Grondboor en Hamer	1	1983	pag. 17 – 31	10 fig.	Oldenzaal, februari 1983

De evolutie van de olifantachtigen

door L.E.M. de Boer en P.Y. Sondaar

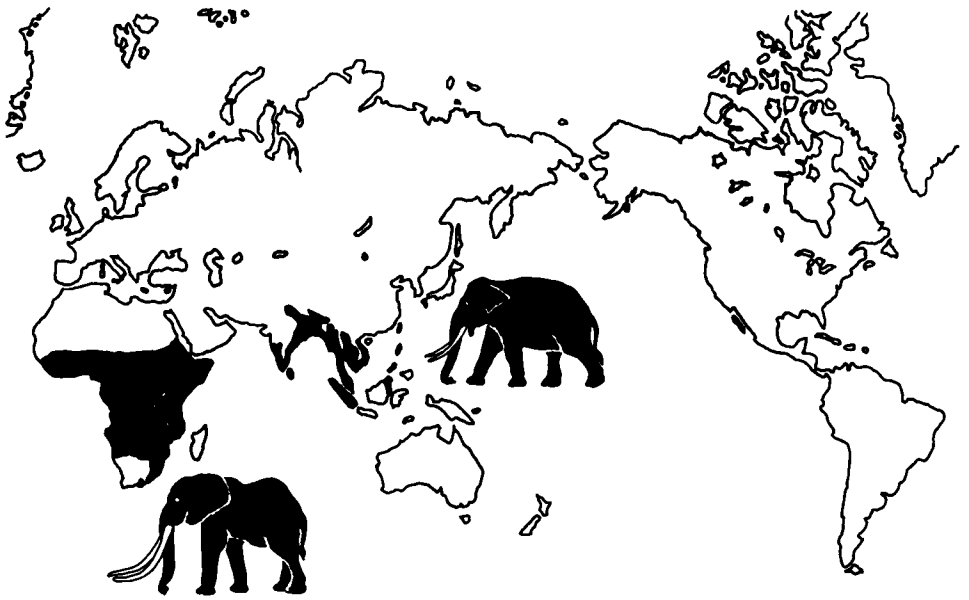
I. INLEIDING

Sinds de oudheid hebben olifanten door hun enorme afmetingen altijd een grote indruk op de mens gemaakt. Nog imposanter moet de aanblik van de langharige mammoet zijn geweest, een dier dat gedurende de laatste ijstijden grote delen van de wereld bevolkte, en waarop door de toenmalige mens uitgebreid jacht werd gemaakt zoals blijkt uit talloze grot- en rotsschilderijen uit die tijd. Het is dan ook niet verwonderlijk dat we tegenwoordig alles wat erg groot is graag voorzien van het prefix 'mammoet'. Zo kennen we mammoettankers, mammoetbomen en mammoetpompen. En ook het Nederlandse onderwijs heeft, vanwege de grootscheepse reorganisatie daarin, jarenlang in de ban geleefd van de mammoetwet. Qua afmetingen mag Nederland zeker geen mammoetland genoemd worden, Integendeel. Het is echter wel een van de landen waar de meeste fossiele overblijfselen van de mammoet uit de ijstijden worden gevonden; vrijwel dagelijks worden kiezen, beenderen en schedelfragmenten door zandzuigers langs onze grote rivieren of door vissers in onze kustwateren naar boven gehaald. De zolders en kelders van een aantal musea staan dan ook bol van deze mammoetresten en de laatste tijd worden zelfs in toenemende mate mammoetkiezen in winkels te koop aangeboden.

II. DE HUIDIGE OLIFANTEN EN HUN BIJZONDERE AANPASSINGEN

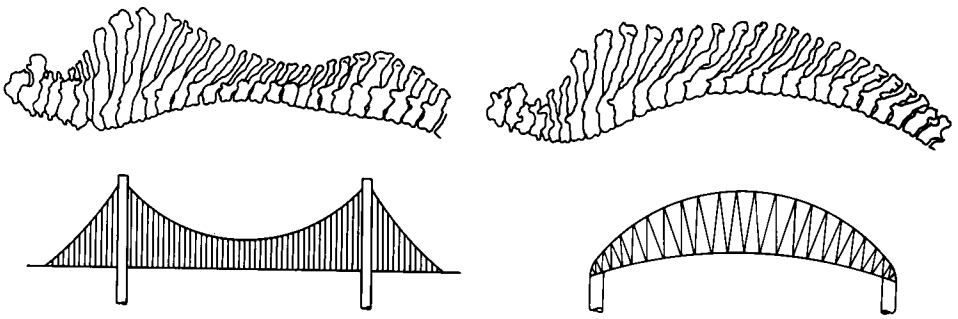
De olifanten zijn de grootste tegenwoordig levende landdieren. Zij kunnen een schouderhoogte van bijna drie-en-een-halve meter en een gewicht van zesduizend kilo bereiken. Hierin werden ze als landdieren slechts overtroffen door de reuzendinosauriërs uit het Mesozoïcum. Naast de enorme afmetingen zijn de slagtanten en de slurf de meest karakteristieke eigenschappen van de olifanten. De slurf bestaat in feite uit de bovenlip en de neus die geheel met elkaar vergroeid zijn en zeer sterk zijn verlengd. De slagtanden zijn zeer lang geworden snijtanden, die tijdens het hele leven doorgroeien. Naast deze slagtanden (één in iedere bovenkaakshelft) hebben de huidige olifanten geen andere snijtanden en hoektanden meer.

Tegenwoordig komen de olifanten alleen nog voor in beperkte gebieden van tropisch Afrika en Azië, waar ze in kudden rondtrekken door halfopen bosgebieden. Het zijn typische planteneters die vooral leven van bladeren en takken, die ze met behulp van hun slurf van de bomen trekken. De Afrikaanse olifant *(Loxodonta africana)* en de Indische olifant *(Elephas maximus)* verschillen zo duidelijk van elkaar, dat ze tot twee verschillende geslachten worden gerekend. Uiterlijk herkent men de eerste aan zijn grote oren, aan de holle rug en aan het voorkomen van grote slagtanden bij zowel de vrouwelijke als de mannelijke dieren ('koeien' en 'stieren'), terwijl bij de Indische olifant de oren klein zijn, de rug bol is en alleen de stieren grote slagtanden hebben (fig. 1). De uitzonderlijke grootte en de leefwijze van de olifant vereisen een aantal bijzondere aanpassingen in de bouw van dit dier, waarvan er enkele duidelijk aan het

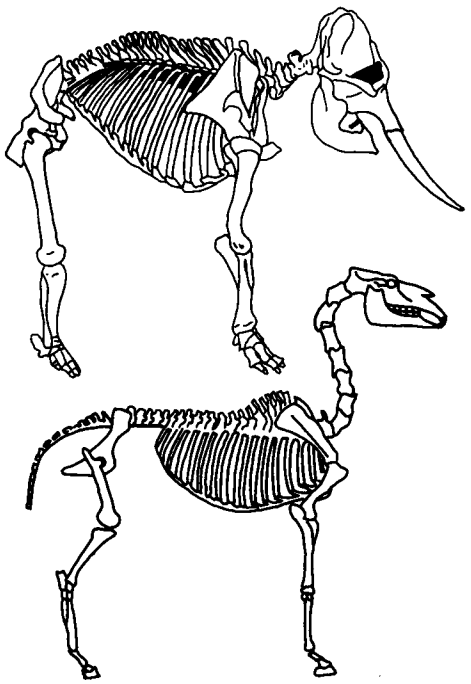


Figuur 1. De huidige verspreiding van de Afrikaanse en de Indische olifant.

