

Over hoorns gesproken

De veelhoornige Protoceratiden uit het Mioceen van Noord-Amerika

Sandra van der Geer

Samenvatting

Miljoenen jaren geleden, tijdens het Mioceen, zwierven er herkauwers rond in Noord Amerika. Ze waren heel anders dan de andere herkauwers van die tijd, want hun snuiten waren niet alleen langer maar waren ook nog eens versierd met een hoorn die groter was dan ooit een evenhoevige gedragen heeft. Deze verbazingwekkende familie van de Protoceratidae wordt in het onderstaande artikel beschreven.

Summary

Millions of years ago, during the Miocene, ruminants roamed around in North America. Already at that time they were unlike all other ruminants of the world, as their noses were much bigger, and decorated with a horn that was also much bigger than that of all artiodactyls that have ever lived. This remarkable family, the Protoceratidae, is described in the present article.

Inleiding

Laatst, toen Bill Clinton Nederland bezocht in het kader van het jubileum van de Marshall-hulp, deed hij ook Delft aan. Daar, in een ludiek tentje, at mijnheer de president echte, oernederlandse poffertjes. Maar wat merkte de president op? "Our pancakes are muuuuuch bigger!". Typisch amerikaans? Jazeker! En niet alleen van de laatste eeuwen! Integendeel, al in het Mioceen, miljoenen jaren geleden dus, liepen er in

Amerika herkauwers rond, wier neus "muuuuuch bigger" was, en versierd met een hoorn, die eveneens "muuuuch bigger" was dan van welke evenhoevige dan ook!

In Noord-Amerika vond tijdens het Midden en Laat Tertiair een geweldige ontwikkeling plaats van allerlei evenhoevigen. Met als absolute topper de Miocene familie Protoceratidae, met bizarre neushoorns en lange oogkashoorns. In heel Eurazië is zo iets nooit gevonden. Althans, niet in die maat en vorm. Immers, ook *Hoplitomeryx* van het Zuid-Italiaanse Miocene eiland Gargano had een hoorn op de snuit, en een vertakte hoorn op de oogkas, maar dan veel kleiner en eenvoudiger.

De eerste van deze unieke evenhoevigen die ontdekt werd was *Protoceras* (MARSH, 1891), al vrij spoedig gevolgd door andere leden van deze familie. De kenmerken van deze groep roepen niet alleen vragen op over de oorsprong en de evolutie van hun bijzonder armament, maar ook over de verwantschap met andere evenhoevige families.

Systematiek en algemene kenmerken

De familie Protoceratidae is een onderdeel van de suborde Tylopoda, die op zijn beurt weer een onderdeel is van de orde der Evenhoevigen (Artiodactyla). De familie zelf wordt opgedeeld in twee subfamilies: de Protoceratinae en de Synthetoceratinae. Oorspronkelijk (dat wil zeggen, bij FRICK, 1937) was er nog een derde subfamilie, de Syndyoceratinae, maar die is later (PATTON AND TAYLOR, 1971) samengevoegd met de Synthetoceratinae. Iedere subfamilie heeft uiteraard weer geslachten met hun soorten (fig. 1). De ingewikkeldheid van de hoorns neemt toe in dezelfde



Fig. 1 Typische gegroefde Protoceratide hoorn: de rostrale hoorn van *Prosynthetoceras* (*Lambdoceras*) *hessei* (museumnummer UCMP 32372) van voren gezien. Ware lengte circa 22 cm (STIRTON 1967:39).

The typical striate horn of the Protoceratidae: the rostral horn of *Prosynthetoceras* (*Lambdoceras*) *hessei* (storage number UCMP 32372), anterior view. Natural length approx. 22 cm (STIRTON 1967:39)

stamboomvolgorde; de Protoceratinae zijn dus de eenvoudigste van de hele familie. Maar ook zij zijn al behoorlijk bizar.

Een greep uit de algemene, meest opvallende kenmerken van de Protoceratidae: hoorns op de bovenkaaksbeenderen (maxillae), al dan niet over een grotere afstand met elkaar vergroeid, een hoorn op de jukboog, en bij sommige bovendien een hoorn op het achterhoofd. De hoorns zijn niet glad, maar voorzien van allerlei groefjes en kanaaltjes, waar de bloedvaten en zenuwen lopen (fig. 2). Ze eindigen in een klein knobbeltje. Echte hoorns zoals bij de runderen zijn het echter niet, ze zijn ontstaan vanuit de schedel (apofysisch) zoals de rozenstok bij herten, en niet vanuit de huid (epifysisch) zoals bij runderen en giraffen (zie BUBENIK, 1990).

Het gebit is een typisch herkauwersgebit: een grote bovenhoektand, een tandeloos gedeelte (diastema) in de bovenkaak, en de karakteristieke herkauwers M3 onder met een dubbele emailleboog op de hypoconulid (fig. 3). Aan de rest van de schedel zien we een klein middenoor (bulla accustica), een versterkingsbalk van de jukboog richting bovenkaaksbeenderen, en teruggetrokken neusbeenderen waardoor een naar boven toe open neusgang ontstaat, wijzend op een buigzame snuit. De ledematen hebben niet-vergroeide middenvoets- en -handsbeenderen, nauwelijks vergroeide voetwortelbeentjes, vrij lange rudimentaire zijtenen, een geknikt sprongbeen (astragalus), en een vrij starre ondervoet. De achterbenen waren waarschijnlijk iets langer dan de voorbenen.

Protoceratinae

Taxonomie en verspreiding

Er zijn nu vier geslachten in de meest primitieve en beter bekende familie: *Heteromeryx* Matthew, 1905, *Pseudoprotoceras* Cook, 1934, *Protoceras* Marsh, 1891, en *Paratoceras* Frick, 1937. *Calops* Marsh, 1891 is nu synoniem met *Protoceras*. De eerste twee geslachten hebben ieder maar een enkele soort: *Heteromeryx dispar* en *Pseudoprotoceras longinaris*. *Protoceras* omvat maar liefst drie soorten: *P. celer*, *P. skinneri* en *P. neatodelpha*, net als *Paratoceras*: *P. macadamsi* en *P. wardi*, plus een nog niet beschreven soort uit Panama (Whitmore, in press).

De Protoceratinae zijn gevonden in de noordelijke Grote Vlaktes (Zuid Dakota, Nebraska, Wyoming), en zuidwaarts tot in Texas en Panama in lagen die reiken van het Chadronien (Vroeg Oligoceen, 37 miljoen jaar geleden) tot en met het Clarendonien (Vroeg Pliocene, 4 miljoen jaar geleden). De sedimenten met Protoceratinae zijn niet continue, zoals bij de Synthetoceratinae (zie verder); of dat ligt aan het verzamelen, of aan geologische of andere processen, of aan het feit dat ze blijkbaar minder succesvol waren dan hun modernere neefjes, is nog onduidelijk.

Hoe zien ze eruit?

De oudste, tot nu toe, is *Pseudoprotoceras longinaris* Cook, 1934 uit de Chadron formatie van west Nebraska (Vroeg Oligoceen). Voor op zijn snuit heeft dit dier nog geen knobbels of uitsteeksels, maar of dat ook geldt voor de oogkashoorns is nog niet bekend omdat er geen complete schedel gevonden is. Wel had hij grote bovenhoektanden. De kiezen zijn nog laagkronig, wat wijst op niet al te silicatenrijk voedsel. Zijn snuit was beweeglijk, gezien zijn sterk teruggetrokken neusbeenderen. Men neemt aan dat *Pseudoprotoceras* de voorloper is van de veel meer gespecialiseerde *Protoceras*. Ongeveer dezelfde kenmerken gelden voor *Heteromeryx dispar*, die daarbij grotere en ingewikkeldere valse kiezen boven (P2 en P3) heeft, en minder teruggetrokken neusbeenderen.

De jongere protoceratide, *Protoceras*, was de eerste met echte duidelijke uitsteeksels, of hoorns (fig. 4). Die hoorns zijn te verdelen in twee groepen: op de snuit (rostraal) en op de oogkas (craniaal), maar dan in de meest primitieve vorm, namelijk in de vorm van benige knobbels, die veel variatie vertonen tussen de gevonden *Protoceras* individuen onderling. De plaats van de knobbels blijft door de verdere evolutie van de Protoceratiden gelijk, maar de vorm verandert aanzienlijk.

