



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Tracing transitions : an overview of the evolution and migrations of the genus *Mammuthus BROOKES*, 1828 (Mammalia, Proboscidea)

Essen, J.A. van

Citation

Essen, J. A. van. (2011, December 8). *Tracing transitions : an overview of the evolution and migrations of the genus *Mammuthus BROOKES*, 1828 (Mammalia, Proboscidea)*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/18196>

Version: Not Applicable (or Unknown)

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

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/18196>

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

Tracing Transitions

An overview of the evolution and migrations
of the genus *Mammuthus* BROOKES, 1828
(Mammalia, Proboscidea)

Proefschrift

ter verkrijging van
de graad van Doctor aan de Universiteit Leiden,
op gezag van Rector Magnificus prof. mr. P. F. van der Heijden,
volgens besluit van het College voor Promoties
te verdedigen op donderdag 8 december 2011
klokke 15.00 uur

door

Johan Albert van Essen
geboren te Dieren
in 1950

Promotiecommissie

Promotor:

Prof. Dr. M. van Kolfschoten, Faculteit der Archeologie, Universiteit Leiden

Overige leden:

Prof. dr. A. M. Lister

Natural History Museum, London

Prof. dr. W. Roebroeks

Faculteit der Archeologie, Universiteit Leiden

Prof. dr. J. van der Plicht

Faculteit der Archeologie, Universiteit Leiden en

Centrum voor Isotopenonderzoek, Universiteit Groningen

Dr. A. Tikhonov

Zoologisch Instituut van de Russische Akademie van Wetenschappen,
St.-Petersburg

Dr. M. Field

Faculteit der Archeologie, Universiteit Leiden

Opgedragen aan de nagedachtenis van mijn ouders
en van Prof. Dr. L.M.J.U. (Bert) van Straaten

CONTENTS

Inleiding en Samenvatting	vii-xvii
Part I	
Introduction. Outlines of molar morphology, classification, and phylogeny of fossil elephants (Proboscidea, Elephantinae)	
Preamble	1
Aims of this thesis	1
Short history of relevant research	2
The current role of morphology	3
More changing views	3
Contemporaneity of mammoths and early hominins in Europe	4
1. Material and Methods	5
1.1 Material	5
1.2 Methods : Molar morphology and its analysis	6
1.2.1 Presentation of data	6
1.2.2 The elephantine dentition	7
1.2.3 Dentition and individual age	10
1.2.4 Molar structure and wear	10
1.2.5 Counts and measurements	14
1.2.5.1 P (plate number)	15
1.2.5.2 Pi (inclusive plate number) (with reference to Part V, section 3.1.7.3, no. 13)	15
1.2.5.3 L (length)	16
1.2.5.4 W (width)	16
1.2.5.5 H (height)	17
1.2.5.6 ET (enamel thickness)	17
1.2.5.7 LWI (length-width index)	18
1.2.5.8 HI (hypsodonty index)	18
1.2.5.9 LF (lamellar frequency)	18
1.2.5.10 LFi (inclusive lamellar frequency)	18
(with reference to Part V, section 3.1.7.3, no. 13)	18
1.2.5.11 DI (divergence index)	19
1.2.5.12 Introduction of the Angle A (with reference to Part V)	19
1.2.5.13 Peculiarities of mosaic specimens (with reference to Parts IV and V)	22
2. Elephants in Africa	23
2.1 The earliest elephants of the subfamily Elephantinae GRAY, 1821 in Africa	24
2.1.1 Some dental characteristics of the earliest elephants	26
2.1.2 Relationships within the Elephantinae and the position of <i>Primelephas</i>	27
2.1.2.1 Molecular analysis of ancestral relationships	27
2.2 <i>Mammuthus</i> BROOKES, 1828 in Africa	28
2.2.1 <i>M. subplanifrons</i> (OSBORN, 1928)	28
2.2.2 <i>M. africanavus</i> (ARAMBOURG, 1952)	28
2.2.2.1 Excursion on tusk shape	29
2.2.3 <i>M. meridionalis</i> (NESTI, 1825)	30
3. Elephants outside Africa	30
3.1 <i>Elephas</i> LINNAEUS, 1758	30
3.2 <i>Mammuthus</i> BROOKES, 1828	33
3.2.1 The earliest mammoths in Eurasia: <i>Mammuthus rumanus</i> (ŞTEFĂNESCU, 1924) and <i>Archidiskodon</i> sp. KALMYKOV & MASHCHENKO, 2006	34
3.2.2 <i>M. meridionalis</i> (Nesti, 1825) (with list of papers compiled in the present volume)	39
4. References	40

Part II

Lister, A.M., Van Essen, H., 2003: *Mammuthus rumanus* (Ștefănescu), the earliest mammoth in Europe. - pp. 47-52 in: A. Petculescu & E. Știucă (eds.): Advances in Vertebrate Paleontology "Hen to Panta". A tribute to Constantin Rădulescu and Petre Mihai Samson. Romanian Academy, "Emil Racoviță" Institute of Speleology, Bucharest (vii, 129 pp.)

Introduction	[47] /	47
Mammoth Fossils from the Dacic Basin, Romania	[47] /	47
The holotype of <i>M. rumanus</i> , from Tulucești, southern Moldavia	[48] /	48
The proposed neotype of <i>M. rumanus</i> , from Cernătești, western Oltenia	[48] /	48
Other material referable to <i>M. rumanus</i>	[48] /	48
The Red Crag Formation, England	[48] /	48
Montopoli, Central Italy	[48] /	49
Laiatico, Italy	[48] /	49
Bossilkovtsi, Bulgaria	[50] /	49
Comparison with other taxa	[50] /	49
Discussion and Conclusions	[50] /	52
References	[51] /	52

Part III

Van Essen, H., 2003: Tooth morphology of *Mammuthus meridionalis* from the southern bight of the North Sea and from several localities in the Netherlands. - pp. 453-511 in: J. W. F. Reumer *et al.* (eds.): Advances in Mammoth research. Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, 16-20 May 1999. *Deinsea* 9: 1-570

Introduction	[453] /	55
Short survey of relevant research in The Netherlands	[455] /	57
Find circumstances	[455] /	57
Characteristics of preservation	[457] /	57
General stratigraphical background	[457] /	58
Material and methods	[462] /	60
Observations from morphological data and discussion	[464] /	62
1. - Plate number	[464] /	62
North Sea	[465] /	62
Oosterschelde	[467] /	62
Maasvlakte	[468] /	63
Inland sites	[468] /	63
Edersleben, Rio Pradella, Voigtstedt	[472] /	63
M1	[473] /	67
2. - Size	[473] /	67
The status of diminutive specimens	[474] /	69
Inland sites	[478] /	72
3. - Shape	[478] /	73
Length-Width Index	[479] /	73
Hypsodonty Index	[479] /	73
m3	[479] /	73
North Sea	[479] /	73
Inland sites	[480] /	76
M3	[480] /	76
North Sea	[480] /	76
Inland sites / North Sea	[480] /	76
Maasvlakte	[480] /	76
Other European sites	[482] /	76
M2/M1 - Inland sites	[482] /	78
4. - Lamellar Frequency	[482] /	79
Inland sites	[483] /	81
North Sea	[483] /	81
Divergence Index	[483] /	82

5. - Enamel thickness	[484] /	82
Inland sites	[486] /	83
Mammoths in a time of transition	[487] /	83
Summary and Conclusions	[490] /	86
Morphological traits	[490] /	86
Plate number	[490] /	86
Size	[490] /	86
Shape	[491] /	86
Lamellar frequency	[491] /	86
Enamel thickness	[491] /	86
Geographical distribution	[491] /	86
North Sea (southern bight)	[491] /	86
Oosterschelde	[491] /	87
Maasvlakte	[492] /	87
Inland sites	[492] /	87
Acknowledgements	[493] /	88
References	[493] /	88
Appendix	[498] /	92
Table 1: Summary measurements M3 sup.	[498] /	92
Table 2: Summary measurements M3 inf.	[499] /	93
Table 3: Summary measurements M2 sup.	[500] /	94
Table 4: Summary measurements M2 inf.	[501] /	95
Table 5: Summary measurements M1 sup.	[502] /	96
Table 6: Summary measurements M1 inf.	[503] /	97
Table 7: Summary measurements dP4 sup.	[504] /	98
Table 8: Summary measurements dP4 inf.	[505] /	99
Table 9: Summary measurements Enamel Thickness in M3 sup.	[506] /	100
Table 10: Summary measurements Enamel Thickness in M3 inf.	[507] /	101
Table 11: Summary measurements Enamel Thickness in M2 sup.	[508] /	102
Table 12: Summary measurements Enamel Thickness in M2 inf.	[509] /	102
Table 13: Summary measurements Enamel Thickness in M1 sup.	[509] /	103
Table 14: Summary measurements Enamel Thickness in M1 inf.	[510] /	103
Table 15: Summary measurements Enamel Thickness in dP4 sup.	[511] /	104
Table 16: Summary measurements Enamel Thickness in dP4 inf.	[511] /	104

Part IV

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

Abstract	[49] /	105
1. Introduction	[49] /	105
2. Theoretical considerations	[50] /	106
3. Early mammoths in Eurasia: <i>M. rumanus</i> and <i>M. gromovi</i>	[51] /	107
4. <i>M. meridionalis</i> and the origin of <i>M. trogontherii</i>	[54] /	110
5. The origin and evolution of <i>Mammuthus primigenius</i>	[60] /	116
6. Conclusion	[62] /	118
Acknowledgements	[62] /	118
References	[62] /	118

Part V

Van Essen, H. [2011]: Discontinuity in dental morphology between late Early to early Middle Pleistocene mammoths (Mammalia, Proboscidea) in Europe, with special reference to Voigtstedt and Edersleben.