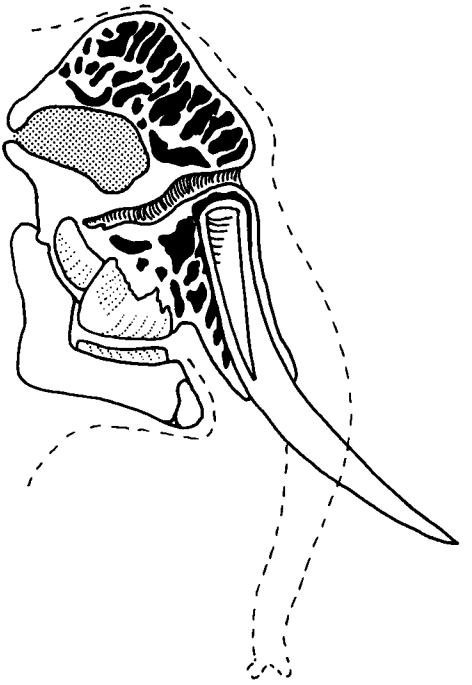
skelet en de afzonderlijke botten daarvan te zien zijn. In de eerste plaats is een olifant zó zwaar dat er speciale aanpassingen nodig zijn om het dier overeind te kunnen houden. Het hele gewicht van de buik en de borst is in feite opgehangen aan de wervelkolom, die daarom zeer stevig gebouwd moet zijn. De wervelkolom heeft eigenlijk dezelfde funktie als een brug, en moet daarom ongeveer aan dezelfde mechanische eisen voldoen. De voor- en achterpoten zijn dan te vergelijken met de pijlers van de brug, de wervelkolom met de brugboog, die de afstand tussen de pijlers overspant. Als we het zó bekijken zien we een duidelijk verschil tussen de Afrikaanse en de Indische olifant. Bij de Indische olifant, die een bolle rug heeft, is de wervelkolom gekonstrueerd als een enkelvoudige boogbrug (fig. 2); de ruglijn van de Afrikaanse olifant vertoont duidelijke bochels boven de schouders en boven de achterpoten met een hol gedeelte daartussenin, een konstruktie die doet denken aan die van een hangbrug. Net als de mens dat doet in de bruggenbouw hebben deze beide olifanten hetzelfde mechanische probleem op twee verschillende manieren opgelost. De pijlers



Figuur 2. De wervelkolom van de Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*, links) vergeleken met een hangbrug en die van de Indische olifant (*Elephas indicus*, rechts) vergeleken met een boogbrug.



Figuur 3. Het skelet van een Indische olifant vergeleken met dat van een paard. De bijna kaarsrechte pilaarpoten van de olifanten vallen duidelijk op.



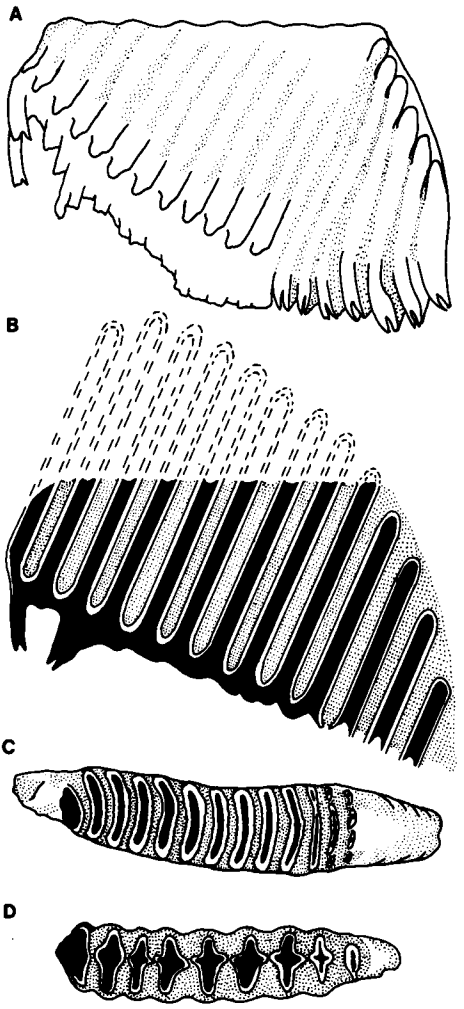
Figuur 4. Doorsnede door de schedel van een olifant. De luchtcellen in het schedeldak zijn zwart weergegeven, de hersenholte is gestippeld.

die deze brug ondersteunen moeten uiteraard ook speciaal gebouwd zijn op het torsen van een groot gewicht. Bij alle kleinere dieren zien we de slanke, gebogen poten (de verschillende botten van de poot staan niet kaarsrecht op elkaar, maar maken duidelijke hoeken onderling). Bij de olifanten daarentegen zijn de poten dik en stevig, en bovendien vrijwel recht. we spreken daarom ook wel van 'pilaarpoten' (zie fig. 3). Zou dit niet zo zijn, dan zou het dier door zijn eigen grote gewicht door zijn poten zakken. Door deze bouw van de poten zijn de gewrichtsvlakken van de afzonderlijke botten anders dan die van andere zoogdieren, waardoor olifantsbotten altijd duidelijk herkenbaar zijn.

Ondanks het feit dat de olifanten net als de hoefdieren (een groep waar ze zoals we later zullen zien ook aan verwant zijn) niet met hun hele voet op de grond lopen, doch in feite op de punten van de tenen staan, hebben zij geen echte hoeven. In plaats daarvan hebben zij platte nagels en is de hele voet voorzien van zeer dikke eeltachtige voetkussens. Hierdoor zijn de voeten erg veerkrachtig, zodat de schokken die bij het lopen door het enorme gewicht veroorzaakt worden goed kunnen worden opgevangen. Ook in tegenstelling tot de meeste hoefdieren (zoals paarden en herkauwers) is het aantal tenen aan iedere voet niet sterk gereduceerd: de voeten van de achterpoten hebben elk vier tenen, die van de voorpoten elk vijf (de oorspronkelijke situatie bij alle zoogdieren).

Behalve een groot lichaamsgewicht heeft de olifant ook een geweldig grote en zware kop, die bovendien nog extra verzwaard wordt door de vaak enorme slagtanden. Dit brengt met zich mee dat een olifant maar een korte nek kan hebben. Met een langere nek, zoals we die bij de meeste middelgrote zoogdieren vinden (zie fig. 4), zou de kop

nooit omhoog gehouden kunnen worden, alweer een mechanisch probleem. Door zijn korte nek kan een olifant echter nooit de grond bereiken om te drinken en is hij ook niet in staat om met de bek bladeren en takken van hogere bomen los te trekken; de slurf moet hier dan ook uitkomst bieden. Toch hebben alle zoogdieren, dus ook de olifanten, zeven halswervels, ongeacht de lengte van de nek. De afzonderlijke halswervels van de olifant zijn dan ook erg kort, en onmiddellijk te onderscheiden van die van een dier met een langere nek (zie ook fig. 2).
Ondanks de korte nek zijn er toch geweldige spieren nodig om de zware kop overeind te kunnen houden. Deze spieren lopen vanaf de rugwervels via de halswervels naar de achterkant van de schedel. Om voldoende aanhechtingsoppervlak te krijgen voor deze spiermassa's is de achterkant van de schedel duidelijk vergroot, waardoor de olifant een zeer hoog achterhoofd heeft. Wanneer deze extra vergroting van de achterkant van de schedel uit massief bot zou bestaan, zou dit de kop echter nog veel zwaarder maken, wat op zijn beurt nog meer spieren en dus ook een nóg groter aanhechtingsoppervlak nodig zou maken. Daarom bestaat deze uitbouw op de schedel niet uit massief, maar uit poreus bot, waarin zich veel open, met lucht gevulde ruimten bevinden (luchtcellen). Een dergelijke botstruktuur zorgt voor voldoende stevigheid en voor een beperking van het gewicht. Hoewel olifanten intelligente dieren zijn, is hun hersenholte lang niet zo groot als men op het eerste gezicht bij het aanzien van de schedel of de kop zou denken, daar de bovenkant van de schedel voor het grootste deel uit dit poreuze bot bestaat (fig. 4).
Een zeer karakteristieke en unieke aanpassing vinden we ook in het kauwmechanisme van de olifant. Omdat olifanten zulke enorm grote dieren zijn hebben ze geweldige hoeveelheden voedsel nodig. Per dag eet een volwassen dier meer dan 100 kilo plantaardig materiaal (bladeren en grassen). Plantaardig voedsel moet, in tegenstelling tot dierlijk voedsel dat in grote brokken kan worden doorgeslikt, erg fijn gemalen worden. Bovendien is plantaardig voedsel veel harder dan dierlijk voedsel, en het fijnmalen van grote hoeveelheden plantaardig materiaal veroorzaakt dan ook een snelle afslijting van de kiezen. Om deze snelle slijtage op te kunnen vangen hebben olifanten twee speciale aanpassingen in hun kiezen. In de eerste plaats zijn de kronen van de kiezen bijzonder hoog (hypsodont), tot wel 20 centimeter toe! In de tweede plaats vertonen de kiezen een groot aantal dwarse richels van glazuur (lamellen), waardoor de weerstand bij het over elkaar schuiven van de kiezen wordt vergroot en ze dus meer geschikt zijn om te malen. Zoals figuur 5 laat zien kan men zich de lamellen van een olifantskies ontstaan denken uit knobbels van gewone knobbelkiezen, zoals ook de mens die heeft. Bij veel van de kleinere planteneters zoals tapirs, kangoeroes en sommige apen, zijn de oorspronkelijke vier knobbels op elke kies elk twee aan twee met elkaar vergroeid, waardoor twee dwarse richels zijn ontstaan. (Net als bij de knobbels van knobbelkiezen bestaat het inwendige van deze richels uit tandbeen, en zijn de richels geheel bedekt door een laagje glazuur). Bij de olifantskies is in feite hetzelfde gebeurd, alleen zijn hier de richels erg hoog en smal geworden, waardoor als het ware hoge, platte platen van tandbeen bedekt met een laag glazuur ontstaan zijn, de lamellen. Bovendien is het aantal richels sterk toegenomen: per kies kunnen wel tot 25 achter elkaar liggende lamellen aanwezig zijn. In tegenstelling tot de situatie bij tapirs, kangoeroes e.d., waar de dwarse richels vrij van elkaar op de kieskroon staan, zijn de ruimten tussen de lamellen bij de olifantskies opgevuld met tandcement, het materiaal dat bij dieren met laagkronige kiezen alleen wordt afgezet op de wortels van de kiezen en daar bijdraagt tot de verankering van de kies in de kaak. Hierdoor vertoont de olifantskies geen hoge, vrijstaande richels, maar komt hij voor als een kompakt geheel (fig. 5a). De aanwezigheid en de bouw van de lamellen wordt pas duidelijk in een dwarsdoorsnede (fig. 5b) en op het kauwvlak, nadat de kies door het kauwen gedeeltelijk is afgesleten (fig. 5c). Begint de kies net af te slijten, dan verdwijnen eerst de toppen

