

Achtergrondinformatie: De evolutie van de paardachtigen

Docenten gebruiken de evolutie van het paard vaak als schoolvoorbeeld van een evolutieproces. Doordat wetenschappers relatief veel goed bewaarde fossielen van paardachtigen hebben gevonden, is de afstamming van het paard vrij goed bekend. Bij gewervelde dieren bestaan de overblijfselen bijna alleen uit botten en gebitsonderdelen. Toch kan men hieruit conclusies trekken over de afstamming en evolutie van de groep, want juist in het gebit en skelet zijn belangrijke specialisaties te herkennen.

De paardachtigen (familie Equidae) behoren tot de orde Perissodactyla (onevenhoevigen). Andere onevenhoevigen zijn de tapirs en neushoorns. De eerste vroege paardachtige ontstond al in het Vroeg Eoceen, zo'n 55 miljoen jaar geleden.

De radiatie van zoogdieren

De eerste echte zoogdieren die we enigszins in detail kennen, waren de Morganucodontidae uit het Laat-Trias, ongeveer 210 miljoen jaar geleden. Onder de zoogdieren uit het Jura (± 190 miljoen jaar geleden) worden al enkele orden onderscheiden, gebaseerd op verschillen in de kiesmorfologie. De vroege zoogdieren waren kleine dieren, die wat hun grootte en aantal betreft in de schaduw stonden van de dinosaurïers. Pas na het verdwijnen van de dinosaurïers, zo'n 65 miljoen jaar geleden, werden de zoogdieren de belangrijkste gewervelde diergroep op het land.

Nadat de dinosaurïers waren uitgestorven, konden de zoogdieren de leeggevallen ruimte bezetten. Vanaf dat moment vond er een grote radiatie plaats binnen de zoogdieren. Er ontstonden verschillende nieuwe zoogdierordes, met elk hun eigen aanpassingen.

Condylarthra

Aan het begin van het Paleoceen (± 65 miljoen jaar geleden) is de differentiatie tussen de verschillende zoogdieren nog niet zo groot. De orde Condylarthra (oerhoefdieren) is karakteristiek voor de zoogdieren van het Paleoceen. Vergeleken met de recente zoogdieren zijn de kiezen en de poten van de Condylarthra relatief ongespecialiseerd. Uit de Condylarthra zijn vermoedelijk verschillende nieuwe zoogdierordes ontstaan, waaronder de zeezoogdieren, olifantachtigen, klipdassen, aardvarkens, walvisachtigen, evenhoevigen en ook de onevenhoevigen.

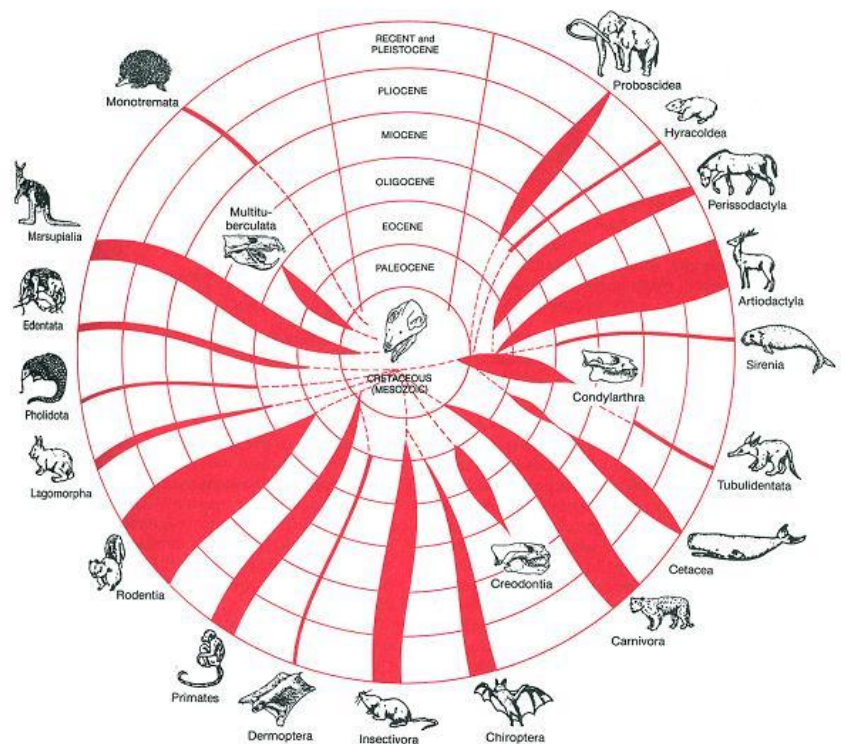


Fig. 1. Radiatiepatroon van zoogdierordes vanaf het Krijt (binnenste cirkel), inclusief drie uitgestorven groepen (Multituberculata, Creodonta, Condylarthra). De breedte van de lijnen geven ruwe schattingen aan van de hoeveelheid fossiele overblijfselen. Veel evolutionaire verwantschappen tussen de verschillende zoogdierordes zijn nog onzeker (gestippelde lijnen). (Uit: Evolution, Monroe W. Strickberger, 1996, blz. 431.)

