



Universiteit
Leiden
The Netherlands

A view to a kill : investigating Middle Palaeolithic subsistence using a optimal foraging perspective

Dusseldorp, G.L.

Citation

Dusseldorp, G. L. (2009, April 2). *A view to a kill : investigating Middle Palaeolithic subsistence using a optimal foraging perspective*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/13713>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/13713>

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

Dutch Summary

Dit proefschrift doet verslag van een analyse van het foerageergedrag van Neanderthalers (*Homo neanderthalensis*). De vraagstelling die aan het onderzoek ten grondslag lag is tweeledig. Een eerste vraag is gebaseerd op etnografisch en primatologisch onderzoek waaruit blijkt dat bij moderne mensen en primaten jacht de meest kennisintensieve bezigheid is die uitgevoerd wordt. Daarom hebben een aantal onderzoekers geopperd dat de evolutie van onze grote hersenen gestimuleerd is door het toenemende belang van jacht tijdens onze evolutie. De hieruit voortvloeiende onderzoeksvraag is hoe kennisintensief het foerageergedrag van Neanderthalers was. Neanderthalers hadden namelijk, net als de moderne mens (*Homo sapiens sapiens*), erg grote hersenen. Daarbij komt dat DNA-analyse aantoonde dat de Neanderthaler een aparte soort was die niet aan de genenpool van de moderne mens bijgedragen heeft. De Neanderthaler vormt dus een voorbeeld van parallelle evolutie van grote hersenen. Inzicht in de kennisintensiteit van het foerageergedrag van Neanderthalers kan daardoor gebruikt worden om de algemene geldigheid van de hypothese dat jacht de evolutie van onze hersenen stimuleerde te evalueren.

Om dit te onderzoeken is besloten een model dat bij ecologisch onderzoek ontwikkeld is toe te passen, namelijk het *Diet Breadth* model. Het doel hiervan was om in tegenstelling tot veel voorgaand onderzoek niet *a priori* aannames over de cognitieve capaciteiten van Neanderthalers ten grondslag te laten liggen aan de onderzoeksstrategie. Hieruit vloeit de tweede, methodologische, vraag voort. Namelijk de vraag of ecologische modellen die opgesteld zijn om foerageergedrag in de actualiteit te onderzoeken toe te passen zijn op Pleistocene situaties.

Om ecologische modellen toe te passen moet eerst een goed beeld opgebouwd worden van de soort waarop het model toegepast wordt. In hoofdstukken twee en drie wordt de beschikbare informatie over de biologie en de archeologische informatie over het gedrag van de Neanderthaler geanalyseerd. Op basis van deze hoofdstukken wordt een model van de Neanderthaler als carnivoor opgesteld dat gebruikt zal worden als invoerdata voor het toe te passen model dat in hoofdstuk vier besproken wordt. Het model is toegepast op twee Midden-Paleolithische vindplaatsen, hiervan wordt verslag gedaan in hoofdstukken vijf en zes. In hoofdstuk zeven wordt het model dan toegepast op twee vindplaatsen die het resultaat zijn van de activiteiten van grottenhyena's (*Crocuta spelaea*). Dit is bedoeld als extra toets van de zeggingskracht van het *Diet Breadth* model bij toepassingen op het verleden. Het doel is om te zien of de toepassing van het model inzicht geeft in de differentiatie van de niches van verschillende samen voorkomende en concurrerende roofdieren.

Op basis van de in hoofdstuk twee gepresenteerde biologische gegevens kan het volgende beeld van de Neanderthaler geschetst worden: De Neanderthaler was een succesvolle hominine die een opvolging van ijstijden en tussenijstijden in Eurazië overleefde. Het verspreidingsgebied van de Neanderthaler omvatte een groot gebied, resten zijn gevonden van West Europa tot in Zuid Siberië, de zuidelijke limiet van hun verspreiding was het Midden-Oosten.

De hersenen van Neanderthalers waren tenminste even groot als die van de moderne mens. Hun ledematen waren relatief kort, wat als een aanpassing aan een koud klimaat geïnterpreteerd kan worden. Een gevolg hiervan was dat lopen energetisch gezien 30 % duurder was voor Neanderthalers dan voor moderne mensen. Een andere aanpassing aan de koude was het feit dat ze groter en zwaarder waren dan moderne mensen (waardoor hun lichaamsoppervlakte relatief kleiner was dan dat van de moderne mens). Verder hadden ze waarschijnlijk een sneller metabolisme dan moderne mensen, waardoor ze meer warmte produceerden.

