



*Synoplotherium vorax*, uit de orde Mesonychia, van het Midden Eoceen van Wyoming

## MET LANGETANDEN

**Het is juli 2013. In de berm bij Luttelgeest wordt een dode wolvin aangetroffen. Het lijkt erop of ze is aangereden. Of is ze er opzettelijk neergelegd? Het dier wordt in Naturalis onderzocht en geprepareerd. Ondertussen vragen we ons af: is het echt wel een wolf? Of toch een hond? En als het inderdaad een wolf is, waar komt ze dan vandaan? Zijn er meer? Kunnen we straks nog wel veilig het bos in? Het houdt de gemoederen flink bezig. En dit is geen op zichzelf staande gebeurtenis. Met grote belangstelling volgen we in 2011 de berichtgeving rond een waarneming van een mogelijke lynx in Limburg. Engeland is al jaren in de greep van waarnemingen van ‘The Beast of Exmoor’ en andere grote katten op het platteland. Zweden volgt via webcams de trek van een eenzame wolf in Skåne en in de Alpen en Pyreneeën worden de laatste Europese wilde beren angstvallig in de gaten gehouden opdat ze geen picknickmandjes van nietsvermoedende toeristen stelen. Grote vleeseters zijn interessant. En dat zijn ze altijd al geweest.**

**V**leeseters zijn relatief zeldzaam in het fossiele bestand. Dit komt omdat ze nu eenmaal veel minder voorkomen in een ecosysteem dan herbivoren. Hierdoor is het reconstrueren van hun evolutionaire geschiedenis en het herkennen van trends daarin lastiger dan bij bijvoorbeeld herbivoren die in grote kuddes leven en talrijker zijn in fossiele vorm. Maar desalniettemin is er in de loop der jaren toch een goed beeld ontstaan van de vleeseters, hoe zij hun omgeving beïnvloedden en - misschien zelfs wel interessanter - hoe zij zelf beïnvloed werden door factoren van buitenaf.

### WAT IS EEN ROOFDIER?

Dit lijkt op het eerste gezicht een simpele vraag, maar is dat het ook? Veel mensen denken bij het woord roofdier aan een dier dat andere dieren bejaagt en hun vlees eet. In ecologische zin klopt dit ook en worden leeuwen, arenden en haaien als roofdieren gezien. Als je het taxonomisch bekijkt, dan wordt het al een heel stuk lastiger. ‘Roofdieren’ is namelijk de Nederland-

se benaming voor de orde Carnivora. Dit is een orde binnen de zoogdieren, die vrijwel alle nu levende grote vleeseters onder de zoogdieren omvat. Dit werkt natuurlijk verwarrend, omdat in de ecologie het woord carnivoor gebruikt wordt voor een dier dat vlees eet. Maar een carnivoor hoeft niet tot de Carnivora te behoren - denk maar weer aan die haai, maar ook binnen de zoogdieren zijn er vleesetende groepen die niet tot de Carnivora behoren - en leden van de Carnivora zijn niet altijd carnivoor. Een mooi voorbeeld hiervan is de reuzenpanda. Deze behoort tot de familie van de beren (Ursidae) en daarmee tot de orde van de Carnivora, maar zijn dieet bestaat vrijwel alleen uit bamboe.

Grote vleeseters maken altijd deel uit van een ecosysteem; hun ‘rol’ is het op peil houden van de herbivoren. Door de tijd heen zijn het echter niet altijd de zoogdieren geweest die de grote vleeseters vertegenwoordigden. Ook krokodillen en vleesetende (loop) vogels speelden een grote rol. Maar pas na het uitsterven van de dinosauriërs begonnen de zoogdieren aan hun echte

opmars. In het Paleoceen ontstonden verschillende groepen zoogdieren – de Mesonychia, Creodonta, Carnivora en in Zuid-Amerika en Australië de Marsupialia (buideldieren) – die de niche van grote rover in het ecosysteem vullden. In de loop van de tijd wisselen ze elkaar af als dominante vleeseter.