Abstract and key words	121
Introduction	122

1.	<i>M. meridionalis</i> (NESTI, 1825)	124
1.1	Outlines	124
1.2	Distribution	125
1.2.1	<i>M. meridionalis</i> in Eurasia	125
1.2.2	Early mammoths in North America	126
1.2.2.1	Sea-level fluctuations	127
1.2.2.2	Did the species <i>M. meridionalis</i> migrate across Beringia?	128
1.3	Morphological variability of <i>M. meridionalis</i> in Europe	129
1.3.1	Possible causes of limited morphological variability	130
1.3.2	Morphological (non-) variability and systematic rearrangements	131
1.3.3	European subspecies of <i>M. meridionalis</i> later than 1.9 Ma: problems of methodology, separation, and synonymy	132
1.4	Exclusions	133
1.4.1	<i>E. m. nesti</i> POHLIG	133
1.4.2	<i>M. m. adriacus</i> MALEZ & LENARDIĆ-FABIĆ, 1988	133
1.5	European subspecies of <i>M. meridionalis</i> later than 1.9 Ma (in order of publication)	133
1.5.1	<i>M. m. cromerensis</i> (DEPÉRET & MAYET, 1923)	133
1.5.2	<i>M. m. tamanensis</i> (DUBROVO, 1964)	136
1.5.3	<i>M. m. vestinus</i> (AZZAROLI, 1972)	137
2.	The Frame of Reference	138
2.1	<i>M. m. depereti</i> COPPENS & BEDEN, 1982	138
2.1.1	Plate number	140
2.1.2	Length	141
2.1.3	Width	141
2.1.4	Height	141
2.1.5	Hypsodonty Index	141
2.1.6	Enamel Thickness	142
2.1.7	Lamellar Frequency	147
Addendum 1:	<i>P. antiquus</i> at Saint-Prest	148
Addendum 2:	<i>M. meridionalis</i> at Abbeville?	150
Addendum 3:	<i>M. meridionalis</i> at Dewlish (Dorset, GB): an analogue of Saint-Prest?	151
2.2	<i>M. trogontherii</i> (POHLIG, 1885)	151
3.	Representation of the genus <i>Mammuthus</i> in Europe between 1.0 and 0.6 Ma	154
3.1	European sites and samples within the time range (1.0-0.6 Ma) in approximately chronological order	155
3.1.1	Oosterhout (Netherlands) : - c.1.0 Ma	155
3.1.2	Untermassfeld (Germany) : - c. 1.0 / 0.78 Ma	155
3.1.3	Dorst (Netherlands) : - c. 0.95 Ma	161
3.1.4	Dorn-Dürkheim 3 (Germany) : - c. 0.8 Ma	167
3.1.5	Goldshöfe Sands (Germany) : - c. 0.8 Ma	169
3.1.6	Stuttgart Rosenstein (Germany) : - c. 0.8 Ma	170
3.1.7	Voigtstedt / Edersleben (Germany) : - c. 0.8-0.7 Ma	172
3.1.7.1	Voigtstedt: Introductory remarks, stratigraphy, and age	172
3.1.7.2	Voigtstedt: The sample	176
3.1.7.3	Voigtstedt: Morphological part: analyses, reconstructions and their implications	177
No. 1	Holotype of <i>M. m. voigtstedtensis</i>	178
	Preservation and key measurements	179
	Wear stage and reconstruction of unworn molar length (L)	180
	Lamellar frequency (LF)	180
	Reconstruction of plate number (P)	181
	Width (W) and length-width index (LWI)	182
	Hypsodonty index (HI) and crown height (H)	183
	Enamel thickness (ET) and folding	185
	Shape of the posterior part of the crown and outline of the occlusal surface	187
	The curvature of the lamellae in the vertical plane	188
	Discussion and conclusions on the holotype of <i>M. m. voigtstedtensis</i>	188
No. 2	Preservation and key measurements	190
	Characteristics and reconstruction of the molar and its original plate formula	190
	Conclusion on specimen no. 2	196

No. 3	Preservation and key measurements	196
	Characteristics and reconstruction of the molar and its original plate formula	196
	Conclusion on specimen no. 3	197
Nos. 4a & 4b	Preservation and key measurements	197
	Characteristics and reconstruction of the molars and their original plate formulae	197
	Conclusion on specimens nos. 4a & 4b	197
Nos. 5, 6, and 7		198
No. 8		199
No. 9		200
No. 10		200
No. 11		202
No. 12		202
No. 13		202
	Preservation and key measurements	202
	Counts, measurements, and ratios: relevance to referral to species	204
No. 14		204
3.1.7.4	Edersleben: Stratigraphy and sample	205
3.1.7.5	Edersleben: Morphological part	206
No. 15a		206
No. 15b		206
No. 16		207
No. 17		209
3.1.7.6	Discussion of the Edersleben and Voigtstedt samples in relation to Süssenborn	209
3.1.7.6.1	Edersleben, Voigtstedt, and Süssenborn: morphological similarities and their implications	209
	P-ranges	209
	Importance of HI	213
3.1.7.6.2	Voigtstedt and Edersleben: Validity of environmental implications	215
3.1.7.7	Voigtstedt and Edersleben: Conclusion	216
3.1.8	Rio Pradella (Italy) : - c. 0.8 Ma	218
3.1.9	Jockgrim (Germany) : - c. 0.7-0.6 Ma?	218
	Wörth am Rhein	223
3.1.10	Kärlich (Germany) : - < 0.8 Ma	223
3.1.11	Üröm (Hungary) : - c. 0.8-0.7 Ma	223
4.	Summary, Discussion & Conclusions	227
	<i>M. meridionalis</i>	227
	<i>M. trogontherii</i>	228
	Mosaic specimens	228
	Summary of data and interpretations per site	230
	(Saint-Prest, Oosterhout, Untermassfeld, Dorst, Dorn-Dürkheim 3, Goldshöfe Sands, Stuttgart-Rosenstein, Edersleben, Voigtstedt, Rio Pradella, Jockgrim and Wörth am Rhein, Kärlich, Üröm, Süssenborn)	
	General perceptions concerning morphological changes and biogeography during the transition from late Early to early Middle Pleistocene in Europe	233
	Changes with respect to an earlier view	238
	Acknowledgements	239
	References	239
	Epilogue	253
	References	258
Appendix II, Maps 1 - 5	Geographical positions of sites mentioned in the text	261
Appendix III	Abbreviations	267
Curriculum Vitae		(270)

CD with:

Appendix I

- 1 - 6 (morphological data)
1. Saint-Prest
2. Dorn-Dürkheim 3
3. Voigtstedt-Edersleben
4. Süssenborn
5. Various small samples
6. dP2 data
 - 6A Plate number (Pi)
 - 6B Lamellar frequency (LFI)
 - 6C Length
 - 6D Width
 - 6E Height
 - 6F Enamel thickness
 - 6G Length-width index
 - 6H Hypsodonty index
 - 6I Scores 6A-6H

back cover

Inleiding en Samenvatting

Onderwerp van het onderzoek

De in het onderstaande verzamelde teksten zijn op te vatten als een revisie: ze 'herzien' een zekere hoeveelheid fossiele resten van Euraziatische mammoeten van uiteenlopende geologische ouderdom. Dit gebeurt zowel in de zin van hernieuwde analyse als van een hieruit voortvloeiende wijziging van enkele inzichten ten aanzien van althans een deel van het onderzochte materiaal. Hoofddoel is het overbrengen van deze gewijzigde inzichten, die betrekking hebben op evolutie, taxonomische identiteit en migratie van een aantal vormen binnen het oorspronkelijk uit Afrika afkomstige olifantengeslacht *Mammuthus* BROOKES, 1828. Om dit geslacht te plaatsen binnen het grotere geheel, wordt een inleidend overzicht gegeven van het vroege, Afrikaanse deel van de evolutie der olifanten (Deel I). De hierop aansluitende ontwikkelingen binnen Eurazië worden vervolgens behandeld in een viertal artikelen (de Delen II-V). Hierbij staan de volgende soorten en ondersoorten centraal:

M. rumanus (ȘTEFĂNESCU, 1924), bekend van vondsten uit het late Pliocene en het vroegste Pleistoceen van Europa en China (ouderdom: ca. 3,5 - ?2,8 Ma¹/?2,5Ma);

M. meridionalis (NESTI, 1825), met inbegrip van de als *M. gromovi* (ALEKSEEVA & GARUTT, 1965) beschreven vorm uit het vroegste Pleistoceen van het grondgebied van het Russische Gemenebest van Onafhankelijke Staten. Op grond van de morfologie van het gebit is deze soort namelijk niet te onderscheiden van *M. meridionalis*. Het voorkomen van de 'zuidelijke mammoet' in Europa reikt daarom van het vroegste Vroeg Pleistoceen (ca. 2,6 Ma; faunacomplex van Khapry in Zuid-Rusland) tot in het vroegste Midden Pleistoceen (ca. 0,7 Ma), toen de soort uitstierf. *M. meridionalis* is voor het eerst beschreven naar materiaal uit het dal van de Arno en omstreken, stroomopwaarts van Florence. Het gaat hier om wat nu de 'typische vorm' van de soort wordt genoemd, die wordt gedateerd tussen ca. 2,0 en 1,75 Ma. Het belangrijkste kenmerk van de kiezen van deze soort is de laagkronigheid.

Van de zuidelijke mammoet is tot dusver een aantal ondersoorten beschreven. De meeste hiervan zijn gebaseerd op Europese vondsten en

aanmerkelijk jonger dan de typische vorm (ca. 1,5 tot 0,7 Ma). In volgorde van publicatie zijn dit:

M. m. cromerensis (DEPÉRET & MAYET, 1923),
M. m. jockgrimensis (DIETRICH, 1958),
M. m. voigtstedtensis (DIETRICH, 1958),
M. m. tamanensis (DUBROVO, 1964),
M. m. vestinus (AZZAROLI, 1972),
M. m. uromensis (VÖRÖS, 1979), en
M. m. depereti (COPPENS & BEDEN, 1982).