Door het feit dat ze grote hersenen hadden werden Neanderthalers, net als moderne mensen, geboren lang voordat hun hersenen volgroeid waren. Hierdoor kwamen baby's onvolgroeid en volkomen afhankelijk van de zorgen van hun ouders ter wereld. Het groeiproces bij Neanderthalers verliep op zijn minst even snel als bij moderne mensen en misschien zelfs sneller. Hierdoor moesten de ouders grote hoeveelheden voedsel verkrijgen om het groeiproces van hun kinderen te bekostigen. Verder is het aannemelijk dat om de toename in hersengrootte te bekostigen het maag-darmkanaal in Neanderthalers verkort was. Eenzelfde ontwikkeling is in onze eigen soort gepostuleerd. Hierdoor hadden Neanderthalers net als moderne mensen voedsel van hoge kwaliteit nodig, zoals fruit of vlees. Voedsel van lage kwaliteit kon simpelweg niet efficiënt genoeg verteerd wor-

den en zou niet genoeg energie opleveren. Op basis van deze factoren kunnen we ervan uitgaan dat Neandertharmoeders werden bijgestaan door mannen (vaders) voor de verzorging van hun kinderen.

In hoofdstuk drie wordt het archeologische bewijs voor het gedrag van Neanderthalers besproken, waarbij de nadruk ligt op de botassemblages die door activiteiten van Neanderthalers zijn gevormd. Aan de hand van de botassemblages in het Midden-Paleolithicum ontstaat het volgende beeld: Neanderthalers waren gespecialiseerde jagers op middelgrote en grote herbivoren. Er zijn vindplaatsen bekend waar gespecialiseerd jacht is gemaakt op bijvoorbeeld paarden, rendieren, bizons enzovoorts. Verder blijkt dat de jacht op veel vindplaatsen geconcentreerd was op volwassen dieren in de kracht van hun leven, de zogenaamde *prime-age* individuen. Dit zijn de meest aantrekkelijke prooidieren, maar ze zijn ook het meest moeilijk te bejagen. Op sommige vindplaatsen is bewijs gevonden voor de jacht op gevaarlijkere dieren, zoals roofdieren en neushoorns. Aanwijzingen voor de structurele exploitatie van kleine, snelle prooidieren, zoals vogels, kleine zoogdieren en vissen, zijn schaars. De exploitatie van planten is moeilijk te bestuderen omdat plantenresten onder de meeste omstandigheden niet bewaard blijven. Rond de Middellandse Zee zijn echter een aantal vindplaatsen bekend met aanwijzingen voor de exploitatie van plantaardig materiaal. Het lijkt er op basis van de schaarse aanwijzingen op dat dit in warme omgevingen een belangrijke voedselbron voor Neanderthalers kon zijn.

Ook wordt ingegaan op de werktuigfabricage en het gebruik van werktuigen door Neanderthalers. De nadruk ligt op de zeggingskracht die werktuigen hebben met betrekking tot foerageerstrategieën. Neanderthalers gebruikten een beperkt repertoire aan werktuigtypen. De dominante typen op de meeste vindplaatsen zijn schrabbers en *denticulés*. Hun werktuigen behielden vele tienduizenden jaren lang over een zeer groot gebied eenzelfde karakter. Hieruit volgt dat het beperkte aantal werktuigtypen waarschijnlijk voor een groot aantal taken werd gebruikt. Gespecialiseerde werktuigvormen waren zeldzaam of afwezig. Werktuigen die als wapens te interpreteren zijn, zijn ook zeldzaam. Recent is echter bewijs gevonden voor het gebruik van puntige werktuigvormen, die vroeger soms als schrabbers geïnterpreteerd werden, als speerpunten. Verder worden op sommige werktuigen gebruikssporen of zelfs residuen gevonden die duiden op een gebruik in de voedselvoorziening. In uitzonderlijke omstandigheden worden werktuigen van andere materialen dan steen gevonden. Een belangrijke vindplaats is Schöningen in Duitsland, waar verschillende houten speren gevonden zijn. Wapens zoals een speerwerper, of pijl en boog, die het doden van prooi op afstand mogelijk zouden maken zijn echter niet bekend.