De snuitknobbels groeien vanaf de bovenrand van de bovenkaaksbeenderen, terwijl de oogkasknobbels op twee plekken ontspringen: vanaf de slaapbeenrand van de wandbeenderen (crista temporalis van het parietale) en vanaf de bovenoogkasrand van de voorhoofdsbeenderen (crista supraorbitalis van het frontale). De variatie in knobbels is groot: *P. celer* heeft brede, plaatvormige snuithoorns, die naar buiten wijzen en ver uit elkaar staan. *P. nasutus* heeft weer veel smallere, staafvormige hoorns, die zelfs met elkaar vergroeiën boven de neusgang.

Iedere mannelijke *Protoceras* schijnt deze knobbels gehad te hebben; bij de vrouwtjes, die eerst als het aparte geslacht *Calops* werden beschreven (PATTON AND TAYLOR, 1973:361), kwamen de knobbels niet tot uiting. Dat doet vermoeden dat de knobbelvorming plaats vond onder invloed van de mannelijke hormonen uit de teelballen, zoals ook het geval is bij de huidige herten. Bij de moderne runderachtigen gebeurt dat meestal onder invloed van dezelfde hormonen, echter, uit andere hormoonklieren. Ook vrouwelijke dieren maken deze laatste types, hoewel in mindere mate, zodat hoornvorming ook bij de vrouwtjes plaats kan vinden. Hetzelfde gebeurt overigens ook in het hert *Rangifer* (in Europa: rendier, in Amerika: kariboe, naar de Indiaanse naam), en in de hertachtige *Antilocapra* (de gaffelantilope van Amerika). De knobbelvorming bij de Protoceratiden is blijkbaar eerder van het hertentype dan van het rundertype. Opvallend is dat de schedel van de vrouwtjes van de latere Protoceratiden opmerkelijk gelijk blijven; blijkbaar vindt er vrijwel uitsluitend evolutie plaats van de uitsteeksels.

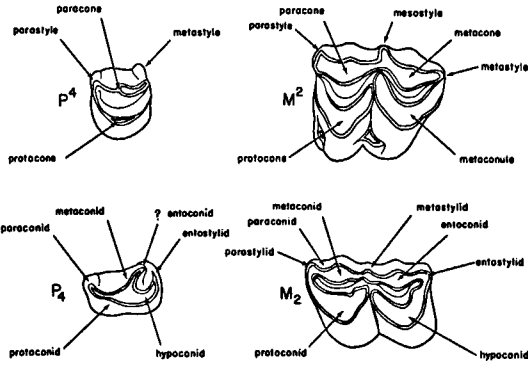


Fig. 2 Algemene benaming van de onderdelen van een protoceratide kies

General nomenclature of the protoceratid molar

Tenslotte is er bij *Protoceras* nog een derde set knobbel-tjes aan de voorzijde van de voorhoofdsbeenderen vlakbij de grens tussen neusbeenderen en traanbeenderen. Deze zijn bij de vrouwtjes wel aanwezig, maar slechts zwak ontwikkeld. In de latere Protoceratiden zijn ze afwezig.

Protoceras heeft al het typische herkauwgebit, dat wil zeggen, alle bovensnijtanden ontbreken, waarbij het resterende tandeloze gedeelte hoogstwaarschijnlijk door eelt verhard was. Door het voedsel tussen de spatelvormige ondersnijtanden en de eeltplaat te klemmen, rukken herkauwers het los van de resterende plant. *Protoceras* maakte dus al gebruik van deze manier van eten. Heel anders dan de paarden, die juist met hun lippen het gras vastpakken, en dan afsnijden tussen hun boven- en ondersnijtanden.

P1 boven (fig. 4) is nog maar een klein overblijfsel, maar de bovenhoektand daarentegen is goed ontwikkeld als gekromde slagtaand, ongeveer zoals bij het huidige muntjak (*Muntiacus*), Chinees waterhert (*Hydropotes*) en dwergmuskusdier, of kantjil (*Tragulus*). De kiezen zijn vrij laagkronig, robuust, maar wel vrij ingewikkeld door extra randen en knobbels.

De onderkaak van *Protoceras* is relatief diep en robuust. Het tandeloze gedeelte in de onderkaak, het diasteem, is nog kort. De snijtanden zijn hier wel alle drie aanwezig, plus een snijtandvormige hoektand. De eerste valse kies is op zijn beurt hoektandvormig. De rest van de valse en echte kiezen is compleet aanwezig: P2-P4 en M1-M3. De ware kiezen zijn primitief en hebben extra randen en knobbels, net als de bovenkaaks-kiezen.

Het middenoor (bulla accustica) is maar klein, veel kleiner dan van andere evenhoevigen uit dezelfde tijd. De benige verstevigingsbalk die loopt van de voorrand van de oogkas tot vlakbij het foramen infraorbitale, en is het sterkst ontwikkeld van alle protoceratiden.

De ledematen van *Protoceras* zijn kort, stevig en duidelijk primitief. De ellepijp is bijvoorbeeld nog zwaar, en

alleen het onderste deel is met het spaakbeen vergroeid. De handwortelbeentjes (magnum, trapezoid en trapezium) zijn nog los. In de voorpoten zijn nog vier complete, gescheiden, functionele middenhandsbeenderen.

Maar achter heeft er al een verdere evolutie plaatsgevonden. Hier zijn de zijtenen 2 en 5 gereduceerd tot ongeveer eenderde van de middenvoetsbenen 3 en 4, die samen de functionele tenen vormen. Na deze eenderde gaat er nog een matige groeve aan de zijkant door tot tweederde, daarna is er geen spoor meer te bekennen van de rudimentaire tenen, anders dan bij het moderne paard, waar ze nog tot het einde zichtbaar zijn als sporen, vandaar de naam. De voetwortelbeentjes cuboid, naviculare en entocuneiform zijn los, maar

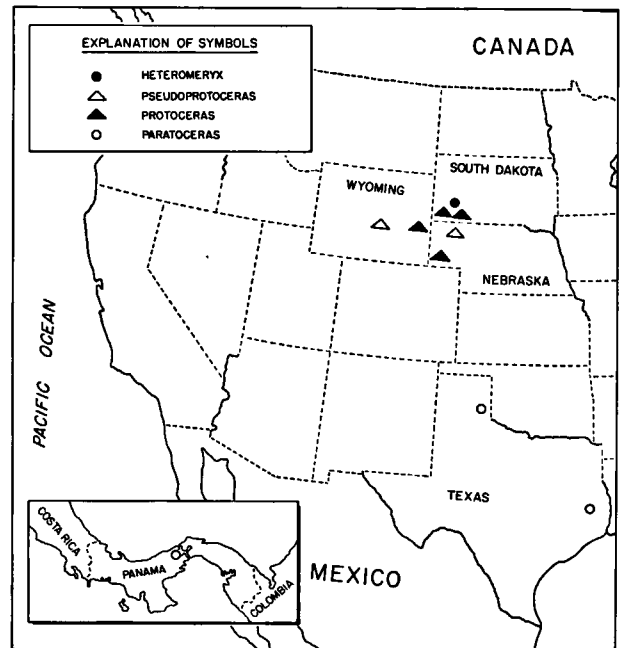


Fig. 3 Vindplaatsen van Protoceratinae in Noord-Amerika

Locations of Protoceratine beds in North America

het ecto- en mesocuneiform zijn al vergroeid. Het bovenste deel van het kuitbeen is benig vergroeid met het scheenbeen, maar zijn schacht is al gereduceerd of incompleet. Het onderste stukje, het malleolare, is nog niet vergroeid met het scheenbeen.

SCOTT (1940) omschreef de schedel, afgezien van de hoorns, als in hoge mate gemoderniseerd in vergelijking met de andere Oligocene evenhoevigen, door de verkorting en ronding van de hersenschedel, de achterwaartse verschuiving van de oogkas tot achter de laatste kies, de sterke verlenging van de snuit, en de neerwaartse buiging van het gezicht langs de facio-craniale as, iets wat niet plaatsvindt bij de herten, maar wel bij runderen. Let maar eens op, de meeste hertensoorten (behalve rendier (*Rangifer*)), evenals paarden, houden het hoofd opvallend recht, de onderkaak is min of meer parallel aan de grond, terwijl bij rundachtigen de onderkaak een hoek maakt ten opzichte van de grond. De manier van grazen is daarmee essentieel

anders. Waar een paard enigszins moeizaam met de benen uit elkaar, en een van de benen een stap naar voren, graast, kunnen runderen, schapen, rendieren enz. gewoon doorlopen onder het grazen van grassen en korstmossen. Een rundachtige, en een rendier, kan daarmee in zeer korte tijd een aanzienlijke hoeveelheid voedsel opnemen van de grond, maar niet verwerken. Dat gebeurt later, op een rustig plekje. Snel eten is voor een paard weer niet handig, want hij moet het voor het grootste deel ter plekke fijnmalen, alhoewel niet zo fijn als omnivoren omdat zijn blinde darm nog een belangrijk aandeel in het verteringsproces heeft. De meeste herten eten twijgen en blaadjes, en hoeven hun hoofd dus nauwelijks te buigen. Ergo, *Protoceras* is een echte herkauwer geweest, niet alleen qua gebit, maar ook qua graasteknik, die afwijkt van die van het paard. Hij at laaggroeiend gewas, iets wat ook ondersteund wordt door zijn relatief korte voorpoten ten opzichte van de achterpoten.

