



Universiteit
Leiden
The Netherlands

De fauna in de schaduw van het klimaat

Kolfschoten, T. van; Vervoort-Kerkhoff, Y.

Citation

Kolfschoten, T. van, & Vervoort-Kerkhoff, Y. (1993). De fauna in de schaduw van het klimaat. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/10025>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/10025>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

De fauna in de schaduw van het klimaat

Thijs van Kolfschoten en Yvette Vervoort-Kerkhoff

SAMENVATTING

De klimaatsveranderingen die wij tegenwoordig denken waar te nemen zijn onderdeel van klimaatschommelingen die het ijstijdvak of Pleistoceen, de laatste 2,4 miljoen jaar van de geschiedenis van de aarde, kenmerken. De fluctuaties in het klimaat, die met behulp van een astronomisch model verklaard kunnen worden, worden o.a. weerspiegeld in de zuurstof isotopencurve en in de curve die gebaseerd is op de paleobotanische gegevens. De veranderingen in het klimaat en de vegetatie hebben invloed op de zoogdierfauna's. Ze hebben o.a. migratie, aanpassingen en uitsterven tot gevolg.

SUMMARY

Climatic changes as we think to observe nowadays are part of climatic fluctuations which characterize the Ice Age or Pleistocene during the past 2,4 million years. The fluctuations in the climate, which can be explained by an astronomical model, are indicated in e.g. the oxygen-isotope curve and the curve based on the palaeobotanical record. The changes in climate and vegetation affect the mammal fauna. They cause e.g. migration, adaptation and extinction of mammal species.

Inleiding

Discussies over het weer zijn zeer actueel en bij die discussies is men het vaak eens over één ding eens: het weer verandert. "Vroeger had je echte zomers en echte winters. Weet je nog de winter van 1963, dat was pas een winter; en de zomer van 1974? Het is duidelijk: het weer is van slag, en ons klimaat verandert waarschijnlijk door het broeikas-effect. En als we niet snel ingrijpen smelten de ijskappen van de Noord- en Zuidpool, daardoor stijgt de zeespiegel en loopt Nederland onder water."

Dat ons huidige klimaat verandert staat vast. Ook de geleerden die de veranderingen wereldwijd bestuderen, zijn het daarover eens. Globaal neemt de gemiddelde temperatuur toe, ook al gebeurt dat heel langzaam. Maar wat de oorzaken zijn en hoe groot de rol van de mens daarbij is, staat nog ter discussie en door gebrek aan kennis lopen de meningen zeer uiteen.

Dat ons klimaat verandert is niet zo verwonderlijk. Uit onderzoek is gebleken dat er gedurende de laatste honderden tot duizenden jaren regelmatig klimaatschommelingen zijn voorgekomen. Dit blijkt onder andere uit het verloop van de temperatuur. In Fig. 1 is te zien hoe de zomertemperatuur op Groenland varieerde gedurende de afgelopen 1500 jaar. Uit deze grafiek blijkt dat Europa in de periode voor 1400 te maken had met een vrij warm klimaat. Na deze periode trad een afkoeling op en de 17e eeuw kende een periode met strenge winters en vrij koude zomers. Die periode kreeg de naam 'kleine ijstijd'. Uit die tijd stammen veel schilderijen, o.a. van Avercamp met het thema ijspret.

De 'kleine ijstijd' is in zijn omvang niet te vergelijken met de 'grote ijstijden' die kenmerkend zijn voor het IJstijdvak of het Pleistoceen, de periode die de laatste 2 - 2,5 miljoen jaar van de geschiedenis van de aarde omvat. Op verschillende plaatsen op de wereld is aangetoond dat 2,3 - 2,4 miljoen jaar geleden een sterke afkoeling plaats vond. In onze omgeving was het miljoenen jaren lang relatief warm met gemiddelde juli

temperaturen van ten minste 18° C. Daaraan kwam een einde toen 2,3 - 2,4 miljoen jaar geleden de gemiddelde juli temperaturen daalden tot beneden de 10° C. Deze koude periode, het Praetiglijen genoemd, was de eerste in een reeks van klimaatschommelingen waarin ijstijden of glacialen afgewisseld werden door zgn. tussenijstijden of interglacialen. Deze klimaatswisselingen hadden een duidelijke invloed op de flora en de fauna in onze omgeving. De veranderingen in de flora en fauna worden o.a. weerspiegeld door de fossiele overblijfselen van planten en dieren uit het Pleistoceen.

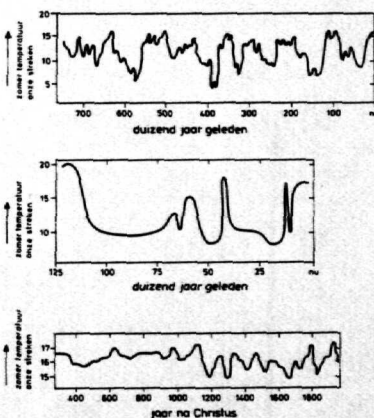


Fig. 1: Het globale verloop van de temperatuur in de afgelopen duizenden jaren. De bovenste grafiek is gebaseerd op de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ verhouding in diepzeekernen, de middelste op analyse van stuifmeelkorrels (pollenonderzoek) en de onderste kromme is verkregen door de analyse van zuurstof-18 in het ijs van Groenland (naar KÖNNEN, 1983).

Fig. 1: The average temperature-path in the past few thousand years. The first curve is based on the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio in deepsea cores, the second curve on the analysis of pollens and the third curve is based on the analysis of Oxygen-18 in the icesheet of Greenland (after KÖNNEN, 1983).

Waardoor wordt het klimaat bepaald?

De belangrijkste elementen die het klimaat op het vaste land bepalen zijn de neerslag en de temperatuur. In open zeeën spelen de temperatuurverschillen wel een rol, maar de hoeveelheid neerslag nauwelijks. Op het vasteland is niet de absolute neerslag bepalend, maar de effectieve neerslag. Met effectieve neerslag wordt bedoeld de hoeveelheid water die niet door verdamping weer in de atmosfeer wordt opgenomen, maar op het aardoppervlak blijft. Voor een bepaalde hoeveelheid effectieve neerslag zal bij hogere temperaturen meer absolute neerslag nodig zijn dan bij lagere. Dit doordat bij hogere temperaturen meer verdamping zal optreden.

De temperatuur op aarde is afhankelijk van de hoeveelheid zonnestraling. Rond de evenaar schijnt de zon langduriger en intensiever dan op de polen en de temperatuur neemt daarom van de evenaar naar de polen toe af. De atmosfeer, en met name de daarin aanwezige waterdamp, absorbeert veel van de door de aarde uitgestraalde energie waardoor de dagelijkse en jaarlijkse temperatuurverschillen kleiner zijn dan bij een aardbol zonder atmosfeer. De atmosfeer veroorzaakt een "broeikas effect" en bepaalt voornamelijk het aan de aardoppervlakte heersende klimaat.

De verdeling van de klimaten is afhankelijk van de land-zeeverdeling. Continenten koelen sneller af en warmen ook sneller op dan de oceanen. Ook gebergten op de continenten beïnvloeden het klimaat. De land-zee verdeling en de ligging van continenten, oceanen en gebergten is in de loop van de geologische geschiedenis van de aarde veranderd. Als gevolg van de paleogeografische veranderingen kunnen in een bepaald gebied op aarde in de loop van de geologische geschiedenis, verschillende klimaatsomstandigheden hebben geheerst. Deze klimaatsveranderingen die uiterst langzaam verlopen worden bepaald door factoren binnen het aardse systeem. Maar er zijn ook externe factoren die veranderingen in het klimaat veroorzaken. Deze externe factoren spelen een belangrijke rol bij het ontstaan van de ijstijden.

