



STEVE JOHNSON

## GROEN ALS GRAS

### EVOLUTIE VAN DE ZOOGDIEREN DEEL 3

**In het Paleogeen, de periode die centraal stond in de vorige aflevering van deze serie, waren de meeste herbivoren bladeters, dat wil zeggen planteneters die zich voeden met bladeren, takken, scheuten en af en toe vruchten. In het Mioceen (grotfweg 23–5 miljoen jaar geleden) kwam daar verandering in door de verspreiding van een voor ons zo vanzelfsprekend plantje: gras.**

**H**et is bijna niet voor te stellen dat er ooit een wereld was zonder die groene sprietjes die de grond bedekken. Toch is gras een relatief jonge plant. De eerste aanwijzingen voor gras worden weliswaar gevonden in het Krijt, maar dit zijn nog lang niet de graslanden zoals wij die nu kennen. Strömberg (2005) heeft onderzoek gedaan naar de oorsprong van de graslanden en concludeert dat het aantal grassoorten pas gedurende het Oligoceen drastisch toenam. Tegen het Laat-Oligoceen/Vroeg-Mioceen werd de plant ecologisch dominant. We zien in het Mioceen ook een ontwikkeling in de grassen zelf. In warme gematigde, subtropische en tropische gebieden ontstaan de zogenaamde C4-grassen. Tussen de 8 en 6 miljoen jaar geleden nam het aantal van hiervan aanzienlijk toe (Cerling *et al.*, 1997). Bij deze grassen bestaat het koolstofmolecuul in het eerste fixatieproduct (bij fotosynthese) uit vier koolstofatomen. Dit in tegenstelling tot alle andere grassen, die drie koolstofatomen in hun eerste fixatieproduct hebben en daarom ook wel C3-grassen genoemd worden (Slack & Hatch, 1967). Dit lijkt een klein verschil, maar het maakt dat de C4-grassen beter bestand zijn tegen droge omstandigheden. En het zijn deze omstandigheden die we aan het eind van het Mioceen en in het Pliocene zien ontstaan in de vorm van de savannes die we nu nog steeds kennen.

De verandering in vegetatie, die we op alle continenten zien, heeft ook zijn uitwerking op de fauna. We zien dat dieren zich gaan aanpassen aan het eten van

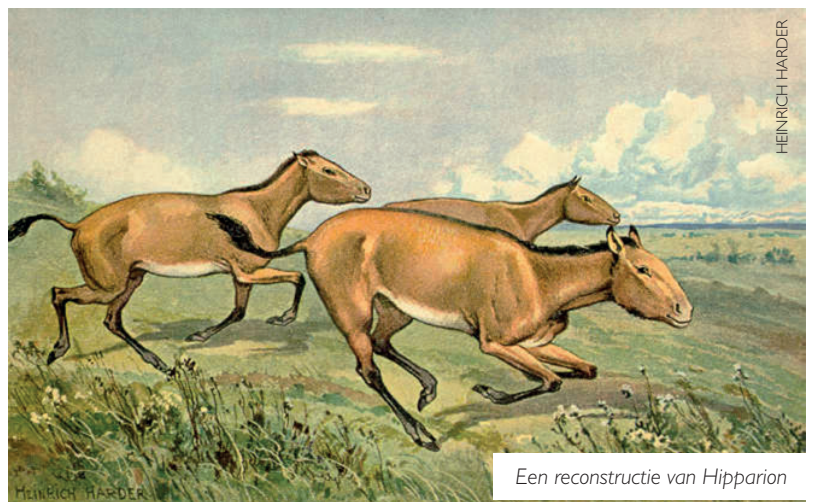
gras. Nu is gras niet het meest makkelijke plantje om te eten. Het bevat per kilo minder voedingsstoffen dan de meeste andere planten en bovendien bevatten grassprietjes veel silica, wat zorgt voor een snellere slijting van de tanden en kiezen. De fauna paste zich dan ook op meerdere manieren aan aan het eten van gras. Hoogkronigheid van de kiezen is daar één van, hoewel het niet alleen een aanpassing aan het eten van gras zelf is. Al vóór de grote verspreiding van de graslanden zien we een toename van hoogkronigheid in sommige soorten herbivoren. Dit heeft waarschijnlijk te maken met een droger wordende omgeving, waarbij meer zand, stof en andere schurende zaken in het dieet terecht komen (Jardine *et al.*, 2012). Een andere aanpassing aan het eten van gras is een toename van lichaamsgrootte..