Paratoceras (fig. 5) verschilde niet veel van *Protoceras*, behalve in de hoorns. Naast de gebruikelijke snuit- en oogkashoorns had *Paratoceras* nog een extra, gevorkt, uitsteeksel achter op het achterhoofd (op het procesus occipitalis). In geen van de latere protoceratiden is dit voortgezet.

We zien het alleen nog een keer terugkomen in de Noord-Amerikaanse Miocene hertenfamilie Dromomeryxidae: het driehoornige hert *Cranioceras* (*P.*) *skinneri* Frick, 1937, maar dan niet gevorkt. De andere dromomeryxiden hebben zo'n hoorn overigens niet; een ander verschil is dat *Cranioceras* geen paleomeryx

plooi heeft in de valse kiezen onder. In Europa zien we het alleen bij de Miocene *Triceromeryx pachecoi* van Spanje, die weer wel een gevorkte hoorn heeft (VILLALTA COMELLA et al., 1946).

PATTON AND TAYLOR (1973:391) merken op dat het opmerkelijk is dat gevorkte hoorns zo uniek en zo standvastig zijn binnen de evolutie van de protoceratiden; zij suggereren dat het genetisch misschien net zo vast staat als de vertakking van het gewei bij de herten. De neiging tot vertakken zien we dus bij protoceratiden, moderne herten, gaffelantilopes, de paleomerycid *Triceromeryx*, en tenslotte bij de Gargano hertachtige *Hoplitomeryx* (die overigens ook geen paleomeryx plooi heeft in de valse kiezen onder).

De oogkas bij *Paratoceras* (fig. 5) is echter nog niet zo ver naar achter als bij de andere protoceratiden: de voorrand ligt ongeveer ter hoogte van de achterrand van de bovenkaaks M2. De hersenschedel is, relatief, het grootst van alle protoceratiden, en, eveneens uniek, vrijwel zonder dwarskam (crista sagittalis) en zonder slaapbeenkam (crista temporalis). Verondersteld wordt dat de spieraanhechtingen hier nu niet nodig waren, omdat de achterhoofdshoorn die functie al vervulde.

Maar nog veel aparter is het vreemde patroon van groefjes en kuultjes op de oppervlakte van de voorhoofsbeenderen, de neusbeenderen, en de bovenkaaksbeenderen. Het enige zoogdier dat dat ook heeft, is de Amerikaanse paca (*Cuniculus paca*): een knaagdier uit tropisch Amerika, verwant met agoeti's en acu-

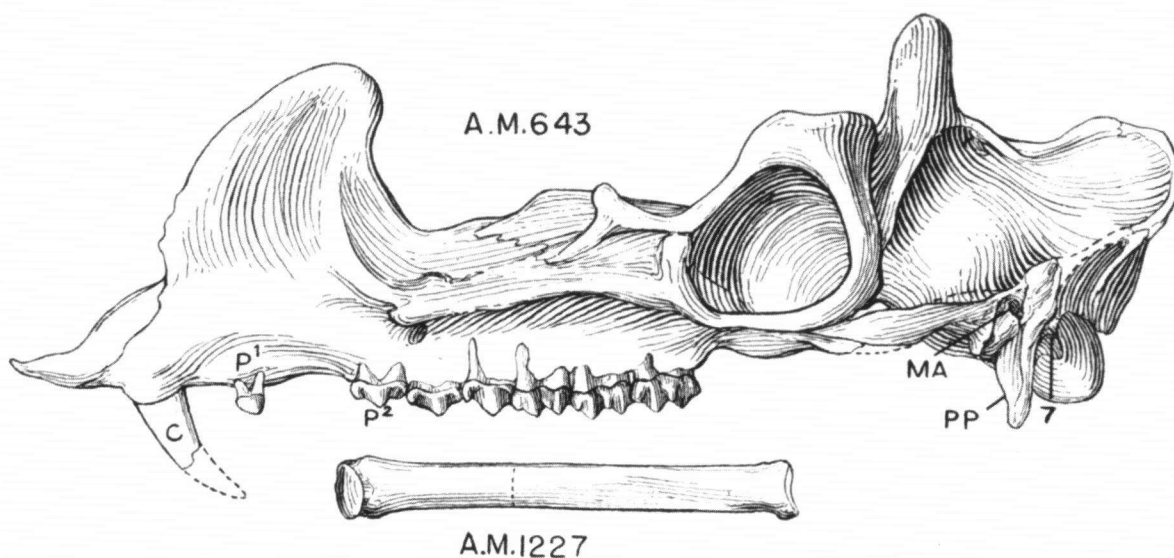


Fig. 4 *Protoceras celer* Marsh, South Dakota (museum number AM643; FRICK 1937:598)

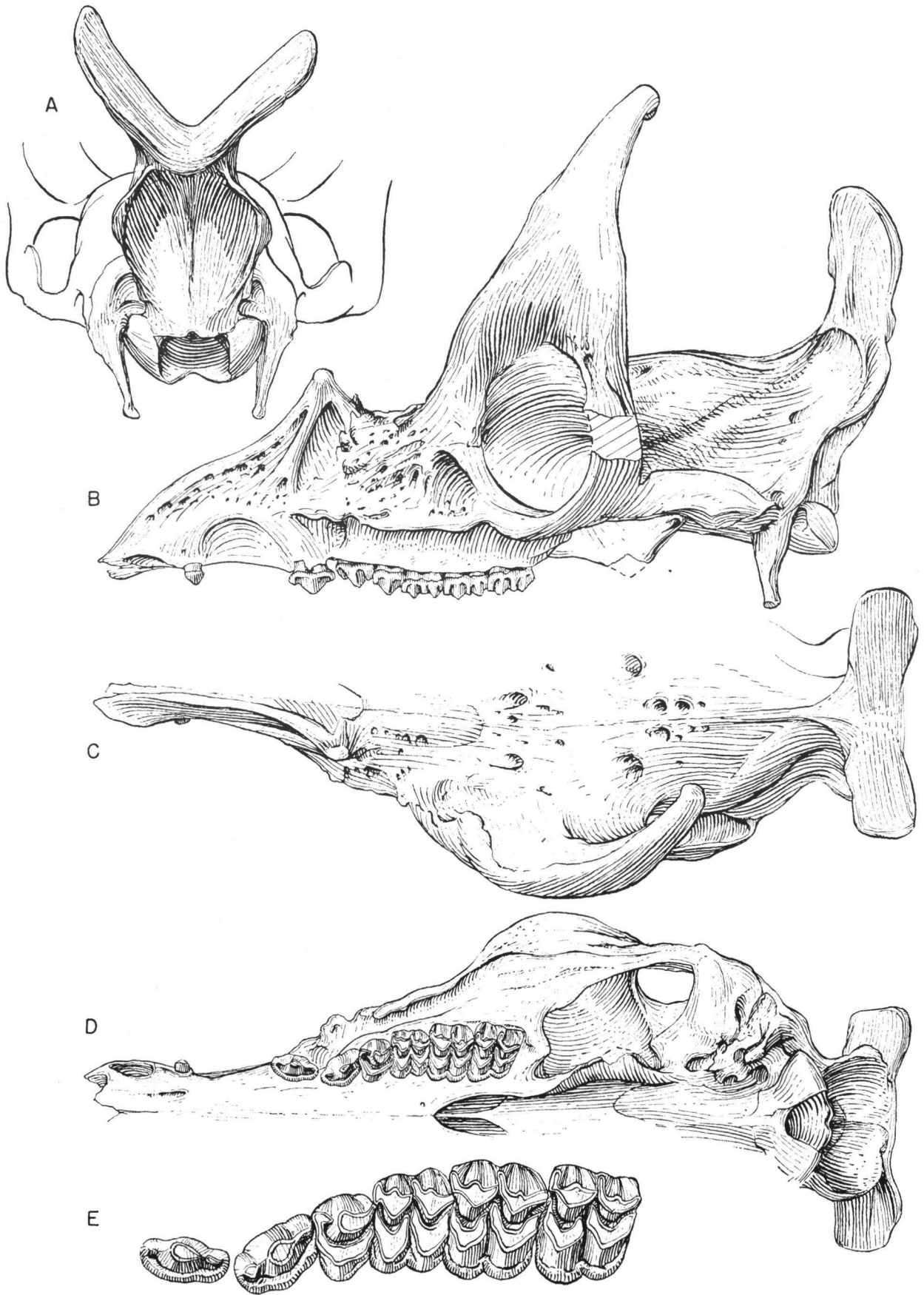


Fig. 5 *Paratoceras wardi*, Texas, Trinity River pit 1, San Jacinto County (museum number AM 40249). Ware lengthe circa 23 cm (PATTON AND TAYLOR 1973:370)

chy's maar groter (circa 60 cm.); de eigenaardige honingraatachtige structuur van de schedelbeenderen wordt wel geassocieerd met een klankkast. Bij *Paratoceras* hebben de kleine kuiltjes een willekeurige plaats en richting, maar de grotere hebben de opening naar voren. Misschien dat dat een aanwijzing voor de functie kan zijn.