Het ontstaan van ijstijden

Hoe en waarom ontstaan ijstijden? Deze vraag heeft vele geleerden beziggehouden sinds de vorige eeuw toen onderzoekers het voorkomen van ijstijden hadden aangetoond. Het bleek niet eenvoudig om de Pleistoocene klimaatveranderingen te verklaren. Vele ideeën werden geopperd en vervolgens weer verworpen. De beste, en tegenwoordig algemeen aanvaarde theorie is die van de Joegoslavische natuurkundige Milankovitch. Volgens zijn sterrekundig model (MILANKOVITCH, 1938) zijn er 3 cyclische veranderingen (Fig. 2) die de klimaatswisselingen veroorzaken: a: de schommeling van de aardas, b: de verandering van de hoek van de aardas ten opzichte van de baan rond de zon en c: de afstand van de aarde tot de zon, die als gevolg van de ellipsvormige baan niet constant is. De veranderingen zijn voor

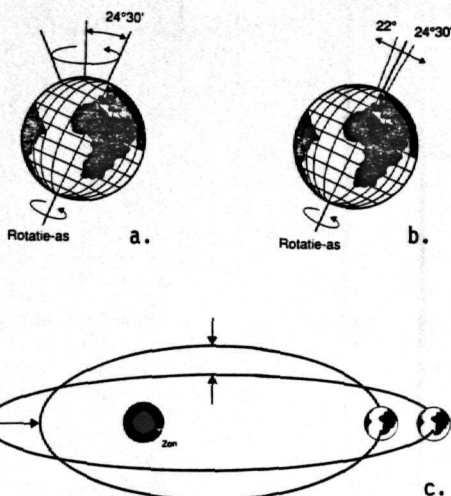


Fig. 2: De 3 cyclische veranderingen die volgens het sterrekundig model van MILANKOVITCH (1938) de klimaatswisselingen veroorzaken. a: de schommeling van de aardas, b: de verandering van de hoek van de aardas ten opzichte van de baan rond de zon en c: de afstand van de aarde tot de zon, die als gevolg van de ellipsvormige baan niet constant is. De veranderingen hebben een cyclus van respectievelijk 19.000-23.000, 41.000 en 100.000 jaar.

Fig. 2: The three cyclic changes that, according to the astronomical model of MILANKOVITCH (1938), cause the climatic changes. a: the nutation of the earth's axis, b: the change in angle between the earth's axis in relation to the plane of the earth's orbit around the sun. c: the distance between the earth and the sun which is not constant, due to the elliptical shape of the earth's orbit. The changes occur in cycles, of respectively 19,000-23,000, 41,000 and 100,000 years.

menselijke begrippen uiterst gering en hebben een cyclus van respectievelijk 19.000-23.000, 41.000 en 100.000 jaar. Toch veroorzaken deze fenomenen kleine verschillen in de intensiteit van de zonnestraling (Fig. 3), verschillen die ten grondslag liggen aan de Pleistocene klimaatschommelingen; aan de afwisseling van warm en koud.

De grilligheid van het klimaat

De geringe fluctuaties in de hoeveelheid zonnewarmte die het noordelijk halfrond bereiken kunnen ingrijpende veranderingen tot gevolg hebben. Bij een temperatuurdaling van 7° C kunnen er op de continenten van het noordelijk halfrond permanente ijskappen ontstaan. Door de daling van de temperatuur komt de eeuwige sneeuwlijn zo laag te liggen dat de neerslag die er 's winters in de dalen valt, zomers niet meer smelt. Duurt dit jaren dan ontstaat een ijskap die kan aangroeien tot een dikte van honderden meters. Door de druk van zo'n enorme ijsmassa en de plasticiteit van het ijs breidt de ijskap zich uit over het vasteland en als dit proces lang genoeg duurt komt het landijs zelfs tot in Nederland.

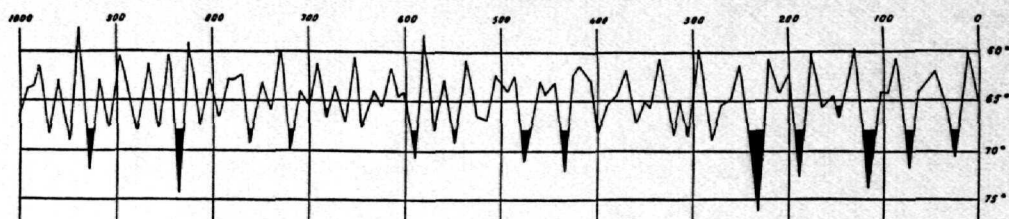


Fig. 3: De curve van Milankovitch, die de wisselingen in de straling van de zon op 65° N.B. tijdens de afgelopen 1.000.000 jaren aangeeft. De straling op ieder tijdstip wordt aangeduid door een plaats op die breedtegraad, welke tegenwoordig dezelfde hoeveelheid straling ontvangt. De zwarte gemaakte toppen markeren de glaciële perioden (naar VAN DE VLERK EN FLORSCHÜTZ, 1950).

Fig. 3: Milankovitch' curve, which shows the changes in solar radiation at 65° North latitude during the last 1,000,000 years. The radiation at each point in time is shown by a place at that latitude, which receives the same amount of radiation today. The black peaks mark the glacial periods (after VAN DE VLERK EN FLORSCHÜTZ, 1950).

Echt snel gaat dit natuurlijk niet. Uitgaande van een daling van 6° C duurt het 30.000 jaar voordat het landijs Nederland zal bereiken (KÖNNEN, 1983, Fig. 4).

De vorming van de enorme ijskappen heeft onder andere ook een sterke daling van de zeespiegel tot gevolg. Die daling kan oplopen tot meer dan 120 meter. De kaart van Europa, met name die van Noordwest-Europa komt er daardoor duidelijk anders uit te zien.

De Noordzee, bijvoorbeeld, valt droog en verbindt Engeland met het Europese continent.

Tijdens de interglaciële stijgt de zeespiegel weer en overstroomt eerder drooggevallen gebieden. Tijdens het Eemien steeg de zeespiegel zover dat de zee op enkel plaatsen ons land binnendrong. Niet alleen delen van ons land werden overspoeld ook grote delen van Finland en aangrenzende gebieden in Rusland.

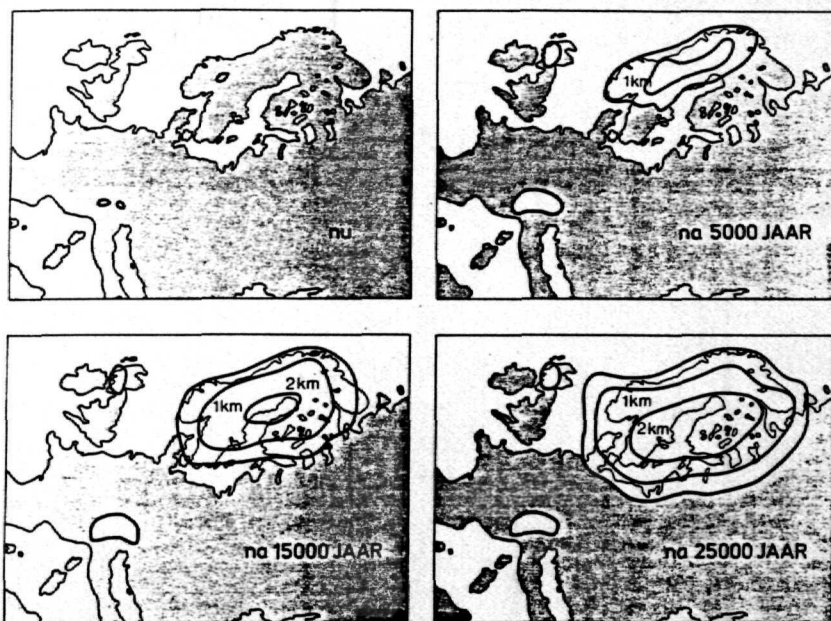


Fig. 4: Bij een temperatuurdaling van 7° C zal de sneeuw van de Noorse bergen de vlakten bereiken en zich verder uitbreiden. In deze kaartjes is weergegeven hoe een ijskap zich zou uitbreiden. De lijnen die in de ijskap zijn getekend geven de dikte ter plaatse aan. Uit de kaartjes blijkt dat de groei van de ijskap zo langzaam gaat, dat het tienduizenden jaren duurt voor ook Nederland er onder verdwenen is en met een echte ijstijd te maken krijgt (naar KÖNNEN, 1983).