### MESONYCHIA

De Mesonychia is een orde die bestaat uit carnivore hoefdieren. Ze beleefden hun hoogtijdagen in het Paleoceen en Eoceen van Azië, Europa en Noord-Amerika (Zhou *et al.*, 1995). Ze vormden de eerste groep van vleesetende zoogdieren, maar aan het begin van het Oligoceen stierven ze uit.

Over het algemeen waren leden van deze orde middelgrote dieren, maar *Andrewsarchus* was met zijn 1000 kg enorm (Osborn, 1924). Van dit dier (dat vernoemd werd naar de bekende fossielenjager Roy Chapman Andrews) werd in de Gobi woestijn een schedel gevonden die wel één meter lang was. Hoewel de rest van het skelet nooit is teruggevonden, wordt hij vaak gerecon-

strueerd met een wolfachtig lichaam. De lagen waarin de schedel gevonden werd, zijn zo'n 36 tot 45 miljoen jaar oud. Het zou overigens kunnen dat *Andrewsarchus* niet alleen vlees at. Zijn tanden waren erg robuust en hadden geen scheurkiesaanpassing. Bovendien waren zijn molaren afgevlakt, wat er mogelijk op wijst dat ze botten konden vermalen.

## CREODONTA

De Creodonta is een orde van roofdieren die in het Eoceen sterk opkwam en in het Oligoceen de dominante groep binnen de vleesetende zoogdieren werd. Ook bij deze groep zijn er soorten die zich tot zeer grote dieren ontwikkelden. *Megistotherium osteothlastes* uit de familie Hyaenodontidae is er zo één. Zijn schedel had een lengte van ruim een meter en zijn lichaamsgewicht wordt geschat op 800 kg (Rasmussen *et al.*, 1989).

Uiteindelijk namen de creodonten in aantal en diversiteit af en het laatste genus stierf zo'n 8 miljoen jaar geleden, in het Laat-Mioceen, uit. Concurrentie van de Carnivora lijkt de meest voor de hand liggende verklaring voor hun ondergang (Frischia & Van Valkenburgh, 2010). Hierbij zou de samenstelling van het gebit een grote rol hebben gespeeld (MacDonald, 1992). Zowel de Creodonta als de Carnivora hebben een scheurkies. Deze kies wordt bij de Creodonta gevormd door de M1 en M2 uit de bovenkaak en de m2 en m3 in de onderkaak. Dit betekent dat de scheurkies zich helemaal achterin de kaak bevinden en erachter geen 'gewone' kiezen meer beschikbaar zijn. Creodonten waren hiermee dus puur vleeseters. Bij de Carnivora wordt de scheurkies gevormd door de P4 en m1, waardoor er zich achter de scheurkies nog enkele molaren aanwezig zijn die ingezet kunnen worden als maalkies. Hierdoor zouden de Carnivora flexibeler zijn geweest wat betreft hun voedsel en

ook de meer omnivore niche in kunnen nemen (Van Valkenburgh, 1999).