Grotere dieren hebben het voordeel dat ze efficiënter met hun energie omgaan door een gunstigere inhoud-oppervlakte verhouding en zo dus beter aangepast zijn aan schraler voedsel (Brown en Mauer, 1986).

Drie groepen waarbij de invloed van het eten van gras en leven op de graslanden grote uitwerking op hun evolutie hebben gehad zijn de paarden, de de herkauwers en de slurfdieren.

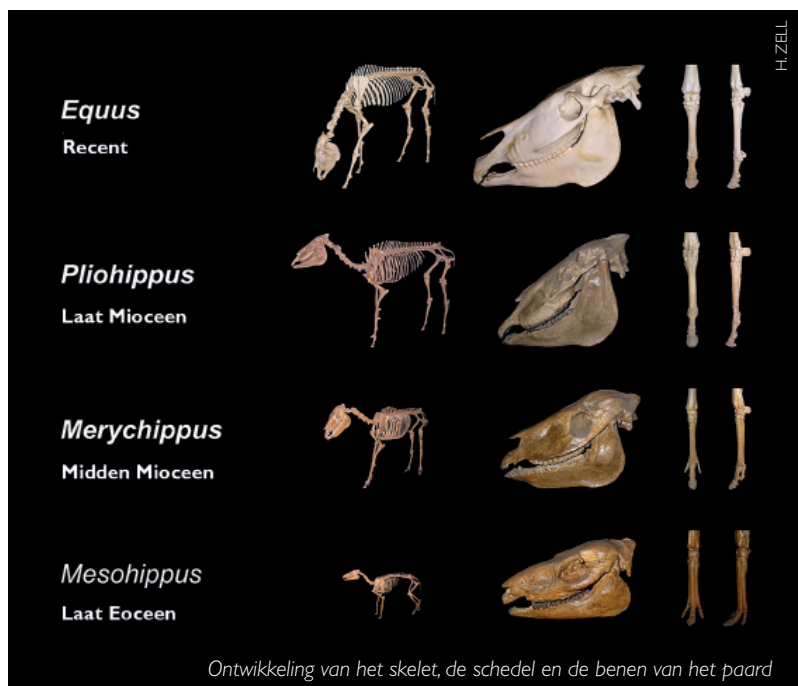
#### PAARDEN

Paarden zijn ontzettend goed aangepast aan het leven op de grasvlakten. Maar dat zijn ze niet altijd geweest. De vroegste paarden, van het genus *Eohippus*, vinden we 55 miljoen jaar



HEINRICH HARDER

Een reconstructie van *Hipparion*



Ontwikkeling van het skelet, de schedel en de benen van het paard

geleden in de wouden van Amerika. Dit waren kleine dieren, ter grootte van een vos, die nog weinig leken op de paarden van nu. De ledematen waren al wel relatief lang, waardoor het goede renners waren. De middenvoetsbeenderen waren echter nog niet gefuseerd, wat ze nog erg flexibel en wendbaar maakte. Dit zorgde ervoor dat de vroege paarden gemakkelijk en snel door het oerbos konden navigeren. De voorbenen hadden vijf tenen, ieder met een klein proto-hoefje. De achterbenen hadden aan drie tenen kleine hoefjes. De verkleinde eerste en vijfde teen raakten de grond niet (MacFadden, 2005). Deze vroege paarden waren bladeters die soms ook wat vruchten aten.

In het Vroeg-Mioceen kwam de evolutie van de paarden in een stroomversnelling. Verschillende evolutionaire lijnen ontstonden, die in twee grote groepen in te delen zijn. Eén van die groepen ontwikkelde zich tot graseters. *Merychippus* behoort tot deze groep. De andere groep, met daarin de genera *Kalobatippus*, *Anchitherium* en *Hypohippus*, bleef bladetend (Franzen, 2010).

De grasetende groep paste zich goed aan het leven op de grasvlakten. De zijtenen die in de vroege paarden nog aanwezig waren, werden gereduceerd. Deze aanpassing heeft zich meerdere keren in de evolutie van deze paarden voorgedaan. In het Pliocene is de reductie van de zijtenen compleet en zien we de eerste echte éénhoevige paarden in het genus *Equus*. Dit is het genus waartoe alle nu nog levende paarden (incl. zebra's en ezels) behoren.