Fig. 4: If a temperature fall of 7° C should occur, the ice of the Norwegian mountains will reach the valleys and extend itself further. In these maps it is shown how the icesheet would extend. The lines show the thickness of the ice at that spot. The maps show that the growth of the icesheet would progress at such a slow pace that it would take tens of thousands of years before The Netherlands would be covered and would experience a true ice age (after KÖNNEN, 1983).

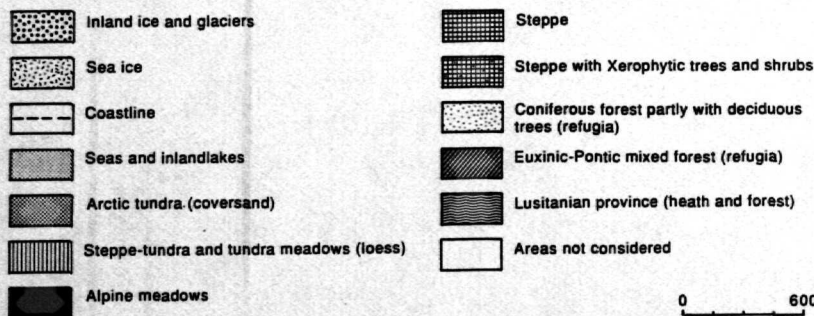


Fig. 5: Paleogeografische en paleovegetatie kaart van Europa tijdens het koudste deel van de laatste ijstijd (Weichselien of Würm) ongeveer 20.000 jaar geleden. Toevluchtsoorten voor hedendaagse West- en Centraal-Europese loofbomen waren de naaldbossen in de vochtige delen van de berggebieden in Zuid en Zuidoost Europa. Alsmede in sommige afgelegen gebieden zoals in Portugal. Het grootste deel van Europa was echter ontbost (naar ZAGWIJN, 1992).

Fig. 5: Paleogeographic and paleovegetation map of Europe during the maximum cold of the Last Glacial stage (Weichselian or Würmian) about 20,000 years ago. Refuge areas for present day Western and Central European deciduous trees were in coniferous forests in the damp parts of the mountain areas of Southern and Southeastern Europe, and in some more remote areas such as the Lusitanian province. Most of Europe was, however, deforested (after ZAGWIJN, 1992).

De Oostzee kreeg daardoor een open verbinding met de Poolzee (GERASIMOV, 1982), een verbinding die invloed had op de zeestromingen en indirect het atlantische karakter van het klimaat tijdens het Eemien versterkte (ZAGWIJN, pers. comm. 1993). Het droogvallen van de Noordzee en het ontstaan van uitgestrekte gebieden met pakjys (Fig. 5) had een meer continentaal klimaat tot gevolg.

Sporen van ijskappen zijn in het landschap terug te vinden. Dalen zoals het IJsseldal en de Gelderse Vallei zijn door de landijslobben gevormd en langs de zuidelijke rand van het ijs zijn stuwwallen ontstaan. Ook de zwerfkeien, die we in Noord Nederland aantreffen en waarmee o.a. de hunnebedden zijn gebouwd, zijn door het landijs opgenomen en vanuit Scandinavië naar ons land getransporteerd. Daarnaast zijn er ook verschijnselen als vorstwiggen en cryoturbate vervormingen van de aardlagen die wijzen op een blijvend bevroren ondergrond; permafrost. Al deze sporen wijzen op koude klimatologische omstandigheden.

In de Alpen, waar de gletsjers zich uitbreiden als gevolg van de klimaatsveranderingen, zijn meerdere uitbreidingsfasen te herkennen (Tab. 1). Penck en Brückner (1901-'09) beschreven in hun boek "Die Alpen im Eiszeitalter" vier ijstijden: (van oud naar jong) Günz, Mindel, Riss en Würm. Hoewel de auteurs het mogelijk achten dat er meer ijstijden waren geweest, werd lange tijd het bestaan van slechts vier ijstijden algemeen aanvaard.

Niet alleen in de Alpen kon het bestaan van meerdere ijsuitbreidingsfasen worden aangetoond. Ook in het noorden van Duitsland zijn afzettingen gevonden die met de uitbreiding van het landijs te maken hadden. Er waren duidelijke sporen van slechts drie ijstijden, die genoemd werden naar riviertjes in het noordduitse gebied: (van oud naar jong) Elster, Saale en Weichsel. De tussenliggende warme perioden werden resp. Holstein en Eem genoemd.

In "Nederland in het IJstijdvak", het standaardwerk van VAN DER VLERK en FLORSCHÜTZ (1950), werd de lokale nederlandse indeling gebruikt met namen zoals (van oud naar jong) Praetigien, Tiglien, Taxandrien, Needien, Drenthien, Eemien en Tubantien (Fig. 6). Intensief onderzoek (vnl. geologisch, paleobotanisch, malakologisch) door met name de nederlandse Rijks Geologische Dienst onder leiding van Prof. Dr. W.H. Zagwijn, heeft een veel complexer en completer beeld van de klimaatsveranderingen tijdens het Pleistoceen (Fig. 6) opgeleverd. De oude, lokale indelingen werden verlaten en er volgde een indeling die momenteel als standaard voor het noordelijk deel van Europa kan worden beschouwd. Alleen de Engelsen volgen hun eigen systeem (Tab. 1).

De grilligheid van het klimaat valt ook af te leiden uit de isotopencurve (Fig. 7). Die curve geeft de verhouding van de zuurstofisotopen ^{16}O en ^{18}O in de kalkschalen van foraminiferen, microscopisch kleine eencellige dieren met een geperforeerd kalkschaaltje.

	Alpine indeling	NW Europese indeling	Oude Nederlandse indeling	Engelse indeling
Glaciaal	Würm	Weichselien	Tubantien	Devensian
Inter-glaciaal	Riss/Würm	Eemien	Eemien	Ipswichian
Glaciaal	Riss	Saalien	Drenthien	Wolstonian
Inter-glaciaal	Mindel/Riss	Holsteinien	Meedien	Hoxnian
Glaciaal	Mindel	Elsterien		Anglian
Inter-glaciaal	Günz/Mindel			Cromerian
Glaciaal	Günz			

Tab. 1: Indelingen van het Pleistoceen zoals die men die in de literatuur kan aantreffen. De Alpine indeling is gebaseerd op het werk van PENCK & BRÜCKNER (1901-'09). De Noordduitse indeling ligt ten grondslag aan de huidige NW Europese indeling. Deze indeling vervangt de oude Nederlandse indeling die o.a. door VAN DER VLERK & FLORSCHÜTZ (1950) wordt gehanteerd. De Engelse indeling is ontleend aan STUART (1982).

Tab. 1: Classification of the Pleistocene as can be found in the literature. The Alpine classification ('Alpine indeling') is based on the work of PENCK & BRÜCKNER (1901-'09). The North German classification is the basis for the North-west European classification ('NW Europese indeling'). This classification replaces the old Dutch classification ('Oude Nederlandse indeling') which was used, amongst others, by VAN DER VLERK & FLORSCHÜTZ (1950). The English classification ('Engelse indeling') is based on STUART (1982).