De morfologische eigenschappen van de kiezen waarop het merendeel van deze ondersoorten is gebaseerd worden vooral in Deel V nog eens kritisch doorgenomen, met als resultaat dat van enkele vormen nu gesteld wordt dat ze niet langer tot *M. meridionalis* kunnen worden gerekend: *M. m. cromerensis*, *M. m. jockgrimensis*, *M. m. voigtstedtensis* en *M. m. uromensis* zijn deels te herleiden tot (al of niet vroege) Europese vertegenwoordigers van *M. trogontherii* (zie volgende alinea), terwijl de posities van *M. m. vestinus* en *M. m. depereti* voorlopig nog als wankel zijn te beschouwen vanwege de marginale verschillen met de typische vorm. Het aan *M. m. tamanensis* toegeschreven materiaal uit Zuid-Rusland is niet door mij persoonlijk opgemeten, zodat een definitieve beslissing hierover nog moet uitblijven.

M. trogontherii (POHLIG, 1885), de in het verre oosten van Azië uit *M. meridionalis* voortgekomen steppemammoet, bekend van verscheidene Euraziatische vindplaatsen (ouderdom: ca. 1,8/1,7 - ca. 0,2 Ma, in Europa ca. 1,0 - ca. 0,2 Ma). De kiezen van deze soort onderscheiden zich in verscheidene opzichten van die van *M. meridionalis*, met name ook door de sterk toegenomen hoogkronigheid (zie onder). Op zijn beurt was *M. trogontherii* de directe voorouder van *M. primigenius* (BLUMENBACH, 1799), de wolharige mammoet, die vanaf ca. 200 tot ca. 10 ka in Europa aanwezig was en na een drastische inkrimping van zijn verspreidingsgebied slechts enkele duizenden jaren geleden in het uiterste noordoosten van Siberië uitstierf. Hiermee kwam tevens een einde aan het geslacht *Mammuthus*.

Inhoudelijke inbedding

Naar huidige inschattingen begon de ontwikkeling van het geslacht *Mammuthus* vóór 6,0 Ma (Laat Mioceen) in Afrika. De in de bijeengebrachte artikelen gepresenteerde onderzoeksresultaten hebben dus betrekking op een deel van het totale areaal waarbinnen de evolutie van dit geslacht zich heeft afgespeeld, en op episodische ruwweg de tweede helft van zijn

¹ Ma : miljoen jaar; zie Appendix III voor de overige afkortingen.

geschiedenis omvatten. Een inbedding van de in de artikelen behandelde onderdelen in de evolutionaire geschiedenis van de olifanten werd daarom als wenselijk ervaren en heeft vorm gekregen in het overzicht dat te vinden is in het inleidende gedeelte (Deel I).

Indeling van de olifanten

Olifanten behoren tot de orde Proboscidea ILLIGER, 1811 (slurfdieren) en binnen deze orde tot de familie Elephantidae GRAY, 1821 (olifanten). Andere families slurfdragers blijven hier buiten beschouwing, al worden in het inleidende deel en de verzamelde teksten af en toe namen genoemd van vertegenwoordigers van de families Gomphotheriidae, Mammutidae en Stegodontidae (mastodonten in ruimere zin en stegodonten). Wanneer wordt afgezien van enkele onder de Elephantidae vallende fossiele vormen, blijft als nadere precisering van het begrip 'olifant' de onderfamilie Elephantinae GRAY, 1821 over. Deze omvat de vroege en relatief onbekende *Primelephas* MAGLIO, 1970 en naast *Mammuthus* ook nog de geslachten *Elephas* LINNAEUS, 1758 en *Loxodonta* [N. VIGORS], 1825 (dan wel *Loxodonta* F. CUVIER & G. SAINT-HILAIRE, 1825 [anonieme emendatie, 1827]). De nog levende vertegenwoordigers van de beide laatste zijn de Indische olifant (*Elephas maximus* LINNAEUS, 1758, met ondersoorten) en de door sommigen nu niet meer tot twee ondersoorten, maar tot twee soorten gerekende Afrikaanse olifant. In dit laatste geval zou het gaan om *Loxodonta africana* (BLUMENBACH, 1797) en *L. cyclotis* (MATSCHIE, 1900). Op grond van zowel morfologische analyse als DNA-onderzoek lijken *Mammuthus* en *Elephas* onderling nauwer verwant dan ieder van hen dit is met *Loxodonta*. De resultaten van de tot dusver gedane DNA-onderzoeken zijn evenwel niet helemaal eensluidend.

Het aantal soorten en ondersoorten (de zgn. *taxa*) waarin de genoemde geslachten zijn verdeeld is groot. De getalsmatige verhouding tussen de fossiele en de nog levend voorkomende vormen is echter scheef, en wel sterk in het voordeel van de eerste. In het geval van *Mammuthus* is er zelfs geen levende vertegenwoordiger. De scheve verhouding blijft ook bestaan wanneer de kanttekening wordt gemaakt dat niet ieder opgesteld fossiel taxon wereldwijd door onderzoekers wordt erkend, en maakt eens te meer duidelijk dat de olifanten - door bekend geachte oorzaken - als diergroep al ver over hun hoogtepunt heen zijn.

Het geslacht *Mammuthus* omvat alle op grond van gedeelde morfologische kenmerken als 'mammoet' aangeduide fossiele soorten en ondersoorten in

Afrika, Eurazië en Noord-Amerika. De taxa zijn vooral opgesteld op grond van verschillen in de schedel en het gebit: delen van het skelet zijn tot op heden over het algemeen moeilijk aan een bepaalde soort toe te schrijven omdat ze meer in grootte verschillen dan naar de vorm. Ook kan de vorm samenhangen met verschillen in biologisch geslacht en leeftijd, en is het vinden van vaste, herkenbare meetpunten op de beenderen een probleem dat de gewenste kwantificering bemoeilijkt. Publicaties over fossiele olifanten gaan daarom doorgaans in de eerste plaats over de soms in grote aantallen aangetroffen gebitsresten.

Het gebit

Bij fossiele olifanten gaat het vooral om de laatste van de zes molaren (kiezen) die een olifant in de loop van zijn leven per kaakhelft ontwikkelt: de M (voor *molaris*, molaar/kies) 3, en meer speciaal om de M₃ uit de bovenkaak ('M₃' maakt geen onderscheid tussen exemplaren uit de bovenkaak, afzonderlijk aangeduid met M³, en uit de onderkaak, afzonderlijk aangeduid met M₃). De reden hiervoor is dat de M³ (naast de M₃) de grootste en onder de fossiel aangetroffen gebitsresten ook de meest voorkomende kies is. Vertegenwoordigers van sommige soorten hadden exemplaren tot ca. 50 cm lengte en 30 cm hoogte. Normaal zijn echter lengten tussen ca. 25 en 35 cm en hoogten tussen ca. 15 en 22 cm. Veranderingen zijn aan een M₃ duidelijker waarneembaar dan aan de hieraan voorafgaande kiezen. Dit zijn, in teruglopende volgorde, de tweede en de eerste ware molaar (M₂ en M₁) alsmede de drie blijvende melkpremolaren dP₄, dP₃ en dP₂. De oorspronkelijk eerste melkpremolaar (dP₁) wordt niet meer aangelegd. Dit geldt ook voor de premolaren (P₁-P₄, de zgn. tweede tandgeneratie), zodat er - in tegenstelling tot wat bijv. het menselijk gebit laat zien - geen wisseling van het melkgebit meer plaatsvindt. Anders gezegd: alle kiezen van olifanten behoren tot de eerste generatie. De geleidelijke reductie van (melk-) premolaren is te volgen vanuit de vooroudergroep (familie Gomphotheriidae) tot in ieder geval de vroegste vertegenwoordigers van de olifanten (familie Elephantidae). Het feit dat de omvang van de dP₂ bij de wolharige mammoet vrij sterk achterbleef bij die van de dP² zou erop kunnen wijzen dat de reductie van het melkgebit bij mammoeten nog niet was afgesloten toen deze soort uitstierf.

De bij olifanten resterende zes kiezen per kaakhelft komen na elkaar tot ontwikkeling, waarbij iedere opvolgende kies aanmerkelijk groter wordt dan zijn voorganger. Dit is een aanpassing aan de groei van het lichaam en de hieraan gerelateerde toename van de hoeveelheid te

verwerken voedsel. De kroonlengte van de bij de geboorte al aanwezige voorste melkpremolaar (dP2) ligt over het algemeen tussen 10 en 20 mm. De kiezen verdwijnen geleidelijk door slijtage, zodat er in iedere kaakhelft meestal niet meer dan twee tegelijkertijd in gebruik zijn. De voorste hiervan bevindt zich dan in een verder ontwikkeld stadium van slijtage dan de achterste. Het gegeven dat een bepaalde kies slechts gedurende een bepaalde tijd in het gebit aanwezig is maakt het mogelijk de individuele leeftijd te bepalen waarop het dier is gestorven. Dit is ook van toepassing op geïsoleerde elementen. De toegekende leeftijd is gebaseerd op wat er in dezen van Afrikaanse olifanten bekend is, maar hoeft in fossiele soorten niet exact dezelfde te zijn geweest: het is aannemelijk dat de gemiddelde individuele leeftijd in een bepaalde verhouding stond tot het gemiddelde lichaamsvolume, in die zin dat grotere dieren ouder konden worden door een voordeliger energiehuishouding.

