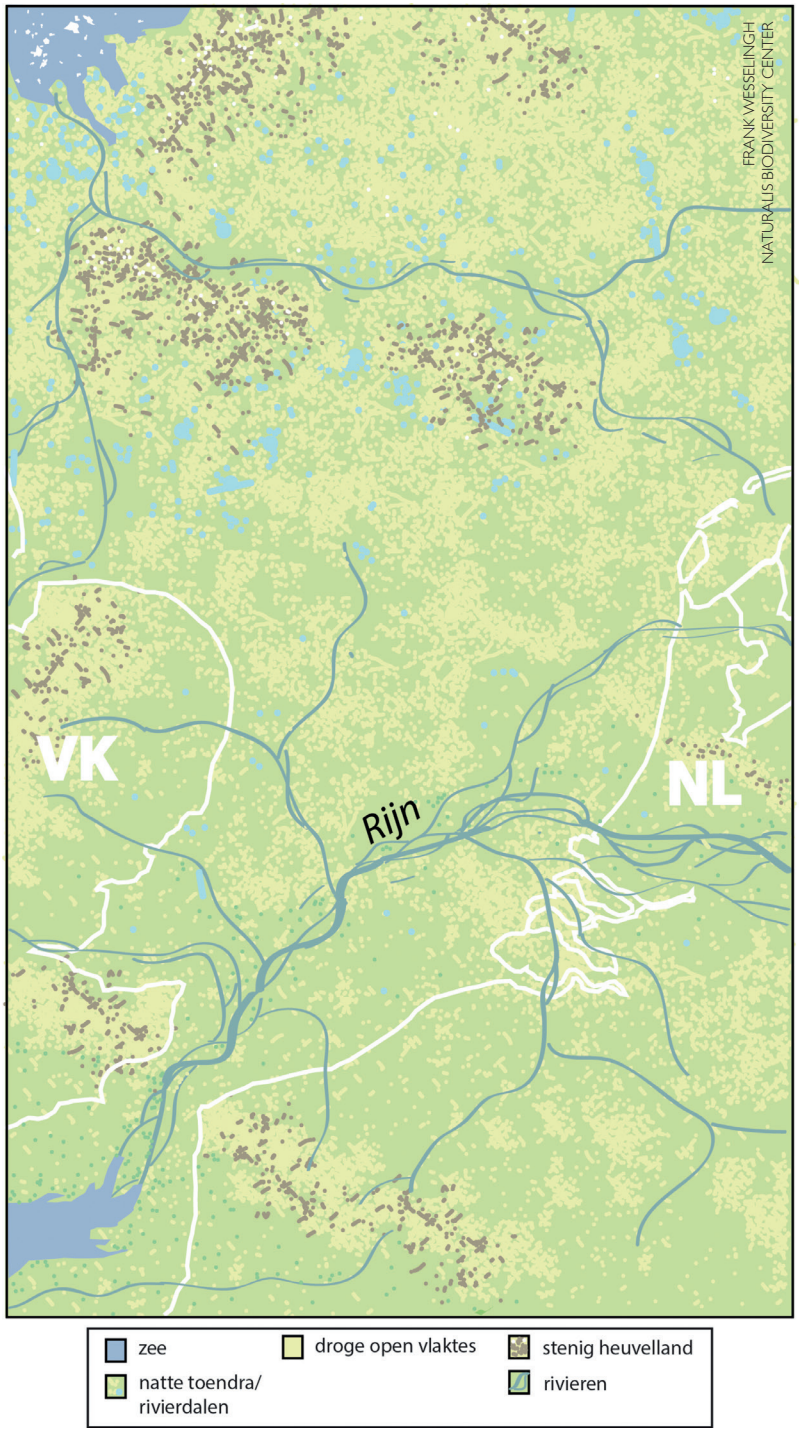
LAAT-PLEISTOCEEN

Het Laat-Pleistoceen begon 126.000 jaar geleden en eindigde 11.700 jaar geleden. Het omvat een interglaciaal - het Eemien - en een glaciaal - het Weichselien. Het Eemien is een relatief korte periode die iets warmer was dan het interglaciaal waarin we nu leven. Hoewel het klimaat in het Eemien dus

heel erg op dat van nu leek, zag Nederland er toch heel anders uit. In deze periode kwamen de bomen terug naar Nederland. Eerst waren dat de dennen, maar geleidelijk aan maakten ook de berken, elzen en uiteindelijk zelfs hazelaars en wilde druif weer hun intreden (Bosch *et al*., 2000). Ook de fauna kreeg een beduidend warmer karakter. Koudeminnende soorten uit het Saalien maakten plaats voor bosolifanten, bosneushoorns en zelfs nijlpaarden, op de voet gevolgd door leeuwen en hyena's.