Net als *Protoceras* had *Paratoceras* een grote, slurfachtige snuit, gezien zijn zeer korte (minder dan 2.5 cm lang) neusbeenderen, die extreem teruggetrokken zijn. De duidelijke groeves voor de goed ontwikkelde aders naar vooral de bovenlip bevestigen dat. De latere protoceratiden hadden dat in mindere mate.

De voorpoten, tenslotte, zijn ook hier korter dan de achterpoten. Bovendien is de ellepijp duidelijk dunner, over een groter deel met het sterk gekromde spaakbeen vergroeid, en met een relatief kleiner gewichtsvlak voor het cuneiform. Die drie dingen samen betekenen dat het gewicht vooral door het spaakbeen gedragen werd, en dat daardoor de voet minder gespreid stond dan bij *Protoceras celer* het geval was. En, net als bij alle protoceratiden, kon *Paratoceras* zijn tenen wel goed buigen, maar niet strekken. Met zulke tenen kun je niet goed rennen, wel aardig springen maar helemaal niet goed neerkomen, en weer wel uitstekend graven en krabben. Verder had hij weer de typische scheve astragalus (fig. 6) en de niet-vergroeide middenvoetsbeenderen (fig. 7).

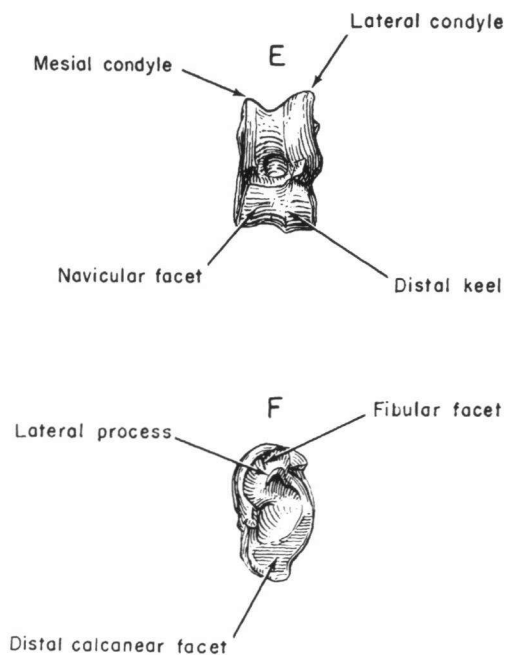


Fig. 6 *Paratoceras wardi*, linker astragalus (museumnummer AM 40865) van voren gezien (PATTON AND TAYLOR 1973:385)

Paratoceras wardi, left astragalus (storage number AM 40865), anterior view (PATTON AND TAYLOR 1973:385)

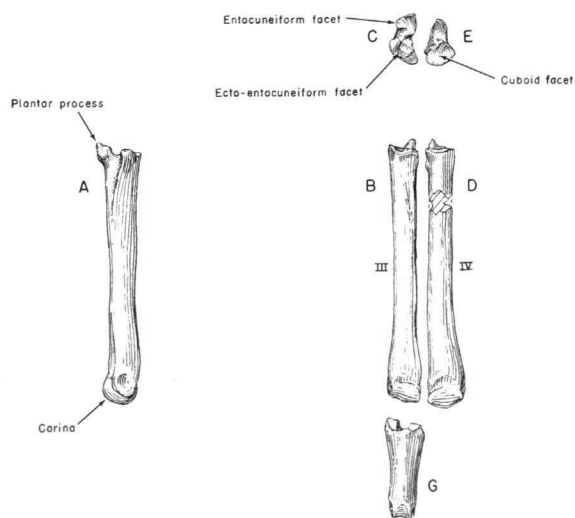


Fig. 7 *Paratoceras wardi*, linker metatars 3 (museumnummer AM 40872) en rechter metatars 4 (gespiegeld; museumnummer AM 40875), van voren gezien (PATTON AND TAYLOR 1973:386)

Paratoceras wardi, left metatarsal 3 (storage number AM 40872) and right metatarsal 4 (reversed; storage number AM 40875), anterior view (PATTON AND TAYLOR 1973:386)

Synthetoceratinae

De verder ontwikkelde protoceratiden (*Syndyoceras*) en de verst ontwikkelde (*Synthetoceras*) zijn minder goed bekend. Er zit helaas een grote tijdsprong tussen *Protoceras* en *Syndyoceras*: maar liefst vier en een half miljoen jaar. Al was er een behoorlijke variatie binnen *Protoceras*, toch is het niet goed mogelijk om de echte voorloper van de eerste Synthetoceratine aan te wijzen. In wezen komt *Protoceras nasutus* het meest in de richting.

Het was de groep Protoceratiden met het grootste verspreidingsgebied, zowel in tijd als in geografie, en vertoonde ook nog eens grote variatie. De subfamilie omvat drie geslachten: *Syndyoceras* Barbour, 1905b, *Prosynthetoceras* Frick, 1937, en *Synthetoceras* Stirton, 1932, in toenemende ingewikkeldheid van vooral de hoorns. Het geslacht *Lambdoceras* (STIRTON 1967) is nu een subgeslacht van *Prosynthetoceras* (PATTON AND TAYLOR 1971). Het geslacht *Prosynthetoceras* is de oudst bekende protoceratide die buiten de noordelijke grote vlaktes gevonden is. Twee ondergeslachten kent *Prosynthetoceras*, met ieder een eigen verspreiding: *Prosynthetoceras* van de kustvlaktes van de Golf van Mexico en van de Atlantische Oceaan, en *Lambdoceras* van de Texas kustvlakte en de grote vlaktes. *Synthetoceras* was de laatste overlevende van de hele familie Protoceratinae.

Waar komen ze vandaan?

De Synthetoceratinae zijn alleen bekend uit de periode van het late Arikarien (Vroeg Mioceen) tot het vroege Hemphilien (Midden Plioceen) van Noord-Amerika, dus van grofweg 24 tot 3 miljoen jaar geleden. Hun verspreidingsgebied is behoorlijk groot: in een boog van Zuid Dakota zuidwaarts door Texas, oostwaarts door de kustvlaktes van Alabama en Florida en noordwaarts tot in New Jersey (fig. 8). Er is wel nog een kiesfragment gevonden in Oaxaca (Mexico) dat misschien toegeschreven kan worden aan een protoceratide, maar of het om een synthetoceratine gaat, is nog onduidelijk.

Als je naar de vindplaatsen kijkt, zie je onmiddellijk dat er toch veel lange-afstands gaten in het verspreidingsgebied zitten. Waarschijnlijk zijn ze echter eerder het gevolg van de grilligheid van geologische processen die de fossilisering mogelijk maken, dan van een werkelijk onregelmatige verspreiding en van ecologische barrières. Vooral als je bedenkt dat de verschillende types in meerdere gebieden gevonden worden. Echte ecologische barrières zouden een strikte scheiding naar type hebben moeten opleveren, dus per plek maar een enkel type (eventueel per laag), en ieder type het liefst ook maar in een enkel soort gebied of soort laag.

Chronologisch gezien komen de Synthetoceratinae voor vanaf het late Arikareen (vroeg Midden Mioceen) van de noordelijke grote vlaktes tot het vroege

Hemphilien (Midden Plioceen) van de kustvlaktes bij de Golf van Mexico. Het vroegst, althans tot nu toe, is het geslacht *Syndyoceras* uit de Harrison formatie (Nebraska).

De meeste informatie komt eigenlijk uit de kustvlakte van Texas, waar niet alleen een overvloed aan Synthetoceratidae gevonden is, maar ook nog eens in een bijzonder gunstige stratigrafische configuratie. De lagen met fossielen verschillen onderling maar heel weinig in tijd (geologisch gezien dan), zodat de opeenvolging van de verschillende types goed bestudeerd kan worden. De gehele tijdspanne van het lagencomplex loopt van Midden Mioceen tot Midden Plioceen.