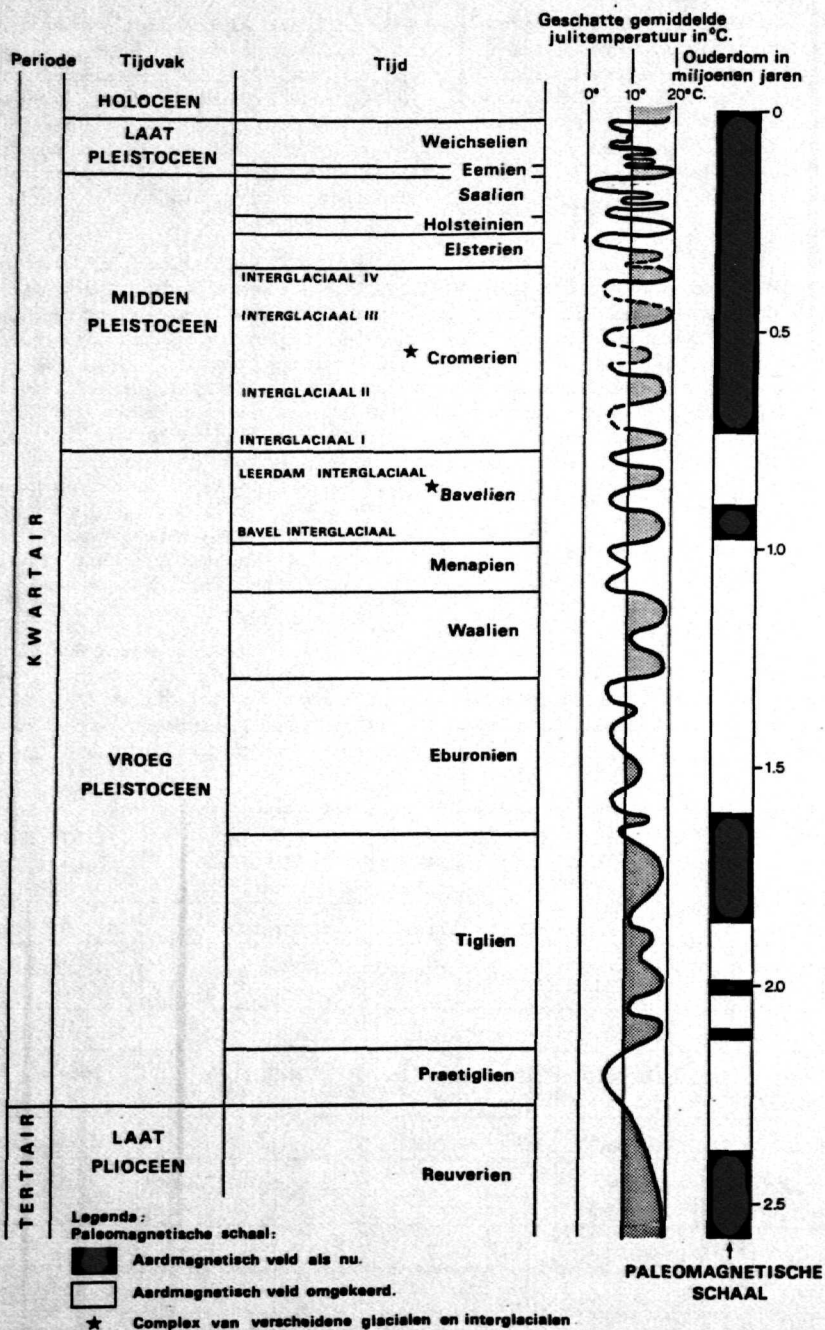


Fig. 6:Klimaatcurve van het kwartair (naar ZAGWIJN, 1985).

Fig. 6:Climate curve for the Quaternary in the Netherlands (after ZAGWIJN, 1985). Age in million years; temperature in degrees C, estimated mean for July. ★, includes several glacials and interglacials.

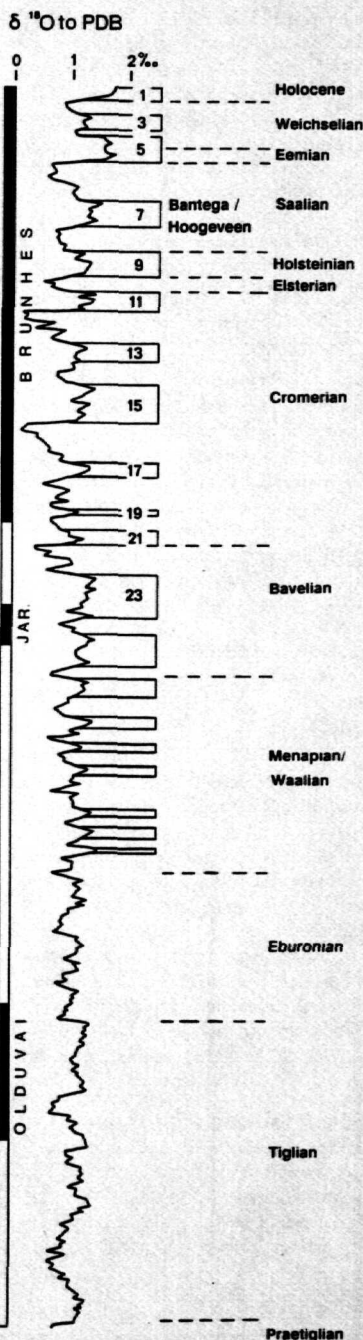
De verhouding van de zuurstofisotopen wordt beïnvloed door de hoeveelheid landijs. Bij verdamping van water blijven in verhouding meer moleculen met het zware isotoop ^{18}O achter. Als het verdampte water met de lichtere ^{16}O isotopen in de vorm van dikke pakketten landijs wordt opgeslagen verandert de $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ -verhouding in het zeeewater en daardoor ook in de kalkschalen van foraminiferen; een verhouding die de groei en afname van het wereldwijde ijsvolume weergeeft en gezien kan worden als een geologische thermometer. De zuurstofisotopencurve die met behulp van verschillende dateringstechnieken en door middel van paleomagnetisch onderzoek met de absolute tijdschaal kan worden gecorreleerd, heeft een uitgesproken grillig verloop, veel grilliger dan de meeste andere klimaatcurves.

In de $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ -curve zijn perioden met een relatief hoog $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ -gehalte waar te nemen afgewisseld met perioden met lage verhoudingen. De pieken weerspiegelen de warme perioden, de interglacialen, de 'dalen' de koude glaciale fasen. De interglacialen inclusief het Holoceen, worden met een oneven getal aangeduid, de glaciale fasen hebben een even nummer. Uit de correlatie met de absolute tijdschaal blijkt dat tussen de 2,4 en 0,6 miljoen jaar geleden de frequentie van de klimaatsveranderingen met een tijdsduur van 40.000 jaar verloopt. Tijdens de laatste 600.000 jaar overheerst de 100.000 jaar cyclus. Waarom dit zo is weten we nog niet.

De zuurstof isotopencurve lijkt de klimaatsveranderingen tijdens het Pleistoceen het beste weer te geven. De isotopencurve zou daarom de beste standaard voor de indeling van het Pleistoceen zijn. De correlatie met deze curve levert echter veel problemen op, met name als het gaat om de correlatie tussen de curve en afzettingen op het vasteland. Alleen als de absolute ouderdom bekend is, kan men bijvoorbeeld aardlagen, botten of artefacten, met de isotopencurve correleren. Het probleem is echter dat op radioactief verval gebaseerde methoden, zoals C14-datering die een absolute ouderdom kunnen geven, beperkt toepasbaar zijn en de resultaten van een aantal methoden zijn niet zondermeer betrouwbaar. De indeling van het Pleistoceen zoals afgebeeld in Fig. 6 is op dit moment de beste standaard voor de correlatie van de veranderingen in de flora en fauna van het continent.