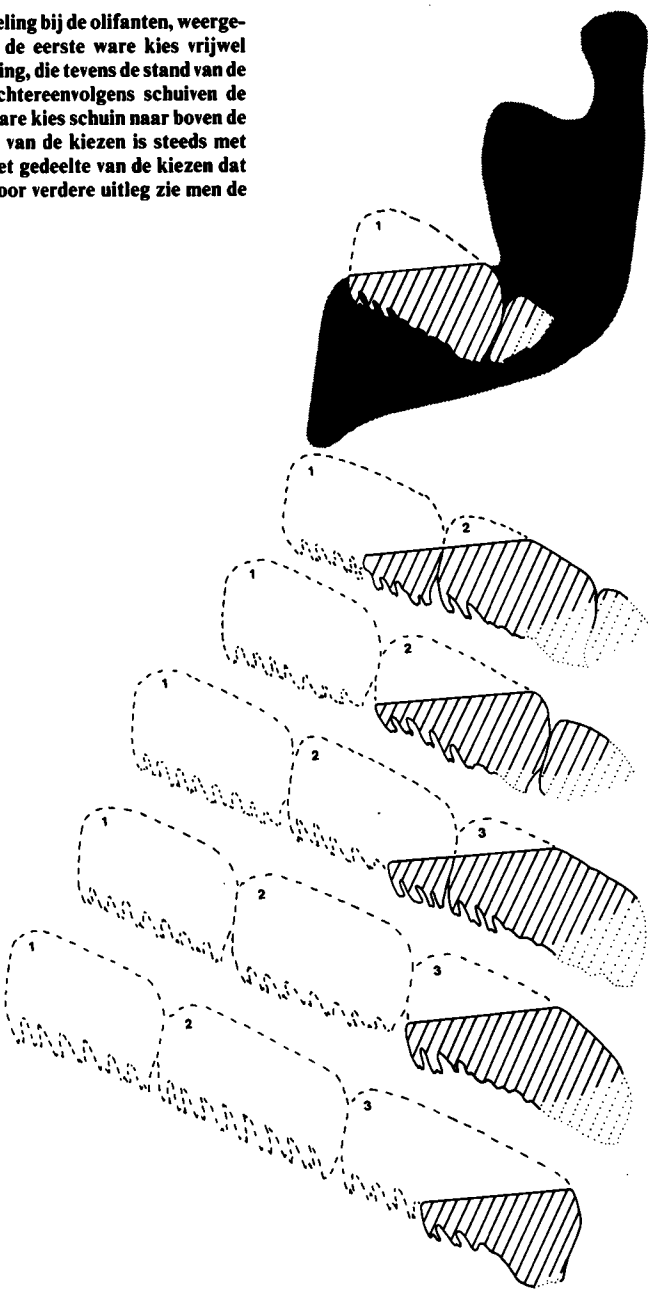


Figuur 5. Olifantskiezen: A, Bovenkaakskies van een Indische olifant (van opzij gezien); B, een dwarsdoorsnede door deze kies (wit is glazuur, zwart is tandbeen, gestippeld is cement; het reeds afgesleten gedeelte van de kies is met onderbroken lijnen weergegeven; duidelijk is, dat terwijl de voorste lamellen van de kies reeds grotendeels zijn afgesleten, de achterste lamellen nog 'in de maak zijn'; verder zien we dat het voorste deel van de kies duidelijke wortels heeft, die in het achterste deel nog ontbreken); C, dezelfde kies gezien op het kauwvlak; D, een kies van een Afrikaanse olifant gezien op het kauwvlak.

van de lamellen en wordt het binnenin de lamellen gelegen tandbeen zichtbaar. Het kauwvlak vertoont daardoor van voor naar achter een afwisseling van laagjes glazuur, tandbeen en cement. Aangezien de glazuurlaagjes hiervan verreweg het hardste zijn steken zij iets (1 à 2mm) boven het kauwoppervlak uit (ze slijten iets minder snel dan de tandbeen en cement laagjes), zodat het kauwvlak het aanzien krijgt van een echte molensteen. In de dwarsdoorsneden van de lamellen, die we in feite na het aanslijten op het kauwvlak van de kies te zien krijgen, vinden we weer een belangrijk verschil tussen de beide hedendaagse olifantesoorten: de Indische olifant heeft per kies een groot aantal smalle lamellen, wat resulteert in een kauwvlak met een groot aantal vrijwel evenwijdig lopende glazuurlaagjes; de Afrikaanse olifant heeft per kies minder lamellen die in het midden bovendien een uitstulping hebben wat resulteert in een kauwvlak met min of meer ruitvormige lameldoorsneden (fig. 5c en 5d). De vergaande aanpassingen van de kiezen van de olifant aan het vermalen van enorme hoeveelheden plantaardig voedsel hebben ook gevolgen gehad voor de tandwisseling bij deze dieren. In het algemeen verschijnt bij zoogdieren voor de geboorte of kort daarna eerst het melkgebit, dat in een later stadium van de jeugd vervangen wordt door het permanente gebit.