Hoe zien ze eruit?

Leden van de subfamilie Synthetoceratinae verschillen van de eenvoudigere subfamilie Protoceratinae in enkele kenmerken. Maar, let op, hier volgen slechts de algemene kenmerken van de hele subfamilie; ieder geslacht heeft uiteraard zijn eigen, licht afwijkende typische eigenschappen.

Synthetoceratinen hebben een langere snuit, langere neusbeenderen, samensmelting van de bovenkaaksuitstulpingen tot een enkele snuithoorn met duidelijke oppervlaktegroeves, een kleine bult op het voorhoofdsbeen net voor de oogkas, veel grotere hoorns op de oogkas, die naar buiten wijzen en naar achter in een wijde boog en die een netwerk van groef-

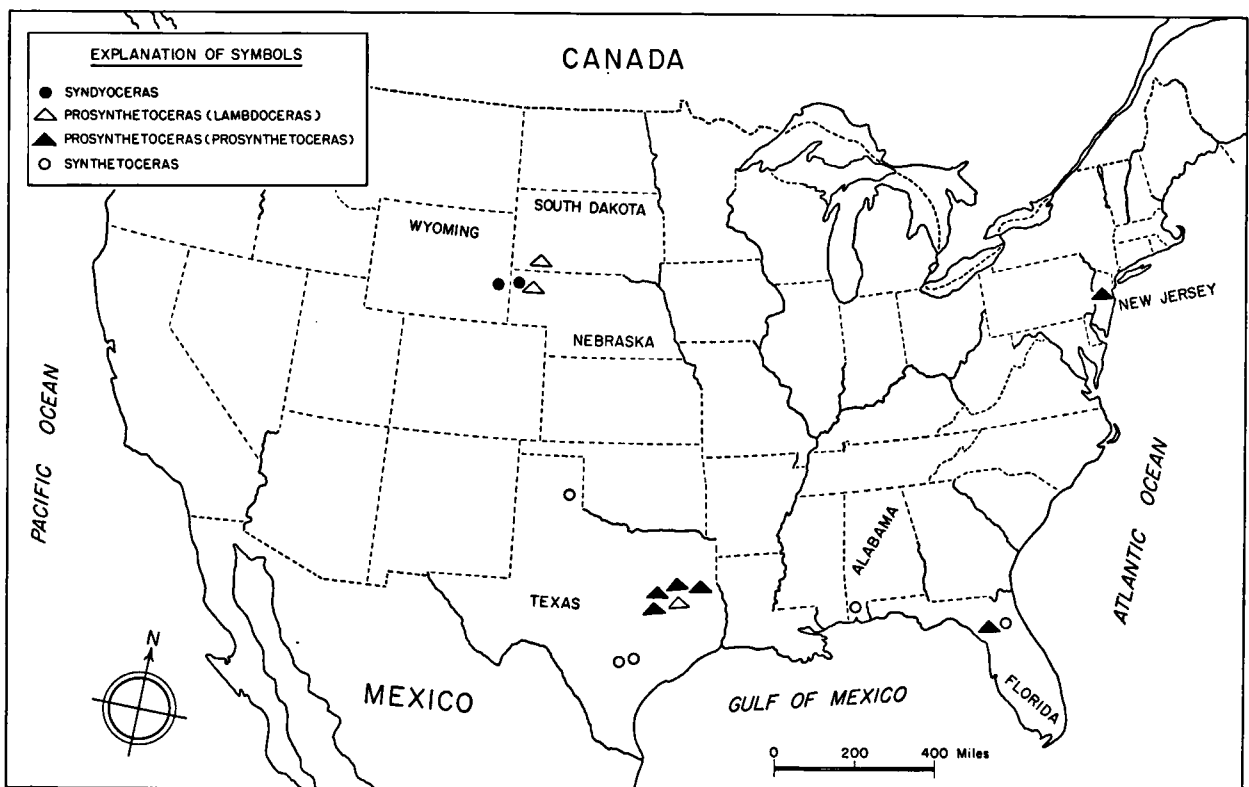


Fig. 8 Verspreidingsgebied van Synthetoceratinae in Noord-Amerika

Distribution of the Synthetoceratinae in North America

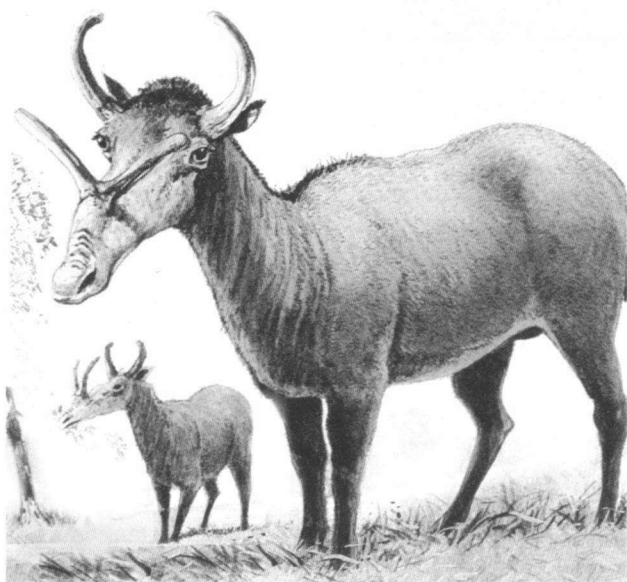


Fig. 9 Impressie van *Syndyoceras*, bewerking van SCOTT (1924:403) en SAVAGE EN LONG (1986:222)

Artist impression of *Syndyoceras*, adapted from SCOTT (1924:403) and SAVAGE AND LONG (1986:222)

jes en kanaaltjes hebben. Ze hebben geen hoornachtige uitstulpingen op het wandbeen.

Al zijn er geen vrouwelijke exemplaren gevonden met intacte snuit, toch neemt men (PATTON AND TAYLOR, 1971:132) aan dat de hoorns alleen bij de mannetjes voorkwamen. Echter, van het ondergeslacht *Lambdoceras* zijn wel degelijk schedels gevonden met sterk gereduceerde driehoekige knobbels op de plaats van de oogkashoorns, die dus heel goed van vrouwtjes geweest kunnen zijn. Helaas hebben deze schedels geen intacte snuit, dus of ze een neushoorn hadden, en in welke vorm, is onduidelijk.

Tenslotte het gebit: ze hebben relatief kleinere en vooral minder verlengde valse kiezen met een minder naar voren ontwikkeld paraconid op P2 (onder) en P3 (onder), en slanker gekroonde kiezen. Wellicht het meest karakteristieke kenmerk van een synthetoceratine bovenkaakskies is de aanwezigheid van een grote extra lob tussen de twee lobben aan de wangzijde. In deftige woorden: er is een tuberculum intercolumnare tussen protocone en metaconule. De tandformule (boven) is I0, C1, P2-4, M1-3; onder I1-3, C1, P1-4, M1-3.

Wat betreft de hak en de ondervoet zijn er typische protoceratide kenmerken. Het kootbeen of sprongbeen (astragalus) heeft van voren gezien, net als bij de Protoceratinae, een gehoekte middenlijn, oftewel de assen van de bovenste helft en de onderste helft lopen niet parallel, maar kruisen elkaar centraal.

Dit doet sterk denken aan de situatie bij de Eocene evenhoevigen, en bij het varken. Daar is deze constructie nodig voor goede wendbaarheid bij een stugge ondervoet, die op zichzelf weinig beweging toelaat. In de autotechniek is een dergelijke scheve constructie bekend als *camber*. Deze is nodig in onder andere ra-

ce-auto's met een zeer snelle wending zonder snelheid te verliezen en zonder evenwichtsproblemen. Een lichte draaiing naar buiten van de wielen, c.q. tenen verhoogt de stabiliteit. Dit is exact wat we zien bij het varken: scheef sprongbeen en lichte X-benigheid in de ondervoet. Als je naar een varken kijkt, dan zie je ook onmiddellijk dat hij bij opschrikken liever razendsnel opzij en weg draait, dan rechtvooruit wegrent, iets wat een schaap nu weer wel doet. En bij paniek gaat een varken altijd rondjes rennen, nooit in een rechte lijn vooruit.

Ook als bij de Protoceratinae is het ontbreken van het uitsteeksel aan de onderkant van de binnencondyle (processus transversalis condylis distalis medialis), wat een grotere beweging zowel naar voren als naar achteren toe zou kunnen laten (PATTON AND TAYLOR, 1971:186), net als het relatief grotere facet (sustentaculum tali) op het hielbeen voor het sprongbeen (PATTON AND TAYLOR, 1971:188).