Kiezen van olifanten zijn opgebouwd uit reeksen van zgn. lamellen: min of meer handvormige platen tandbeen (dentine) die dwars op de lengte-as van de kroon staan, aan de bovenzijde in een aantal vingervormige structuren (digitellen) uitlopen en zijn omgeven met een zwak tot sterk geplooid laag email. De lamellen in het voorste deel van de kroon worden het eerst aangelegd, omdat dit gedeelte het eerst zal worden ingezet voor het verkleinen van voedsel. De voorste platen in een kies, de zgn. talons (taloniden in een onderkaakskies), zijn meestal aanmerkelijk kleiner dan de lamellen erachter en vallen aan de basis samen met de eerste echte lamel. Ook kunnen ze dubbel of drievoudig optreden (een talon op een talon). Met uitzondering van de M3 zijn de achterste platen in de kroon ook talons/taloniden, en ze gedragen zich in morfologisch opzicht mut. mut. hetzelfde.

In de lamellenformule van een kies worden de talons/taloniden weergegeven met een x , bijv. x 12 x , of $^{(x)}x$ 12 $x^{(x)}$, waarbij $^{(x)}$ een extra klein exemplaar aanduidt. Alleen in de M3 is het laatste plaatje geen talon, maar een zelfstandig op de wortel staande, lamel-achtige structuur, die tot één of twee digitellen gereduceerd kan zijn. Hiervoor wordt de aanduiding p gebruikt (Eng. *platelet*, plaatje). Iedere volgende kies bestaat uit meer en grotere lamellen dan de eraan voorafgaande, en het aantal hiervan is per kies en per soort variabel binnen bepaalde extremen. De lamellen staan op wisselende maar betrekkelijk geringe afstanden van elkaar. Deze nemen over het algemeen toe met de individuele grootte van een kies. In de ware molaren is de tussenruimte doorgaans tussen 0,5 en 1,5 cm lang, maar per soort en plaatselijk binnen de

kiezen zijn afwijkingen naar boven of naar beneden mogelijk. Aan de wortelzijde van de kroon gaan de basale uiteinden van de emailwanden over in die van de naastgelegen lamellen ervoor en erachter. Hierdoor ontstaan steilwandige, basaal V- of U-vormige dalen tussen de lamellen. Deze worden ter versteviging van de kroon opgevuld met interlamellair cement. Ook wordt er een laag zgn. dekement op de buitenzijde van de kroon afgezet. Door de afnemende hardheid in de reeks email, dentine en cement ontstaan er door het verwerken van voedsel kauwvlakken met dwarsrichels op de kroon, d.w.z. met medio-lateraal gerichte stroken email, dentine en cement. Email reikt hierbij het hoogst, dentine komt iets lager uit, en cement het laagst. Zulke rasp-achtige kauwvlakken zijn zeer geschikt voor het tot vezels uiteentrekken en verkleinen van de plantaardige weefsels die de olifant tot voedsel dienen.

Voor de hierboven genoemde alsook voor andere details wordt verwezen naar de afbeeldingen van kiezen die in de diverse artikelen zijn opgenomen, en met name naar de figuren B-D in Deel I.

De slagstanden van olifanten zijn eigenlijk snijtanden (I, voor *incisivus*). Eerst komt in het jonge dier een paar tot ca. 7 cm lange melksnijtandjes tot ontwikkeling, dat echter vrij spoedig uitvalt zonder ergens voor gebruikt te zijn. Onmiddellijk naast de melksnijtandjes, langs hun buitenzijde, komen twee ware snijtanden door, die steeds vanuit de tandkassen blijven aangroeien en zo meters lang kunnen worden.

Tussen de soorten bestaan vaak verschillen in de vorm van de slagstanden. Zo zijn die van de uitgestorven middenpleistocene bosolifant - *Palaeoloxodon antiquus* (FALCONER & CAUTLEY, 1847) - over het algemeen vrij recht, en zijn ze zodanig in de schedel geplaatst dat ze sterk lateraal divergeren. Die van mammoeten liggen binnen de schedel echter bijna parallel en vertonen daarbuiten veel sterkere krommingen dan die van de bosolifant. Ook zijn de groeven die in lengterichting door het tandoppervlak lopen bij de bosolifant sterker ontwikkeld dan bij de mammoeten. Deze verschillen kunnen een aanvulling vormen op de gegevens die door de kiezen worden geleverd.

Om vergelijking met andere exemplaren mogelijk te maken, worden de vormeigenschappen van kiezen gekwantificeerd. De morfologische details die per kies in cijfers worden omgezet zijn het aantal lamellen (Eng. P voor *plate number*, zonder meetelling van talons/taloniden), de maximale absolute lengte (L), breedte (B , Eng. W voor *width*) en hoogte (H), alsmede enkele

verhoudingsgetallen zoals hoogte-breedtequotiënt (HBQ, Eng. HI voor *hypsodonty index*) en lengte-breedtequotiënt (LBQ, Eng. LWI voor *length-width index*). Verder wordt de gemiddelde lamelfrequentie berekend, d.w.z. het gemiddelde aantal lamellen per 10 cm¹. Dit gebeurt met behulp van de formule 'aantal lamellen x 100, gedeeld door de lengte (in mm) die ze innemen'. Het gemiddelde wordt berekend uit de waarden langs zo mogelijk vier meettrajecten (langs top en basis aan wang- zowel als tongzijde van de kroon). De gevonden waarde is mede afhankelijk van de grootte van de kies: grote kiezen geven lagere waarden dan kleine. Voor het karakteriseren van de emaildikte is een reeks metingen nodig waarvan het minimum, het maximum, het gemiddelde, de mediane en de modale waarden worden genoteerd. Ook kunnen van de emailplooien eventueel de frequentie (per cm¹) en de amplitude (uitgedrukt als fractie of veelvoud van de emaildikte) worden vastgelegd. Andere details kunnen deels omschrijvend worden weergegeven, maar deze blijven in de hieronder opgenomen artikelen meestal buiten beschouwing.

Doordat kiezen ten tijde van de dood van een individu soms nog niet voltooid waren, of al niet meer compleet door afslijting van de kroon, kan het aantal bruikbare meetwaarden soms sterk afnemen. Dit geldt zeker ook voor kiesfragmenten. Zo zijn waarden die onder de maximale kroonwaarden liggen vaak alleen nog bruikbaar als onderdeel van de beschrijving, maar niet meer voor vergelijkingen. In het beste geval kunnen ze nog dienen als uitgangspunten voor de reconstructie van de gezochte maxima. De wel bruikbare waarden dienen als grondslag voor vergelijkingen die de plaats van de kies in het gebit moeten bepalen (en hiermee de individuele leeftijd), maar ook de soort waaraan de kies kan worden toegeschreven. De bepaling van de soort kan worden gezien als het plaatsen van het individu op een morfologisch-phylogenetische schaal met als uiteinden de categorieën 'primitief' (vroeg) en 'geavanceerd' (laat).

Evolutie en Verspreiding

De tussen de geslachten en soorten vastgestelde verschillen in skeletbouw en gebit zijn het gevolg van evolutie, d.w.z. van aanpassing van groepen dieren aan veranderde factoren in hun leefomgeving als gevolg van zgn. selectiedruk. In het algemeen kan deze veroorzaakt worden door het klimaat, door roofdieren (predatie), door ziekteverwekkers, of een combinatie van dergelijke factoren. Onder selectiedruk komen de ten opzichte van een gegeven nieuwe situatie minder geschikte individuen minder tot voortplanting, waardoor de

ongeschikt geworden eigenschappen binnen populaties genetisch op de achtergrond raken en uiteindelijk verdwijnen. Zowel planten als dieren kunnen blootstaan aan een bepaalde vorm van selectiedruk, die vaak wordt veroorzaakt door het heersende klimaat. Wanneer organismen zich niet terugtrekken of migreren, kunnen zij in aangepaste vorm voortbestaan of (regionaal) uitsterven.

De oorzaken van de door selectiedruk optredende evolutionaire ontwikkelingen zijn niet noodzakelijk wereldomvattend, noch is hun uitwerking op de langere termijn continu. Dit verklaart het dikwijls regionale karakter van soortvorming onder zoogdieren en de relatief korte tijd die deze in beslag nam. Wanneer de werking van de factoren die in dit proces een rol speelden zwakker werd, of om enige reden geheel wegviel, dan verdween ook (tijdelijk) de selectiedruk op de nieuwe soort, zodat deze zich stabiliseerde op het bereikte ontwikkelingsniveau. Zo is een aantal evolutionaire veranderingen in Euraziatische en Noord-Amerikaanse mammoeten regionaal in gang gezet door sommige van de koude tijden ('ijstijden' of glacialen) die zich vanaf ca. 2,5 miljoen jaar geleden met een zekere regelmaat op het noordelijk halfrond voordeden. Ze werden afgewisseld door warmere tijden (de zgn. interglacialen), maar op beide polen van de aarde was de ijsbedekking permanent (zie het schema aan het eind van deze tekst). De tijdens de glacialen ontstane selectiedruk was ten minste twee maal het grootst in het noordoosten van Azië, aangezien de vroegste vertegenwoordigers van zowel *M. trogontherii* als *M. primigenius* in daar gevonden zijn. Er is evenwel nog niet bekend waar en wanneer de soortvorming die tot *M. meridionalis* leidde zich voltrok. Omdat voorouders en nazaten in al deze gevallen in chronologische zin - en misschien soms ook in letterlijke zin - enige tijd naast elkaar voortbestonden, waren de overgangen tussen hen geen echte 'aflossingen', waarbij de één verdwijnt om plaats te maken voor de ander.