## BUIDELJAGERS

In Zuid-Amerika ontstond een groep dieren die qua uiterlijk weg hadden van sabeltandkatten en hyena's, maar hier absoluut niet aan verwant waren. Het waren buideldieren die bij afwezigheid van placentale zoogdieren gelijksoortige niches innamen en als gevolg van convergentie (zie kader) uiterlijke overeenkomsten vertoonden met roofdieren. Soorten uit de buideldierfamilie Borhyaenidae leken op wezels, beren, honden en zelfs sabeltandkatten (Vieira & Astúa de Moraes, 2003). Ook Australië had een reeks aan vleesetende buideldieren: buidelwolven (*Thylacinus*), -katten (*Dasyurus*) en -leeuwen (*Thylacoleo*). Hun aantal en diversiteit nam hier echter, net als in Zuid-Amerika, drastisch af. Een lang gesteunde verklaring voor de ondergang van de buidelvleeseters is dat ze, net als de creodonten, overgespecialiseerd waren op het eten van vlees en daardoor kwetsbaar waren voor uitsterven. De concurrentie van de kant van de minder gespecialiseerde placentale roofdieren zou dan funest geweest zijn. Voor Zuid-Amerika waren dat de roofdieren, die na het ontstaan van de Panama landbrug vanuit Noord-Amerika richting het zuiden trokken. In Australië had de mens een grote hand in het veranderen van de leefomgeving en het introduceren van de dingo. Recentelijk is deze theorie echter genuanceerd. Het lijkt erop dat, in ieder geval voor de Zuid-Amerikaanse buidelrovers, de oorzaak meer gezocht moet worden in een samenspel van factoren zoals fysieke kenmerken van de buidelrovers, afname van het aantal prooidieren en klimaatverandering (Prevosti *et al.*, 2013).

## CARNIVORA

Van de nu levende vleesetende zoogdieren behoort het overgrote deel tot de orde van de Carnivora, oftewel de roofdieren. Het karakteristieke kenmerk voor deze orde is het hebben van een scheurkiespaar op de bovenkaaks P4 en de onderkaaks m1. Traditioneel kunnen de Carnivora in twee groepen gedeeld worden: de Caniformia en de Feliformia. Tot de Caniformia behoren de families Canidae (hondachtigen), Mephitidae (stinkdieren), Mustelidae (marterachtigen), Procyonidae (wasberen), Ailuridae (rode panda) Ursidae (beren), Otariidae (zeeleeuwen), Odobenidae (walrussen) en Phocidae (zeehonden). De Feliformia bestaan uit de families van de Felidae (katachtigen), Prionodontidae (linsangs), Herpestidae (mangoesten), Hyaenidae (hyena's), Viverridae (civetkatten), Eupleridae (fossa's), Nandiniidae (Afrikaanse palm civet) en de uitgestorven families Nimravidae en Barbouroufelidae (paleokatten). Het verschil tussen de Feliformia en Caniformia zit hem in de *bulla tympanica*, dat bij de Feliformia twee kamers bevat en bij de Caniformia slechts één (Turner, 1997). Daarnaast hebben de Feliformia vaak een kortere snuit en een aantal soorten heeft intrekbare klauwen.

De oorsprong van de Carnivora moet in het Paleoceen, zo'n 60 miljoen jaar geleden gezocht worden. Het duurt dan echter nog tot het eind van het Eoceen voordat de orde tot volle bloei kan komen. Tot die tijd leefden ze in een wereld die gedomineerd werd door de Mesonychidae en Creodonta en hadden ze de vorm en grootte van een civetkatachtige (Van Valkenburgh & Wayne, 2010). Uit deze kleine roofdieren ontstonden 42 miljoen jaar geleden de Feliformia en de Caniformia. Deze groepen komen zowel in de Oude als de Nieuwe Wereld voor. Ze hebben zich over het gehele noordelijke halfrond kunnen verspreiden door gebruik te maken van de Bering landbrug. Deze landbrug is in de geschiedenis van de zoogdieren meerdere keren begaanbaar geweest en heeft zo dus meerdere keren een uitwisseling tussen Eurazië en Noord Amerika mogelijk gemaakt. Toch komt het niet tot een complete uitwisseling van soorten. Vertegenwoordigers van de familie Canidae (hondachtigen) ontwikkelden zich voornamelijk in Noord-Amerika. Pas zo'n 8 miljoen jaar geleden maken zij de stap richting Eurazië. De katachtigen (Felidae) hebben zich juist in Eurazië ontwikkeld en de eerste Amerikaanse vertegenwoordigers van deze familie dateren van rond 16 miljoen jaar geleden (MacDonald, 1992). Deze echte katten maken een snelle opmars in de Nieuwe Wereld en wanneer 3 miljoen jaar geleden de landengte van Panama gevormd wordt, trekken ze ook Zuid-Amerika in.