De warmte is echter van korte duur, want na slechts 10.000 jaar komt er alweer een einde aan het Eemien en begint het laatste glaciaal, het Weichselien. De bomen van het Eemien trekken zich terug in hun refugia en de mammoetsteppe die zich in het Midden-Pleistoceen ontwikkelde, werd in het Weichselien de iconische biotoop die zich van Groot-Brittannië in het westen tot aan het uitsterste puntje van Siberië in het oosten uitstrekte. Koudeminnende dieren uit het noorden, zoals rendieren, en uit het oosten, zoals wolharige mammoet en wolharige neushoorn, vormden samen wat ook wel de mammoetfauna of het *Coelodonta*/*Mammuthus* Faunal Complex genoemd wordt (Kahlke, 2014). Door de beduidend lagere temperaturen daalt de zeespiegel en het gebied tussen Groot-Brittannië en Nederland, dat nu onder de Noordzee ligt, komt weer droog te liggen.

Het Weichselien kent natuurlijk, net als alle glacialen, iets warmere (interstadialen) en iets koudere perioden (stadialen). Rond 20.000 jaar geleden wordt het echt heel koud en de situatie in Nederland kan omschreven worden als een poolwoestijn. Het landijs komt zeer dichtbij, maar bereikt Nederland net niet. Deze periode wordt wel het Laatste Glaciale Maximum (LGM) genoemd. Na deze periode gaat het Weichselien zijn laatste millenia in. Langzaam wordt het weer wat minder koud en de fauna, die zich tijdens het LGM zuidelijker had teruggetrokken, kwam weer terug. Aan het eind van het Weichselien warmt de aarde, als voorbereiding op het aanstaande Holoceen, langzaam op. Maar zoals met veel zaken, het venijn zit hem in de staart, want na het iets warmere Allerød interstadiaal was daar opeens de Jonge Dryas. In slechts tien jaar zakte de gemiddelde jaartemperatuur terug naar een ijzige -5 °C. Over de oorzaak van deze plotselinge temperatuurdaling wordt gediscussieerd, maar een van de meest waarschijnlijke scenario's is dat de warme golfstroom onderbroken werd door de grote toestroom van smeltwater vanuit de Noord-Amerikaanse ijskappen (Carlson, 2010). Als het klimaat zich dan na ruim 1000 jaar weer herpakt en de temperaturen weer wat aangenamer worden, is inmiddels het Holoceen aangebroken en zijn de iconische dieren uit het Pleistoceen, de wolharige mammoet en wolharige neushoorn, uit onze contreien verdwenen.



Reconstructie van Nederland en het Noordzeegebied in het Laat-Pleistoceen, ongeveer 50.000 jaar geleden

Resten van dieren uit het Laat-Pleistoceen vinden we veelvuldig in Nederland. Bij zandsuppleties langs de kust en visactiviteiten op de Noordzee komen regelmatig resten van mammoeten, neushoorns, steppenwisenten en paarden tevoorschijn, maar ook de kleinere diersoorten worden niet over het hoofd gezien. Zo werd onlangs gepubliceerd over laat-pleistocene Europese hazen (Mol & Van der Plicht, 2012) en watermollen (Langeveld & Schouten, 2013). Als het gaat om pleistocene vindplaatsen, dan zijn die uit het Laat-Pleistoceen in Nederland het meest talrijk. Meteen valt te denken aan de verschillende Noordzeestranden die met zand opgezogen uit de Noordzee opgehoogd en aangevuld worden. Maasvlakte 2 is op dit moment een vindplaats waar veel verzamelaars heen gaan om hun collectie uit te breiden, maar ook de stranden van de Delflandse kust zijn interessant.