Fig. 7: De $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ curve, gebaseerd op de studie van de diepzee-kern V 28-239 en een correlatie met de continentale opdeling van het Kwartair (naar DE JONG, 1988 en SHACKLETON & OPDYKE, 1976).

Fig. 7: The $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ curve based on the study of the deep-sea core V 28-239 and a tentative correlation with the continental subdivision of the Quaternary (modified after DE JONG, 1988 and SHACKLETON & OPDYKE, 1976).



Veranderingen in de vegetatie

Aan paleobotanische overblijfselen zoals bladafdrukken, zaden en vooral fossiel stuifmeel of pollen ontleen we veel informatie over de veranderingen in de vegetatie in onze omgeving. Tijdens de interglacialen met juli-temperaturen rond de 17° C waren onze streken bedekt met loofbossen met loofbomen zoals de eik, de linde, de iep en de haagbeuk. Nederland zou ook nu, zonder ingrijpen van de mens, met loofbossen bedekt zijn. Deze loofbossen zijn tijdens de glaciële perioden volledig verdwenen. De steppe-toendravegetatie bestaat voornamelijk uit kruidachtige planten, grassen en o.a. dwergberken en dwergwilgen. Tijdens de glaciële perioden "overwinterden" de loofbomen in vochtige, bergachtige gebieden in Zuid en Zuidoost Europa.

Aan het einde van een ijstijd wordt het klimaat warmer en de steppe-toendravegetatie verandert in een steppe met hier en daar bomen. De berk en de den migreerden vanuit het zuiden en oosten naar onze streken, enkele duizenden jaren later gevolgd door de loofbomen. Na de laatste ijstijd migreerden de meeste loofbomen vanuit het zuidoosten, vanuit de Balkan en de Karpaten. De zilverspar had op het Appenijns schiereiland overwinterd en de eik en de hazelaar migreerden vanuit het zuidwesten, van de Iberische gebergten waar ze tijdens het Weichselien hadden voortgeleefd. En met de migratie van de loofbossen verspreiden ook de dieren, die aan de loofbossen gebonden zijn, zich in noordelijke richting over Europa uit.

De faunaontwikkeling tijdens het pleistoceen

Het recente verspreidingsgebied van veel dieren waaronder reptielen, amfibieën en zoogdieren wordt in belangrijke mate bepaald door klimaat en vegetatie. Veel dieren zijn aangepast aan het leven in specifieke omstandigheden; zij hebben een eigen 'ecologische niche'. Moerasschildpadden (*Emys orbicularis*) leven in een waterrijke omgeving en de eieren van de moerasschildpad komen uit als ze voldoende zonnewarmte ontvangen. Moerasschildpadden leven daarom in gebieden waar de gemiddelde juli temperatuur boven de 18° C ligt. De halsbandlemming (*Dicrostonyx torquatus*) daarentegen heeft zich volledig aangepast aan het leven op de open toendravlaktes rond de Noordpool.

De ecologische tolerantie verschilt sterk per soort. Slaapmuizen zoals de hazelmuis *Muscardinus avellanarius* komen bijna uitsluitend in loofbossen voor. De mol *Talpa europaea* is veel toleranter. Dit dier leeft in het vrije veld tot nabij de zee, in bossen en in de bergen en geeft de voorkeur aan vruchtbare en goed beplante grond.

Als we aannemen dat de ecologische voorkeur en tolerantie van de recente soorten overeen komt met die van soortgenoten uit het Pleistoceen dan geven fossiele fauna's indirect informatie over de ecologische en klimatologische omstandigheden tijdens het Pleistoceen. Maar

in hoeverre is het 'actualiteits-principe' van toepassing? Zijn dieren net als verreweg de meeste plantensoorten en mollusken, ecologisch gezien, onveranderlijk of zijn dieren, met name zoogdieren, flexibeler.

Uit fossielen o.a. uit de groeve Maastricht-Belvédère (KOLFSCHOTEN, 1985) en Ariendorf (Duitsland), weten we dat het edelhert *Cervus elaphus* ook tijdens een ijstijd in onze omgeving leefde. Het voorkomen van edelherten samen met mammoeten en wolharige neushoorns lijkt niet aannemelijk als we naar de huidige verspreiding van de Europese edelherten kijken. Toch worden er vaak fossiele edelherstresten samen met die van mammoeten en wolharige neushoorns gevonden. Het edelhert is blijkbaar een soort die zich goed aan klimaat- en vegetatieveranderingen kan aanpassen en zich niet snel door klimaatveranderingen laat verdrijven. De fossiele resten tonen aan dat de ijstijd(levens)vormen beduidend groter waren dan de vormen die in warmere perioden hebben geleefd. De geweien van de ijstijdvormen waren soms enorm groot, vergelijkbaar met de Amerikaanse edelherten, de wapiti.

Een ander voorbeeld is de toendralemming of berglemming *Lemmus lemmus* die tegenwoordig op de toendra's en in de bergen van Scandinavië en in Noordwest Rusland leeft. Het verspreidingsgebied was oorspronkelijk veel groter. Uit vroeg- en middenpleistocene fauna's blijkt dat de toendralemming niet alleen in subarctische gebieden leefde maar ook in streken met een gematigd warm klimaat, in bossen en niet al te droge gebieden. Tijdens het Saalien, zo'n 300.000 jr geleden, komt de toendralemming in een uitgesproken koud klimaat voor en door de komst van de boslemming vanuit het oosten, aan het begin van het Holoceen, is het verspreidingsgebied van de toendralemming beperkt tot het huidige verspreidingsgebied. Hieruit blijkt dat de ecologie van recente soorten niet zondermeer voor een gedetailleerde reconstructie van paleo-biotopen gebruikt kan worden.

De vraag in hoeverre het actualiteitsprincipe van toepassing kan zijn bij de ecologische interpretatie van fossiele zoogdierassociaties moet ook gesteld worden bij de reconstructie van paleo-biotopen. Waren de biotopen tijdens het Pleistoceen vergelijkbaar met de biotopen zoals we die tegenwoordig kennen of zijn de huidige biotopen uniek? STORCH (1969) wees op het feit dat de zoogdierfauna's uit de laatste ijstijd een 'ongewone' samenstelling hebben. In de fauna's komen dieren voor die nu uitsluitend op de toendra leven (de gekraagde lemming *Dicrostonyx torquatus* en de toendra lemming *Lemmus lemmus*) maar ook soorten zoals de fluithaas *Ochotona pusilla*, *Allactaga jaculus* en de grondeekhoorn *Spermophilus superciliosus*, die nu alleen nog in droge steppegebieden voorkomen. STORCH (1969) concludeerde dat de zoogdiergegevens wijzen op een zgn. toendra-steppe biotoop, een biotoop dat geen equivalent heeft in de huidige biotopen. GUTHRIE (1990) geeft een uitgebreide analyse van deze toendra-steppe tijdens

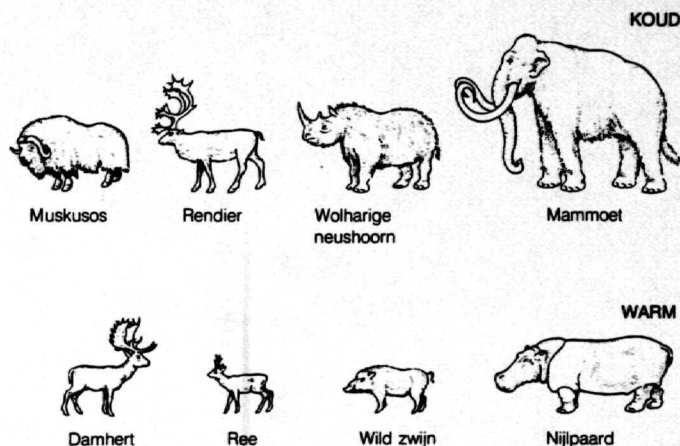


Fig. 8: Fauna-elementen uit interglaciale en glaciële perioden.
Fig. 8: Fauna-elements from interglacial and glacial periods.

de laatste ijstijd, een biotoop dat hij de 'mammoet steppe' noemt. Het biotoop wordt gekenmerkt door een zeer produktieve grasrijke vegetatie die als voedsel dienden voor de kuddes herbivoren die ook tijdens het glaciële maximum de noordelijke gebieden bevolkten. GUTHRIE (1990) stelt dat de grote hoeveelheden zoogdierfossielen van grote herbivoren zoals de mammoet aantonen dat er tijdens de glaciële perioden geen uitgebreide toendra's en poolwoestijnen bestonden. Deze biotopen zijn niet produktief genoeg.