Het reduceren van de zijtenen was echter niet de enige aanpassing aan de graslanden die we terug zien in de paarden. Ook aan het hoofd en kauwapparaat hebben zich belangrijke aanpassingen voorgedaan. Zo zijn de kiezen enorm hoogkronig geworden;

een aanpassing niet alleen aan het eten van gras, maar ook aan de soms stoffige, zandige omstandigheden op de vlakten, en het eten van voedsel zo vlak bij de grond waarbij altijd wat zand meegegeten wordt. Bovendien hebben de moderne paardenkiesen veel emailrichels om slijtage van het tandbeen tegen te gaan. Daarnaast zijn de premolaren gemolariseerd, zodat ze samen met de molaren een lange malende kiezenrij vormen. Om deze hoogkronige kiezenrij in het hoofd in te passen moest de snuit wel langer worden. De ogen kwamen verder naar achteren, tot achter de kiezenrij te liggen en de voorkant van de snuit, met daarin de snijtanden, strekte zich nog verder naar voren, waardoor tussen de snijtanden en de kiezenrij een tandenloze ruimte (het diastema) ontstond. Op deze manier kon er niet alleen optimaal gebruik gemaakt worden van de voortanden om het gras af te knippen, maar konden de kiezen ook zo ver mogelijk achterin de kaak blijven, waardoor ze dicht bij het scharnierpunt zitten en de maalkracht het grootst is (Franzen, 2010), waarbij de lange snuit voor de hefboomwerking zorgt

Paarden zijn uiteindelijk ontzettend goed aangepast aan het leven op de soms dorre en schrale vlaktes. Door hun aanpassingen in het gebit zijn ze goed in staat hard en schurend voedsel tot zich te nemen. Bovendien kunnen ze de hele dag door blijven eten en worden ze bij het verteren van hun voedsel geholpen door symbiotische bacteriën in hun dikke darm en vooral in hun blindedarm. De blinde darm neemt bijna de hele rechterzijde van de buik van paarden in (niet te verwarren met het wormvormig aanhangsel dat bij mensen vaak problemen geeft en verwijderd moet worden). Het succes van paarden is af te lezen aan de vele resten van paarden die we regelmatig in fossiele context terugvinden.

## HERKAUWERS

De eerste land-evenhoevigen ontwikkelden zich in het Vroeg Eoceen, zo'n 54 miljoen jaar geleden. Die eerste evenhoevigen, van het genus *Diacodexis*, leken wel wat op de dwergherten die we nu nog in Azië vinden (Theodor *et al.*, 2007), zoals de kantjil. In tegenstelling tot de onevenhoevigen, waren de eerste evenhoevigen niet allemaal strikt herbivoor. De morfologie van het gebit geeft aan dat onder die vroege evenhoevigen soorten waren met een insectivoor of frugivoor dieet, naast omnivoren en herbivoren. Van zo'n omnivoor, *Messelobunodon*, is in de groeve Messel een fossiel gevonden waarvan de maaginhoud zichtbaar was (Richter, 1981, 1987). Gedurende de gehele evolutie van de evenhoevigen blijven we deze diversiteit aan diëten zien.

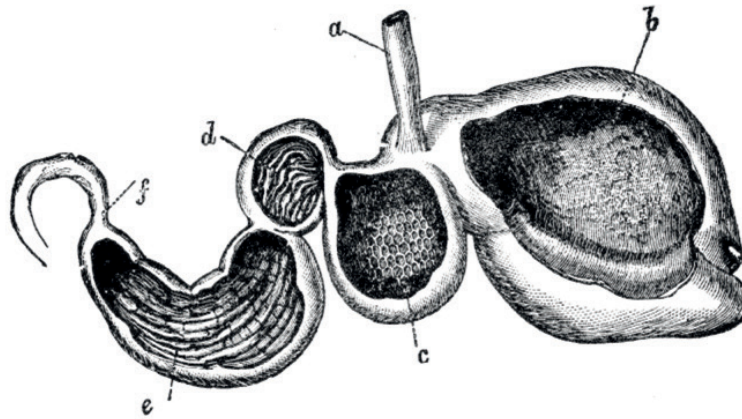
Binnen de herbivore evenhoevigen is er één groep die zich uitermate aangepast heeft aan het eten van gras: de herkauwers oftewel Ruminantia. Bestaande families die onder deze groep vallen zijn de Tragulidae (dwergherten), Moschidae (muskusherten), Cervidae (herten), Giraffidae (giraffen en okapi's), Antilocapridae (gaffelantilopen) en Bovidae (holhoornigen). Daarnaast behoren ook een aantal uitgestorven families tot deze groep. De Tylopoda (kamelen en llama's) herkauwen ook, maar behoren niet tot de Ruminantia omdat ze een minder ingewikkelde voormaag hebben en snijtanden in de bovenkaak. Alle herkauwerfamilies hebben gemeen dat ze een speciale aanpassing aan hun maagstelsel hebben, waardoor ze uiterst efficiënt gebruik kunnen maken van de voedingsstoffen in gras. De maag van herkauwers is verdeeld in vier compartimenten: de pens, de netmaag, de boekmaag en uiteindelijk de lebmaag. De eerste drie (de voormagen) zijn ontstaan uit de slokdarm, en alleen de laatste is de 'echte' maag. Door, nadat het voedsel in de pens is geweest opnieuw te kauwen, wordt er langer verteerd. Bovendien bevatten de pens en netmaag bacteriën die cellulose afbreken tot glucose. De boekmaag en lebmaag zorgen voor de verdere vertering en opname van voedingsstoffen. Herkauwers zijn door deze intensieve manier van voedselvertering in staat om veel meer voedingsstoffen uit gras te halen