TOT BESLUIT

Nederland is bij uitstek een land voor liefhebbers van het Pleistoceen. Natuurlijk hebben we de fossielen, die ons vertellen welke dieren hier de afgelopen 2,5 miljoen jaar geleden hebben rondgelopen. Maar er zijn ook vindplaatsen waar aanwijzingen voor de vegetatie - bijvoorbeeld in de vorm van pollen en zaden - bewaard zijn gebleven. En het gaat verder dan dat, want ook al ben je er niet naar op zoek dan nog is

het moeilijk om niet de invloed van het Pleistoceen te zien. Overal in Nederland kom je het Pleistoceen tegen. Of je nou op het opgespoten strand van de Maasvlakte je handdoekje neerlegd om eens lekker te gaan zonnebaden, of op een rustige zondag over de stuwwallen van de Utrechtse Heuvelrug wandelt, het Pleistoceen is in Nederland niet te vermijden!

DANKWOORD

Graag bedank ik John de Vos voor het kritisch doorlezen van het manuscript, Ans Molenkamp voor het beschikbaar stellen van de reconstructie-afbeelding van Tegelen en Frank Wesselingh voor het beschikbaar stellen van de reconstructie van Nederland in het Laat-Pleistoceen

LITERATUUR

Bosch J.H.A., P. Cleveringa, T. Meijer (2000) The Eemian stage in the Netherlands: history, character and new research. *Geologie en Mijnbouw / Netherlands Journal of Geosciences 79 (2/3)*, 135-145.

Carlson, A.E. (2010) What caused the Younger Dryas event? *Geology 38*, 383-384.

Clark, P.U., D. Archer, D. Pollard, J.D. Blum, J.A. Riale, V Brovkin, A.C. Mix, N.G. Pisias, M. Roy (2006) The Middle Pleistocene transition: characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric pCO2. *Quaternary Science Reviews 25*, 3150–3184.

De Warrimont, J.P. (2007) Propecting Middle Palaeolithic open-air sites in de Dutch-Belgian border area near Maastricht. *PalArch's Journal of Archaeology of Northwest Europe 1*, 3.

Firestone, R.B., A. West, J.P. Kennett, L. Becker, T.E. Bunch, Z.S. Revay, P.H. Schultz, T. Belgya, D.J. Kennett, J.M. Erlandson, O.J. Dickenson, A.C. Goodyear, R.S. Harris, G.A. Howard, J.B. Kloosterman, P. Lechler, P.A. Mayewski, J. Montgomery, R. Poreda, T. Darrah, S.S. Que Hee, A.R. Smith, A. Stich, W. Topping, J.H. Wittke, W.S. Wolbach (2007) Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104 (41),* 16016–16021.

Graham, R.W., E.L. Lundelius Jr (1984) Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. in Martin, P.S., R.G. Klein (eds) *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, The University of Arizona Press, Tucson.

Grayson, D.K. (1977) Pleistocene avifaunas and the overkill hypothesis. *Science 195*, 691-693.

Guthrie, R.D. (1984) Mosaics, allelochemics, and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. in: Martin, P.S., R.G. Klein (eds.): *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, The University of Arizona Press, Tucson.

Haug, G.H., L.D. Keigwin (2004) How the Isthmus of Panama Put Ice in the Arctic. Drifting continents open and close gateways between oceans and shift Earth's climate. *Oceanus 42(2)*, 1-4.

Horton, D.R. (1984) Red Kangaroos: last of the Australian megafauna, in: Martin, P.S., R.G. Klein (eds.): *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, The University of Arizona Press, Tucson, 639-680.

Kahlke, R.-D., (2014) The origin of Eurasian Mammoth Faunas (Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews 96*, 1-18.

Koch, P.L., A.D. Barnosky (2006) Late Quaternary Extinctions: State of the Debate. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics 37*, 215-250.

UITSTERVEN VAN DE MEGAFAUNA

Als we denken aan megafauna, denken we automatisch aan zeer grote dieren zoals olifanten en neushoorns. Uiteraard horen deze soorten tot de megafauna, maar de groep is nog veel groter. In principe horen alle diersoorten met een gewicht groter dan 44 kilogram tot de megafauna. Aan het eind van het Pleistoceen stierf een deel van deze megafauna uit. Dit gebeurde op alle continenten, maar niet geheel gelijktijdig en ook niet in dezelfde mate. De grootste verliezen leden Australië en de Amerika's. Afrika en Azië werd minder hard getroffen, hoewel ook hier iconische dieren voor altijd verdwenen. Het hoe en waarom van dit uitsterven heeft wetenschappers al decennia lang in hun greep. Was het het veranderende klimaat? Of de invloed van de mens? Of toch een mysterieuze epidemie? En wat te denken van een meteorietinslag? Hieronder volgt een korte uitleg van de verschillende ideeën.