Het melkgebit bestaat uit melksnijtanden, melkhoektanden en melkkiezen. Voor de melksnijtanden en -hoektanden komen de definitieve snij- en hoektanden in de plaats; de melkkiezen worden vervangen door een gelijk aantal (maximaal vier per kaakhelft) zogenaamde 'valse' kiezen (premolaren). Achter de 'valse' kiezen verschijnen dan de 'ware' kiezen (molaren); bij de 'echte' (placentale) zoogdieren maximaal drie per kaakhelft, bij de buideldieren vier.
Tegen de tijd dat het individu volwassen wordt is het hele permanente gebit aanwezig, en hiermee moet het zijn hele verdere leven doen. Bij de olifanten gaat dit alles echter heel anders. Door de geweldige groottetoename van de kiezen (één kies kan wel 20 cm hoog, 10 cm breed en 30 cm lang zijn) kunnen niet alle kiezen tegelijkertijd in de kaak staan zoals dat bij andere zoogdieren wel het geval is. Naast deze gespecialiseerde kiezen heeft de olifant alleen maar zijn twee slagtanden (in feite ontstaan uit oorspronkelijke snijtanden) en geen andere snij- of hoektanden. Wanneer een olifant geboren wordt heeft hij twee kleine melkslagtandjes, die nooit meer dan 5 cm lang worden. Deze vallen na één jaar al uit en worden dan vervangen door de permanente slagtanden die tijdens het hele leven doorgroeien en vooral bij de stieren enorm lang kunnen worden (de slagtanden zitten voor ongeveer eenderde van hun lengte in de kaak verankerd, zodat ze in werkelijkheid nóg langer zijn dan ze uitwendig lijken). De melkslagtandjes zijn in feite de enige melktanden van de olifant; bij de kiezen kunnen we niet van echte melkkiezen spreken. In totaal krijgt een olifant gedurende zijn leven zes kiezen in elke kaakhelft. De laatste drie daarvan noemen we in analogie met de andere zoogdieren molaren, de eerste drie worden soms melkkiezen, soms premolaren genoemd; wat het in werkelijkheid zijn valt niet uit te maken.
Van deze zes kiezen zijn er echter nooit meer dan twee tegelijkertijd funktioneel voor het kauwen. Bij de geboorte zijn er in elke kaakhelft twee kleine kiesjes aanwezig. De eerste (voorste) is slechts 4 cm lang en heeft 4 dwarsrichels, de tweede meet 6 cm en heeft 6 richels. Als het dier drie jaar oud is, is de eerste kies door het kauwen al volledig versleten. Intussen is er echter achter de tweede kies de derde verschenen. Deze kies is weer iets groter en telt weer meer richels (8). De tweede kies is op $\pm$ 6-jarige leeftijd versleten en omstreeks dezelfde tijd breekt de vierde kies door, die $\pm$ 12 richels telt. Op $\pm$ 13-jarige leeftijd is de derde kies op, en verschijnt de vijfde (met $\pm$ 16 richels). De vierde kies gaat mee tot het dier zo'n 25 jaar oud is en dan begint achter de vijfde kies de zesde en laatste kies door te komen. De vijfde kies blijft dan nog funktioneren tot op een leeftijd van ruim 40 jaar, maar daarna (tot op een leeftijd van 65 jaar of ouder) is alleen de laatste en grootste kies, die meestal $\pm$ 24 richels telt, nog in bedrijf. Is ook deze tot op de draad versleten en de olifant op hoge ouderdom gekomen, dan kan hij zijn voedsel niet meer afdoende kauwen en is hij gedoemd te sterven.
De tandwisseling gaat bij de olifanten dus gedurende een groot deel van het leven, tot lang na het bereiken van de volwassenheid door, waarbij de nieuwe kiezen telkens achter de oude verschijnen. We spreken daarom wel van een 'horizontale' tandwisseling, in tegenstelling tot de 'vertikale' tandwisseling bij andere dieren, waarbij de permanente tanden en kiezen de daarboven staande melkelementen vervangen.
Belangrijk bij dit alles is dat elke volgende kies telkens groter is en meer richels telt dan de vorige. Dit betekent dat zolang de olifant zelf groeit en dus ook zijn kaken groter worden en zijn voedselbehoefte toeneemt, ook het totale kauwvlak van de in bedrijf zijnde kiezen groter wordt. Op deze manier wordt op elk moment een optimaal gebruik gemaakt van de ruimte die de kaak voor de kiezen biedt. Van essentieel belang voor de horizontale tandwisseling en het kauwmechanisme van de olifant is ook de stand van de kiezen in de kaak. De kiezen, vooral de grotere molaren staan namelijk niet horizontaal ingeplant, met de lamellen loodrecht op de lengterichting van de kaak en het kauwvlak, maar schuin, zodat de lamellen schuin naar achteren wijzen. Dit betekent dat bij het doorkomen van een nieuwe kies het voorste puntje het eerste verschijnt. Zo gauw dit

Figuur 6. De horizontale tandwisseling bij de olifanten, weergegeven vanaf het moment waarop de eerste ware kies vrijwel geheel in funktie is (bovenste tekening, die tevens de stand van de kiezen in de kaak weergeeft). Achtereenvolgens schuiven de eerste (1), tweede (2) en derde (3) ware kies schuin naar boven de kaak uit. Het afgesleten gedeelte van de kiezen is steeds met onderbroken lijnen aangegeven, het gedeelte van de kiezen dat nog in de maak is is gestippeld, Voor verdere uitleg zie men de tekst.



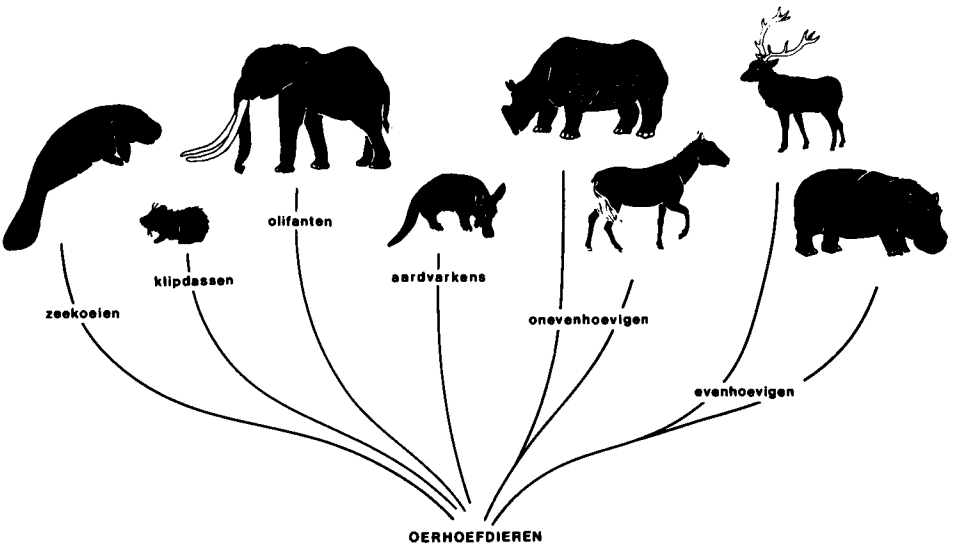
enkele centimeters boven het kaakoppervlak uitsteekt begint de afslijting door het kauwen (fig. 6). In dat stadium is het achterste deel van dezelfde kies, dat zich nog diep in de kaak bevindt, nog niet eens geheel volgroeid: de voorste lamel van de kies begint al te slijten terwijl de achterste nog in de maak is. Terwijl de kies van boven afslijt groeit hij in hetzelfde tempo de kaak uit, zodat het kauwvlak altijd op gelijke hoogte blijft. De kies groeit echter niet loodrecht naar boven de kaak uit, maar ook weer gelijktijdig schuin naar voren en naar buiten. Zodoende blijven de lamellen hun oorspronkelijke

schuine stand behouden, en worden er naarmate de slijtage en de groei vorderen van voor naar achter steeds meer lamellen 'aangesneden'. Zo komt het dat na verloop van tijd de voorste lamel al tot op de wortel afgesneden is terwijl de laatste nog niet eens boven het kaakoppervlak is verschenen. Vanaf dat moment blijft het aantal richels dat op het kauwvlak van de betreffende kies zichtbaar is (het aantal aangesneden richels) ongeveer konstant: aan de voorkant verdwijnen voortdurend de geheel versleten lamellen, aan de achterkant verschijnen er in gelijk tempo steeds nieuwe boven het kaakoppervlak. Alleen bij volwassen dieren verschijnen de nieuwe lamellen in een iets hoger tempo boven het kaakoppervlak dan de voorste lamellen verschijnen. Daardoor neemt het aantal aangesneden lamellen gestaag toe, en wordt het totale kauwoppervlak groter, tot het dier volwassen en de kaak geheel volgroeid is. Is eenmaal de laatste lamel van de betreffende kies verschenen, dan wordt het kauwvlak van deze kies gestaag kleiner, doordat er vooraan lamellen blijven verdwijnen terwijl er geen nieuwe meer bijkomen. Intussen is achter deze kies echter al weer het eerste stukje van de volgende kies doorgebroken. Er breekt dan een periode aan waarin zowel het achterste deel van de oudste kies als het voorste deel van de nieuwe kies voor het kauwen funktioneel zijn. Uiteindelijk zijn ook de laatste lamellen van de oude kies geheel versleten en breekt het laatste restje van deze kies af. Het hele kauwvlak wordt nu gevormd door de nieuwe kies. Aangezien het totale aantal gelijktijdig aangesneden lamellen bij een volwassen olifant ongeveer 14 bedraagt kan de laatste kies, die ± 24 lamellen heeft zeer lang in gebruik blijven; dat moet ook wel, want vanaf ongeveer zijn 40ste à 45ste jaar moet hij het helemaal met deze ene kies stellen. Een olifant kan wel 65 à 75 jaar oud worden, en hieruit blijkt wel hoe effektief het tandwisselings- en kauwmechanisme van deze dieren, die toch zulke enorme hoeveelheden voedsel moeten verwerken, is.