Ondanks de vragen bij de toepassing van het actualiteitsprincipe bij de interpretatie van paleo-ecologische gegevens, leveren de fossiele zoogdierfauna's een wezenlijke bijdrage aan de reconstructie van het klimaat tijdens het Pleistoceen. Er zijn in Noordwest Europa voldoende 'zuivere' fauna-associaties die aantonen dat er duidelijke verschillen zijn tussen interglaciële en glaciële fauna's (Fig. 8). De gevarieerde, rijke fauna van Tegelen, uit het Vroeg Pleistoceen (Tiglien TC5) met o.a. twee soorten watermollen (*Desmana thermalis*, *Galemys kormosi*), een eekhoorn (*Sciurus* sp.) verschillende soorten woelmuizen, de zuidelijke mammoet (*Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis*), een varken (*Sus strozzi*) en twee soorten herten (*Cervus rhenanus*, *Euccladoceros tegulensis*) is een echte interglaciële fauna. Dit wordt onderstreept door o.a. de paleobotanische gegevens en de ecologische en klimatologische reconstructie op basis van de mollusken, die in dezelfde afzettingen zijn aangetroffen.

Een andere omvangrijke interglaciële fauna is Maastricht-Belvédère IV uit het Hoogveen Interstadiaal, één van de warmere fasen van het Saalien. Naast talrijke soorten mollusken, visresten (karperachtigen, snoek), overblijfselen van kikkers, een schildpad en vogelbotjes

zijn er fossielen van 25 verschillende soorten zoogdieren, die in grootte variëren van de dwerg spitsmuis *Sorex minutus* tot de bosolifant *Elephas antiquus*, geborgen (KOLFSCHOTEN, 1985, 1990). De moerasschildpad *Emys orbicularis* die in de fauna voorkomt speelt als klimaatindicator een belangrijke rol. De vondsten in de Belvédère wijzen erop dat de fauna afkomstig is uit een periode waarin het klimaat warmer was dan het huidige klimaat in Nederland.

Een echte glaciële fauna is in dezelfde groeve geborgen. De zoogdierfauna (Maastricht-Belvédère V), die stamt uit het Weichselien, wordt overheerst door fossielen van de gekraagde lemming *Dicrostonyx torquatus* die tegenwoordig in de noordaziatische toendra voorkomt. Daarnaast zijn er o.a. resten van een grondeekhoorn (*Spermophilus* cf. *undulatus*), de trekhamster (*Cricetus migratorius*) en de woelrat (*Arvicola terrestris*) aangetroffen. De resten van de kleinere zoogdieren zijn zeer waarschijnlijk door de sneeuwuil (*Nyctea scandiaca*), die ook fossiel is aangetoond, bijeengebracht. Grotere zoogdieren zijn ook gevonden. Er zijn resten geborgen van de mammoet, de wolharige neushoorn, het edelhert, het rendier, mogelijk een reuzenhert en een groot rund (een oeros of een bison). De samenstelling van de fauna is karakteristiek voor een fauna uit een ijstijd. Echte bosbewoners ontbreken en lemmingen komen in grote getale voor.

Hoe de overgang van glaciële naar interglaciële fauna verloopt, is ook in de groeve Maastricht-Belvédère te bestuderen. Tussen het basale grind, dat tijdens een glaciële fase is afgezet en dat resten van een glaciële fauna met o.a. de mammoet en de wolharige neushoorn herbergt en de lemige afzettingen met de interglaciële fauna, zijn zandige lenzen aangetroffen.

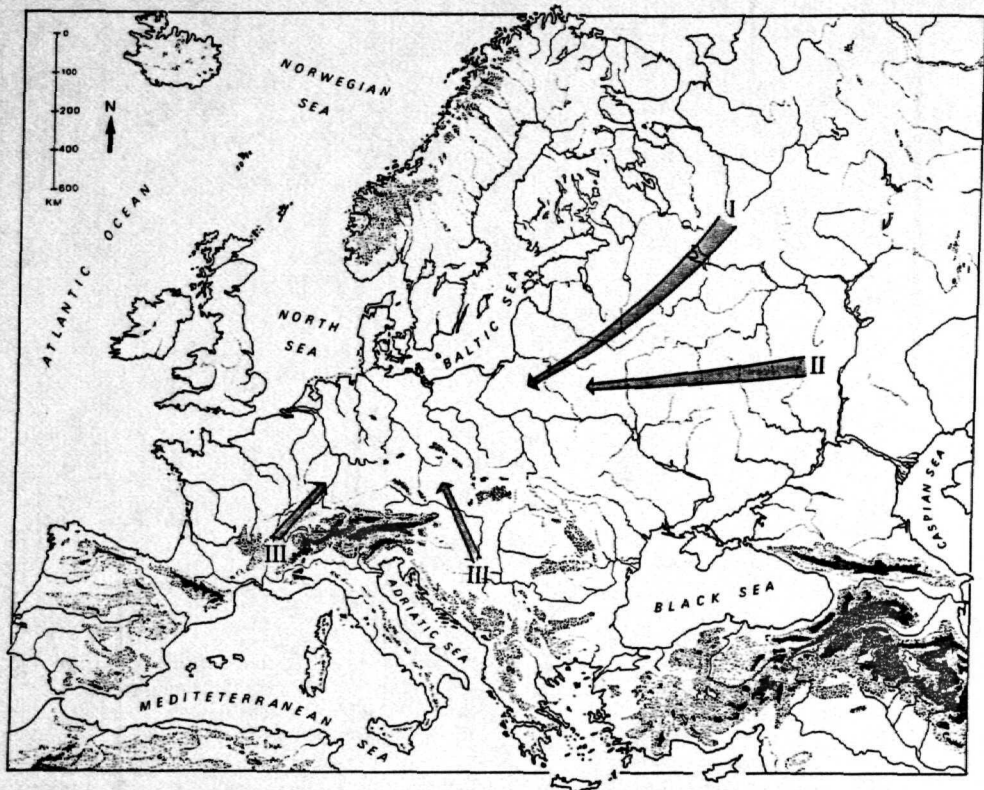


Fig. 9: De voornaamste migratieroutes van de zoogdieren die Europa binnentrokken tijdens een koude periode (I en II), tijdens een steppe-achtige periode (II) en tijdens een interglaciaal (III).

Fig. 9: The major migration routes of the mammals which invaded Northwest Europe during a cold stage (I and II), during a steppic phase (II) and during an interglacial (III).