Invloed van de mens

Hypotheses waarbij de mens gezien wordt als primaire veroorzaker van het uitsterven van de megafauna zijn gebaseerd op de correlatie tussen het tijdstip van uitsterven en kolonisatie van het gebied door de moderne mens. De megafaunapopulaties worden in dit model beïnvloed door jacht door de mens of door veranderingen in de natuurlijke omgeving die door de mens veroorzaakt worden (Horton, 1984).

In 1967 ontwikkelde Paul Martin de overkill-hypothese voor het uitsterven van de Noord-Amerikaanse megafauna. Hij zag dat de uitstervingsgolf in tijd overeenkwam met het binnenkomen van de moderne mens op dit continent. Martin breidde vervolgens zijn idee uit naar de rest van de wereld. Hoewel hij wel zag dat het uitsterven gebeurde in een tijd waarin ook het klimaat sterk veranderde, geloofde hij toch in overbejaging door de mens als bepalende factor. Zijn argument was dat behalve in Afrika en Zuidoost-Azië er geen verhoogd uitsterven is vóór de komst van de moderne mens. In Afrika waren de verliezen ook minder groot doordat de dieren daar co-evolueerden met de mens. Snel en plotseling uitsterven volgde dus op de kolonisatie van een continent dat bewoond was door dieren die kwetsbaar waren voor deze nieuwe jager. In 1975 werd voor deze snelle uitstervingsgolf de term 'Blitzkrieg' beschreven (Mosimann & Martin, 1975). De afwezigheid van vindplaatsen waar duidelijk is dat de mens de dieren gedood heeft, zogenaamde 'kill sites', wordt verklaard door de snelheid waarmee dit proces ging. Long & Martin geven in 1974 al aan dat een korte maar vernietigende co-existentie van jagers en groot wild - geschat wordt een periode van maximaal 10 jaar - voor paleontologen onzichtbaar zou zijn.

Klimaatverandering

Grayson (1977) keek naar het uitsterven van Noord-Amerikaanse vogels aan het eind van het Pleistoceen. In totaal verdwenen 10 genera, maar geen van deze vogels waren afhankelijk van prooidieren die door de mens bejaagd werden. Ook het argument dat deze vogels uitstierven als gevolg van directe bejaging hield in het licht van de Overkill-hypothese geen stand, aangezien dat model uitgaat van de jacht op groot wild. Grayson kwam daarom tot de conclusie dat de uitstervingsgolf aan het eind van het Pleistoceen van invloed was op een hele reeks aan dieren, van merels tot prairiehonden en van reuzengieren tot mammoeten. Deze variatie vond hij te groot om alleen toegeschreven te kunnen worden aan bejaging door de mens. Klimaatverandering moest dus ook zeker van invloed zijn geweest.

Over hoe het klimaat dan invloed had, ontwikkelden Graham en Lundelius (1984) een model. In dit model staat co-evolutionair disequilibrium centraal. Aan het eind van het Pleistoceen veranderden de plantengemeenschappen en moest de fauna haar voedselvergaringsstrategieën daaraan aanpassen. Omdat sommige planten zich tegen begrazing proberen te verweren door toxische stoffen aan te maken kan een co-evolutioniar disequilibrium ervoor zorgen dat dieren die die planten eten detoxificatieproblemen krijgen. Het is in dit model dus mogelijk dat sommige soorten als gevolg van vergiftiging zijn uitgestorven. Daarnaast zorgt een co-evolutionair disequilibrium ervoor dat er minder niches beschikbaar zijn, waardoor de concurrentie tussen soorten versterkt wordt.

Langeveld, B., S. Schouten (2013) Watermollen Galemys sp. en Desmana cf. moschata (Linnaeus, 1758) (Talpidae; Desmaninae) van het strand van Hoek van Holland (Eurogeulgebied). *Cranium 30 (2),* 13-18.