III. DE OORSPRONG EN DE EVOLUTIE VAN DE OLIFANTACHTIGEN

De huidige twee olifantesoorten hebben geen direkte, nu nog levende, verwanten. Na uitgebreid onderzoek op paleontologisch en anatomisch gebied is men tot de konklusie gekomen dat de voorouders van de olifanten zijn voortgekomen uit een groep dieren die aangeduid worden met de naam 'oerhoefdieren' (CONDYLARTHRA). Deze diergroep omvatte vele, zeer uiteenlopende vormen in het begin van het Tertiair, de periode van de aardgeschiedenis waarin de zoogdieren voor het eerst tot grote ontplooiing kwamen. Het Tertiair volgt op het Mesozoïcum, het tijdperk waarin de grote reptielen een overheersende rol op aarde speelden. Aan het eind van het Krijt, de laatste periode van het Mesozoïcum, stierven deze reptielen plotseling uit en kregen de zoogdieren, die reeds lang bestonden maar altijd als kleine dieren in de schaduw van de reptielen hadden geleefd, de kans zich te ontwikkelen. De groep van de 'oerhoefdieren' was een van de groepen primitieve zoogdieren die al vroeg in het Tertiair tot grote bloei kwamen en zo de open plaatsen in de natuur, die door het uitsterven van de grote reptielen ontstaan waren, weer opvulden.

Reeds in het Paleoceen (65 tot 55 miljoen jaar geleden, de eerste periode van het Tertiair) ontstond er een zo grote vormenrijkdom binnen de 'oerhoefdieren', waaronder zich al vrij grote dieren bevonden, dan men ze moet onderverdelen in een aantal verschillende orden. In het Eoceen (55 tot 38 miljoen jaar geleden, de tweede periode van het Tertiair) zette deze opbloei zich nog even voort, maar later in het Tertiair stierven de talloze 'oerhoefdieren' overal ter wereld uit: ze moesten plaats maken voor modernere zoogdieren, dieren die gedeeltelijk uit hun eigen gelederen waren voortgekomen maar zich in tegenstelling tot hun oerhoefdier-verwanten verder hadden ontwikkeld en nieuwe aanpassingen hadden verworven. Alleen in Zuid-Amerika, dat lange tijd geïsoleerd is geweest van de rest van de wereld, bleven de 'oerhoefdieren' tot tegen het eind van het Tertiair bestaan omdat daar al die tijd vrijwel geen modernere zoogdieren konden doordringen. Het enige dier dat tegenwoordig nog een aantal



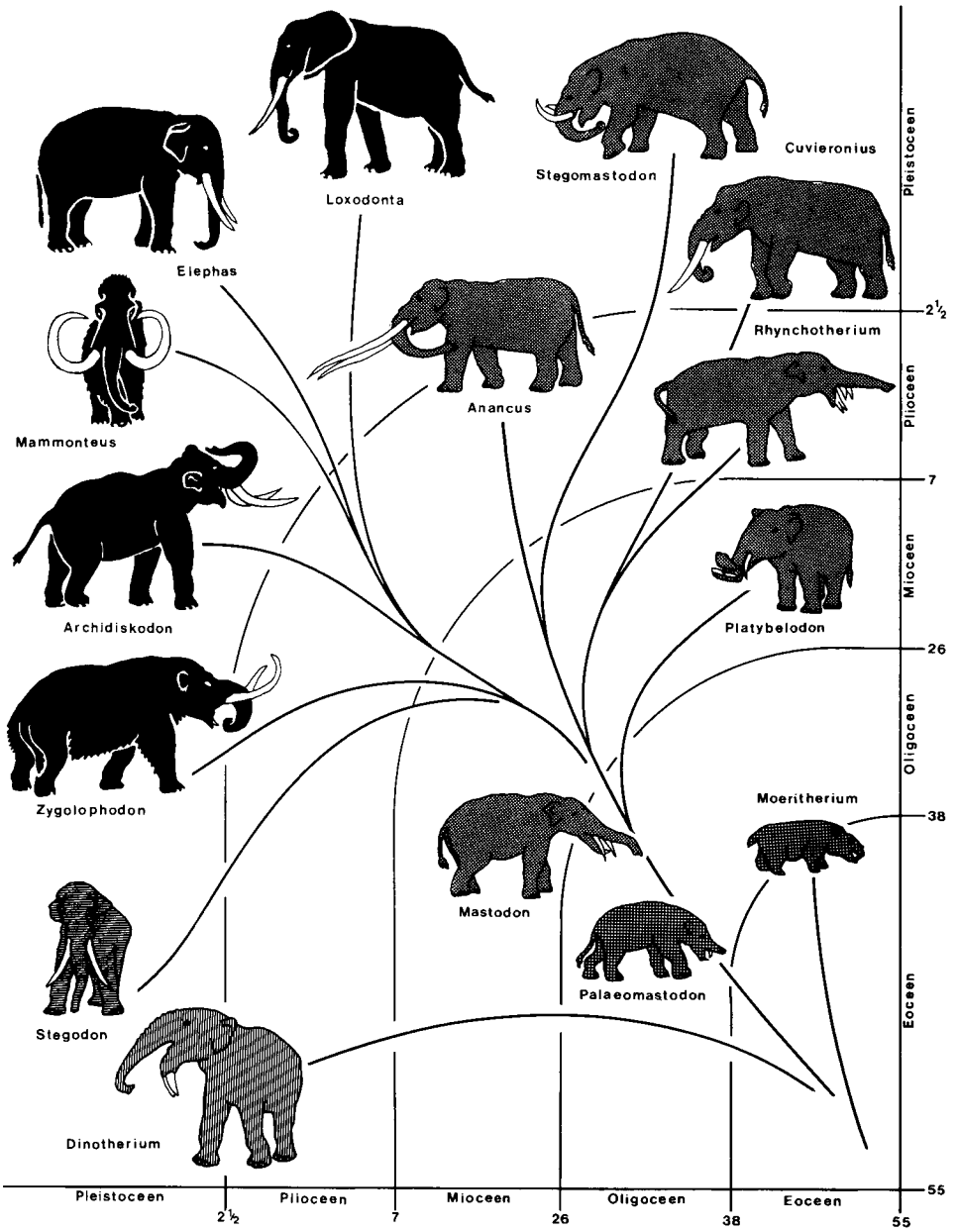
Figuur 7. Het ontstaan van de zeekoeien, klipdassen, olifanten, aardvarkens en hoefdieren (evenhoevigen en onevenhoevigen) uit de oerhoefdieren (Condylarthra).

belangrijke kenmerken van de oorspronkelijke 'oerhoefdieren' heeft is het merkwaardige aardvarken (*Orycteropus after*) uit Afrika, dat vanwege zijn bijzondere eigenschappen in een eigen zoogdierorde wordt ondergebracht (de Tubulidentata). Wellicht is het aardvarken de enige overlevende van de eens zo belangrijke groep van de 'oerhoefdieren'.