In het zand zijn overblijfselen gevonden van bijv. hamsters (*Cricetus praeglacialis*), grondeekhoorns (*Spermophilus cf. undulatus*), fluit hazen (*Ochotona pusilla*), lemmingen (*Lemmus lemmus*) en de driekleurige muis (*Sicista subtilis*), dieren die tegenwoordig nog op de steppe leven, maar ook de steppeneushoorn (*Dicerohinus hemitoechus*), een uitgestorven soort, is in het fossiele materiaal duidelijk vertegenwoordigd. Deze fauna duidt op continentale klimaatsomstandigheden en een steppe-biotoop.

Bestudering van de Pleistocene fauna's van Noordwest Europa toont aan dat de fauna's qua samenstelling voortdurend veranderen. Deze veranderingen zijn grotendeels het gevolg van de klimatologische schommelingen. Tijdens de glaciële perioden wordt de fauna gekenmerkt door grondeekhoorns, lemmingen, de wolharige mammoet, de wolharige neushoorn en het rendier. Tijdens de overgang van een glaciële fase naar een interglaciële fase maken die soorten die vooral aan koude klimaatsomstandigheden aangepast zijn plaats voor echte steppebewoners die vanuit het oosten naar West Europa migreren (Fig. 9). In een latere fase van

de klimatologische ontwikkeling, als de ijskappen weer voor een groot deel afgesmolten zijn neemt de invloed van de atlantische oceaan op het klimaat in onze omgeving sterk toe. Het wordt vochtiger en de steppe-biotopen maken plaats voor een grotendeels bebost landschap.

Bosbewoners zoals de slaapmuizen, het wilde varken en het ree migreren naar Noordwest Europa vanuit gebieden in Zuid Europa waar ze tijdens de glaciële periode 'overwinterden' (Fig. 9). Andere interglaciële fauna-elementen zoals de makaak, het nijlpaard, het damherten en de waterbuffel breidden hun territorium soms zo ver uit dat ze Noordwest en Midden Europa bereikten. Door de sterke afkoeling aan het begin van de volgende glaciële periode verandert de vegetatie en maakt de interglaciële fauna plaats voor de mammoet en zijn metgezellen die hun territorium van uit het oost-noordoosten uitbreiden.

Niet alleen door de migratie van soorten treden er veranderingen in de fauna op, ook door het ontstaan van nieuwe soorten en het uitsterven van soorten verandert de fauna. Een aantal dieren die tijdens het Pleistoceen

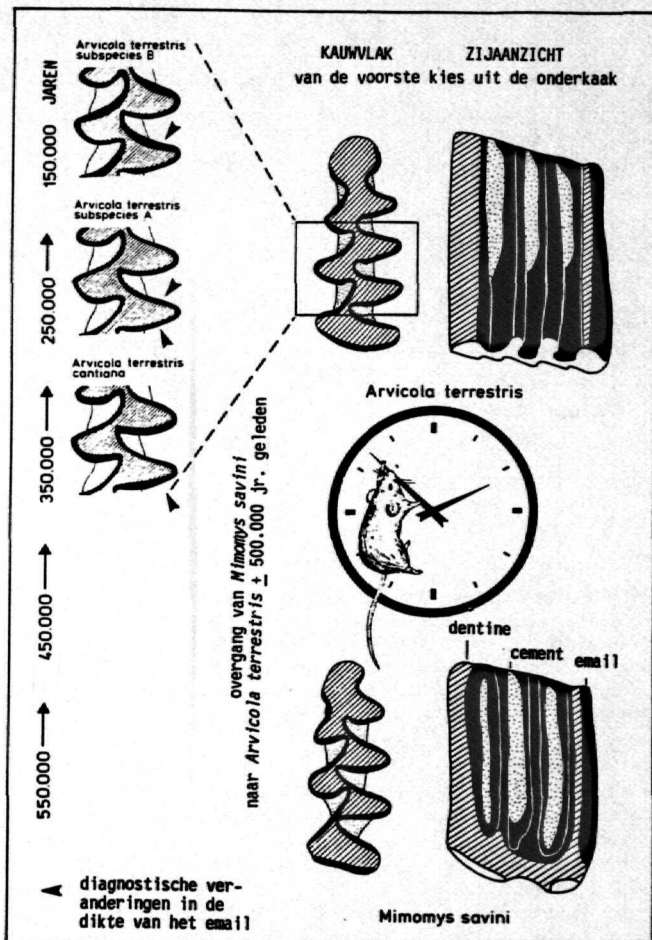


Fig. 10: De evolutie bij de Pleistocene woelratten. Na het ontstaan van hoogkronige, wortelloze kiezen treden er veranderingen in de structuur van het email en in de relatieve dikte van het email op (naar BOSINSKI, 1992).

Fig. 10: The evolution of the pleistocene watervoles, which is characterized by the disappearance of the formation of roots and changes in the relative thickness of the enamel (naar BOSINSKI, 1992).

leefden vertonen een duidelijke evolutie, veranderingen die geïnterpreteerd worden als aanpassingen aan de veranderende klimaatsomstandigheden. Eén van de bekendste voorbeelden is de evolutie die bij de mammoeten te zien is. De mammoet die oorspronkelijk onder subtropische klimaatsomstandigheden leefde heeft zich met succes aangepast aan het leven in gebieden met een koud klimaat en een meer open vegetatie. Het resultaat is o.a. hoogkronige kiezen, kleine oren, een korte staart en een dikke vacht.

Ook de woelrat *Arvicola terrestris* en zijn voorouders hebben tijdens het Pleistoceen een relatief snelle ontwikkeling doorgemaakt. De oorspronkelijk laag kronige kiezen werden in de loop van het Pleistoceen steeds hoger.

Deze toename in hoogte resulteerde in soorten waarbij de wortelvorming pas in een latere levensfase optrad en uiteindelijk in soorten met continue groeiende kiezen zonder wortels. Na het ontstaan van hoogkronige, wortelloze kiezen treden er veranderingen in de structuur van het email en in de relatieve dikte van het email op (Fig. 10), veranderingen die eveneens gezien worden als aanpassingen aan een snellere slijtage van de kiezen doordat het voedsel aanbod gewijzigd is als gevolg van de klimaatsveranderingen. De evolutie van de woelrat verloopt mede door een snelle voortplanting relatief snel en de fossiele overblijfselen van de woelrat zijn daarom zeer goed bruikbaar voor de relatieve datering van fauna's.

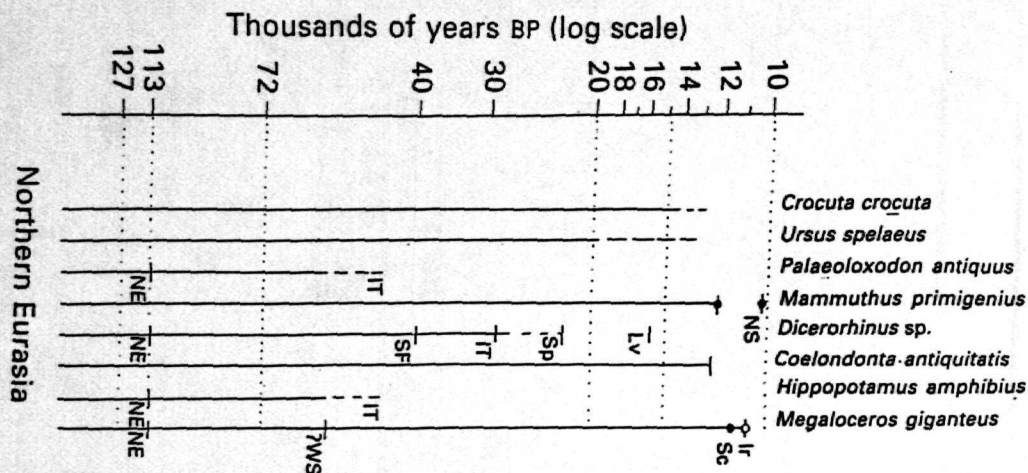


Fig. 11: Het jongste voorkomen van een aantal zoogdieren in Noord Eurazië (naar STUART, 1991).