In hoofdstuk vier wordt ingegaan op het *Diet Breadth* model dat toegepast zal worden op Pleistocene vindplaatsen. Het model is evolutionair van aard. Er wordt aangenomen dat het foerageergedrag van een individu directe consequenties heeft voor zijn evolutionaire *fitness*. Dit wordt ondersteund door etnografisch en primatologisch onderzoek, waarin is vastgesteld succes bij foerageren de *fitness* van de foerageerder in positieve zin beïnvloedt. Door het directe verband tussen *fitness* en foerageergedrag is onderzoek naar dit gedrag bij uitstek geschikt om inzicht te krijgen in de complexiteit van het gedrag van Neanderthalers.

Het *Diet Breadth* model is geconstrueerd om te voorspellen welke prooi een dier zal bejagen en welke met rust gelaten zal worden onder gegeven omstandigheden. Er wordt aangenomen dat een dier zal proberen zo efficiënt mogelijk te foerageren. Hierdoor zal een carnivoor zich concentreren op de meest aantrekkelijke prooidieren. Dit zijn over het algemeen de grootste prooidieren die hij kan doden, die leveren immers het meeste vlees op. Kleine prooidieren zullen niet geëxploiteerd worden, tenzij zonder de exploitatie van kleinere prooien niet voldoende voedseltoevoer gerealiseerd kan worden. Als grote prooidieren zeldzaam zijn of zeer moeilijk te bejagen zal men zich dus op kleinere dieren toeleggen.

Voor een archeologische toepassing is de methode aangepast. Bij archeologische analyses is het aantal geëxploiteerde prooidieren bekend, maar niet de factoren die ertoe leidden dat de breedte van het dieet de gestalte kreeg die wij waarnemen. In dit proefschrift wordt dus teruggeredeneerd. De “optimale dieetbreedte” van de Neanderthaler op de onderzochte vindplaats is bekend. De aanname is dat Neanderthalers zich bij voorkeur op grote prooidieren zullen richten tenzij andere factoren het rendement van deze prooidieren verlagen. Deze factoren worden in het model de *handling cost* genoemd. De factoren die invloed hebben op de *handling cost* kunnen uiteenlopen van het feit dat dieren gevaarlijk zijn tot de noodzaak om ingewikkelde of tijdrovende werktuigen te maken voor de exploitatie van bepaalde dieren (bijv. visnetten voor vis).

De door Neanderthalers bejaagde prooidieren worden ten eerste vergeleken met de andere beschikbare prooidieren. De beschikbare prooidieren worden gerangschikt op volgorde gewicht. Op basis daarvan wordt bekeken of de aanname dat Neanderthalers zich richtten op de zwaarst aanwezige soorten correct is. Als dit niet het geval is wordt onderzocht welke factoren geleid kunnen hebben tot de exploitatie van de teruggevonden prooidieren.

Eerst moet worden onderzocht of sommige prooien zeldzaam waren en daardoor weinig voorkomen in de opgegraven botassemblage. Daarom worden de bevolkingsdichtheden van de aanwezige diersoorten gereconstrueerd, gebruik makend van de correlatie tussen lichaamsgewicht en bevolkingsdichtheid. Verder wordt de omgeving van de vindplaats ten tijde van de bewoning gereconstrueerd. Dan wordt gekeken in hoeverre de beschikbare prooidieren aan de omgeving aangepast waren. Als diersoorten buiten hun voorkeurshabitat voorkomen dan is dat namelijk in lagere bevolkingsdichtheden dan binnen hun voorkeurshabitat.

Als zeldzaamheid van een soort in de omgeving van de vindplaats niet de verklaring kan zijn voor zeldzaamheid of afwezigheid in de botassemblage, kunnen andere verklaringen voor het gebrek aan exploitatie van de soort onderzocht worden, die liggen meestal in de *handling cost*. Daarom worden verschillende elementen van de beschikbare prooidieren bekeken. Ten eerste wordt gekeken naar de grootte van het dier, want hoe groter een prooi hoe gevaarlijker het is om de soort te bejagen. Ten tweede of het roofdieren betreft, want roofdieren zijn gevaarlijker om te jagen dan herbivoren. Ten derde wordt gekeken of dieren solitair leven of in groepen. In groepen levende dieren zijn moeilijker te bejagen doordat meer individuen aanwezig zijn, dus de kans groter is dat een der individuen een naderende jager opmerkt en de rest van de groep kan waarschuwen. Ook is het moeilijker een groep dieren aan te vallen en individuen te isoleren en te doden dan bij solitaire dieren. Verder wordt gekeken naar aanvullende redenen naast de calorische waarde van prooidieren waarom ze interessante prooi kunnen zijn. Deze redenen kunnen erg uiteenlopen, van waardering van prooidieren vanwege zeldzame voedingsstoffen of bont, tot prestige dat het doden van bijvoorbeeld gevaarlijke dieren een jager op kan leveren. Analyse van deze factoren geeft inzicht in de *handling cost* van prooidieren en vooral inzicht in de mate waarin Neanderthalers in staat waren sommige factoren in die *handling cost* te overwinnen om prooidieren alsnog te bejagen.