Kleine Kantjil, een dwerghert

AUTEUR  
NATASJA DEN OUDEN





FRANK E. BEDDARD

Doorsnede door de maag van een herkauwer: a - slokdarm, b - pens, c - netmaag, d - boekmaag, e - lebmaag, f - twaalfvingerige darm



GHEBOGHEDO

Messelobunodon, een vroege evenhoevige uit dezelfde familie als Diacodexis

dan niet-herkauwers. Bij de niet-herkauwers belanden veel voedingsstoffen in de mest. Herkauwen heeft echter ook een nadeel. Het duurt namelijk vrij lang voordat een voorraad voedsel volledig verwerkt is. Als de plantvezels eenmaal compleet gefermenteerd zijn en het voedsel blijft nog langer in de maag zitten, dan raakt een dier juist energie kwijt aan methaan producerende bacteriën. Er is dus een optimum passeersnelheid en daarmee samenhangend een maximum hoeveelheid voedsel per dag. Dit is waarschijnlijk dan ook de reden dat er zich onder de herkauwers geen enorme reuzen bevinden. Om groter te groeien is een grotere hoeveelheid voedsel nodig.

Om deze te verwerken zou de passeersnelheid vergroot moeten worden, wat weer afbreuk doet aan het hele systeem van herkauwen (Clauss *et al.*, 2003). Er zijn vrijwel geen herkauwers van meer dan 1000 kilo en er zijn er geen van meer dan 2000 kilo. De hoeveelheid voedingsstoffen die herkauwers per dag binnen kunnen krijgen is dus te beperkt om uit te kunnen groeien tot ware reuzen (Janis, 2007).

Vanaf het midden Eoceen zijn de evenhoevigen zich gaan diversifiëren. Na het Eoceen namen ze het stokje over van de onevenhoevigen als meest diverse en talrijke groep van herbivoren

en dat zijn ze daarna altijd gebleven. Op dit moment telt de groep 10 families, 85 genera en maar liefst 217 soorten (Janis, 2007).

## SLURFDIEREN

Olifanten zijn zeer herkenbaar aan hun enorme lichaam, grote slagstanden en lange slurf. Met deze slurf kunnen ze gemakkelijk graspollen lostrekken om die vervolgens op te eten. De eerste voorouders van de olifanten waren echter lang zo groot niet en gras aten ze al evenmin. De verspreiding van de graslanden was echter wel cruciaal bij de ontwikkeling van de slurfdieren tot de grote, imposante dieren die ze nu zijn.

De evolutie van de slurfdieren kan ingedeeld worden in drie radiaties, ieder met hun eigen kenmerken (zie tabel 1). Wat ze echter allemaal gemeen hebben is een vergroting van de tweede snijtand (die vormen bij de latere soorten de slagstanden), het verlies van de eerste premolaar, tandemil met Schregerlijnen en een stand van de onderarm waarbij de radius over de ulna gekruist is (Shoshani, 1998).