Aan het gebit en aan de poten kan men zien welke soorten Condylarthra de voorlopers waren van de onevenhoevigen. Vooral de poten van beide groepen verschillen erg. Condylarthra hebben zowel aan de voor- als achterpoten vijf tenen, terwijl dit er bij de eerste onevenhoevigen respectievelijk vier en drie zijn. Bovendien hebben onevenhoevigen verlengde middenvoetsbeenderen en een totaal ander enkelgewricht dan de Condylarthra.

DE VROEGE PAARDACHTIGEN

Hyracotherium

Al bij de vroegste soorten onevenhoevigen uit het Eoceen (± 55 miljoen jaar geleden) vinden we verschillen in het gebit. Waarschijnlijk bestond er toen al een splitsing binnen de groep: een tak waaruit de paarden zich hebben ontwikkeld (*Hyracotherium*) en een tak waaruit de tapirs en neushoorns zijn ontstaan. Het knobbelpatroon van de kiezen van *Hyracotherium* (= *Eohippus*) vinden we alleen bij de Equidae. Men ziet *Hyracotherium* dan ook als de eerste echte paardachtige.



Fig. 2. Een reconstructie van *Hyracotherium*. *Hyracotherium* leefde ongeveer 55 miljoen jaar geleden en wordt gezien als eerste paardachtige.

Hyracotherium was ongeveer zo groot als een kleine hazewindhond. Hij leefde vermoedelijk in een bosachtige omgeving en at voornamelijk fruit en zachte bladeren. Met zijn kromme rug, korte nek, korte snuit, korte poten en een lange staart leek hij helemaal niet op een paard. *Hyracotherium* had aan zijn voorpoten vier tenen en aan zijn achterpoten drie. De overblijfselen van de eerste (en bij de achterpoot ook de tweede) teen zijn nog steeds zichtbaar. *Hyracotherium* had kleine hersenen. Zijn tanden waren laagkronig, met drie snijtanden, één hoektand, vier valse kiezen en drie ware kiezen in elke kaakhelft. Dit is de formule voor een primitief zoogdiergebit. Het kauwvlak van de kiezen ziet eruit als van een typische alleseter.

Orohippus en *Epihippus*

In het vroeg-midden Eoceen (± 50 miljoen jaar geleden) ontstond uit *Hyracotherium* een naaste verwant, *Orohippus*. In veel opzichten leek *Orohippus* op *Hyracotherium*, maar toch zijn er enkele verschillen. Hoewel *Orohippus* net als *Hyracotherium* voor vier en achter drie tenen had, zijn de overblijfselen van de eerste en tweede teen bij *Orohippus* niet meer zichtbaar. Een ander verschil met *Hyracotherium* is dat de achterste valse kiezen van *Orohippus* langzaam op ware kiezen begonnen te lijken. Ook waren de groeven in de kiezen duidelijker, wat er op zou kunnen wijzen dat *Orohippus* iets harder plantaardig materiaal at.

Uit *Orohippus* ontstond *Epihippus* (± 47 miljoen jaar geleden). Ook *Epihippus* leek nog erg op zijn twee voorgangers, maar de kiezen specialiseerden zich verder. De laatste twee valse kiezen leken nu op ware kiezen, waardoor *Epihippus* feitelijk in iedere kaakhelft vijf echte kiezen had. Het gebit was echter nog steeds laagkronig.



Mesohippus

Mesohippus leefde zo'n 37-32 miljoen jaar geleden, van het laat-Eoceen tot midden-Oligoceen. *Mesohippus* was een stukje groter dan *Epihippus*, en de nek, snuit en poten waren een stukje langer. *Mesohippus* had bovendien zowel aan de voor- als achterpoot drie tenen. De vierde teen van de voorpoot was gereduceerd maar nog wel zichtbaar. De laatste drie valse kiezen van *Mesohippus* leken op ware kiezen, waardoor hij vergeleken met *Epihippus* weer een extra ware kies had. De hersenen van *Mesohippus* waren duidelijk groter dan de eerdere paardachtigen.

Fig. 3. Reconstructie van *Mesohippus*. *Mesohippus* leefde $\pm 37-32$ miljoen jaar geleden.