Waar geen regio is aangegeven geldt het jongste voorkomen in noord/midden Europa (Noord Eurazië). NE, noord en midden Europa; IT, Italië; NS, Noord en midden Siberië; Lv, Levant; Sp, Spanje; Ir, Ierland; Sc, Scandinavië; WS, West Siberië/Caucasus.

Fig. 11: Range chart of a number of mammal species showing the latest survival in Northern Eurasia (after STUART, 1991).

Where no region indicated, latest survival dates are for north/central Europe (Northern Eurasia). NE, northern and central Europe; IT, Italy; NS, north-central Siberia; Lv, Levant; Sp, Spain; Ir, Ireland; Sc, Scandinavia; WS, Western Siberia/Caucasus.

De mens die van oorsprong ook in tropische en subtropische gebieden leefde heeft zich ook ontwikkeld en aangepast aan het leven onder klimatologisch moeilijke omstandigheden. Gedurende de eerste helft van het Midden Pleistoceen werden de noordelijke delen van Europa vanuit het zuiden in soort eb-en-vloed-bewoond. De zuidelijke regionen van Europa kenden vrijwel continue bewoning, de noordelijke streken alleen onder omstandigheden die de mens 'aan kon'. In de loop van de afgelopen 500.000 jaar lijkt de klimatologische tolerantie van de mens toe te nemen. De mens weet onder steeds extremere omstandigheden te overleven en er bestaat de opvatting dat alleen de moderne mens *Homo sapiens sapiens* in staat was het glaciële klimaat van Noord-Europa tijdens de laatste ijstijd, met uitzondering van het glaciële maximum, te trotseren. De Neanderthaler en de vroegere mensachtigen konden dat niet. Uit recent onderzoek blijkt echter dat er voldoende aanwijzingen zijn om te veronderstellen dat de mens al véél eerder in staat was om onder glaciële omstandigheden te overleven (ROEBROEKS et al., 1992). 250.000 tot 300.000 jr. geleden reeds leefde de mens in een gebied waar halsbandlemmingen, mammoeten en wolharige neushoorns voorkwamen. Toen leefde de mens dus al in een toendra/steppe-achtige omgeving waar een glaciële klimaat heerste.

Als dieren niet in staat zijn zich aan de veranderende klimaatsomstandigheden en de wisseling van biotopen aan te passen leidt dit tot uitsterven. Het uitsterven van

een aantal grote zoogdieren zoals de mammoet, de wolharige neushoorn en het reuzenhert aan het eind van de laatste ijstijd het Weichselien kan gezien worden als het falen van de evolutie (STUART, 1991). De klimaatsveranderingen die optraden gedurende de overgang van het Pleistoceen naar het Holoceen hadden enorme gevolgen voor de toenmalige biotopen en indirect dramatische gevolgen voor de grote herbivoren en hun natuurlijke vijanden zoals leeuwen en hyenas (Fig. 11). Met name de grote herbivoren zoals de mammoet, de wolharige neushoorn en het reuzenhert, dieren die honderdduizenden jaren lang deel uitmaakten van de pleistoecene fauna van Noordwest Europa, wisten de veranderingen in klimaat en vegetatie niet te overleven. Ze konden zich niet aanpassen aan de veranderende omstandigheden en waren daardoor gedoemd om uit te sterven. Een proces wat mogelijk versneld is door toedoen van de mens.

De moderne mens oefent grote invloed uit op de huidige Noordwest Europese fauna. Het is de mens die in belangrijke mate beslist over de huidige faunasamenstelling. Dit wordt onderstreept door de discussies die gevoerd worden rond de herinvoering van de lynx, of de aanwezigheid van het damhart. De invloeden die de mens kan uitoefenen op de flora en fauna liggen echter binnen de marges die het huidige klimaat bepaald. Marges die verschuiven met de natuurlijke klimaatschommelingen die veroorzaakt worden door astronomische fluctuaties die niet door de mens beïnvloed kunnen worden.

Literatuur:

- BROUWER, A., 1990: Ijstijden. Soms rilt de aarde even. - Natuur & Techniek, 58, 860-873, 19 fig.
- GERASIMOV, I.P. & A.A. VELICHKO, 1982: Paleogeography of Europe during the last one hundred thousand years (Atlas-monograph). - 155p. 15 maps: Moskou.
- GUTHRIE, R.D., 1990: Frozen Fauna of the Mammoth Steppe, The Story of Blue Babe. - Chicago, 323 pp.
- JONG, J. DE, 1988: Climatic variability during the past three million years, as indicated by vegetational evolution in northwest Europe and with emphasis on data from The Netherlands. - Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 318, 603-617, 11 fig.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1985: The Middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère, Southern Limburg, the Netherlands). - Med. Rijks Geol. Dienst, 39-1, 45-74.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1990: The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine Area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. - Meded. Rijks Geol. Dienst, 43, 3, 1-69, 27 fig., 12 tab.: Van der Marck en zonen b.v. Roermond.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1992: Aspects of the migration of mammals to Northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the reimmigration of *Arvicola terrestris*. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 153: 213-220, 3 Fig.: Frankfurt a.M.
- KOLFSCHOTEN, T. VAN, 1992: Aspects of the migration of mammals to northwestern Europe during the pleistocene, in particular the reimmigration of *Arvicola terrestris*. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 153: 213-220, 3 fig.: Frankfurt am Main.
- KÖNNEN, G.P., 1983: Het weer in Nederland. - p143, Thieme en Cie: Zutphen.
- MILANKOVITICH, M., 1938: Astronomische Mittel zur Erforschung der erdgeschichtlichen Klimate. - Handb. Geophysik, 9, 593-698.
- PENCK, A. & BRÜCKNER, E. 1901-'09: Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig, Tauchnitz.
- ROEBROEKS, W., 1990: Oermensen in Nederland. De archeologie van de oude steentijd. - 120p.: Amsterdam.
- ROEBROEKS, W., N.J. CONARD & T. VAN KOLFSCHOTEN, 1992: Dense Forests, Cold Steppes, and the Palaeolithic Settlement of Northern Europe. - Current Anthropology, 33, 5, 2 tab., 5 fig., 551-581.
- SHACKLETON, N.J., & OPDYKE, N.D., 1976: Oxygen-Isotope and Paleomagnetic Stratigraphy of Pacific Core V28-239 Late Pliocene to Latest Pleistocene. - Geological Society of America, Memoir 145, 449-464, 5fig., 4 tab.
- STORCH, G., 1969: Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungeszeitlichen Eulengewöllen aus dem nordhessischen Löss. - Natur und Museum, 99 (12): Frankfurt a. M.
- STUART, A. J., 1982: Pleistocene Vertebrates in the British Isles. - Longman, 221: London/New York.
- STUART, A.J., 1991: Mammalian extinctions in the Late Pleistocene of Northern Eurasia and north America. - biol. Rev., 66, 453-562, 25 fig., 23 tab.
- VLERK, I. M. VAN DER & FLORSCHÜTZ, F., 1950: Nederland in het Ijstijdvak. - 1-289, 40 pls., 98 figs: De Haan, Utrecht.
- ZAGWIJN, H.W., 1992: Migration of vegetation during the Quaternary in Europe. - Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 153: 9-20, 11 Fig.: Frankfurt a.M.

Adressen van de auteurs:

Thijs van Kolfschoten
Instituut voor Prehistorie
Rijksuniversiteit Leiden
Reuvenplaats 4
Postbus 9515
2300 RA Leiden

Yvette Vervoort-Kerkhoff
Mina Krusemanstraat 36
3123 SJ Schiedam