In hoofdstuk vijf wordt de vindplaats Biache-Saint-Vaast geanalyseerd. Deze site is gedateerd tijdens de overgang van *Marine Isotope Stage* (MIS) 7 naar MIS 6, circa 200.000 jaar geleden. Sporen van de bezigheden van Neanderthalers zijn in verschillende opeenvolgende afzettingen gevonden. Deze sporen documenteren het gedrag van Neanderthalers in uiteenlopende omgevingen, van gematigd en open tot een koude steppe tijdens het begin van een ijstijd. De opgegraven botten vertonen vele slachtopsporen en zijn ondubbelzinnig een afspiegeling van foerageeractiviteiten van Neanderthalers. De vroegste afzettingen op de vindplaats, aan het einde van de warme periode MIS 7, bevatten de meeste botten. De botassemblage van deze lagen bestaat voor bijna de helft (48 %) uit botten van oeros (*Bos primigenius*), 34 % uit botten van beren, vooral bruine beer (*Ursus arctos*) en 15 % uit botten van neushoorns, vooral steppeneushoorn (*Dicerorhinus hemitoechus*), de grotere Merck's neushoorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*) was zeldzaam. De nadruk ligt in alle drie categorieën op volwassen individuen. Vergelijking met de beschikbare prooidieren laat zien dat de zwaarst beschikbare prooi, de bosolifant (*Palaeoloxodon antiquus*) niet geëxploiteerd werd. Neushoorn en oeros waren daarna de zwaarst beschikbare prooidieren. Bruine beer was een stuk lichter, twee diersoorten die ook beschikbaar waren, reuzenhert (*Megaloceros giganteus*) en de beer van Deninger (*Ursus deningeri*) waren zwaarder dan bruine beer. Deze soorten zijn echter zeldzaam in de assemblage. Verder waren een grote hoeveelheid andere dieren aanwezig, zoals twee soorten paarden, edelhert, ree, wild zwijn en roofdieren zoals leeuw en wolf, deze dieren werden echter niet geëxploiteerd.

Tijdens de vorming van de vroegste afzetting op deze vindplaats werden vrijwel uitsluitend dieren die alleen leefden bejaagd. Beer en neushoorns leven alleen, terwijl bij de oeros de mannetjes solitair waren en de vrouwtjes in kuddes leefden. Voor 83 oerossen (er zijn resten van tenminste 196 individuen opgegraven op de vindplaats) kon het geslacht vastgesteld worden, hierbij ging het om 49 mannetjes en 34 vrouwtjes. Ook bij deze soort hadden de alleen levende mannetjes dus de voorkeur boven de in groepen voorkomende vrouwtjes.

Herten en paardachtigen waren in hogere bevolkingsdichtheden beschikbaar dan oeros en zeker dan neushoorn. De bewoners van de vindplaats konden dus het gedrag van zeldzame prooidieren zoals neushoorn en oeros goed genoeg voorspellen om geen kleinere diersoorten te hoeven exploiteren. Verder waren ze in staat om om te gaan met de hoge *handling cost* die het exploiteren van gevaarlijke grote dieren zoals neushoorn en beren met zich meebracht te omzeilen. De schaarste van

de beer van Deninger en Merck's neushoorn wordt veroorzaakt doordat zij aan beboste omgevingen aangepast waren en dus zeldzaam waren in de omgeving van de vindplaats. Als de gelegenheid zich voordeed werden deze diersoorten bejaagd, dat laten snijsporen op hun botten zien.