Ondanks de serie glacialen die nog zou volgen, bleven de genoemde soorten na hun ontstaan in morfologisch opzicht geruime tijd relatief stabiel: *M. meridionalis* gedurende ca. 1,8 miljoen jaar, en *M. trogontherii* zo'n 1,4 miljoen jaar, terwijl het voortbestaan van *M. primigenius* al na enkele honderduizenden jaren door uitsterving werd afgebroken. Alle drie de soorten verspreidden zich over grote delen van het noordelijk halfrond. Omdat de taxa vooral morfologisch zijn gedefinieerd, is hun evolutie te omschrijven als een serie stapsgewijze veranderingen (aanpassingen) in de kenmerken van met name de schedel en het gebit. De traditionele opvatting van evolutie als een bij

uitstek *geleidelijk* proces is hier dan ook niet van toepassing.

Bij mammoeten leidden de koudere tijden onder meer tot een relatieve en vaak ook absolute verhoging van de kieskroon doordat de grassen met hun phytolieten van siliciumdioxide (SiO₂) veel nadrukkelijker op het menu kwamen te staan en dus slijtageversterkend werkten. Met behulp van de verhouding tussen kroonhoogte en -breedte kunnen de 'primitieve' van de 'geavanceerde' soorten worden gescheiden. Ook nam het aantal lamellen per kies toe, zodat een kies in een aantal gevallen alleen al op grond van de gevonden P-waarde aan een bepaalde soort kan worden toegeschreven. Waar dit niet mogelijk is, overlappen de variatiebreedten van twee of meer soorten elkaar gedeeltelijk, zodat meer morfologische gegevens nodig zijn om de juiste determinatie te kunnen geven. De gemiddelde dikte van de email-laag op de lamellen nam bij de jongere soorten af: van ca. 3 tot 4, soms 5 mm in vertegenwoordigers van *M. meridionalis* via ca. 2,5 mm in *M. trogontherii* tot waarden rond slechts 1,5 mm in *M. primigenius* uit de laatste ijstijd.

De tolerantiegrenzen van soorten ten aanzien van veranderde omstandigheden zijn in het verleden soms te krap geïnterpreteerd, aangezien kan worden vastgesteld dat de oorspronkelijk tot de bewoners van koele tot koude steppen gerekende steppemammoet ook voorkwam in biotopen die gekenmerkt werden door interglaciale, d.w.z. gematigde tot warme, omstandigheden. Aanpassing van een soort aan een koude biotoop - zoals bijvoorbeeld af te lezen aan de grote kroonhoogte van de kiezen - hoeft dus niet te betekenen dat deze soort strak aan deze biotoop gebonden was. Gedurende de episode van ca. 1,0-0,7 Ma kwamen zowel de aan interglaciale omstandigheden aangepaste *M. meridionalis* (met laagkronige kiezen) als de meer koude verdragende *M. trogontherii* (met hoogkronige kiezen) in Europa voor, maar het is nog niet duidelijk of ze elkaar in bepaalde gebieden afwisselden, bijvoorbeeld met de seizoenen, of werkelijk naast elkaar in dezelfde biotoop leefden.

De phylogenese (evolutionaire ontwikkeling) van het geslacht *Mammuthus* is een onderwerp van een zodanige omvang dat lang niet alle aspecten gelijkelijk kunnen worden behandeld, en sommige zelfs helemaal niet. Zo is er aan de vroegpleistocene oostwaartse migratie van mammoeten vanuit Azië over de tijdelijk door zeespiegeldaling ontstane Bering Landbrug slechts weinig tekst gewijd. Hetzelfde geldt met betrekking tot de hierop volgende verspreiding van mammoeten over het Noord-Amerikaanse continent en de soortvorming die binnen deze groep heeft

plaatsgevonden. De vraag of *M. meridionalis* Noord-Amerika gedurende het Vroeg Pleistoceen heeft bereikt wordt niet door alle onderzoekers in positieve zin beantwoord. Theoretisch gezien zou het ook om de vroegste steppemammoeten uit het oosten van Azië kunnen gaan. Verder onderzoek is dus noodzakelijk, waarbij een beter omljnd morfologisch concept van de soort *M. meridionalis* wenselijk is. Voorts worden Europese voorkomens van *M. meridionalis* in landen als Spanje en Griekenland niet besproken, mede omdat nog niet wordt beschikt over eigen metingen van dit materiaal. Aangezien de wel cijfermatig bekende Europese populaties van *M. meridionalis* echter nauwelijks enige evolutionaire verandering laten zien, zal het ontbreken van een aantal gegevens uit zuidelijke regio's aan weerszijden van Italië de gebruikte argumenten niet ondergraven, zoals ook wordt gesuggereerd door de relevante publicaties: het geslacht *Mammuthus* behoort tot de best onderzochte taxa onder de fossiele zoogdieren en geldt als een schoolvoorbeeld van evolutionaire aanpassing. De serie artikelen bestaat daarom uit behandelingen van enkele kenmerkende hoofdstadia van de phylogenese van *Mammuthus* in Eurazië, c.q. Europa (zie het begin van deze inleiding).

Mammoet en mens

De laatste jaren is steeds duidelijker komen vast te staan dat het vroegpleistocene voorkomen van *M. meridionalis* en diens latere vervanging door *M. trogontherii* deel uitmaakten van de achtergrond waartegen de vroegste verschijning van de mens in Europa zich begint af te tekenen. De dateringen van de oudste skeletresten van mensen in dit werelddeel (zoals *Homo ergaster* en *H. antecessor*) en/of hun artefacten vallen rond 1,7 Ma (Dmanisi, Georgië), 1,2-1,1 Ma (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spanje) en 0,9 Ma (Happisburgh, Norfolk, Engeland). Interactie van enige aard tussen deze mensen en de hen omringende mammoeten is tot op heden niet aangetoond, zodat het gelijktijdige voorkomen van beide fauna-elementen slechts kort wordt aangegeven.

Samenvatting van de onderzoeksresultaten

De volgorde van de in deze dissertatie gebundelde artikelen is globaal gebaseerd op die waarin de behandelde mammoeten in hun verspreidingsgebied voorkwamen. Pliocene vormen komen dus eerder aan bod dan vroegpleistocene, en de laatste weer eerder dan middenpleistocene. Inhoudelijk komen er evenwel enkele overlappingsvoor, en af en toe ook verwijzingen naar ouder dan wel jonger materiaal. LISTER *et al.* 2005 (Deel IV) is een overzichtsartikel dat de hele

Euraziatische evolutie van de mammoeten bestrijkt, maar is desondanks niet als afsluiting van het geheel opgenomen. De reden hiervoor is dat in het nu laatste artikel (Deel V, afgesloten in 2011) conclusies worden verwoord die op enkele punten afwijken van wat in het voorafgaande artikel is gesteld, met name ten aanzien van de overgangssituatie die zich van ca. 1,0 tot 0,7 Ma voordeed. Tevens is de laatste tekst op dit punt uitgebreider.

Vroege vormen

Mammuthus rumanus (ȘTEFĂNESCU, 1924) is een primitieve vorm die voor het eerst in het Pliocen van het Dacisch Bekken (Roemenië) is aangetroffen (ouderdom tussen 3,5 en 3,0 Ma). De vondsten werden aanvankelijk (1915) toegeschreven aan '*E. meridionalis*', dus aan een mammoet, en vervolgens (1924) aan een nieuwe ondersoort van de bosolifant ('*E. antiquus rumanus*'). Latere interpretaties (1942, 1973, 1986, 1995) gaven weer de voorkeur aan *Mammuthus* (of aan *Archidiskodon*, dat in Rusland en soms ook elders gebruikelijk is. Naar westerse opvattingen komen beide namen op hetzelfde neer en heeft *Mammuthus* prioriteit). Zowel de morfologische eigenschappen van de overgeleverde stukken als hun ouderdom spreken de interpretaties van 1915 en 1924 echter tegen: vooral een complete M^3 uit Cernătești is met zijn slechts acht echte lamellen (dus zonder de talon aan de voorzijde en het kleine plaatje aan de achterzijde) de meest primitieve die Europa tot dusver heeft opgeleverd. Naar hetzelfde aantal lamellen in een M^3 kan men alleen zoeken onder (ouder) materiaal uit de Levant en van Afrikaanse bodem, zodat het spoor terug in die richting wijst. Binnen Europa zijn in het laatste Pliocen en het vroegste Pleistoceen wel M^3 s aangetroffen met negen tot tien lamellen. Deze zijn eveneens primitiever dan de M^3 s van *M. meridionalis*, die 11-15 lamellen hebben. Het gaat om onderkaaksexemplaren van Bossilkovtsi (Bulgarije) en uit de Red Crag (Suffolk, Engeland), alsmede om bovenkaaksexemplaren van Montopoli (Valdarno Inferiore, stroomafwaarts van Florence). Daarom is het voorstel gedaan deze met de Roemeense exemplaren voorlopig onder te brengen bij *M. rumanus*, die dan een evolutionair stadium vertegenwoordigt dat vóór dat van *M. meridionalis* ligt. Zoals boven al vermeld, moet hierbij worden aangetekend dat *M. gromovi* (ALEKSEEVA & GARUTT, 1965) uit het Faunacomplex van Khapry (bij de monding van de Don in Zuid-Rusland; ca. 2,6-2,2 Ma) volgens onder meer Lister & Van Essen (Deel II) op morfologische gronden tot *M. meridionalis* gerekend dient te worden.

De toeschrijving van de genoemde Roemeense molaren aan het geslacht *Mammuthus* is nadrukkelijk voorlopig. Over de molaren van Bossilkovtsi, de Red Crag en Montopoli bestaat in dit opzicht weliswaar geen voorbehoud, maar juist de Roemeense molaren vertonen ook details die een nadere vergelijking rechtvaardigen met andere vroege taxa, waarmee een zekere overlapping optreedt: *M. subplanifrons* (OSBORN, 1928), *M. africanavus* (ARAMBOURG, 1952) en *E. planifrons* FALCONER & CAUTLEY, 1845. Omdat een min of meer complete schedel niet tot de Roemeense vondsten behoort, is een definitieve toeschrijving nog niet mogelijk.