De eerste radiatie heeft zijn oorsprong in Afrika en bestaat alleen uit *browsers*. De allereerste slurfdieren vallen binnen deze groep. Het oudste slurfdier dat tot nu toe gevonden is, is *Eretherium azzou-zorum* (Gheerbrant, 2009). Deze soort was zeer klein, met een geschat gewicht van ongeveer 3 kg en hij leefde zo'n 60 miljoen jaar geleden in wat nu Marokko is. Ook uit Marokko, maar met 55 miljo-

Eerste radiatie	- verticale kiezenwisseling - laagkronige kiezen ( <i>brachyodont</i> ) met drie of vier platen in de bovenkaaks M3 - bij sommige soorten is de hoektand nog aanwezig - voornamelijk bladeters
Tweede radiatie	- horizontale kiezenwisseling - bovenkaaks M3 heeft zeven platen en is <i>brachyodont</i> of <i>hypsodont</i> - voornamelijk grazers
Derde radiatie	- horizontale kiezenwisseling - tot dertig platen in de bovenkaaks M3 en <i>hypsodont</i> - voornamelijk grazers

Tabel 1 Kenmerken van de drie radiaties van slurfdragers (gegevens uit Shoshani, 1998)

## WEET WAT JE EET

De herbivore zoogdieren kunnen volgens Dompierre en Churcher (1996) ingedeeld worden in drie groepen:

- bladeters: eten scheuten, bladeren, vruchten en kruiden
- grazers: eten tenminste 90% gras
- *mixed feeders*: eten 10-90% gras

Er zijn meerdere manieren die gebruikt kunnen worden om te bepalen in welke van bovenstaande groepen een herbivoor valt. Deze zijn: hoogkronigheid, vorm van de snuit, stabiele isotopen, microwear, fossiele mest en maaginhoud.

### Hoogkronigheid

Hoogkronigheid, of hypsodontie, werd altijd gezien als een typische aanpassing aan het eten van gras (Feranec, 2003). Grassen bevatten namelijk silica, dat sterk eroderend op de tanden en kiezen werkt. De ontwikkeling van hoogkronigheid lijkt echter eerder een aanpassing aan eroderende stoffen in het algemeen te zijn. Zo zijn er ook bladeters die veel stof en zand binnenkrijgen en als gevolg daarvan hoogkronige kiezen hebben ontwikkeld. Hoogkronigheid verdwijnt ook niet snel bij een overgang naar minder eroderend voedsel. Dit komt waarschijnlijk doordat hoogkronigheid een dier geschikt maakt voor een grotere range aan niches. Het is dus een algemeen voordeel. Nieuw onderzoek (Jardine *et al.*, 2012) laat zien dat hoogkronigheid inderdaad eerder ontwikkeld is dan de graslanden, in een tijd waarin droogte en stoffigheid overheerste.

### Morfologie van de premaxilla

Over het algemeen kan gesteld worden dat grazers een vierkante snuit hebben en bladeters een puntige. Mixed feeders zitten daar dan ergens tussenin. Bladeters hebben een puntige snuit, zodat ze individuele blaadjes in een boom kunnen selecteren en uitpikken. Op die manier kunnen ze de voor hen beste blaadjes selecteren. De vierkante snuit bij grazers dient ervoor zoveel mogelijk gras per hap binnen te kunnen krijgen. Omdat er niet veel verschil is tussen de individuele grassprietten is het niet nodig aparte sprietten te selecteren. Bovendien bevat gras minder voedingsstoffen dan blaadjes en is het dus zaak er genoeg van binnen te krijgen per dag. Of dit idee van snuitvorm ook waar is, is onderzocht door Solounias *et al.* (1988). Hij bekeek de snuitvorm van verschillende leden van de familie Giraffidae en het bleek dat snuitvorm inderdaad indicatief was voor voedingstype. Gordon en Illius (1988) merken echter terecht op dat ook lichaamsgrootte meespeelt. In grotere soorten zal de snuit van een bladeter extra puntig moeten zijn om effectief blaadjes te kunnen selecteren. Kleine soorten kunnen in dat geval met een minder puntige snuit af.

### Stabiele isotopen

Voor het bepalen van paleodieet zijn koolstofisotopen de belangrijkste stabiele isotopen. Organismen krijgen koolstofisotopen binnen via hun dieet. Deze isotopen komen vervolgens in de botten en het gebit terecht. De hoeveelheid stabiele koolstofisotopen in tandglazuur wordt niet beïnvloed door diagenese – elke chemische, fysische of biologische verandering die een element ondergaat nadat het afgezet is – en is daardoor zichtbaar in fossielen. Bij de C4 methode wordt relatief meer C13 opgeslagen en bij de C3 methode relatief

meer C12 (Feranec, 2003). In moderne Afrikaanse savannes zijn het de cypergrassen die volgens de C4 methode koolstof opslaan en de bomen, struiken en kruiden volgens de C3 methode. Grazers zullen dus een hogere 13C:12C ratio hebben dan bladeters. Uiteraard is deze methode alleen bruikbaar in gebieden waar er een duidelijke scheiding is tussen C3 en C4 planten. C4 planten komen alleen voor in warme gematigde, subtropische en tropische gebieden. In koelere gebieden gebruiken alle planten de C3 methode. En uiteraard is de methode alleen bruikbaar vanaf het Midden-Mioceen, want daarvoor zijn de C4 grassen nog niet zo verspreid dat hun stempel zichtbaar is in isotopenanalyses.