Alleen de zeldzaamheid van reuzenhert kan niet aldus verklaard worden. De omgeving lijkt geschikt te zijn voor deze soort. Het feit dat de soort niet geëxploiteerd is terwijl hij toch zwaarder is dan de wel geëxploiteerde bruine beer is op het eerste gezicht raadselachtig. De volgende verklaringen worden geopperd. Ten eerste werden bruine beren structureel gevild op deze vindplaats. Deze prooi werd dus niet alleen om zijn vlees gewaardeerd, maar ook om zijn vacht. Verder is door de opgravers van de vindplaats gesuggereerd dat bewoning plaatsvond in de herfst. In dit seizoen bouwen bruine beren een vetreserve op voor hun winterslaap en zijn daardoor dus extra aantrekkelijk als prooi. Bij reuzenhertenmannetjes is het omgekeerde het geval. In de herfst waren reuzenhertenmannetjes ernstig vermagerd door het feit dat ze net de bronsttijd achter de rug hadden, waarin ze vrijwel niets eten. De vrouwtjes leefden net als bij oerossen waarschijnlijk in groepen en waren dus een lastigere prooi voor Neanderthalers.

De bewoningssporen in de jongere afzettingen van de vindplaats zijn armer, de botassemblages zijn kleiner en moeilijker in verband te brengen met het foerageergedrag van Neanderthalers. De samenstelling van de botassemblages verandert in deze periode, doordat het klimaat kouder werd. Steppeneushoorn en Merck's neushoorn verdwijnen, in deze lagen komt wolharige neushoorn (*Coelodonta antiquitatis*) voor. Ook verdwijnen de beren uit de botassemblages en worden paardachtigen belangrijker. Gezien het feit dat soorten als edelhert (*Cervus elaphus*) en oeros nog wel voorkomen is het onwaarschijnlijk dat bruine beer verdwijnt omdat het te koud voor deze soort is. Deze verandering is een gevolg van veranderende foerageerstrategieën van Neanderthalers. De omgeving wordt opener en kuddedieren leven dan vaak in grotere groepen. De locaties van die kuddes zijn ook beter te voorspellen dan in beboste omgevingen. Verder zijn in open omgevingen herbivoren en grotere dichtheden aanwezig, waardoor er voor Neanderthalers genoeg prooi beschikbaar was om zelf ook in grotere groepen te kunnen leven. Hierdoor konden Neanderthalers waarschijnlijk beter op in kuddes levende dieren jagen. Beren zijn weliswaar solitair, maar zeer gevaarlijke dieren, die ook tegenwoordig nog mensen doden. In de veranderende omstandigheden werd deze soort waarschijnlijk minder aantrekkelijk voor Neanderthalers en dus komt hij niet meer voor in de botassemblages.

Hoofdstuk 6 behandelt een andere archeologische site, Taubach in Thüringen. Deze vindplaats is gedateerd in het Eemien (MIS 5^e; 128.000-116.000 jaar voor heden). De site is ontdekt tijdens de exploitatie van een travertingroeve. Bij de exploitatie van deze kalksteen in de late 19^e en de vroege 20^e eeuw werden er vele vondsten uit het Midden Paleolithicum gedaan. De botten die bewaard gebleven zijn (slechts een klein gedeelte van de originele assemblage, gezien het feit dat er veel weggegooid en verkocht zijn) zijn in 1999 nauwkeurig bestudeerd en gepubliceerd. Het blijkt dat er veel snijsporen op de botten aanwezig zijn. De botassemblage stelt ons dus in staat om het foerageergedrag van Neanderthalers in deze periode te bestuderen.

Tijdens het Eemien was het ongeveer even warm als tegenwoordig. West Europa was bedekt door dichte bossen. Warme beboste omgevingen worden gezien als omgevingen die ongeschikt zijn voor Neanderthalers. De meeste biomassa is immers opgeslagen in moeilijk te verteren plantaardig materiaal en herbivoren zijn hier een stuk zeldzamer dan in open steppes. Veel onderzoekers vermoeden dat Neanderthalers vooral aangepast waren aan de zogenaamde "mammoetsteppe" die zich over grote delen van Europa uitstrekte tijdens koudere periodes. Warme periodes zijn zelfs gekarakteriseerd als door Neanderthalers onbewoonde *green deserts*. Deze vindplaats is dus interessant omdat hij ons inzicht het aanpassingsvermogen van Neanderthalers kan geven.

De botassemblage van de vindplaats wordt gedomineerd door bruine beer (26%) en Merck's neushoorn (21%), gevolgd door bizon (*Bison priscus*) (9%) en bever (*Castor fiber*) (5%). Andere beschikbare prooidieren waren bosolifant, edelhert, reuzenhert, ree, paard, wild zwijn en roofdieren zoals leeuw, grottenbeer, hyena, lynx en luipaard.