Miohippus

Miohippus is vermoedelijk ontstaan uit *Mesohippus*, alhoewel beide genera waarschijnlijk gedurende zo'n vier miljoen jaar naast elkaar hebben geleefd. *Miohippus* was duidelijk groter dan *Mesohippus*, en had een iets langere schedel. Ook had *Miohippus* een iets ander enkelgewricht.

NIEUWE EVOLUTIONAIRE LIJNEN

In het vroeg-Mioceen (±24 miljoen jaar geleden) vond een grote radiatie in de evolutie van het paard plaats. Uit *Miohippus* ontstonden drie belangrijke evolutionaire aftakkingen. De eerste groep betrof de tak waar we o.a. *Anchitherium*, *Hypohippus* en *Megahippus* aantreffen. Dit waren drie-tenige loofeters. Net als *Miohippus* hadden ze laagkronige, relatief simpele kiezen. De tweede groep was klein en omvatte de dwergpaarden, met *Archeohippus*. Deze lijn stierf snel uit. Uit de derde evolutionaire zijtak ontwikkelden zich de grazende paardachtigen. Doordat het klimaat in Noord-Amerika droger werd, ontstonden er grote grasvlakten, terwijl de dichte bossen kleiner werden. Hierdoor ontstonden paardachtigen die beter aanpasten waren aan de veranderde leefomgeving. Ze kregen langere poten en stevigere tanden, waardoor ze beter grassen konden eten.

PAARDACHTIGEN VAN DE GRASVLAKTEN

Doordat de laatste groep van de paardachtigen uit het Mioceen zich specialiseerde in het eten van grassen, vonden er een aantal veranderingen plaats. Allereerst werden de tanden geschikter om taaie grassen te eten. Kleine groeven in de tanden werden groter en vormden een aantal richels om goed te kunnen malen. Verder werden de tandkronen langzaam hoger, zodat de tanden konden blijven groeien als de bovenkant was afgesleten. Tenslotte werden de tandkronen harder doordat zich een cementlaag op de tanden vormde.

Tegelijkertijd werden de paarden gespecialiseerde renners. Het lichaam werd groter en de benen en het gezicht langer. De botten van de poten vergroeiën en de paarden gingen meer op hun tenen lopen. Deze aanpassingen ontstonden in een relatief korte periode, maar dit is wel één van de belangrijkste periodes in de evolutie van het paard.

Parahippus

Parahippus kwam voor in het Mioceen, ongeveer 23 miljoen jaar geleden. Hij was iets groter dan *Miohippus*, maar had nog steeds drie tenen. De tandgroeven waren iets duidelijker en de tandkronen van *Parahippus* waren iets hoger.



ontstond zo'n 17 miljoen jaar geleden.

Merychippus

Merychippus ontstond ±17 miljoen jaar geleden en was de grootste paardachtige tot nu toe. De hersenen waren duidelijk groter, en bovendien had *Merychippus* een echt paardachtig hoofd. De tanden van *Merychippus* waren hoogkronig, met een dikke laag cement. Hoewel *Merychippus* nog steeds drietenig was, had hij wel een duidelijke springvoet. Al de veranderingen wijzen erop dat *Merychippus* gespecialiseerd was om over harde grond snel te rennen.

Fig. 4. Reconstructie van *Merychippus*. *Merychippus*

EEN TWEEDE RADIATIE

Merychippus stond aan de voet van een nieuwe radiatie: zo'n 19 nieuwe paardensoorten ontstonden uit *Merychippus*, die onder te brengen zijn in drie grote groepen.

De eerste groep bestond uit drietenige grazers, bekend als de 'Hipparions'. Ze waren zeer succesvol en splitsten in 4 genera en minstens 16 soorten. De tweede groep was een stuk kleiner en bevatte de genera *Protohippus* en *Calippus*, samen ook wel 'protohippines' genoemd. De derde groep was de groep 'echte paardachtigen', waarbij de zijtenen soms een stuk kleiner werden. Uiteindelijk stonden hieruit de ééntenige paarden.

Ongeveer 10 miljoen jaar geleden was de diversiteit aan paardachtigen het grootst. Zowel in Eurazië als Amerika kwamen verschillende soorten paardachtigen voor, van klein tot groot en van bosdieren tot vlaktegrazers. Van zowel hipparions, protohippines als 'echte paardachtigen' liepen vertegenwoordigers rond.

ÉÉNTENIGE PAARDEN

Volgen we de lijn van de 'echte paardachtigen', dan zien we dat er twee groepen paarden ontstaan die onafhankelijk van elkaar hun buitenste tenen kwijtraken. Dit gebeurde nadat aan de zijkant van de voet banden ontstonden die de centrale teen stabiliseerden tijdens het rennen. Tot de ééntenige paardachtigen behoorden *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus* en *Equus*.