### Microwear

Al het voedsel dat een dier eet, zorgt in meer of mindere mate voor slijtage van het tandglazuur. Maar gras zorgt voor extra slijtage omdat het silica bevat, wat ontzettend hard en scherp is. Het eten van zowel grassen als bladeren laat microscopische sporen na op het tandglazuur. Er is een verschil in het soort sporen die grassen en bladeren maken: grassen laten vaak krassen na en bladeren putjes (Solounias, *et al.*, 1988). Het aantal krassen en putjes wordt geteld en bij overwegend krassen krijg je een grazer en bij overwegend putjes een bladeter. Het onderscheid tussen grazers en mixed feeders is moeilijk, omdat het aantal krassen al snel overheerst. Bovendien merken Teaford en Robinson (1987) op dat seizoensmatige verschillen in voedselstrategie de patronen in microwear kunnen beïnvloeden. Een patroon kan namelijk na verloop van tijd veranderen, en microwear geeft alleen de situatie van de laatste weken voor de dood weer.

### Fossiele mest

Fossiele mest is natuurlijk bij uitstek de manier om het dieet van een dier te reconstrueren. Het bevat vaak niet alleen de onverteerde resten van allerlei planten, maar ook pollen en bij niet al te hoge ouderdom en goede omstandigheden planten-DNA. Het grote probleem is natuurlijk het vaststellen van de maker van de mest. En dat is nog niet zo gemakkelijk. Zeker niet wanneer het om herbivoren gaat, want dan zijn er toch vaak meerdere kandidaten mogelijk. Maar als je de maker dan weet te identificeren, heb je wel ineens een schat aan informatie. Zo weet je dan niet alleen of een dier een grazer, bladeter of *mixed feeder*, was, maar ook welke planten of delen van planten hij precies gegeten heeft. Uiteraard moet je er dan wel rekening mee houden dat het een momentopname is en de gevonden planten dus seizoen afhankelijk kunnen zijn.

### Maaginhoud

Maaginhoud in fossiele context is extreem zeldzaam. Maar het kan voorkomen, zeker in permafrost omstandigheden. Zo zijn er inmiddels meerdere mammoetmummies waarvan de maaginhoud bekeken is (Van Geel *et al.*, 2011). Het geeft een zeer gedetailleerd beeld van wat het dier als laatste maaltijd gegeten heeft. Van Geel *et al.* (2011) hebben zo zelfs aan de hand van de vruchtlichamen van schimmels aangetoond dat mammoeten mest aten, aangezien mest een goede bron voor mineralen is.

en jaar iets jonger, komt *Phosphaerium escuillei* (Gheerbrant, *et al.*, 1996) Deze soort was met zijn 8-15 kg iets groter. Beide soorten leken nog weinig op de olifanten die we nu kennen. Deze eerste slurfdragers hadden nog geen slurf, maar hooguit een uiterst beweeglijke en verlengde bovenlip zoals we die nu nog bij bijvoorbeeld tapirs zien. In het Eoceen ontstaan dan genera die met enkele

honderden kilo's al een heel stuk groter zijn, maar nog lang niet op 'olifantengrootte'. Ook de voor olifanten zo kenmerkende slurf en slag tanden zijn nog niet geheel ontwikkeld. Voorbeelden hiervan zijn *Moeritherium* – ooit gezien als de basis voor de slurfdieren, maar inmiddels op een zijspoor gezet – *Numidotherium* en *Phiomia*. *Deinotherium* en *Mammuth* horen tenslotte ook nog tot de

eerste radiatie, hoewel de soort *Mammuth americanum* vanwege zijn horizontale kieswisseling dan weer in de tweede radiatie geplaatst wordt. Zij ontwikkelden zich tot olifantsgrootte, met heuse slag tanden en een slurf.