De typische vorm van *M. meridionalis* en latere voorkomens van *Mammuthus*

Evenals op verscheidene andere plaatsen binnen Europa zijn ook in de zuidelijke Noordzee en Nederland vondsten van beenderen en gebitsresten gedaan die aan *M. meridionalis* toegeschreven kunnen worden. Slechts enkele van deze vondsten gaan vergezeld van nauwkeurige gegevens over de laag waarin ze zich oorspronkelijk bevonden. Hetzelfde geldt met betrekking tot *M. trogontherii*. De kiezen in beide vondstgroepen zijn vrij zwaar tot zwaar gemineraliseerd.

Het materiaal uit de Noordzee is door trawlers opgevist, en hoewel de stratigrafie van de Noordzeebodem al uitgebreid door Engelse en Nederlandse geologen is onderzocht, is de directe relatie tussen aardlaag en vondst door het opvissen verlorengegaan. Hierdoor is het verwerven van exacte kennis over de samenstelling van flora en fauna op het oorspronkelijke vondstniveau ernstig bemoeilijkt. Reconstructies moeten daarom gebruikmaken van gegevens die op het vasteland uit analoge, maar beter analyseerbare vondstomstandigheden zijn afgeleid. Er bestaat dus wel een uitgewerkt verwachtingspatroon.

Iets dergelijks geldt voor het binnenland, waar zand- en grindbaggerwerken resten van fossiele zoogdieren opleveren, maar niet eerder dan nadat deze zijn opgezogen en aan boord van de zandzuiger of aan land zijn uitgezeefd. Soms zijn deze stukken bovendien door verspoeling op hun latere ligplaats terechtgekomen. Een uitzondering op deze regel wordt gevormd door de molaren uit het latere Vroeg Pleistoceen van Oosterhout en Dorst (Noord-Brabant; rond 1,0-0,95 Ma), die al geruime tijd geleden (resp. in 1842 en 1955) in droge kleiputten werden aangetroffen.

De geleidelijke opvulling van het dalingsgebied waartoe het zuidelijke Noordzeebekken en Nederland beide behoren heeft een dik, in delta's afgezet lagenpakket doen ontstaan dat het gehele Pleistoceen omvat, zij het met door erosie ontstane

hiaten. Desondanks is het aantal theoretische mogelijkheden om vondsten en afzettingen aan elkaar te relateren vrij groot gebleven. Voorlopig kunnen slechts enkele aan *M. meridionalis* toe te schrijven kiezen uit de Noordzee op grond van een kenmerkende conservering in verband worden gebracht met stratigrafisch te plaatsen stukken uit de aangrenzende Cromer Forest-bed Formation van de Engelse oostkust. Vanwege het verder grotendeels ontbreken van een precieze relatie tussen vondst en stratigrafische gegevens is voor alle stukken van de genoemde vindplaatsen getracht de bestaande kennis over de regionale geologie te koppelen aan een morfologische analyse van de vondsten. Een toewijzing van bepaalde stukken aan een bepaalde tijd of afzetting kan hierdoor op hoofdlijnen enigszins plausibel gemaakt worden. Omdat een correcte scheiding van de soorten onder deze omstandigheden wenselijk is, heeft de morfologische analyse hier een belangrijke rol te vervullen.

De in deze dissertatie gebundelde teksten maken voor vergelijkingsdoeleinden vooral gebruik van morfologische gegevens over *M. meridionalis* en *M. trogontherii*. Kiezen van de eerste zijn opgenomen in de collecties van het *Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università degli Studi di Firenze* en het *Muséum des Sciences Naturelles et de Préhistoire* te Chartres. Van de steppemammoet is veel materiaal aanwezig in de in Weimar gevestigde *Forschungsstelle für Quartärpaläontologie*, een afdeling van het *Forschungsinstitut Senckenberg* (Frankfurt am Main). Het in Florence aanwezige materiaal is afkomstig uit de Valdarno Superiore, het stroomopwaarts van die stad gelegen deel van het dal van de rivier de Arno en zijn omgeving. Het zijn deze resten die hebben geleid tot de opstelling van de soort *M. meridionalis* door Filippo Nesti in 1825. Het materiaal heeft een ouderdom van ca. 2,0-1,75 Ma en behoort tot de zgn. typische vorm van *M. meridionalis*. Het museum in Chartres herbergt kiezen uit het naburige Saint-Prest, die rond 1,0 Ma gedateerd zijn. In Weimar bevindt zich het overgrote deel van de uit het nabijgelegen Süssenborn afkomstige en ongeveer duizend stukken omvattende collectie van vooral gebitsresten van *M. trogontherii*.

Het in Deel III vergeleken onderzoeksmateriaal is afkomstig van de bodem van de zuidelijke Noordzee, de bodem van de Oosterschelde, Maasvlakte I en diverse vindplaatsen in Nederland, met name in de buurt van de rivieren Maas, Waal en Rijn/IJssel (Van Essen 2003: 454 fig. 1²). Doordat het aantal complete molaren van *M.*

meridionalis uit dit onderzoeksgebied nog vrij gering is, kan slechts worden gesteld dat ze de bevindingen op grond van ander Europees materiaal niet tegenspreken: het gemiddelde aantal lamellen in de M³s van *M. meridionalis* is gedurende het Vroeg Pleistoceen gestegen van ± 13 naar ± 14, waarbij het maximum kennelijk nooit hoger is geweest dan 15. Dit suggereert dat de variatiebreedte die geldt voor de typische vorm uit Italië (11-15 lamellen in M³) gedurende zeker een miljoen jaar vrijwel ongewijzigd is gebleven en er zich slechts een geringe verlegging van het accent heeft voorgedaan. Ten aanzien van vooral kleinere, niet stratigrafisch analyseerbare deelverzamelingen maakt deze omstandigheid het in feite onmogelijk om de gevonden P-waarden alsnog te verbinden aan een bepaald stratigrafisch niveau, en hiermee aan een bepaalde datering.

In Deel III is met betrekking tot de mammoet van Voigtstedt (Thüringen, Duitsland; ca. 0,7 Ma) - bekend geworden als *M. meridionalis voigtstedtensis* (DIETRICH, 1958) - nog rekening gehouden met de mogelijkheid dat *M. meridionalis* in deze zeer late vorm een maximum van 17 lamellen in de M³ zou kunnen hebben bereikt. Na publicatie is deze positie evenwel verlaten ten gunste van een gedetailleerd onderbouwde toeschrijving van de kiezen uit Voigtstedt aan *M. trogontherii* (Deel V).

De individuele kiesgrootte, zo blijkt uit het onderzochte materiaal, nam na het late Tiglien (dus na ca. 1,8 Ma) gemiddeld toe. De vele kiezen uit de Cromer Forest-bed Formation op de oostkust van Engeland wijzen eveneens in deze richting, en de opvallende grootte van de geassocieerde M¹s en M₁s uit Oosterhout, Noord-Brabant (ca. 1,0 Ma) onderstreept deze trend nog eens (Van Essen 2003: p. 481 fig. 11³). Niettemin komen in allerlei verzamelingen olifantenkiezen met enige regelmaat zeer kleine, zgn. diminutieve exemplaren voor. Het in Deel III ingenomen standpunt ten aanzien van deze stukken is dat ze met de eveneens vrij zeldzame extra grote exemplaren samen de uitersten aangeven van de normale grootteverdeling binnen een populatie. De hypothese dat diminutieve kiezen van de wolharige mammoet toebehoren aan een ondersoort - te weten *M. primigenius minor* (GROMOW, 1929) - wordt verworpen omdat zeer kleine exemplaren op één uitzondering na (Kirby, Engeland) altijd samen met grotere tot zeer grote exemplaren voorkomen, en dus te sporadisch om populaties te kunnen kenmerken. Bovendien zijn ze ook bekend van *M. meridionalis*, *M. trogontherii* en *Palaeoloxodon antiquus* (FALCONER & CAUTLEY,

² In dit volume: Deel III, p. 56.

³ In dit volume: Deel III, p. 80.

1847), de gedurende de midden- en laatpleistocene interglacialen voorkomende bosolifant.

Een ander aspect van individuele kiesgrootte is de lamelfrequentie per 10 cm¹ (LF). Gevonden waarden zijn beïnvloed door het aantal lamellen in combinatie met de grootte van de kies: in kleine kiezen is de waarde relatief hoog, en in grote relatief laag, waarbij een extra hoge of lage P-waarde dit effect enigszins kan versterken of tegengaan. De evolutionaire trend van *M. meridionalis* via *M. trogontherii* naar *M. primigenius* bestaat in een toename van de LF, veroorzaakt door een gemiddeld licht variabele kroonlengte en een duidelijke toename van het aantal lamellen. Fragmenten van grote kiezen die in plaats van een relatief lage LF worden gekenmerkt door een relatief hoge mogen dus geavanceerd genoemd worden, nog afgezien van de overige bewaard gebleven details.

Morfologisch onderzoek wijst er verder op dat de gebitselementen van de noordwesteuropese *M. meridionalis* in de loop van het Vroeg Pleistoceen weinig tot geen vormveranderingen doormaakten. Het binnen de context van evolutionaire veranderingen belangrijke hoogte-breedtequotiënt (HBQ/HI) blijft in het onderzoeksgebied binnen de variatiebreedte die het materiaal uit de Valdarno al liet zien. De oorspronkelijk aan *M. meridionalis* toegeschreven M³-fragmenten uit het Bavelien van Dorst (ca. 0,95 Ma) vallen op omdat hun HBQ-waarden de maxima van de typische vorm van *M. meridionalis* duidelijk te boven gaan. In dit opzicht - en vermoedelijk ook in hun P-waarde - zijn ze ongeveer gelijk aan de aan *M. trogontherii* toe te schrijven M³s in de schedel van Edersleben (Thüringen, Duitsland; c. 0,8 Ma). Aangezien er bij Dorst ook stukken geborgen zijn die niet van die van analoge exemplaren van *M. meridionalis* kunnen worden onderscheiden (M¹ en M₁), is in deel III nog niet de consequentie getrokken dat de hoogkronige stukken (M² en M³) taxonomisch geherinterpreteerd zouden moeten worden. Later is deze stap echter wel gezet (Deel V).