De voetwortelbeentjes zijn niet gefuseerd zoals bij de moderne evenhoevigen het geval is. Het cuboid, het naviculare en het grote entocuneiform zijn los, maar het ecto- en mesocuneiform vormen juist wel een enkel bot. Er zijn vier middenvoetsbeenderen: nummer 3 en 4 zijn grote, gescheiden, functionele tenen, terwijl nummer 2 en 5 gereduceerd zijn tot rudimentaire zijtenen (de sporen), die de grond niet raken, althans in rust.

Geslacht *Syndyoceras* Barbour

De enige soort van dit geslacht is *Syndyoceras cooki* Barbour, 1905b. Toen Barbour hem in 1905 beschreef, karakteriseerde hij dit dier als een primitieve, vierhoornige antilope met wijde oogkassen, taps toelopende snuit, en een goed geproportioneerde vorm, die in gratie en schoonheid niet onder deed voor welk uitgestorven of recent dier dan ook. Sommige kleurplaten, zoals die in SAVAGE AND LONG (1986:222-223), zijn hier duidelijk door geïnspireerd: hier is de verder ontwikkelde *Synthetoceras* getekend als een antilope met lange benen, een typische antilopetekening op de vacht, maar dan wel met de karakteristieke lange snuit en de hoorns. Echt kloppen doet dit niet, want de protoceratiden hadden juist korte, stevige benen, en liepen meer als een varken dan als een antilope (fig. 9). Het plaatje van *Syndyoceras* op dezelfde pagina is minder antilope-achtig, en dus al veel beter, maar de benen zijn nog veel te lang. Overigens, deze laatste tekening is vrijwel exact overgetrokken van SCOTT (1924:403), maar dan gespiegeld. Zo te zien neemt men veel klakkeloos over, zonder goed te kijken naar de andere skeletdelen dan de schedel.

Syndyoceras verschilt van de andere, modernere leden van de subfamilie vooral voor wat betreft de voorste hoorn op de snuit. Vrijwel gelijk na de fusie tot een enkele, licht gebogen tak vertakt hij zich al in twee. De fusie is overigens niet compleet, de twee opbouwende delen blijven zichtbaar. De groeven passeren de grens

tussen de twee opbouwende elementen nergens, dus de gepaarde structuur had nog wel een gescheiden ontwikkeling. Hierin lijkt *Syndyoceras* meer op de primitievere *Protoceras* dan op *Prosynthetoceras* uit zijn eigen onderfamilie.

De oogkashoorns steken uit voorbij de oogkas, en buigen tot de middenlijn van de schedel, meer zoals bij *Lambdoceras* dan als bij *Prosynthetoceras*, die meer naar achter gebogen hoorns heeft (zie verder). Op dit moment is het nog niet duidelijk of de oogkashoorns nu ontstaan zijn uit de fusie van de benige uitsteeksels van de wandbeenderen met die van de voorhoofdsbeenderen zoals die bij *Protoceras* aanwezig zijn, of alleen uit die van de voorhoofdsbeenderen (processus supraorbitalis van de frontale). PATTON AND TAYLOR (1971:211) nemen de laatste mogelijkheid aan. In dat geval werd de vorming van wandbeenknobbels bij *Syndyoceras* onderdrukt. Een andere mogelijkheid is dat *Syndyoceras* is ontstaan uit een andere, parallelle lijn van het *Protoceras* stadium die die andere knobbels al vanaf het begin niet had.

De ware kiezen hebben een lagere kroon dan die bij de andere geslachten, maar de valse kiezen zijn juist hoger en groter, zelfs groter dan die van *L. hessei*. *Syndyoceras* verschilt van *Synthetoceras* door het behoud van P2 (boven) en P1-2 (onder). De laatste valse bovenkaakskies lijkt al behoorlijk op een echte kies. Het tandeloze deel van de bovenkaak boven de ondersnijtanden was waarschijnlijk al vereelt, net als bij de moderne herkauwers, die ook geen bovensnijtanden meer hebben. Maar de bovenhoektand is bij *Syndyoceras* nog wel aanwezig, en bepaald niet klein. Onder zijn de snijtanden allemaal aanwezig, en ook de hoektand lijkt op een snijtand, en staat dicht naast de echte snijtanden. Deze situatie vinden we ook bij de moderne herkauwers, die als het ware beneden vier snijtanden hebben. De eerste valse kies is er op zijn beurt als een hoektand gaan uitzien, en is door een tandeloos stuk, het diasteem, gescheiden van de andere valse kiezen.

De onderkaak van *Syndyoceras* doet primitiever aan dan die van de andere twee geslachten met zijn diepe, uitgebreide kuil voor de grote kauwspier en zijn robuustere horizontale deel. De andere twee hebben een veel slankere onderkaak, vrijwel zonder kauwspiergroeve. Het diasteemdeel bij *Syndyoceras* is ook steviger van constructie.

De ledematen zijn korter en massiever dan die van *Prosynthetoceras* en *Synthetoceras*. De totale lengte van het korte, plompe dijbeen is ongeveer 22 cm, dus een stukje groter dan een recent schaap. Aan de kop van het dijbeen te zien, leefde *Syndyoceras* in een bosachtige omgeving, niet op de vlaktes.

De afdrukken van de zijtenen Mt 2 en 5 op Mt 3-4 zijn duidelijker en lopen verder naar beneden, tot op drie-vierde van de totale lengte van Mt 3-4, misschien zelfs tot helemaal beneden, dus verder dan bij *Protoceras*. Bij de twee andere geslachten zijn de zijtenen gereduceerd tot kleine naaldjes aan de bovenkant, alhoewel

er twee exemplaren zijn waarbij de zijtenen misschien toch tot op de helft hebben gelopen. *Syndyoceras* was dus wat dit kenmerk betreft in feite meer primitief dan zijn voorloper *Protoceras*. Zijteen 5 gaat verder door, maar is slanker, dan zijteen 2. De gewrichtsvlakte van de buiten-condyl van de katrol van middenvoetsbeen 4, de buitenste van de functionele tenen dus, is meer verheven dan die van de binnencondyl; een situatie die we ook aantreffen bij de andere synthetoceratinen en de herten.

De tenen zelf waren minder beweeglijk dan bij de moderne herten. Het eerste kootje achter heeft een naar de voorkant toe afnemende diepte van de richel voor de katrol van het middenvoetsbeen, iets wat wijst op een minder verre strekking van de tenen (strekken van de tenen is naar voren toe bewegen, buigen naar achter

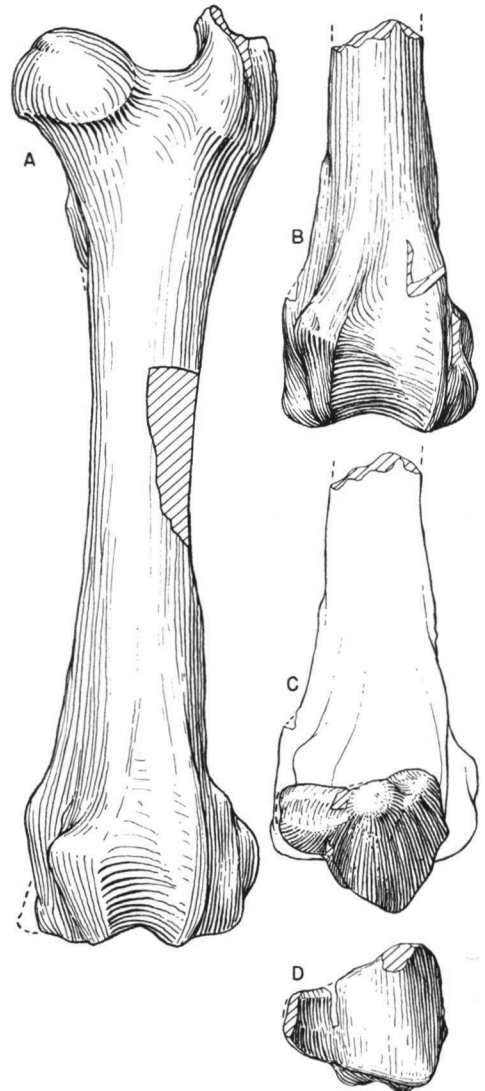


Fig. 10 *Synthetoceras tricornatus* (uit Donley County, Texas), rechter bovenbeen (museumnummer AM 40236) van voren gezien, gespiegeld, en rechter knieschijf (museumnummer AM 40229) van achteren gezien (PATTON AND TAYLOR 1971:205)

Synthetoceras tricornatus (from Donley County, Texas), right femur (storage number AM 40236) anterior view, reversed, and right patella (storage number AM 40229) posterior view (PATTON AND TAYLOR 1971:205)

toe). Datzelfde kootje heeft een ook een, in vergelijking met herten, minder ver naar voren doorlopende gewrichtsvlakte aan de onderkant, dus met het tweede kootje. Ook dat wijst op een minder verre strekking, ongeveer als bij het varken. Het tweede kootje is duidelijk korter dan het eerste, maar dat is een zeer algemeen kenmerk. Het gewrichtsvlak met het derde kootje loopt hier wel weer iets verder door naar voren, verder dan bij *Prosynthetoceras*, maar met een ondiepere groeve. Het gewrichtsvlak van het derde kootje, het klauwbeen, is vrij hol, maar niet zo diep als bij herten.

