

Achtergrond informatie bij de stamboom van de olifantachtigen

Olifanten behoren tot de groep Proboscidea (slurfdieren). Waarschijnlijk ontstonden de vroegste Proboscidea zo'n 50-60 miljoen jaar geleden. In het Tertiair vormden ze een grote groep, die vertegenwoordigers had in alle delen van de wereld, behalve in Australië en Antarctica. Tegenwoordig leven er nog maar drie soorten Proboscidea: De Indische olifant (*Elephas maximus*), Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*) en bosolifant (*Loxodonta cyclotis*).

Paleontologische, anatomische en DNA gegevens tonen aan dat de Proboscidea verwant zijn met de Sirenia (zeekoeien) en Hyracoidea (klipdassen, een planteneterende zoogdieren ter grootte van een konijn). Ze behoren samen met enkele uitgestorven soorten tot een aparte evolutionaire groep binnen de onderklasse Eutheria (placentale zoogdieren).

Tethytheria

De oudste leden van de Proboscidea en Sirenia vallen binnen de groep Tethytheria. Deze naam verwijst naar de vroegere Tethyszee, waarvan de Middellandse Zee een restant zou zijn. De klipdassen zijn volgens een hypothese het meest met de Tethytheria verwant.

Paenungulata

Proboscidea, Sirenia en Hyracoidea hebben een aantal gemeenschappelijke kenmerken. Een voorbeeld betreft de handwortelbeentjes in de pols. De handwortelbeentjes van de meeste zoogdieren overlappen elkaar, als stenen in een muur die in halfsteensverband zijn gemetseld. De handwortelbeentjes van slurfdieren, zeekoeien en klipdassen vormen echter rijen, zoals bij badkamertegels.

Recent bewijsmateriaal toont aan dat de Hyracoidea en Tethytheria 65 tot 60 miljoen jaar geleden een gezamenlijke voorouder hadden. Daarom zijn de Proboscidea, Sirenia en Hyracoidea bijeengezet in een hogere categorie: de Paenungulata.

EVOLUTIONAIRE LIJNEN VAN DE PROBOSCIDEA

Gedurende de afgelopen 55-50 miljoen jaar hebben er bij de slurfdieren drie belangrijke radiaties plaatsgevonden. De eerste aan het begin van het Eoceen tot in het Oligoceen ($\pm 55-25$ miljoen jaar geleden), de tweede in het begin van en tijdens het grootste deel van het Mioceen ($\pm 24-10$ miljoen jaar geleden) en de derde aan het eind van het Mioceen, gedurende het Pliocene en tot in het Pleistoceen (van $\pm 10-0,01$ miljoen jaar geleden).

De eerste groep omvat de vroege slurfdieren. Tot de tweede groep behoren de gomphotheriën en stegodonten. Uit de laatste radiatie ontstonden de leden van de familie Elephantidae, waartoe ook de recente olifanten behoren.

DE VROEGSTE SLURFDIEREN

Moeritheriën

Een van de eerste slurfdieren is *Moeritherium*. Moeritheriën leefden in het Eoceen en Oligoceen ($\pm 50-35$ miljoen jaar geleden), vermoedelijk in ondiepe binnenwateren langs de kust van de Tethyszee. Moeritheriën waren ongeveer zo groot als varkens. Ze hadden nog geen slurf, maar misschien wel een dikke bovenlip. De snijtanden van boven- en onderkaak waren duidelijk vergroot.



Fig 1. Een reconstructie van *Moeritherium*.

Moeritheriën werden lang beschouwd als de voorouders van alle slurfdieren. Dat idee heeft men echter losgelaten, omdat de dieren te veel gespecialiseerd waren. Waarschijnlijk is het een vroege 'zijtak' in de stamboom van de Proboscidea.

Numidotheriën en Barytheriën

Twee andere groepen slurfdieren uit het Eoceen zijn de numidotheriën (± 45 -40 miljoen jaar geleden) en de barytheriën (± 42 -36 miljoen jaar geleden). Beide soorten hebben zowel in de boven- als onderkaak kleine slaggtanden. In tegenstelling tot *Moeritherium* hadden zowel *Barytherium* als *Numidotherium* een opvallend bolle schedel. *Numidotherium koholense* had een schouderhoogte van 1-1,5 m. Uit de positie van de uitwendige neusopeningen blijkt dat hij mogelijk een korte slurf had, vergelijkbaar met die van een tapir. *Barytherium grave* kon 3 meter hoog worden, terwijl een andere Barytheriumsoort mogelijk kleiner was dan een rund.

Deinotheriën

We weten maar weinig over de Proboscidea van het Midden- tot Laat Oligoceen. Waarschijnlijk zijn veel fossielen verdwenen tijdens een 4 miljoen jaar durende ijstijd. Mogelijk zijn hierdoor ook de vroege genera van de primitieve familie Deinotheriidae onbekend. De eerste deinotheriën die werden ontdekt in Oost-Afrika, stamden uit het Mioceen. Andere vondsten uit Azië en Europa stamden uit het Mioceen tot het begin van het Pleistoceen (± 24 -1 miljoen jaar geleden).