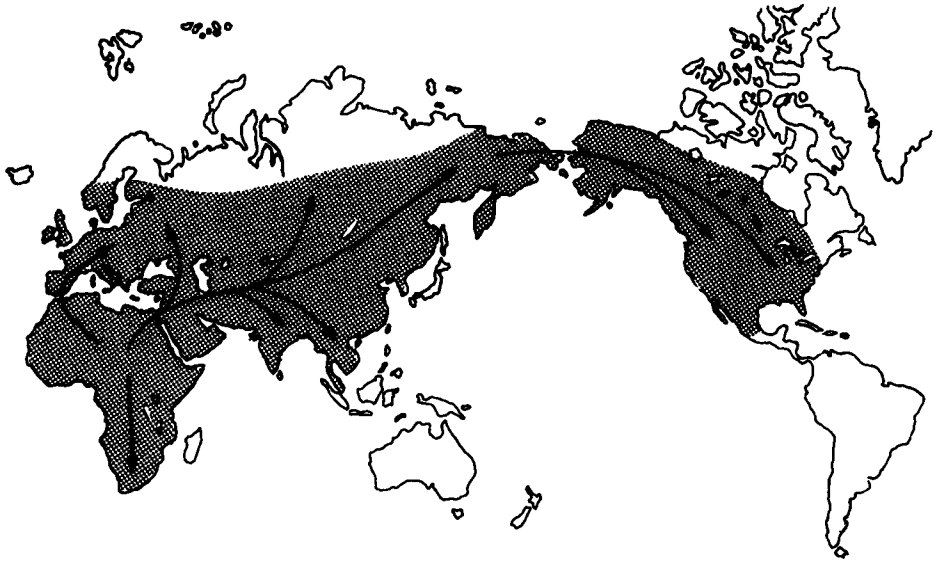
Onder de primitieve 'oerhoefdieren' moeten we de voorouders zoeken van een aantal zoogdiergroepen die tegenwoordig nog wél bestaan. In de eerste plaats zijn dit de echte hoefdieren, de onevenhoevigen (paarden, tapirs, neushoorns enz.) en de evenhoevigen (varkens, nijlpaarden, herten, runderen enz.), beiden zijn tegenwoordig nog belangrijke diergroepen met vele soorten. Daarnaast ontstonden uit de 'oerhoefdieren', enkele diergroepen die elk nu nog slechts door enkele soorten vertegenwoordigd zijn: de klipdassen, de zeekoeien en de olifanten. Klipdassen (Hyracoidea) zijn kleine (minder dan 50 cm lange) planteneters die wat hun verspreiding betreft beperkt zijn tot Afrika. Zeekoeien (Sirenia) zijn zeezoogdieren die in de tropische wateren langs de kusten en in riviermonden leven, waar ze grote hoeveelheden waterplanten eten. De zeekoeien zijn in het geheel niet verwant aan de andere zeezoogdieren zoals de zeehonden, dolfijnen en walvissen die leven van vis of plankton. Naar alle waarschijnlijk kwamen de voorouders van de klipdassen, de zeekoeien en de olifanten voort uit éénendezelfde groep binnen de 'oerhoefdieren' en het is dan ook opmerkelijk dat onder de hedendaagse zoogdieren de kleine klipdassen en de in het water levende zeekoeien de naaste verwanten zijn van de grote olifanten (zie fig. 7).

Uit de in het vorige hoofdstuk beschreven aanpassingen van de tegenwoordige olifanten blijkt wel degelijk dat we hier met hoog gespecialiseerde dieren te maken hebben. Door deze bijzonderheden zijn bovendien botten en kiezen van olifanten altijd duidelijk herkenbaar. Het is daardoor meestal niet moeilijk om aan fossiele beenderen en kiezen te zien of ze aan een olifantachtige hebben toebehoord of niet. Door ze te vergelijken met materiaal van recente dieren kan men tevens afleiden of, en in welke mate, deze uitgestorven dieren dezelfde aanpassingen hebben gehad als de tegenwoordige olifanten. Zo kan men aan de vorm van de schedel zien of het betreffende dier een grote of een kleine slurf had, of het wel of geen slagtanten had, hoe groot het dier was

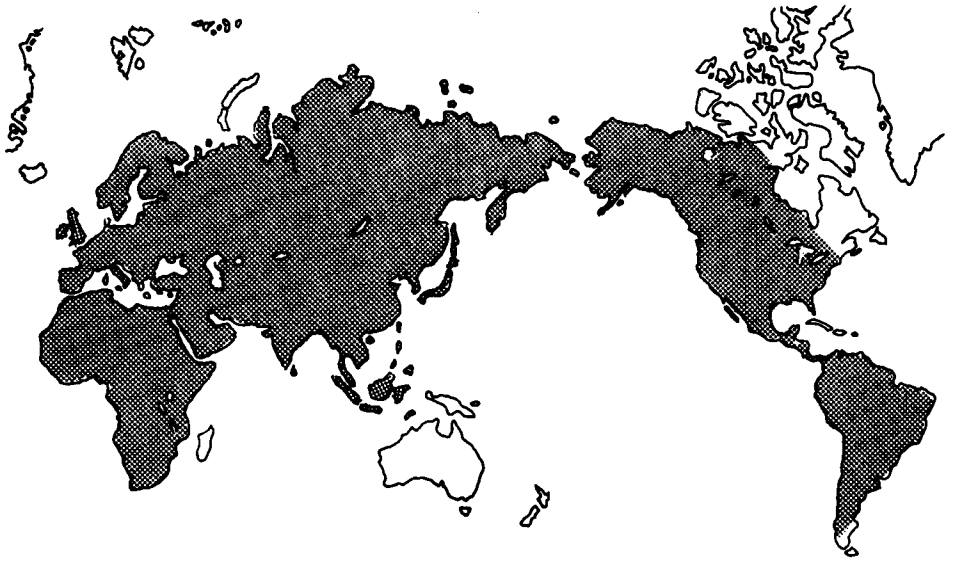
enzovoorts. Het blijkt dan dat we, naarmate we verder terug gaan in de geschiedenis, (steeds oudere fossielen bekijkend) we steeds minder van de huidige aanpassingen en kenmerken terug vinden, tot we uiteindelijk terecht komen bij dieren die vrijwel niets meer van olifanten weg schijnen te hebben. Dit is de weg die de wetenschap volgt bij het ontrafelen van de ontstaansgeschiedenis van diergroepen, beginnend bij de recente dieren en jonge fossielen, teruggaand naar steeds oudere en uiteindelijk naar de oorsprong van de groep. Het verhaal van de evolutie van een diergroep wordt echter altijd andersom verteld, de loop van de geschiedenis volgend, beginnend bij de oudste voorouders die eigenlijk totaal niet lijken op de huidige vertegenwoordigers; en het begin van zo'n verhaal klinkt dan ook meestal fantastisch en ongeloofwaardig.
Zoals zoveel andere tegenwoordige en uitgestorven grote zoogdieren ontstonden ook de olifantachtigen uit veel kleinere voorouders. De eerste dieren waarvan we met redelijke zekerheid weten dat ze rechtstreeks verwant waren met de voorouders van de olifanten leefden in het Eoceen in Egypte (zo'n 50 miljoen jaar geleden). Het waren kleine, maar stevig gebouwde en zware dieren met korte poten. Een slurf hadden deze dieren die men *Moeritherium* noemt, nog niet en ze hadden een gebit met echte knobbelkiezen die nog allemaal tegelijk in de kaak stonden. In de onder- en bovenkaak hadden ze wel al duidelijk vergrote snijtanden, voorboden van de latere slagtanden. Waarschijnlijk leefde *Moeritherium* in moerasachtige gebieden.
Uit de volgende (jongere) periode van het Tertiair, het Oligoceen (38 tot 26 miljoen jaar geleden) kennen we overblijfselen van olifantachtigen die al wat groter waren en meer van de karakteristieke olifantskenmerken vertoonden. Ook deze dieren, onderverdeeld in een aantal geslachten waarvan *Palaeomastodon* de bekendste is, leefden in Afrika. Ze moeten al een klein slurfje gehad hebben zoals kan worden afgeleid uit de vorm van de schedel. Zowel in de onder- als in de bovenkaak hadden ze twee korte, maar duidelijke slagtandjes. De kiezen van *Palaeomastodon* worden al groter en beginnen de eerste typische dwarsrichels te vertonen. De eerste vertegenwoordigers van *Palaeomastodon* leefden nog tegelijk met de primitieve *Moeritherium* die pas iets later in het Eoceen uitstierf.
Zijn de olifantachtigen tot de aanvang van het Mioceen (de derde periode van het Tertiair), zo'n 26 miljoen jaar geleden, beperkt tot Afrika, meteen daarna zien we een enorme expansie, zowel in vormenrijkdom als in verspreidingsgebied. Fossiele overblijfselen uit die periode worden gevonden in Afrika, Europa en Azië, later ook in Noord-Amerika. Hoewel ze nog niet de afmetingen hebben van de huidige olifanten zijn de Miocene olifantachtigen al echt grote dieren geworden. Uit de grote vormenrijkdom kan men konkluderen dat de olifantachtigen zich in de loop van het Mioceen aan allerlei verschillende milieus gaan aanpassen. De variatie in de vorm van de slagtanden is wel het meest sprekend (fig. 8): we zien vormen met slagtanden zowel in de onder- als in de bovenkaak; vormen met sterk verbrede schoffelvormige slagtanden in de onderkaak en vormen met rechte of gekrulde slagtanden in de bovenkaak. Behalve in de slagtanden zijn er ook variaties in de kiezen, maar in het algemeen zet zich gedurende het Mioceen de tendens naar het groter en langer worden van de kiezen en de vorming van meer dwarse richels per kies zich voort. De Miocene olifantachtigen worden in allerlei geslachten onderverdeeld, zoals *Platybelodon, Rhynchotherium, Zygolophodon, Anancus* en *Gomphotherium,* maar in de wetenschappelijke spreektaal worden ze wel samengevat onder de verzamelnaam *'Mastodon'* (mastodonten).
Leefden de mastodonten waarschijnlijk hoofdzakelijk in savanne- en steppegebieden, een andere olifant uit het Mioceen, *Dinotherium,* moet een typische bosvorm zijn geweest. Dit dier, dat waarschijnlijk al in het Oligoceen of nog eerder uit primitievere voorouders ontstaan is, had in de onderkaak twee karakteristieke naar beneden gebogen slagtanden. Toen men voor het eerst schedels van dit dier vond geloofde men