Geslachten *Prosynthetoceras* en *Synthetoceras*

In het midden-Hemingfordien (vroeg Midden Mioceen) werd *Syndyoceras* in de Grote Vlaktes en in de kustvlaktes van de Golf van Mexico vervangen door *Prosynthetoceras*. De twee geografische gebieden leverden ieder een wel eigen type op, maar hadden wel ieder dezelfde voorouder. Een van de twee types, het meer conservatieve ondergeslacht *Lambdoceras* (zie verder), is verdwenen, terwijl het andere zich verder ontwikkelde tot het geslacht *Synthetoceras*.

Taxonomie

Het geslacht *Prosynthetoceras* heeft momenteel twee ondergeslachten en vijf soorten. Onder het ondergeslacht *Prosynthetoceras* (kustvlakte van de Mexicaanse Golf) vallen: *P. francisi* Frick, 1937 en *P. texanus* Hay, 1924, terwijl onder het andere ondergeslacht, *Lambdoceras* (Grote Vlaktes), de andere soorten vallen: *P. hessei* Stirton, 1967; *P. trinitiensis* Patton and Taylor, 1971, en *P. siouxensis* Frick, 1937. Het geslacht *Synthetoceras*, dat zich ontwikkeld heeft uit *P. (Prosynthetoceras)*, heeft maar een soort: *S. tricornatus* Stirton, 1932.

Onder de noemer *P. texanus* Hay, 1924 vallen nu ook enkele soorten die aanvankelijk tot heel andere geslachten gerekend werden, zoals *Dromomeryx texanus*, *D. angustidens*, *Merycodus grandis* (alledrie Hay, 1924), *?Synthetoceras (Prosynthetoceras) rileyi* Frick, 1937, *?Cranioceras texanus* Frick, 1937, *Blastomeryx texanus* Wood and Wood, 1937, *Syndyoceras australis* White, 1941, *?Syndyoceras texanus* Hesse, 1942. En *Prosynthetoceras (L.) siouxensis* begon ooit als *Cranioceras unicornis* Mathew, 1918. Blijkbaar was de verwarring groot, wat ook weer niet zo heel vreemd is als je bedenkt dat het vaak maar om losse kiezen of losse hoorns gaat. Maar een ding is duidelijk: de protoceratiden waren blijkbaar succesvoller dan men op het eerste gezicht dacht.

Kenmerken

Beide geslachten hebben meer overeenkomsten dan verschillen, dus het is niet zo vreemd dat FRICK (1937) *Prosynthetoceras* een ondergeslacht van *Synthetoceras* noemde.

Enkele typische, gemeenschappelijke kenmerken: ze hebben beiden een duidelijke, meer verlengde, en meer naar voren gerichte snuithoorn dan *Syndyoceras*, langere tandeloze delen (diastema's) in zowel boven- als onderkaak, minder valse kiezen, en hebben kiezen met smallere kronen. De oogkassen zijn wijd en omringd door verdikt bot om de zware oogkashoorns te kunnen dragen.

De ledematen zijn iets lichter van bouw. De achterzijtenen Mt 2 en 5 zijn sterk gereduceerd tot slechts splinters helemaal bovenaan de middelste tenen Mt 3 en 4, alhoewel bij *P. (Lambdoceras) hessei* en *P. (L.) trinitiensis* ze verder naar onder doorliepen. De middelste tenen zelf zijn bij *Prosynthetoceras* en *Synthetoceras* echter nog gewoon van elkaar gescheiden, dus nog niet vergroeid tot een kanonbeen zoals bij de moderne herkauwers.

De groeve voor de knieschijf op het dijbeen heeft, net als bij *Syndyoceras*, een hogere binnenrand dan buitenrand (fig. 10), ongeveer als bij *Cranioceras*. Maar als extraatje is er nog een sterk knobbeltje aan de binnenzijde van de binnenrand, dat verder nog nooit is waargenomen bij een evenhoevige (HERMANSON AND MACFADDEN, 1996), al komen sommige *Hoplitomeryx* exemplaren van de Gargano in de richting. Bij paarden is zo'n knobbeltje aanwezig om de knieschijf mee te blokkeren, om zo de knie op slot te zetten. Dit is essentieel om staande te kunnen slapen, iets wat handig is als je van de ene seconde op de andere wilt kunnen wegrennen. De knieschijf van *Synthetoceras* heeft een langere snuit (fig. 10), ongeveer als bij paard, maar niet zo lang als bij *Hoplitomeryx*.

De verschillen zitten vooral in de hoorns en het gebit, 'toevalligerwijs' ook de skeletonderdelen die het meest en nauwkeurigst bestudeerd zijn. Zo heeft *Synthetoceras* een langere snuithoorn, die daarmee de grootste is van de hele familie: 525 mm tegenover 180 mm in *P. (P.) texanus*. De hoorn is tevens steviger, langer gevorkt en meer gebogen, en knobbeliger langs de zijranden dan bij *P. (P.) francisi*.

Verder hebben zijn kiezen een smallere kroon, zijn P1 onder en P2 onder en boven zijn verdwenen, de resterende valse kiezen zijn ingewikkelder van patroon, en zijn diastemas zijn langer. Het voorste stuk van zijn onderkaak is slank en zelfs een beetje spatelvormig, en lijkt daarmee wel wat op een giraf.

De ledematen van *Prosynthetoceras* zijn kleiner en lichter van bouw, het bovenste deel van de spaakbeen-ellepijp-combinatie is minder stevig vergroeid, en de rudimentaire zijtenen (voor) zijn minder gereduceerd in lengte. Over het geheel genomen is het lichaam van *Prosynthetoceras* kleiner dan dat van *Synthetoceras*.

Deze verschillen vinden we ook tussen de ondergeslachten en tussen de soorten: alles in termen van 'langer, breder, groter, ingewikkelder, meer gereduceerd, meer fusie' en dergelijke. Bijvoorbeeld, de ellepijp is over de gehele lengte benig vergroeid met het spaakbeen bij *Prosynthetoceras (Prosynthetoceras)*, terwijl dit bij *Prosynthetoceras (Lambdoceras)* minder het geval is.

Maar er zijn ook typische kenmerken die bij een enkele soort horen, zoals de duidelijk verheven kam op het slaapbeen (crista temporalis) die loopt van de achtergrens van de jukbeen tot de lambdoid-kam. Dit komt bij de gehoornde herkauwers alleen voor bij *Prosynthetoceras* (*P.*) *texasus* (fig. 11) en bij *Dromomeryx*.

Wat ook uniek is, is de naar achteren wijzende knobbel op het achterhoofd (protuberantia occipitalis externa), bijna rond op doorsnede en met een diepe kuil met gekartelde rand aan de top. Hier hechtten de nekspieren aan, die sterk ontwikkeld moesten zijn om de zware hoorns (snuithoorn en oogkashoorns) te kunnen dragen.

Wat de snuit betreft, die werd geleidelijk aan minder beweeglijk, en is het minst beweeglijk bij *Synthetoceras*, waar de opening tussen de neusbeenderen het kleinst is. Tenslotte, de plaats van oorsprong en de richting van de oogkashoorns verschillen per soort: over het algemeen meer naar achter geplaatste hoorns bij de modernere soorten, en meer zijwaarts wijzend in plaats van naar achteren.

Functie van de hoorns

De achterhoofdsuitsteeksels van *Paratoceras* wijken af, niet alleen omdat ze bij geen van de andere protoceraten ooit zijn herhaald, maar ook omdat de functie duidelijk verschillend is. Aan de structuur is namelijk te zien dat deze uitsteeksels heel goed bedoeld ge-

weest kunnen zijn voor spieraanhechtingen (PATTON AND TAYLOR, 1973:369). Dus helemaal niet voor bewapening of als signaalfunctie, al kan dat in tweede instantie erbij gekomen zijn.