Uit een vergelijking van de HBQ-waarden van dP₄ t.e.m. M₃ van *M. meridionalis* en *M. primigenius* (Deel III, p. 475 fig. 9⁴) blijkt dat de M₁s van beide soorten hogere waarden opleveren dan de onderkaaskiezen die eraan voorafgaan en erop volgen. Vermoedelijk geldt dit ook voor de M₁ van *M. trogontherii*: kiezen van deze soort liggen morfologisch gezien namelijk tussen die van *M. meridionalis* en *M. primigenius* in. Deze positie is evenwel niet op te vatten als een punt halverwege de gehele afstand tussen beide, maar als zeer dicht bij die van *M. primigenius* liggend. Met de pseudo-

geavanceerdheid van M₁ moet rekening worden gehouden bij de interpretatie van vondsten.

Van de emaildikten in de aan *M. meridionalis* toe te schrijven vondsten uit het onderzoeksgebied kan worden vastgesteld dat ook deze waarden binnen de variatiebreedte van de typische vorm blijven. Dit resultaat werd duidelijk bevestigd door de kiezen van Saint-Prest (Frankrijk, ca. 1,0 Ma; Deel V). Een gemiddelde afname van de emaildikte binnen de soort laat zich dus niet aantonen, maar de hoogste waarden (tot ca. 5 mm) lijken wel te zijn voorbehouden aan enkele in het Tiglien te dateren stukken (ca. 1,9-1,8 Ma). Verder werden aanwijzingen gevonden voor een nogal zwakke positieve correlatie tussen de emaildikte en de kiesgrootte. Dat deze correlatie van weinig betekenis is, zou later bevestigd worden door het onderzoek voor Deel V. In het algemeen kan dus niet gesteld worden dat een kies dik email heeft omdat hij groot is. Tegelijkertijd kan erop worden gewezen dat de emaildikten in een aantal oudere kiezen uit de Valdarno en de Oosterschelde (ca. 2,0-1,9 Ma) al opmerkelijk gering zijn, zonder dat hier sprake is van kleine exemplaren. Een correlatie tussen emaildikte en biologisch geslacht kan evenmin onderbouwd worden (Deel V). Omdat de algehele variatiebreedte van de emaildikte in kiezen van *M. meridionalis* in grote lijnen onveranderd blijft, is ook dit kenmerk niet geschikt om er conclusies ten aanzien van bijv. hun geologische ouderdom of de leefomgeving van de dieren op te baseren. Wel is het mogelijk dat fluctuaties in klimaat en habitat tot enige regionale verschillen hebben geleid, maar deze effecten zijn dan vermoedelijk weer afgevlakt door uitwisseling van genen ('gene flow') tussen populaties.

Het algehele beeld dat uit de onderzochte populaties naar voren komt is dat het gebit van *M. meridionalis* in morfologisch opzicht relatief traag en in vrij geringe mate evolueerde. Dit gegeven, in combinatie met de beïnvloeding van metingen door individuele grootteverschillen, bemoeilijkt de interpretatie van vondsten die niet in stratigrafisch verband zijn aangetroffen. Dit geldt vooral ook dan, wanneer er slechts sprake is van stukken die onvoldoende zicht geven op de populatiegemiddelden van lamellenaantallen en HBQ-waarden. Als relatief hoge LF-waarden zijn af te lezen aan incomplete maar grote exemplaren, kan evenwel geconcludeerd worden dat het stuk een relatief hoog aantal lamellen heeft gehad. In morfologisch opzicht is het begrip 'geavanceerde *M. meridionalis*' niettemin vaag te noemen, en het gebruik ervan is tot dusver vooral gemotiveerd geweest door dateringen die langs andere dan morfologische weg zijn verkregen. Voorbeelden

⁴ In dit volume: Deel III, p. 77.

hiervan zijn de analyse van de begeleidende fauna en flora, of de bepaling van de normale dan wel omgekeerde polarisatie van het aardmagnetische veld ten tijde van de afzetting van de fossilhoudende lagen, waardoor het aantal mogelijkheden om de fossielen chronologisch te plaatsen terugloopt. Het is vooral Deel V waarin een morfologische begrenzing van de soort *M. meridionalis* wordt afgeleid uit de nu ter beschikking staande vondsten. Mede hierdoor verandert het beeld dat tot dusver bestond over de manier waarop de geleidelijk uitstervende *M. meridionalis* in Europa werd vervangen door *M. trogontherii*.

De overgang van *M. meridionalis* naar *M. trogontherii*

De twee mammoetsoorten die tijdens het late Vroeg Pleistoceen en het vroegste Midden Pleistoceen in Europa voorkwamen waren *M. meridionalis* en *M. trogontherii* (Delen III, IV en V). De eerste bevond zich hier al sinds het begin van het Pleistoceen (ca. 2,6 Ma), de tweede - al vóór 1,7 Ma uit *M. meridionalis* geëvolueerd in het uiterste oosten van Azië - arriveerde pas tegen 1,0 Ma als nieuwe soort in Europa. Dit in volledige tegenstelling tot de oorspronkelijke voorstelling van zaken, volgens welke *M. trogontherii* in Europa uit *M. meridionalis* geëvolueerd zou zijn, om zich daarna over geheel noordelijk Azië en zelfs Noord-Amerika te verspreiden.

Om de situatie die zich vanaf de aankomst van *M. trogontherii* in Europa ontwikkelde te kunnen duiden, heb ik de morfologische eigenschappen van het gebit van een late populatie van *M. meridionalis* en ook die van de Europese *M. trogontherii* als referentiekader gebruikt. Het aandeel van de eerste soort bestaat in M³s van Saint-Prest bij Chartres (ca. 1,0 Ma). De steppemammoet wordt vertegenwoordigd door M³s van Süssenborn bij Weimar (ca. 0,6 Ma). Doorgaans zijn beide groepen morfologisch goed te onderscheiden, zodat de toewijzing van materiaal uit de overgangstijd aan de ene of de andere soort in principe niet moeilijk is. In de 20^e eeuw zijn bepaalde, morfologisch gezien in het overgangsgebied tussen *M. meridionalis* en *M. trogontherii* vallende kiezen echter herhaaldelijk beoordeeld vanuit de onjuiste vooronderstelling dat de Europese *M. meridionalis* verder evolueerde. Dit was evenwel nauwelijks het geval, zodat de destijds opgestelde ondersoorten van *M. meridionalis* in feite berusten op materiaal dat (grotendeels) aan *M. trogontherii* moet worden toegeschreven. Waar het wel om *M. meridionalis* ging, is duidelijk dat het vermeende geavanceerde karakter van de kiezen eerder te maken had met hun relatief geringe afmetingen dan met evolutie. In

combinatie met de soortnaam *M. meridionalis* zijn de namen van deze ondersoorten dus onbruikbaar, zodat deze taxa moeten worden verworpen. Dit is van toepassing op:

- M. m. cromerensis* (DEPÉRET & MAYET, 1923),
- M. m. jockgrimensis* (DIETRICH, 1958),
- M. m. voigtstedtensis* (DIETRICH, 1958) en
- M. m. uromensis* (VÖRÖS, 1979).

Twee andere ondersoorten van *M. meridionalis* berusten weliswaar op materiaal dat aan deze soort is toe te schrijven, maar men kan zich afvragen of de gevonden morfologische verschillen met de typische vorm wel groot genoeg zijn om de opstelling van een ondersoort te rechtvaardigen. Ten aanzien van *M. m. vestinus* (AZZAROLI, 1972) waren in Italië al bedenkingen geopperd, en *M. m. depereti* (COPPENS & BEDEN, 1982) van Saint-Prest balanceert op de smalle rand tussen significant en niet-significant verschil. *M. m. tamanensis* (DUBROVO, 1964), van de noordoostelijke kust van de Zwarte Zee, is gebaseerd op vondsten die ten dele tot *M. trogontherii* gerekend moeten worden. Of het aan *M. meridionalis* toe te schrijven materiaal wezenlijk verschilt van dat van de typische vorm zal nog moeten worden vastgesteld.