Ook op deze vindplaats worden zeer grote prooidieren gejaagd. Alleen de grootste prooi, bosolifant lijkt niet bejaagd te zijn door de bewoners van de vindplaats. De interpretatie van de resten van bosolifant is echter problematisch, de botten van deze soort maken namelijk 4 % van de botassemblage uit. Er zijn geen snijsporen op de botten aangetroffen, maar snijsporen op olifantenbotten zijn erg zeldzaam omdat deze botten erg poreus zijn. Uiteindelijk leidt de combinatie van de afwezigheid van snijsporen en het feit dat de leeftijdsopbouw van de dieren niet wijst op jacht tot de hypothese dat bosolifanten niet geëxploiteerd werden op deze vindplaats.

In het geval van de één na grootste prooi, Merck's neushoorn, heeft men zich hier op jonge individuen, die net hun moeder verlaten hadden, gericht. Dit was waarschijnlijk een relatief makkelijke prooi. Dat geldt niet voor bruine beer, waar de jacht geconcentreerd was op volwassen individuen. Dat was ook het geval bij de exploitatie van bizons. Verder waren alle bizons waarvan het geslacht vastgesteld kon worden mannetjes. Bever is veel kleiner dan alle andere geëxploiteerde soorten. De exploitatie van dit dier kan niet verklaard worden op basis van zijn gewicht. Omdat de vindplaats naast een bron lag, hoefde men niet op zoek naar bevers, maar kwam men ze tegen in de naaste omgeving van de site. Hierdoor was de tijd die men kwijt was om deze prooi te zoeken verwaarloosbaar. Verder heeft bever een goede vacht, die misschien ook meespeelde bij de beslissing om het dier te bejagen.

Holenbeer (*Ursus spelaeus*) en reuzenhert werden ook niet geëxploiteerd al kwamen ze wel voor in de omgeving. Beide soorten zijn groter dan bruine beer. Reuzenhert is echter niet aangepast aan een beboste omgeving en was dus zeldzaam ten tijde van de bewoning van de vindplaats. De holenbeer was echter wel aangepast aan een beboste omgeving. De afwezigheid van exploitatie van deze soort kan worden geweten aan het feit dat het dier nog groter was dan bruine beer en dus nog gevaarlijker om te bejagen. De bruine beer werd, net als in Biache-Saint-Vaast gevild, wat erop duidt dat het deze bewoners van de site ook deels om de vacht van deze dieren te doen was.

Op deze vindplaats is de voorkeur voor alleen levende dieren nog sterker dan bij Biache-Saint-Vaast het geval was. Hier zijn namelijk helemaal geen vrouwelijke bizons aangetroffen. Ook lijkt in het geval van Merck's neushoorn het gevaar van de jacht bestreden te zijn door jonge dieren te bejagen. Dit wijst erop dat in de arme beboste omgevingen van het Eemien Neanderthalers in kleinere groepen leefden dan in koudere, open omgevingen. Hierdoor was jacht op grote dieren gevaarlijker dan op bijvoorbeeld Biache-Saint-Vaast, wat leidde tot een verandering in de prooidieren die bejaagd werden.

Hoofdstuk 7 gaat in op het foerageergedrag van een van de belangrijkste concurrenten van de Neanderthaler in de strijd om voedsel: de holenhyena. Deze hyena is genetisch gezien niet te onderscheiden van de tegenwoordige gevlekte hyena (*Crocuta crocuta*) uit Afrika. Dit dier is een sociaal roofdier dat slechts een klein deel van zijn voeding verkrijgt door aaseten. De gevlekte hyena vervoert vaak resten van prooidieren naar een gemeenschappelijk hol. Hierdoor ontstaan botassemblages die we op dezelfde manier kunnen bestuderen als assemblages die op archeologische vindplaatsen opgegraven worden. In dit hoofdstuk worden twee opgegraven hyenavindplaatsen geanalyseerd: Lunel-Viel in het Zuidoosten van Frankrijk, afgezet in een warme periode rond 350.000 jaar geleden en Camiac bij Bordeaux, gevormd tijdens de laatste ijstijd. Deze vindplaatsen laten zien hoe hyena's zich gedroegen in omstandigheden die eender zijn aan die waarmee Neanderthalers geconfronteerd werden op de sites Biache-Saint-Vaast en Taubach.