Voor de oogkashoorns en neushoorns (fig. 12) is de functie echter niet zo duidelijk. Maar, opvallend is, dat van alle gevonden hoorns van synthetoceratinen er geen enkele beschadigd is (PATTON AND TAYLOR, 1971:179). Daarmee wordt de kans onwaarschijnlijk klein dat er hevige gevechten, anders dan stoten in elkaars flanken, mee gevoerd zijn. Bovendien waren ze, gezien de duidelijke groeven, bedekt met huid, eventueel vereelt of sterk behaard, wat de structuur meer kwetsbaar maakt dan echte hoorns of geweien.

Ze kwamen alleen bij de mannetjes voor; bij de vrouwtjes zijn er slechts knobbels. Daarom zullen ze vrijwel uitsluitend een signaalfunctie gehad hebben in de sociale rangorde, plus misschien een geurfunctie, dat wil zeggen, voorzien van geurstoffen uit talgklieren rond de basis van de hoorn waren ze als het ware imposante parfumsflessen, bedoeld voor onderlinge herkenning, maar ook om het stadium van geslachtsrijpheid aan te geven (zie o.a. BUBENIK AND BUBENIK, 1990:21-22).

Een meer direct praktische functie, zoals het opzij houden van laaggroeiende struiken, ligt wel voor de hand, maar dan zouden de vrouwtjes die structuren in ongeveer dezelfde mate gehad moeten hebben. Met alleen knobbels kun je niet veel.



Fig. 11 Artist impression of *Synthetoceras tricornatus* (SAVAGE AND LONG)

Een derde mogelijkheid is bescherming van de slurfachtige snuit, maar ook dan verwacht je dat bij zowel vrouwtjes als mannetjes. Bovendien valt het op de hoorns juist groter en ingewikkelder worden van *Protoceras* naar *Synthetoceras*, terwijl de beweeglijkheid van de snuit in dezelfde volgorde afneemt. De snuit zal bij *Synthetoceras* dus lang niet zo slurfachtig geweest kunnen zijn dan bij zijn vroegere familieleden, en had dus niet zo sterk beschermd hoeven te worden.

Dus, een signaalfunctie voor rangorde, herkenning en 'stemming' ligt het meest voor de hand. En omdat de

hoorns gedurende de ontwikkeling van de familie steeds groter worden, is het best mogelijk dat we aan de familie *Protoceratidae* de langzame ontwikkeling van min of meer vrije individuen via paartjes tot grotere roedels zien.

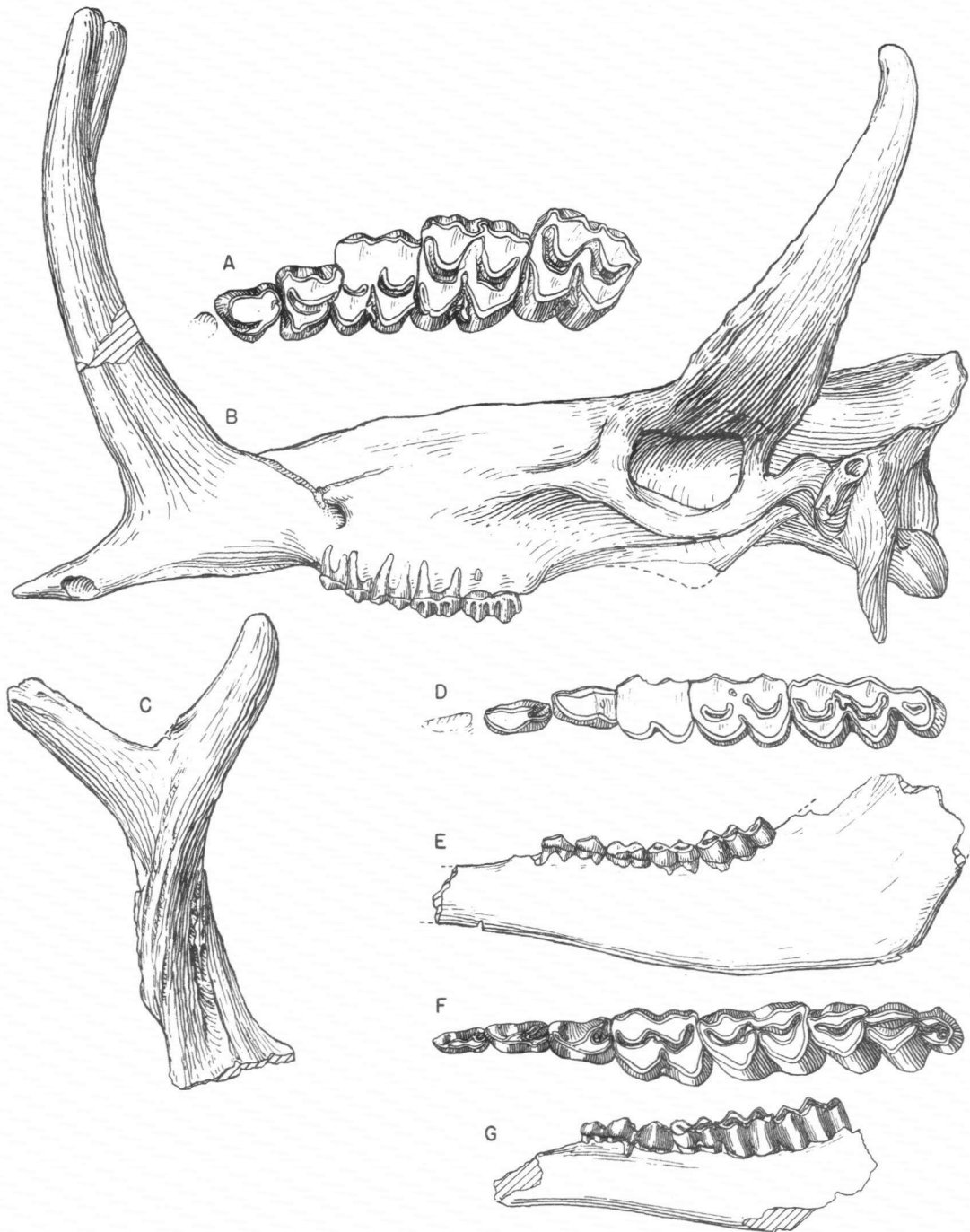


Fig. 12 *Prosynthetoceras* (*Prosynthetoceras*) *texanus* (Walker County, Texas), beschadigde schedel (museumnummer AM 53500). Ware lengte circa 28 cm (PATTON AND TAYLOR 1971:143)

Prosynthetoceras (*Prosynthetoceras*) *texanus* (Walker County, Texas), damaged skull (storage number AM 53500). Natural length approx. 28 cm (PATTON AND TAYLOR 1971:143)

Literatuur

BUBENIK, G.A. AND A.B. BUBENIK, 1990. Horns, Pronghorns, and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology, and Social Significance. Springer Verlag, New York.

FRICK, Ch., 1937. Horned Ruminants of North America. American Museum of Natural History, New York.

HERMANSON, J.W. AND B.J. MACFADDEN, 1996. Evolutionary and functional morphology of the knee in fossil and extant horses (Equidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(2), 349-357.

PATTON, T.H. AND B.E. TAYLOR, 1971. The Synthetoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae). *Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist.*, vol. 145, 119-218.

PATTON, T.H. AND B.E. TAYLOR, 1973. The Protoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae) and the systematics of the Protoceratidae. *Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist.*, vol. 150, 347-414.

SAVAGE, R.J.G. AND M.R. LONG, 1986. *Mammal Evolution: An Illustrated Guide*. Facts on File Publications, New York

SCOTT, W.B., 1924. *A History of Land Mammals in the Western Hemisphere*. Macmillan, New York.

SCOTT, W.B., 1940. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 4, Artiodactyla. *Trans. of the Amer. Phil. Soc.*, n.s., vol. 28 (4), 363-746.

STIRTON, R.A., 1967. Relationship of the Protoceratid artiodactyls, and description of a new genus. *Univ. of California Publ. in Geol. Sci.* vol. 72. University of California Press, Berkeley.

VILLALTA COMELLA, J.F. de, M. CRUSAFONT PAIRO, y R. LAVOCAT, 1946. *Primer Hallazgo en Europa de ruminantes fosiles Tricornios*. Publ. Museo Sabadell Comun. Cient. Paleont., vol. janvier 1946

Adres van de auteur:

Sandra van der Geer
Boerhaavelaan 98
2334 ET Leiden

E-mail: info@ticonsole.nl

Web site: <http://www.ticonsole.nl/books>