Figuur 8. De evolutie van de olifantachtigen vanaf het Eoceen. Op de horizontale en de vertikale as zijn de verschillende perioden van het Tertiair uitgezet met het begin en het eind van elke periode in miljoenen jaren geleden. De beide oudste olifantachtigen (Moeritherium en Palaeomastodon) zijn kruislings gearceerd, de mastodonten zijn gestippeld, de 'echte' olifanten zijn zwart, Stegodon is horizontaal en Dinotherium vertikaal gearceerd. (naar Thenius, 1972).



Figuur 9. Boven: vanaf het begin van het Mioceen verspreidden de olifantachtigen zich vanuit Afrika over de wereld. Onder: hun grootste verspreiding bereikten zij in het Pleistoceen (vergelijk het kleine hedendaagse verspreidingsgebied in figuur 1). (Naar Thenuis, 1972).

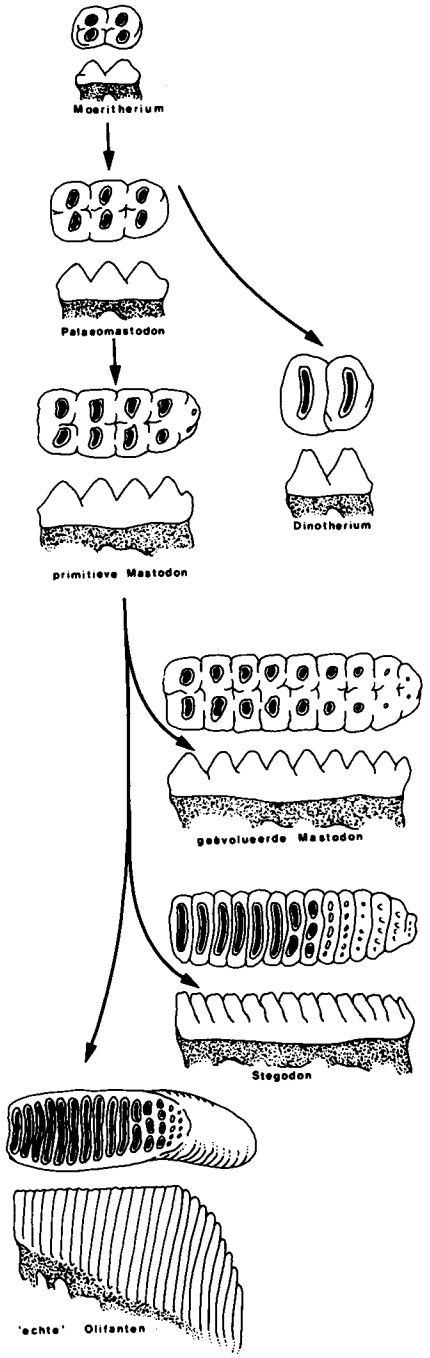


zelfs niet dat de slagtanden op deze manier in de onderkaak konden hebben gestaan: men haalde ze eruit en monteerde ze in de bovenkaak. Ook de kiezen van *Dinotherium* zijn typerend. Ze vormen altijd twee scherpe dwarsrichels en we weten van een aantal recente dieren (zoals de tapir, ook een typisch bosdier) met een vergelijkbaar gebit, dat dergelijke kiezen uitstekend geschikt zijn voor het verknippen van bladeren en twijgjes.

In het Plioceen, de laatste periode van het Tertiair, (7 tot $2^1/_2$ miljoen jaar geleden) blijven zowel *Dinotherium* als een aantal mastodonten voortbestaan. Zelfs in het daarop volgende Pleistoceen, de laatste grote periode van de aardgeschiedenis waarin onder andere de mens ten tonele verschijnt, vinden we nog overblijfselen van deze dieren. In Afrika leefde *Dinotherium* nog samen met de fossiele mens, waar hij in het Midden Pleistoceen (1 miljoen jaar geleden) uitstierf. In Noord-Amerika werden de laatste mastodonten nog tot ongeveer 8000 jaar gelden (!) door de indianen bejaagd.
In de loop van het Plioceen echter ontwikkelden zich uit de groep van de mastodonten twee nieuwe groepen: de stegodonten (Stegodontidae, met als belangrijkste geslacht *Stegodon*) en de 'echte' olifanten (Elephantidae, met verscheidene geslachten, o.a. *Primelephas, Mammuthus, Mammonteus, Elephas* en *Loxodonta*). De stegodonten blijven beperkt tot Afrika en Zuidoost Azië, waar ze tegen het eind van het Pleistoceen uitstierven. Ze waren even groot als de huidige olifanten, maar verschilden daarvan doordat hun kiezen weliswaar meer dwarsrichels kregen, maar niet hoogkroniger werden. De echte zeer hoogkronige kiezen vinden we uitsluitend bij de 'echte' olifanten. Onder de Pleistocene 'echte' olifanten onstaat een grote variatie aan vormen, die zich verspreiden over Afrika, Europa, Azië, Noord-Amerika en zelfs Zuid-Amerika. Ze leefden zowel in tropische als in koudere streken. De slagtanden van veel soorten zijn zeer lang (tot drie meter toe), maar de vorm ervan varieert van soort tot soort (recht, gebogen of gekruld). De kiezen krijgen steeds hogere kronen en steeds meer dwarsrichels, waardoor ze steeds slijtvaster worden, wat als een aanpassing voor het kauwen van steeds meer en harder voedsel kan worden uitgelegd (zoals grassen). Van de verschillende geslachten die tot de 'echte' olifanten worden gerekend telt het geslacht *Elephas* de meeste soorten, die over grote delen van de wereld waren verspreid. Ook de tegenwoordige Indische olifant behoort tot dit geslacht. De meest bekende prehistorische vertegenwoordiger van de 'echte' olifanten is wel de langharige mammoet (*Mammuthus primigenius*), die tijdens de ijstijden in de koude streken leefde. Zoals reeds in de inleiding gezegd, worden van dit dier ook nu nog veel overblijfselen in Nederland gevonden. Bij *Mammuthus* en *Elephas* bereiken de hoogte van de kieskroon en het aantal dwarsrichels hun maximum: de kieskroon kan wel 20 cm hoog worden en 25 dwarsrichels tellen.
Tijdens de hele evolutie van de olifantachtigen speelt de toeneming van het aantal richels op de kiezen een belangrijke rol (zie fig. 10): de aanvankelijk kleine knobbelkiezen van *Moeritherium* ontwikkelen zich tot kiezen met twee dwarse knobbelrijen in *Palaeomastodon*, dan tot kiezen met drie of meer dwarsrichels in *'Mastodon'*, en het aantal richels loopt dan op tot veel in *Stegodon* en zeer veel in *Elephas*. Op deze gestage toeneming van het aantal richels bestaat echter één belangrijke uitzondering: de kiezen van *Dinotherium*, die in het Mioceen elk twee scherpe dwarsrichels hadden, zijn, sinds die tijd, tot aan het uitstervan van dit dier in het Midden-Pleistoceen helemaal niet veranderd. Het gebit blijkt goed aangepast te zijn voor het verwerken van het voedsel dat in het bos aanwezig is. Bosdieren blijken trouwens in het algemeen veel minder snel te evolueren dan dieren uit meer open landschappen. De reden hiervoor is waarschijnlijk dat de omgevingsomstandigheden in tropische oerwouden veel konstanter zijn dan daarbuiten. Als andere voorbeelden kunnen we hier de tapir en de okapi noemen, beiden dieren die sinds het Mioceen praktisch onveranderd zijn gebleven. Het probleem voor dit soort oerwouddieren is alleen dat het verspreidingsgebied van de tropische oerbossen gedurende het laatste deel van het Tertiair en gedurende het Pleistoceen steeds kleiner is geworden, waardoor ook de verspreidingsgebieden van de bosdieren kleiner werden. Nog zo'n twee miljoen jaar geleden leefden er zelfs nog tapirs in Nederland. Tegen het einde van de ijstijden (aan het eind van het Pleistoceen) stierven de meeste olifantachtigen vrij plotseling uit. *Dinothe-*