In Lunel-Viel concentreren hyena's zich vooral op herten, die 56 % van de assemblage uitmaken. Ook oeros (19%) en paard (*Equus mosbachensis*) (7%) zijn belangrijke prooidieren. De leeftijd van de prooi is gevarieerd. Bij herten zijn jonge dieren goed vertegenwoordigd, maar ook volwassenen zijn aanwezig. Bij de paarden zijn volwassen dieren zelfs erg belangrijk. Hyena's waren dus in staat om niet alleen de jonge, oude of verzwakte individuen te bejagen, maar ook volwassen prooidieren. Alleen de grootste prooi, de etruskische neushoorn (*Dicorhinus etruscus*), is zeldzaam. Herten waren de meest bejaagde prooi, dit geeft aan dat hyena's zich niet specifiek op grotere paarden of oerosen richtten, maar ze wel bejaagden als de mogelijkheid zich voordeed.

De assemblage die in Camiac opgegraven werd laat een ander patroon zien. Hier waren runderachtigen (bizon en oeros) en paard (beiden maken ongeveer 32% van de assemblage uit) de meest geëxploiteerde dieren, gevolgd door en wolharige neushoorn (19%). Botten van kleinere soorten zijn zeldzaam in deze assemblage. Doordat grote dieren in lagere bevolkingsdichtheden voorkomen dan kleine suggereert deze assemblage dat deze grote diersoorten gericht uitgezocht en bejaagd werden.

We kunnen de verschillen in foerageergedrag tussen de beide hyena-vindplaatsen als volgt verklaren. Hyena's foerageren bij voorkeur alleen. De intense en gewelddadige concurrentie om voedsel binnen deze soort zorgt ervoor dat het voor veel individuen zeer riskant is om mee te werken aan groepsjacht. Dominante individuen eigenen zich immers vaak het leeuwendeel van de buit toe. In warme, beboste omgevingen komen prooidieren verspreid over de omgeving in kleine groepen voor. Verder is het zicht beperkt en kan een individu dat alleen jaagt dieren doden of karkassen exploiteren buiten het zicht van anderen. In open omgevingen zoals op de mammoetsteppe komen veel dieren in grote kuddes voor. Verder zijn karkassen beter zichtbaar en die worden dus ook snel

ler geëxploiteerd. Om op dieren in grote groepen te jagen wordt groepsjacht belangrijker. Daardoor neemt ook de maximale grootte van prooidieren toe, in een groep kan nu eenmaal makkelijker een groot dier zoals een oeros gedood worden. Het is dus aannemelijk dat in Lunel-Viel hyena's vooral alleen foerageerden volgens *encounter hunting*. In de open omgeving van Camiac was deze strategie minder succesvol en werd meer in groepen gejaagd, ondanks het feit dat hyena's dan dus om moesten gaan met een hoge mate van concurrentie van groepsgenoten.

Neanderthalers jaagden waarschijnlijk altijd in groepen. Primatologisch en etnografisch onderzoek laat zien dat in onze familie voedsel harmonieuzer verdeeld wordt dan bij hyena's. Zo is bij chimpansees de jager van een prooi de eigenaar. Zelfs al is de eigenaar geen dominant individu, dit individu bepaalt wie meedeelt van de prooi. In mensen is voedselverdeling vaak aan uitgebreide regels gebonden. Hierdoor profiteert iedereen mee van een succesvolle jacht. Door het ontbreken van agressieve concurrentie was het voor Neanderthalers aantrekkelijker om in groepen te jagen dan voor hyena's. In warme perioden zullen zij zich meer dan hyena's op de grotere prooidieren gericht hebben. In koude perioden overlapt de prooikeuze van hyena's en Neanderthalers sterker. Neanderthalers lijken zich echter altijd op volwassen individuen gericht te hebben, terwijl hyena's minder sterk een concentratie op een bepaalde leeftijdscategorie laten zien. Neanderthalers jaagden waarschijnlijk gespecialiseerd op bepaalde prooidieren, terwijl hyena's meer variatie in hun foerageergedrag toonden. Zo combineerden zij aaseten, groepsjacht en solitair foerageren. Deze grotere variatie in strategieën vergeleken met de gespecialiseerde jacht bij Neanderthalers is wat hun niches differentieerde. Daarbij zijn hyena's meestal 's-nachts actief, terwijl primaten en mensen over het algemeen overdag actief zijn. Eenzelfde patroon kan bij hyena's en Neanderthalers in het Pleistoceen van kracht geweest zijn. Een differentiatie van niches in een temporele dimensie is een strategie die vooral vaak voorkomt in omgevingen die overvloedig in biomassa zijn, zoals de mammoetsteppe tijdens de laatste ijstijd ook was.