Liscaljet, N. (2013) Catalogus 'Kijk wat ik gevonden heb!'. *Cranium 30 (2),* 48-66.

Lister, A.M., H. van Essen (2003) Mammuthus rumanus (Stefanescu), the earliest mammoth in Europe. in: Petculescu, A., S, Tiuca, E. (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology "Hen to Panta*", 47-52.

Lister, A.M., A.V. Sher, H. van Essen, G. Wei (2005) The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International 126-128*, 49-64.

Long, A., P.S. Martin (1974) Death of American ground sloths. *Science 186*, 638-640.

MacPhee, R.D.E., P.A. Marx (1997) The 40,000-year plague: Humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In: Goodman, S., B. Patterson (eds.) *Natural change and human impact in Madagaskar*, Smithson. Inst. Press, Washington DC, 169-217.

Martin, P.S. (1967) Prehistoric Overkill, in: Martin, P.S., H.E. Wright, jr. (eds.) *Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause*, Yale University Press, New Haven and London.

Meltzer, D.J. V.T. Holliday, M.D. Cannon, D.S. Miller (2014) Chronological evidence fails to support claim of an isochronous widespread layer of cosmic impact indicators dated to 12,800 years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111 (21)*, E2162-E2171.

Milankovitch, M. (1920) *Theorie Mathematique des Phenomenes Thermiques produits par la Radiation Solaire*, Gauthier-Villars, Paris.

Moeliker, K., J. Reumer (2014) De makaak van Maasvlakte 2: unieke vondst bewijst nut 'Oervondstchecker'. *Straatgras 26 (2),* 18.

Mol. D., W. van Logchem, J. de Vos (2011) New record of the European jaguar, Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938), from the Plio-Pleistocene of Langenboom (The Netherlands). *Cainozoic Research 8 (1-2),* 35-40.

Mol, D., J. van der Plicht (2012) Een haas (orde Lagomorpha, familie Leporidae, geslacht Lepus) van de Laat-Pleistocene fauna van de Noordzeebodem. *Cranium 29-2*, 33-35.

Mol, D., B. Langeveld (2014) Wat determinatiesessies aan nieuwe gegevens kunnen opleveren: nieuws van het strand van Maasvlakte 2. *Afzettingen WTKG 35 (2)*, 40-59.

Mosiman. J.E., P.S. Martin (1975) Simulating overkill by paleoindians. *American Scientist 63*, 304-313.

Ong, B.L., Y.F. Ngeow, M.F.A. Abdul Razak, Y. Yakubu, Z. Zakaria, A.R. Mutalib, L. Hassan, H.F. NG, K. Verasahib (2013) Tuberculosis in captive Asian elephants (Elephas maximus) in Peninsular Malaysia. *Epidemiology & Infection 141*, 1481-1487.

Reumer, J., K. Moeliker (2014) Een makaak (Macaca florentina) op de Tweede Maasvlakte levert vragen op, *Cranium 31 (2)*, 44-45.

Rothschild, B.M., R. Laub (2006) Hyperdisease in the late Pleistocene: validation of an early 20th century hypothesis. *Naturwissenschaften 93*, 557-564.

Stuart, A.J., P.A. Kosintsev, T.F.G. Higham, A.M. Lister (2004) Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature 431*, 684-689.

Van Kolfschoten T., Y. Vervoort-Kerkhoff (1999) Mammalian assemblages from the Maasvlakte. in: Reumer, J.W.F & J de Vos (red.) *Elephants have a snorkel! Papers in honour of Paul Y. Sondaar - Deinsea 7*, 369-382.

Ook Guthrie (1984) ontwikkelde een model voor de verklaring van de laatpleistocene extincties. Zijn model is, net zoals dat van Graham en Lundelius, gebaseerd op veranderingen in plantengemeenschappen. Guthrie beargumenteert dat klimaatverandering leidde tot een afname van verscheidenheid en een toename van zonering binnen de plantengemeenschappen, waardoor antiherbivore afweesystemen veranderden. Dit leidde tot een korter, minder gevarieerd groeiseizoen voor herbivoren, waarbij de kwaliteit en kwantiteit van de voedselbronnen voor veel grote herbivoren afnam. Deze afname had vervolgens zijn weerslag op lokale faunadiversiteit, lichaamsgrootte en verspreidingsgebied en leidde uiteindelijk tot uitsterven. Al deze veranderingen hadden het meeste effect op de niet-herkauwende herbivoren. De herkauwers waren er beter tegen bestand, aangezien zij door hun verteringsstelsel in staat zijn gifstoffen af te breken of om te zetten in niet-schadelijke aminozuren of vetzuren.