Aan het eind Oligoceen/begin Mioceen zijn de slurfdragers op 'olifantengrootte'. Dit heeft een aantal voordelen:



een groter lichaam is efficiënter in gebruik van schraler voedsel, zoals gras en het is bovendien een afweermechanisme tegen roofdieren. Ook zien we in deze periode dat de slagstanden zich in allerlei vormen en maten ontwikkelen. De groep waarbij dit heel duidelijk zichtbaar is de superfamilie Gomphotheriidae, die de tweede radiatie van de slurfdragers vormt. Deze groep mastodonten is zeer divers maar als gemeenschappelijke kenmerken hebben ze een slurf en slagstanden. Vaak hebben ze zelfs vier slagstanden, twee in de bovenkaak en twee in de onderkaak. In deze groep bevinden zich vele soorten zoals de in Europa voorkomende *Gomphotherium angustidens*, de tot de verbeelding sprekende groep van de ‘shovel-tuskers’ (familie Amebelodontidae) met twee schepvormige snijtanden in de onderkaak en de ons uit de Oosterschelde bekende *Anancus arvensis*. Het merendeel van de soorten uit deze tweede radiatie had een grascomponent in het dieet en we zien bij deze soorten dan ook een toename van de kroonhoogte en het aantal emailrichels. Ook isotopenanalyse geeft aan dat gras (en dan met name C4 gras) onderdeel van het dieet vormde (Cerling *et al.*, 1999).

Ook de geografische verspreiding van de slurfdragers in het Mioceen veranderde. De lagere temperaturen en zeespiegelstanden legden nieuwe landbruggen droog, waardoor de slurfdragers zich voor het eerst buiten Afrika begaven. Ze trokken zo'n 18 miljoen jaar geleden oostwaarts Klein- en Zuid-Azië in (Kalb *et al.* 1996) en van daaruit richting het noorden (De Beer, 1964). De eerste slurfdragers die de oversteek vanuit Afrika maakten waren *Deinotherium* uit de eerste radiatie en *Gomphotherium* uit de tweede radiatie. Soorten uit deze tweede radiatie verspreiden zich uiteindelijk over Afrika, Eurazie en de Amerika's.

De derde radiatie van slurfdieren tenslotte bestaat uit leden van de familie Elephantidae. Tot deze familie behoren de genera *Stegotetrabelodon*, *Stegodibelodon*, *Primelephas* en *Mammuthus*



EDUARD SOUÁ VÁZQUEZ

*Platybelodon grangeri*

plus de twee nu nog levende genera *Elephas* en *Loxodonta* (Tassy & Debruyne 2001). De eerste leden van deze familie vinden we in het Laat-Mioceen van Afrika en ze zijn allemaal in meer of mindere mate aangepast aan het eten van gras. Het toppunt van dit aangepast zijn zien we in de lijn van de mammoeten. Hun kiezen bestaan uit platen

met een emailhulsel die aan elkaar vastgekit zijn met cement. Als we dan de lijn van de zuidelijke mammoet (*M. meridionalis*) via de steppemammoet (*M. trogontherii*) naar de wolharige mammoet (*M. primigenius*) volgen, dan zien we dat het aantal platen en de kroonhoogte sterk toenemen. Door die verhoogde kroonhoogte heeft de kies een langere levensduur en de vele platen helpen bij het vermalen van stugge grassen. De wolharige mammoet at dan ook vrijwel alleen maar stugge grassen. Bovendien zal hij door de droogte op de mammoetsteppe ook een vrij aanzienlijke hoeveelheid stof en zand binnengekregen hebben.

MARIANA RUIZ VILLARREAL



*Moeritherium lyonsi*

## VOLGENDE KEER

Uiteraard zijn meer diergroepen beïnvloed door de verspreiding van de graslanden. Dit waren onder andere de roofdieren, die zich op allerlei manieren aanpasten aan de veranderende vegetatie en het veranderde aanbod aan prooidieren. Maar daarover meer in de volgende aflevering.

**DANKWOORD**

Met hartelijke dank aan Alexandra van der Geer voor nuttige discussies en opmerkingen.

**LITERATUUR**

Brown, J.H. B.A. Maurer (1986) Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324, 248-250.

Cerling, T.E., J.M. Harris, B.J. MacFadden, M.G. Leakey, J. Quade, V. Eisenmann, J. Ehleringer (1997) Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389, 153-158.

Cerling, T.E., J.M. Harris, B.J. MacFadden, M.G. Leakey (1999) Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia* 120, 364-374.

Clauss, M., R. Frey, B. Kiefer, M. Lechner-Doll, W. Loehlein, C. Polster, G.E. Roessner, W.J. Streich (2003) The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. *Oecologia* 136 (1), 14-27.

De Beer, G., 1964: *Atlas of evolution*, Nelson, London.

Dompierre, H., C.S. Churcher (1996) Premaxillary shape as an indicator of the diet of seven extinct late Cenozoic New World camels. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 141-148.