*Hyaenodon horridus* (orde Creodonta)

AUTEUR  
NATASJA DEN OUDEN

## CONVERGENTE EVOLUTIE

Convergente evolutie is het ontstaan van gelijksoortige eigenschappen bij taxonomisch niet direct verwante groepen. In de gewervelden zijn hier verschillende goede voorbeelden van. Zo hebben zowel vleermuizen, vogels als pterosauriërs vleugels waarmee ze goed kunnen vliegen. Het hebben van vleugels is gerelateerd aan de levenswijze van deze dieren. Maar zo zijn er meer. Denk bijvoorbeeld eens aan de overeenkomst in lichaamsbouw tussen haaien, dolfijnen en ichtyosauriërs. Zelfs tussen gewervelden en ongewervelden kan convergente evolutie optreden. Het voorkomen van lens-ogen in gewervelden, inktvissen en dooskwallen is hier een voorbeeld van.

In de roofdieren zien we twee schoolvoorbeelden van convergente evolutie. Beide hebben betrekking op de morfologie van de schedel en het gebit.

Het eerste voorbeeld betreft de overeenkomst in de vorm van de schedel van de Canidae (honden, wolven, vossen) en de Thylacinidae (buidelwolven). De wolf is een middelgroot roofdier, dat gebouwd is om lange afstanden te lopen. Zijn schedel heeft krachtige kaken, die gemaakt zijn om zijn prooi vast te houden. Wolven jagen op prooi variërend in grootte van een muis tot aan een bizon, waarbij grote prooien in groepen bejaagd worden. De groep achtervolgt het prooidier en put het uit. Wolven bijten de door uitputting verzwakte dieren naar de poten en gaan aan het prooidier hangen om het tegen de grond te werken. Dit betekent dat de bijtkracht van de wolf groot moet zijn, en de kaken, kiezen en spieren sterk. In Australië leefde een dier dat qua uiterlijk zeer veel leek op de wolf. Ook dit dier jaagde - het is inmiddels uitgestorven - op verschillende typen prooi en gebruikte daarbij zijn krachtige kaken en tanden. In 1936 stierf het laatste exemplaar van deze soort in de dierentuin van Hobart, op Tasmanië en daarmee kwam een einde aan de buidelwolf. De buidelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) heet niet voor niets buidelwolf. Het is een buideldier en dus geen familie van de wolf, maar lijkt er qua uiterlijk wel sterk op. Dit dier heeft ook een rechte rug en lange poten, waarmee het goed lange afstanden kon rennen. De grootste overeenkomsten zien we echter in de schedel. Als we ze naast elkaar zetten dan zijn er uiteraard een aantal verschillen, maar de overeenkomsten in schedelvorm en gebit zijn zeer duidelijk.