rium was al iets eerder verdwenen, maar nu verdwenen ook de laatste mastodonten, de stegodonten en de meeste 'echte' olifanten. Dat dit alles nog maar kort geleden kan zijn gebeurd blijkt uit de vele afbeeldingen van mammoeten en andere olifanten die door de prehistorische mens in grotten, op rotsen en op gebruiksvoorwerpen zijn aangebracht. De huidige twee olifanten, die alleen in beperkte gebieden van Afrika en Azië voorkomen, vormen dus zowel qua verspreidingsgebied als qua vormenrijkdom slechts een klein overblijfsel (relict) van de vroeger zeer succesvolle groep van de olifantachtigen. Men neemt wel aan dat de oorzaak van het uitsterven van in ieder geval de Amerikaanse mastodon en van de langharige mammoet gedeeltelijk gezocht moet worden bij de expansie- en jachtzucht van de mens. Aan de andere kan moet echter gezegd worden dat we juist dankzij de afbeeldingen, die de prehistorische mens ons van deze dieren naliet, de mammoet zo goed kennen. De mammoet is trouwens toch al een van de uitgestorven dieren waar we het meest van weten: in de permanent bevroren bodem van Siberië heeft men namelijk dieren gevonden die in hun totaliteit ingevroren waren en daar sinds het einde van de ijstijden letterlijk met huid en haar bewaard zijn gebleven. Zelfs de maaginhoud kon na het opgraven nog geanalyseerd worden. Dit is een van de uiterst zeldzame gevallen dat de paleontoloog bij het rekonstrueren van dieren meer heeft dan alleen skeletdelen en daardoor ook werkelijk iets kan zeggen over het uiterlijk van de mammoet.
Ten slotte moeten we nog iets vertellen over olifanten op eilanden. In het algemeen zijn olifantachtigen altijd goede reizigers geweest, zoals ook blijkt uit hun snelle verspreiding over de wereld in het Mioceen, Plioceen en Pleistoceen. Van de grotere zoogdieren zijn het meestal ook de olifanten die het eerst in zee gelegen eilanden bereiken. De olifant kan namelijk uitstekend zwemmen, en uit recente waarnemingen blijkt dat ze ook de zee niet schuwen. In de Golf van Bengalen bijvoorbeeld worden voor de kust gelegen eilandjes door Indische olifanten bezocht op zoek naar voedsel. Het goede zwem- en drijfvermogen van de olifant hangt onder andere samen met de aanwezigheid van de luchtcellen in het schedeldak (fig. 4), die er voor zorgen dat de kop altijd boven water blijft en met de lange slurf, die als een soort snorkel kan worden gebruikt. Liggen de eilanden verder uit de kust, dan zullen de bezoeken van olifanten minder frekwent worden en zelfs tot een uitzondering gaan behoren. In zo'n geval kan een groepje olifanten geïsoleerd raken en er kan een eigen olifantenpopulatie op het eiland ontstaan. In het Pleistoceen moet dit vaker gebeurd zijn, wat we kunnen zien aan de hand van fossielen die gevonden zijn op eilanden als Sicilië, Malta, Kreta, Cyprus, Timor, Celebes, op de Philippijnen en op eilanden voor de kust van Californië. Het evolutionaire effect van dergelijke isolaties blijkt in al deze gevallen, zowel bij de stegodonten van Zuidoost-Azië als bij de 'echte' olifanten van de Middellandse Zee-eilanden en de Californische eilanden, hetzelfde te zijn: de eilandolifanten worden altijd veel kleiner, in sommige gevallen waren ze niet veel groter dan een pony. De oorzaken hiervan moeten gezocht worden in de meestal bergachtige topografie van deze eilanden, waar kleinere, beweeglijkere olifanten in het voordeel zijn, in de kleinere hoeveelheden beschikbaar voedsel (een kleinere olifant heeft nu eenmaal veel minder voedsel nodig dan een grote) en in het ontbreken van grote landroofdieren op dergelijke eilanden, waardoor de olifanten hun grote afmetingen niet meer nodig hadden om aan de aanvallen van roofdieren te ontkomen. Ook al deze kleine eilandolifantjes stierven vrij plotseling uit toen de mens de scheepvaart ontwikkelde en de eilanden stuk voor stuk door mensen werden bevolkt.

Eerder gepubliceerd in: Museologia No. 12-VI-1979



Figuur 10. De verandering van het knobbel en richelpatroon van de kiezen tijdens de evolutie van de olifantachtigen. Bij elke soort geeft de bovenste tekening het kauwvlak van de kies weer, met daaronder een zijaanzicht.

SUMMARY

This article present some information about the distribution and special adaptations of the two present-day elephant species, such as the structure of their spinal columns, their legs and their dentition, with special reference to molar structure and their horizontal replacement. The origin and evolution of the proboscidians since the Eocene is dealt with in detail.

During the course of evolution there was a gradual increase in body size, in the size of their molars and in the number of transverse ridges in each molar. This culminated in the true elephants of the Pleistocene to which the woolly mammoth also belonged.

A special characteristic of the true elephants is that, apart from the increase in the number of molar ridges, the height of the molars is also greatly increased.

Having undergone the first part of their evolution in Africa, since the Miocene the proboscidians spread over almost the entire world to reach their maximum distribution in the Pleistocene. Towards the end of this period, however, most species became extinct and the two present-day elephants in fact constitute the remains of a once very succesful animal group.

LITERATUUR:

BURIAN, Z. 1972: Life before man. Thames and Hudson, London.

COLBERT, E.H. 1967: Evolution of the vertebrates. Science editions, Wiley and Sons, New York.

OSBORN, H.F. 1942: Proboscidea. The American Museum Press, New York.

ROMER, A.S. 1971: Vertebrate paleontology. The University of Chicago Press, Chicago and London.

THENIUS, E. 1972: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Fischer, Stuttgart.

SONDAAR, P.Y. 1977: De evolutiegeschiedenis van het paard. In: J.P.D.W. Payens en H.M. van Emden, Evolutiebiologie. Publicatiefonds van het Bulletin voor Docenten in de Biologie, Rijswijk.