Hyperdisease

Een idee dat al lang geopperd werd als verklaring voor het uitsterven van de megafauna is de verspreiding van een pandemische ziekte door de mens. In 1997 verfijnden MacPhee en Marx dit model en noemden het hyperdisease. Dit model gaat ervanuit dat mensen bepaalde ziektes met zich meebrachten toen ze naar nieuwe werelddelen migreerden. De dieren die daar al waren hadden geen afweer tegen deze ziektes en legden het loodje. Uiteraard is het heel moeilijk om ziektes te identificeren die in dit model een rol gespeeld kunnen hebben. We moeten dan weten welke ziektes door de prehistorische mens bij zich gedragen werden en welk effect deze ziektes op de fauna had. Niet iedere diersoort is vatbaar voor dezelfde ziektes en in dezelfde mate. In 2006 kwam er steun voor dit model in de vorm van een artikel van Rothschild en Laub. Zij deden onderzoek naar botten van de Amerikaanse mastodont (*Mammut americanum*) en vonden vervormingen die duidden op tuberculose. Ruim de helft van de botten vertoonde sporen van tuberculose en aangezien de botten bij deze ziekte niet altijd aangetast worden, moest het percentage individuen dat de ziekte onder de leden had nog hoger liggen. Voor de auteurs een reden om tuberculose als één van de hoofdoorzaken van het uitsterven van de Amerikaanse mastodont te zien. De vraag is natuurlijk of tuberculose voor de gevonden mastodonten ook de doodsoorzaak is geweest. In nu levende olifanten komt ook tuberculose voor (Ong *et al.*, 2013). Ook interessant is dat Rothschild en Laub meldden dat de ziekte niet is aangetoond in botten van de wolharige mammoet, die in hetzelfde onderzoeksgebied als de Amerikaanse mastodon voorkwam.

Meteorietinslag

In het meest recente model voor het uitsterven van de megafauna staat een inslag van een meteoriet centraal. Deze inslag zou ongeveer 12.800 jaar geleden hebben plaatsgevonden en gezorgd hebben voor de koude periode die we het Jonge Dryas noemen. De aarde was op dat moment juist bezig met een langzame opwarming aan het eind van de laatste ijstijd. De snelle overgang naar een duizend jaar lange zeer koude periode onderbrak deze opwarming en zou gezorgd hebben voor het uitsterven van de megafauna, alsmede het verdwijnen van de Clovis cultuur (Firestone *et al.,* 2007). Het probleem met dit model is echter de datering. Van het overgrote deel van de vindplaatsen waar zogenaamde 'impact markers' - microdeeltjes van de elementen ijzer, silica en iridium en nano-diamanten - gevonden waren bleek de datering bij nader inzien jonger of juist ouder uit te vallen dan 12.800 jaar geleden (Meltzer *et al.*, 2014).

Een enkele oorzaak vinden voor het uitsterven van de megafauna aan het eind van het Pleistoceen valt nog niet mee. De vraag is ook of het wel moet. In de jaren '60 van de vorige eeuw leek het heel logisch dat er één enkele verklaring moest zijn. De dateringen van de jongste vertegenwoordigers van de uitgestorven soorten lagen immers zeer dicht bij elkaar, waardoor de indruk gewekt werd dat alle soorten in dezelfde tijdspanne en door dezelfde oorzaak uitstierven. Inmiddels wordt het steeds duidelijker dat er geen één enkele verklaring is voor het uitsterven van alle pleistocene megafauna. Met het beschikbaar worden van meer en ook nauwkeurigere dateringen kunnen we het beeld dat we hebben van het einde van het Pleistoceen steeds scherper krijgen en zien we ook dat het uitsterven een veel langgerekter proces is geweest (Stuart *et al.*, 2004; Koch & Barnosky, 2006).