In hoofdstuk 8 worden de bevindingen van de analyse gesynthetiseerd. Ten eerste kan geconcludeerd worden dat de toepassing van de *Diet Breadth* model een waardevolle bijdrage kan leveren aan ons begrip van de ecologie tijdens het Pleistoceen. De verschillende niches van Neanderthalers en hyena's die door hun vrijwel gelijke grootte veel overlap hadden konden goed bestudeerd worden. Verder biedt deze methode ons de mogelijkheid om onderzoek te doen naar de redenen voor de aan- of afwezigheid van bepaalde prooidieren op archeologische vindplaatsen. In het verleden werd de aan- of afwezigheid van prooi op vindplaatsen vaak *ad hoc* geïnterpreteerd, terwijl door de een aantal factoren te modelleren, zoals *encounter rate*, *handling cost* en opbrengst een veel beter onderbouwd beeld van het foerageergedrag van Pleistocene carnivoren ontstaat.

Ten tweede wordt duidelijk dat Neanderthalers zeer geraffineerde jagers waren. Op basis van de geanalyseerde vindplaatsen kan gesteld worden dat buiten olifanten, Neanderthalers zich concentreerden op de grootst aanwezige dieren. Daarbij wordt ook de zeer gevaarlijke bruine beer geëxploiteerd. Tegenwoordig wordt bij jacht op deze soort bijvoorbeeld aangeraden om een geweer met een zo groot mogelijk kaliber te gebruiken en meerdere schoten te lossen. De *handling cost* die de jacht op deze grote en gevaarlijke dieren met zich meebracht kon dus overwonnen worden door Neanderthalers.

Jacht op dieren die in groepen leven wordt minder gepraktiseerd op de vindplaatsen die bestudeerd zijn. Dit wordt geweten aan de *carrying capacity* van de omgeving. In beboste omgevingen zijn prooidieren in lage dichtheden aanwezig. Hierdoor waren Neanderthalers gedwongen om in kleinere groepen te leven en in deze omstandigheden heeft jacht op alleen levende dieren duidelijk voorkeur. In meer open omgevingen werd wel op in groepen levende dieren gejaagd. Dit werd al duidelijk bij Biache-Saint-Vaast, waar vrouwelijke oerossen ook bejaagd werden, zij het minder vaak dan de alleen levende mannetjes. Ook werd jacht op in kuddes levende soorten belangrijker in de latere perioden van bewoning van deze vindplaats. Toen was de omgeving minder bebost en was er dus meer prooi beschikbaar. Doordat er meer voedsel beschikbaar kwam konden er ook meer Neanderthalers in de omgeving overleven. Hierdoor nam hun groeps grootte toe en kon met meer succes op dieren die in groepen leven gejaagd worden. In deze omstandigheden verdwijnt de gevaarlijke en vrij kleine bruine beer uit het dieet. Deze soort is relatief klein in vergelijking tot runderachtigen en neushoorns. Succesvolle jacht op kuddedieren maakt het mogelijk om meerdere individuen uit die kudde te doden en dit leverde in de koudere omstandigheden waarschijnlijk meer op dan jacht op bruine beer.

Deze uitkomsten laten zien dat Neanderthalers als er voldoende voedsel was om grote groepen te voeden ook in staat waren om de problemen die jacht op kuddedieren met zich meebracht te overwinnen. Neanderthalers slaagden er dus in om in arme beboste omgevingen succesvol op

verspreid levende zeldzame prooidieren te jagen en in rijkere omgevingen waren ze in staat kuddes grote herbivoren zoals oerossen en paarden te bejagen. Hieruit volgt dat ze een grote kennis hadden van het gedrag van hun prooi. Daardoor konden ze hun *encounter rate* zo manipuleren dat ze de grote, zeldzame prooidieren vaak genoeg tegenkwamen om niet voor hun voedselvoorziening ook nog kleinere minder interessante prooi te bejagen. Verder blijkt dat ze in groepen succesvol jacht op gevaarlijke en in groepen levende dieren konden coördineren. Dit wijst op een grote mate van vooruitzicht binnen Neanderthalers om hinderlagen te kunnen organiseren. Daarbij komt dat het wijst op een goede communicatie binnen groepen Neanderthalers waardoor ze als groep succesvol konden opereren.