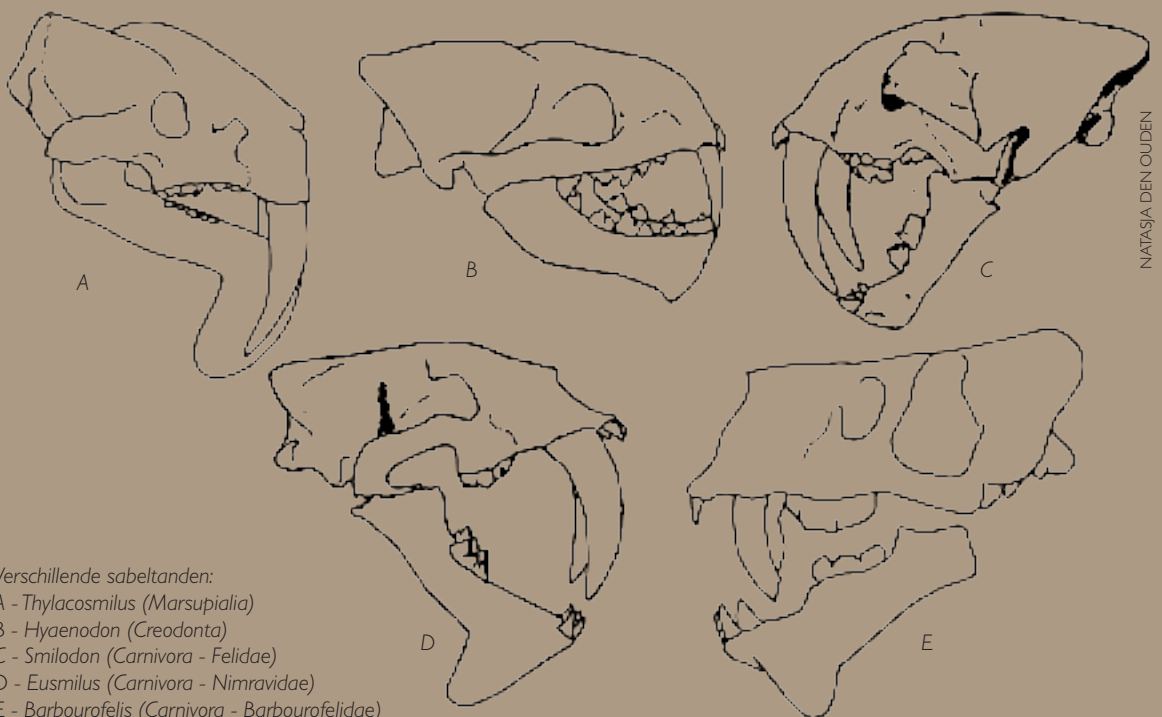


FRITZ GELLER-GRIMM



Schedel van een Amerikaanse wolf (boven) en buidelwolf (onder)

Een tweede voorbeeld, dat vaak gebruikt wordt om convergentie te illustreren zien we in het gebit van hypercarnivoren – dieren met een dieet dat voor minsten 70% uit vlees bestaat – die zich gespecialiseerd hebben in het jagen op zeer groot wild: sabeltanden. In zowel de buideldieren, Creodonta en Carnivora (Felidae, Nimravidae, Barbourfelidae) komen we sabeltanden tegen. Alle sabeltanddragers zijn hypercarnivoor en hebben een zeer gespecialiseerde manier van jagen, waarbij de sabeltanden gebruikt worden om de prooi te doden. Dit brengt voor de sabeltanddragers wel risico's mee, aangezien de sabeltanden lang en vaak afgeplat zijn, waardoor ze bij een tegenspartelende prooi kunnen breken. Desalniettemin zal de opbrengst groter zijn dan het risico, want in de loop der tijd komt deze extreme aanpassing aan de jacht op groot wild meerdere malen en in verschillende – zelfs zeer uiteenlopende – groepen voor.



NATASJA DEN OUDEN

- Verskillende sabeltanden:  
 A - *Thylacosmilus* (Marsupialia)  
 B - *Hyaenodon* (Creodonta)  
 C - *Smilodon* (Carnivora - Felidae)  
 D - *Eusmilus* (Carnivora - Nimravidae)  
 E - *Barbourofelis* (Carnivora - Barbourfelidae)



*Thylacoleo carnifex*, een vleesetend buideldier uit het Pleistoceen van Australië