M. meridionalis en *M. trogontherii* zijn af en toe op dezelfde vindplaats aangetroffen. Op grond van de gedane vondsten kon echter niet overtuigend worden aangetoond dat deze soorten gedurende exact dezelfde tijd en in dezelfde biotoop in Europa voorkwamen: ze zouden elkaar ook kunnen hebben afgewisseld. Hoewel zekerheid niet kon worden verkregen, bestond er aanvankelijk aanleiding tot het vermoeden dat de aanwezigheid van beide mammoetsoorten alternerend was omdat reeds lang bekend is dat ze aan verschillende biotopen waren aangepast. Er was echter nog geen rekening gehouden met het voorkomen van zgn. mozaïekvormen onder de overgeleverde molaren. Deze combineren vormeigenschappen van *M. meridionalis* en *M. trogontherii* in één en dezelfde kroon en zijn bekend van een aantal vindplaatsen in Europa. De in Deel V (Sectie 3.1) behandelde exemplaren zijn afkomstig van: Dorst (ca. 0,95 Ma), Stuttgart-Rosenstein (ca. 0,8 Ma), Edersleben en Voigtstedt (ca. 0,8-0,7 Ma), Rio Pradella (ca. 0,8 Ma) en Üröm (ca. 0,8-0,7 Ma). De geologische ouderdom van deze vondsten is vaak slechts een benadering omdat de overgeleverde vondstomstandigheden en eventuele andere faunaresten een nauwkeuriger bepaling niet toelieten, of achteraf niet meer toelaten omdat de vindplaats of het niveau niet exact bekend is of niet meer bestaat. In het verleden zijn de exemplaren van de genoemde vindplaatsen meestal toegeschreven aan *M. meridionalis*, maar soms ook

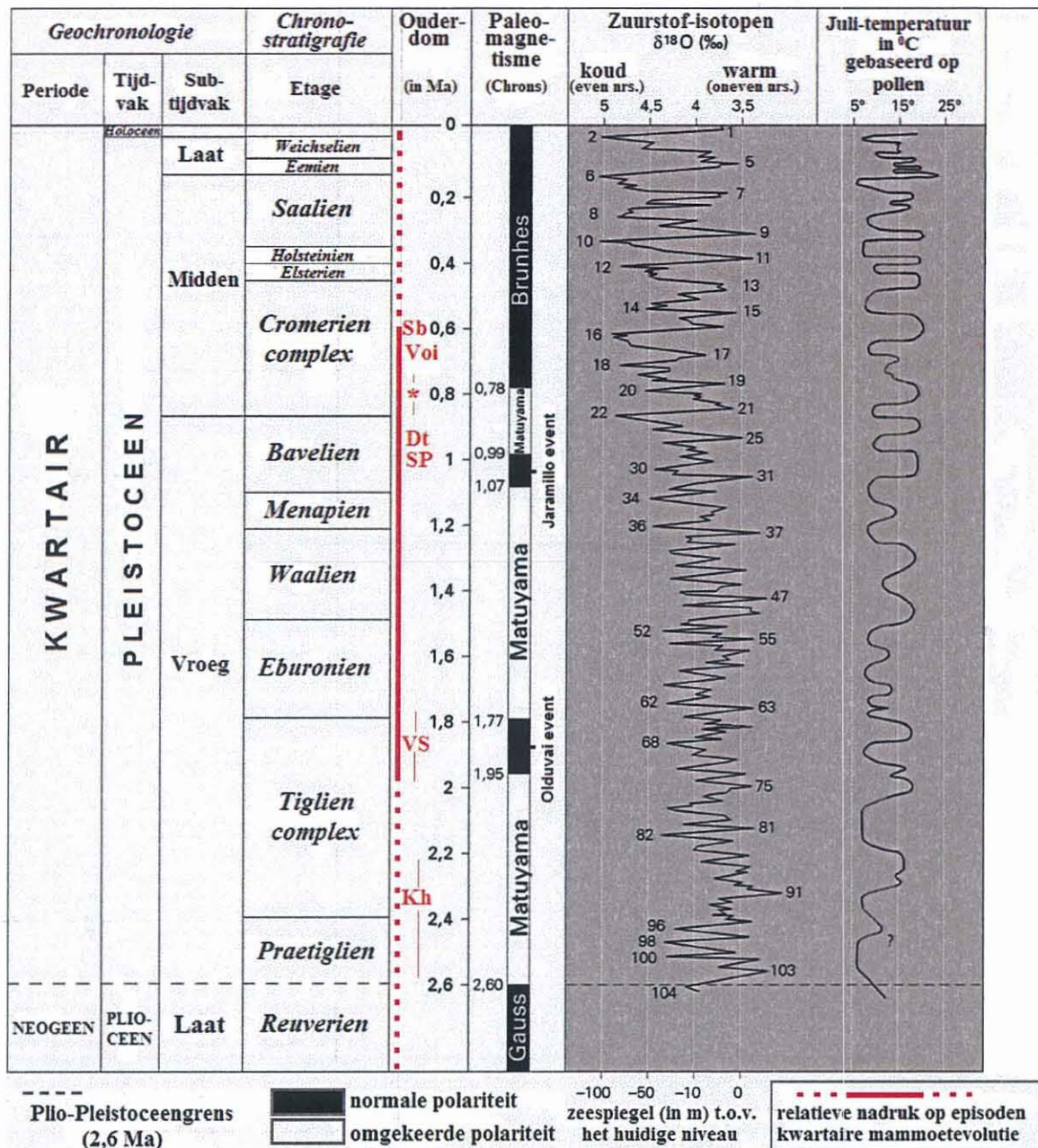
aan *M. trogontherii*, zoals die van Edersleben en Stuttgart-Rosenstein.

Mozaïekvormen zijn vermoedelijk het gevolg van kruisingen tussen beide genoemde soorten. Dit verschijnsel komt in de Delen IV en V aan de orde, en vooral in het laatste uitgebreid. De aanwezigheid van dergelijke molaren suggereert dat het samen voorkomen van beide soorten, hoe kort dit ook geweest moge zijn, in ieder geval gedurende één of meer episoden mogelijk is geweest. Indien de veronderstelde hybriden vruchtbaar waren, kan de eerste vermenging van beide soorten nog buiten Europa hebben plaatsgevonden, waarna de veroorzaakte morfologische afwijkingen geleidelijk weer door selectie verdwenen, terwijl *M. meridionalis* steeds zeldzamer voorkwam, zijn genen dus steeds minder doorgaf, en ten slotte uitstierf.

Combinaties van morfologische karakteristieken die afwijken van het verwachte evolutionaire patroon kwamen voor van ca. 1,0 tot 0,7 Ma en zijn op verscheidene plaatsen in Europa aangetroffen. Steeds gaat het om betrekkelijk weinig exemplaren, en niet om alle exemplaren van één vindplaats: naast de mozaïekvormen kunnen zowel *M. meridionalis* als *M. trogontherii* voorkomen. Een onverwachte combinatie van eigenschappen is bijvoorbeeld een hoog HBQ (geavanceerd) gekoppeld aan een gering aantal lamellen (primitief) en aanwijzingen voor een *meridionalis*-achtige schedel (primitief), of een hoog HBQ dat weliswaar samengaat met vrij veel lamellen, maar ook met een emaildikte die anders alleen bij *M. meridionalis* wordt gevonden.

De kiezen met duidelijk afwijkende combinaties van morfologische eigenschappen worden hier beschouwd als vertegenwoordigers van de steppemammoet, *M. trogontherii*. De belangrijkste reden hiervoor is dat de (grote) relatieve kroonhoogten van deze groepen elkaar in de meeste gevallen overlappen (HBQ-waarden in M^3 vanaf ca.170), zodat de mozaïekvormen als geavanceerd kunnen worden beschouwd, d.w.z. als aangepast aan koudere omstandigheden dan die waarmee de veel blad etende *M. meridionalis* met zijn laagkronige kiezen nog overweg kon (HBQ-waarden in M^3 maximaal tot ca. 155). Verder zou een nadrukkelijke afzondering als hybriden ze buiten de werking van de nomenclatuurregels plaatsen, en zou hierdoor het morfologische probleem ontstaan dat de grens tussen normale en hybride vormen zou moeten worden vastgelegd, terwijl deze door het verdwijnende genetische aandeel van *M. meridionalis* juist steeds vager werd. Het is echter wel aannemelijk dat de 'normale' morfologische variatiebreedten van de midden- tot laatpleistocene mammoeten althans ten dele teruggaan op de vermenging van het genetische materiaal van *M. meridionalis* en *M. trogontherii*.

Samenvattend: Het beeld van een gedurende het vroege Midden Pleistoceen tot *M. trogontherii*-achtige vormen verder evoluerende *M. meridionalis* is niet realistisch. Het moet worden vervangen door een model waarin een nauwelijks geavanceerde *M. meridionalis* uitsterft en Europa nalaat aan de immigrerende *M. trogontherii* en *P. antiquus*.



Schematisch overzicht van het Kwartair, dat grotendeels samenvalt met het 'IJstijdvak', het Pleistoceen (2,6-0,01 Ma). De etagenamen zijn deels nationaal, deels internationaal. Elders worden soms dezelfde, maar vaak ook andere gebruikt, vooral als niet vaststaat dat internationale correlatie maar op één manier mogelijk is. De correlatie van de diverse glacialen en interglacialen wordt moeilijker naarmate ze verder terugliggen in de tijd. Ongeveer de helft van de evolutie van het geslacht *Mammuthus* speelde zich af binnen het Kwartair. Het Euraziatische deel van deze evolutie belooft ca. 60% van de totale tijd en begon in het Pliocene, tussen 3,5 en 3,0 Ma. De klimaatschommelingen die zich gedurende het Kwartair voordeden zijn op verschillende manieren te reconstrueren (kolommen rechts). Bij de datering van vindplaatsen speelt de gereconstrueerde polariteit van het aardmagnetisch veld ten tijde van de afzetting van fossielhoudende sedimenten dikwijls een rol (middenkolom). De in deze dissertatie besproken episoden van de Euraziatische evolutie van *Mammuthus* - en de daarmee verbonden vindplaatsen - zijn in rood aangegeven in de tijdkolom: als doorgaande streep als ze in meer detail besproken worden, en als stippellijn als dit niet zo is. Afkortingen: Kh - Khapry faunacomplex; VS - Valdarno Superiore; SP - Saint-Prest; Dt - Dorst; Voi - Voigtstedt; Sb - Süssenborn. De asterisk (*) staat voor een aantal vindplaatsen dat met enige onzekerheid rond 0,8 Ma gedateerd kan worden: De Zanden van Goldshöfe, Stuttgart-Rosenstein, Edersleben, Rio Pradella, en Üröm (alle vooral behandeld in Deel V). De chronologische positie van Untermassfeld is mogelijk dezelfde als die van Saint-Prest en Oosterhout (ca. 1.0 Ma), maar kan ook rond 0,8 Ma liggen.