Feranec, R.S. (2003) Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology* 29, 230-242.

Franzen, J.L. (2010) *The rise of horses. 55 million years of evolution*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

Emmanuel Gheerbrant (2009) Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)* 106 (26), 10717-10721.

Gheerbrant, E., J. Sudre, H. Cappetta, (1996). A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature* 383 (6595), 68-71.



DMITRY BOGDANOV

*Deinotherium giganteum*

Gordon D., A.W. Illius (1988) Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional Ecology* 2, 15-22.

Janis, C.M. (2007) Artiodactyl palaeoecology and evolutionary trends. In: Prothero, D.R., S.E. Foss (Eds.) *The evolution of the artiodactyls*. John Hopkins University Press, Baltimore, 292-302.

Jardine, P.E., C.M. Janis, S. Sahney, M.J. Benton (2012) Grit not grass: Concordant patterns of early origin of hypsodonty in Great Plains ungulates and Glires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 365, 1-10.

Kalb, J.E., D.J. Froehlich, G.L. Bell (1996) Palaeobiogeography of late Neogene African and Eurasian Elephantoida. in: Shoshani, J., P. Tassy (eds.): *The Proboscidea: evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*, 117-123.

MacFadden, B.J. (2005) Fossil Horses - Evidence for Evolution. *Science* 307(5716), 1728-1730.

Richter, G. (1981) Untersuchungen zur

Ernährung von *Messelobunodon schaeferi* (Mammalia, Artiodactyla). *Senckenbergiana Lethaea* 61, 355-370.

Richter, G. (1987) Untersuchungen sur Ernährung eozäner Säuger aus der Fundstelle Messel bei Darmstadt. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 91, 1-33.

Shoshani, J., 1998: Understanding proboscidean evolution: a formidable task, *Trends in Ecology and Evolution* 13, 480-487.

Slack, C.R., M.D. Hatch (1967) Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *The Biochemical journal* 103 (3), 660-665.

Solounias, N., M. Teaford, A. Walker (1988) Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14, 287-300.

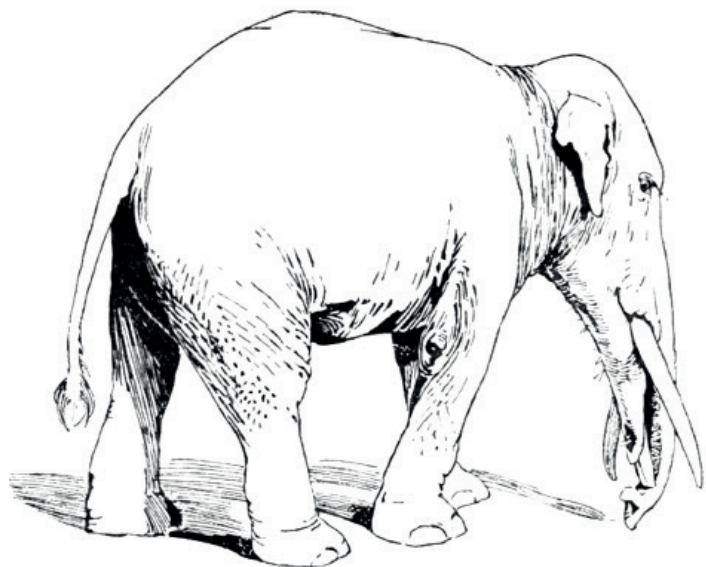
Strömberg, C.A.E. (2005) Decoupled taxonomic radiation and geological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (34), 11980-11984.

Tassy, P., R. Debruyne, R. (2001) The timing of early Elephantinae differentiation: the palaeontological record, with a short comment on molecular data. in: G. Cavarretta (ed.) *The World of Elephants - International Congress Rome 2001*, 685-687.

Teaford, M.F., J.G. Robinson (1987) Diet and dental microwear in *Cebus negrivittatus*, *American Journal of Physical Anthropology* 72, 261-262.

Theodor, J.M., J. Erfurt, G. Métais (2007) The earliest artiodactyls. In: Prothero, D.R., S.E. Foss (eds.) *The evolution of artiodactyls*. John Hopkins University Press, Baltimore, 32-58.

Van Geel, B., R.D. Guthrie, J.G. Altmann, P. Broekens, I.D. Bull, F.L. Gill, B. Jansen, A. Nieman, B. Gravendeel (2011). Mycological evidence of coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth. *Quaternary Science Reviews* 30(17-18), 2289-2303.



C.W. ANDREWS

*Gomphotherium angustidens*