Een groot deel van de roofdieren eet vlees. Vlees levert als voedingsbron veel energie. Helaas kost het ook veel energie om prooidieren te vangen. Roofdieren passen hun jachtstrategie hierop aan. Zo beschrijven Carbone *et al.* (2007) dat roofdieren met een lichaamsgewicht tot 15-20 kilo voornamelijk kleine prooidieren zoals ongewervelden en kleine zoogdieren eten, terwijl grotere roofdieren jacht maken op prooidieren die soms vele malen groter zijn dan zichzelf. Dit heeft te maken met de balans tussen de energie die een prooi opbrengt en de hoeveelheid energie die grote roofdieren nodig hebben om een prooi te vangen. Wanneer zij zich zouden voeden met kleine prooidieren zou het afzonderlijk vangen van iedere prooi meer energie kosten dan dat het oplevert. In zowel de nu levende als de fossiele soorten zien we dus ook aanpassingen aan het jagen van groot wild in de grotere roofdieren. Denk hierbij aan een leeuw die een zebra neerhaalt of een sabeltandkat die het gemunt heeft op een bizon.

Dat roofdieren zich, net als hun prooidieren, aanpassen aan hun omgeving lijkt logisch. In de grote prooidieren zien we dat vanaf het moment dat het landschap in het Eoceen en Oligoceen opener werd, de ledematen aanpassingen beginnen te vertonen aan rennen over lange afstanden. De roofdieren wachtten echter nog zo'n 20 miljoen jaar met deze aanpassingen. Blijkbaar bood de omgeving nog genoeg beschutting voor het jagen vanuit een hinderlaag. Pas wanneer in het Pliocene de graslanden dominant werden en het landschap echt heel open werd met korte vegetatie, ontwikkelden de roofdieren aanpassingen voor de achtervolging over lange afstanden (Van

Valkenburgh, 1999). Veel variatie in de aanpassingen voor het eten van vlees zien we in het fossiele bestand echter niet. Van Valkenburgh (1999) noemt als verklaring dat vlees nu eenmaal vlees is. Terwijl planten allerlei afweermechanismen ontwikkelen, zoals giftige stoffen, stekels en bladeren gevuld met silica waar herbivoren mee moeten zien om te gaan door middel van aanpassingen aan het gebit, de vorm van de snuit of manieren van verteren, blijft vlees nu eenmaal altijd een samenstelling van huid, vet en spierweefsel. We zien dus wel wat aanpassingen als het gaat om het vangen van prooidieren, maar verder blijft het gebit van de vleeseter een variatie op hetzelfde thema.

## DANKWOORD

Hartelijk dank aan Hanneke Meijer en Alexandra van der Geer voor het kritisch doorlezen van een eerdere versie van dit artikel.

## LITERATUUR

- Carbone, C., A. Teacher, J.M. Rowcliffe (2007) The Costs of Carnivory. *PLoS Biology* 5-2, e22 0363-0368.
- Friscia, A.R., B. Van Valkenburgh (2010) Ecomorphology of North American Eocene carnivores: evidence for competition between Carnivorans and Creodonts, in A. Goswami, A.R. Friscia (eds.) *Carnivoran evolution. New Views on Phylogeny, Form, and Function*, 311- 341.
- MacDonald (1992) *The velvet claw*, BBC Books, London.
- Mendoza, M., C.M. Janis, P. Palmqvist (2006) Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270, 90-101.

Osborn, H.F. (1924) Andrewsarchus, giant mesonychid of Mongolia. *American Museum Novitates* 146, 1-5.

Prevosti, F.J., A. Forasiepi, N. Zimic (2013) The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20-1, 3-21.

Turner, A. (1997) *The Big Cats and their Fossil Relatives: an illustrated guide*. Columbia University Press, New York.

Van Valkenburgh, B. (1999) Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 27, 463-493.

Van Valkenburgh, B., R.K. Wayne (2010) Carnivores. *Current Biology* 20-21, R915-R919.

Vieira, E.M., D. Astúa de Moraes (2003) Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. in: M. Jones, C. Dickman & M. Archer (eds.) *Predators with pouches. The biology of carnivorous marsupials*, 271-284.

Zhou, X., R. Zhai, P.D. Gingerich, L. Chen (1995) Skull of a new Mesonychid (Mammalia, Mesonychia) from the Late Paleocene of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15-2, 387-400.