Pliohippus

Pliohippus ontstond in het midden-Mioceen (±15 miljoen jaar geleden) als een drietenig paard. Recentere vormen van *Pliohippus* hadden de buitenste tenen echter verloren. Tot voor kort dacht men dat *Pliohippus* de directe voorouder was van *Equus*, omdat *Pliohippus* erg op *Equus* lijkt. Een opvallend verschil tussen beide soorten is de tandvorm. Terwijl de tanden van *Pliohippus* sterk gekromd zijn, zijn die van *Equus* juist heel recht. Hoewel *Pliohippus* duidelijk verwant is met *Equus*, is het waarschijnlijk niet de voorouder.

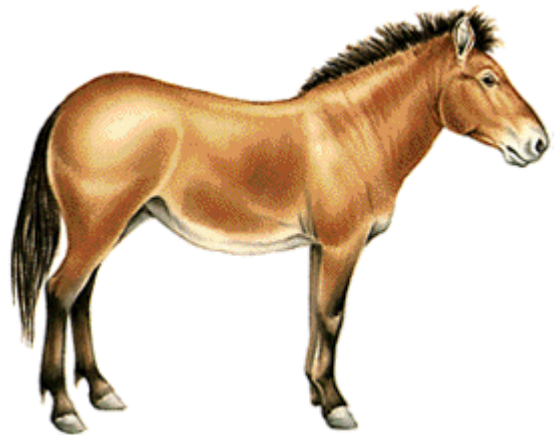


Fig. 5. Reconstructie van *Pliohippus*. *Pliohippus* ontstond ongeveer 15 miljoen jaar geleden als drietenig paard. Modernere vormen van *Pliohippus* hadden hun buitenste tenen verloren.

Dinohippus

Dinohippus ontstond ongeveer 12 miljoen jaar geleden. De precieze voorouder van *Dinohippus* is nog onbekend. De tanden van *Dinohippus* zijn iets rechter dan die van *Merychippus* en lijken erg op die van *Equus*. *Dinohippus* was het meest veelvoorkomende paard in Noord-Amerika tijdens het laat-Pliocene. Het was zeer waarschijnlijk de voorouder van *Equus*.

Equus

Uiteindelijk belanden we bij het genus *Equus*, waartoe ook de moderne paarden behoren. De eerste *Equus* soorten waren ongeveer zo groot als een pony, met hersenen die iets groter waren dan die van *Dinohippus*. Net als *Dinohippus* is *Equus* ééntenig, met aan de zijkanten van de voet banden die ervoor zorgen dat de hoef stevig zit. *Equus* heeft lange en rechte tanden.

Equus ontstond in Noord-Amerika, zo'n 4 miljoen jaar geleden. Tijdens de eerste grote IJstijden van het laat-Pliocene (±2,6 miljoen jaar geleden), verspreidden sommige *Equus* soorten zich naar Eurazië. Daarvan kwamen een aantal in Afrika terecht, die uiteindelijk evolueerden in de moderne zebra's. Andere *Equus*-soorten verspreidden zich naar Azië, Midden-Oosten en Noord-Afrika. Hieruit ontstonden de ezels. Tenslotte ontstonden uit weer andere *Equus*-soorten het echte paard, *E. caballus*.



Fig. 6. Drie voorbeelden van recente *Equus*-soorten. V.l.n.r.: *Equus burchelli*, *Equus caballus* en *Equus asinus*.

Referenties:

- Hunt, K. "Horse Evolution". *The Talk. Origins Archive –Exploring the Creation/Evolution Controversy*, www.talkorigins.org/faqs/horses/horse_evol.html, 1995.
- "Horse evolution over 55 million years". <http://chem.tufts.edu/science/evolution/HorseEvolution.htm>.
- "Condylarths: Archaic hoofed mammals". *Paleocene mammals of the world*, www.paleocene-mammals.de/condylarths.htm.
- "La evolución del caballo". www.webecuestre.com.ar/elcaballo/evolucion.htm
- Monroe W. Strickberger. "The arguments and the evidence". *Chapter 3 from Evolution*, p. 51.
- Monroe W. Strickberger. "Evolution of mammals". *Chapter 18 from Evolution*, p. 431.
- Sondaar, P.Y. "De evolutiegeschiedenis van het paard".

Aanvullende literatuur:

- The rise of the mammals. M. Benton (1991).
- Gould, S.J. *Verslag van het leven: de evolutie als aangrijpend drama van selectie, overleven en uitsterven* (1993).