Deinotherium heeft een afgeplatte schedel. De uitwendige neusopening was verhoogd, wat kan duiden op een goed ontwikkelde slurf. Hij had geen slaggtanden in de bovenkaak, maar uit de onderkaak groeiden lange slaggtanden die omlaag waren gebogen. De kiezen van deinotheriën waren primitief. Ze hadden slechts twee of drie ribbels en simpele knobbels en werden verticaal gewisseld, zoals bij de meeste zoogdieren (bij olifanten gebeurt dit horizontaal: oude kiezen worden door nieuwe naar voren in de kaak geduwd). Deinotheriën aten waarschijnlijk bladeren en geen gras en werden ongeveer zo groot als moderne olifanten.



Fig 2. Deinotherium is herkenbaar aan zijn grote, omlaag gebogen slaggtanden in de onderkaak.

Paleomastodonten

Paleomastodonten leefden ongeveer 36-30 miljoen jaar geleden en worden vaak gezien als de vroegste voorloper van de 'echte' olifanten. De neus is verlengd tot een kleine slurf. De snijtanden zijn een stuk langer dan die van *Moeritherium*. *Paleomastodon* had mogelijk een schouderhoogte van 2 m. De kiezen hadden twee overdwarse ribbels (als bij recente tapirs), met een neiging om een knobbel in het midden van iedere ribbel te ontwikkelen. *Paleomastodon* leefde vermoedelijk in woud- en open bosgebied.

Mastodonten (familie Mammutidae)

De Noordamerikaanse mastodonten waren olifantachtigen, die horen bij de familie Mammutidae. De term Mammutidae heeft overigens niets te maken met de mammoeten (genus *Mammuthus*). De mammoet behoort samen met de moderne olifanten tot de familie Elephantidae (zie stamboom en cladogram).

De term mastodont is extra verwarrend, omdat hij in sommige artikelen niet alleen gebruikt wordt voor de familie Mammutidae (met de Amerikaanse mastodont *Mammut americanum*), maar ook voor de familie Gomphotheriidae. Dit komt omdat de naam 'Mastodon' uit het Grieks komt en 'tepel-tand' betekent. Dit slaat op de knobbelkiezen van de mastodonten. Gomphotheriidae hebben ook knobbelkiezen en worden daarom in sommige artikelen ook mastodont genoemd. Inmiddels is de term 'mastodont' verouderd en zijn de olifantachtigen met knobbelkiezen onderverdeeld in verschillende families.

De eerste Mammutidae leefden vermoedelijk al in het Mioceen (± 23 miljoen jaar geleden). De schedel was nog breed en laag, maar de onderkaak was kort geworden en bevatte soms kleine slag tanden. Uit de bovenkaak staken grote, naar boven gebogen slag tanden. Uit koolstofdateringen blijkt dat *Mammut americanum* ongeveer 10.000 jaar geleden uitstierf. De Amerikaanse mastodont at waarschijnlijk vooral bladeren van coniferen en andere bomen.

GOMPHOTHERIËN EN HUN VERWANTEN

De slurfdieren uit het Mioceen die werden beschouwd als voorouders van de later geëvolueerde groepen, zijn ondergebracht in een groep die 'gomphotheriën' heet. De laatste dertig jaar zijn veel slurfdiergroepen bij de Gomphotheriidae ingedeeld, terwijl de taxonomische positie vaak onduidelijk is. Hierdoor werd deze familie een vergaarbak voor Proboscidea.



Fig 3. Gomphotherium was tot drie meter hoog en leefde ongeveer 20 miljoen jaar geleden. Vermoedelijk had hij een goed ontwikkelde slurf.

Gomphotheriën

Het geslacht *Gomphotherium* is typisch voor de familie Gomphotheriidae. Vermoedelijk was *Gomphotherium* bijna net zo groot als een Aziatische olifant en had hij een goed ontwikkelde slurf. Hij had zowel slag tanden in de boven- als onderkaak. De kiezen van gomphotheriën wisselden zowel op horizontale als op verticale wijze. Op basis van die horizontale wisseling worden de Elephantidae, Stegodontidae, 'gomphotheriën' en Mammutidae gezamenlijk ondergebracht in de groep Elephantoidea (zie stamboom en classificaties).

Amebelodonten, platybelodonten, rhynchotheriën, cuvieroniden en ananciden

Amebelodonten, platybelodonten, rhynchotheriën, cuvieroniden en ananciden worden meestal ook bij de familie Gomphotheriidae gerekend (zie cladogram). Opvallend bij *Platybelodon* en *Amebelodon* zijn hun schopvormige slag tanden in de onderkaak, die mogelijk dienden om moerasplanten te ontwortelen. *Cuvieronius* had luchtkamers in de schedel, een kenmerk dat we ook zien bij recente olifanten. Anancus-achtige gomphotheriën kregen een kortere onderkaak en verloren de onderste slag tanden, terwijl de bovenste slag tanden juist heel lang werden.

Stegodonten

De Stegodontidae (± 18 miljoen jaar- 10.000 jaar geleden) vormen een aparte groep. Stegodonten zijn waarschijnlijk géén voorouders van de Elephantidae, maar hebben wel een aantal kenmerken van recente olifanten. Zo hadden stegodonten een breed schedeldak met luchtkamers. Hun kiezen hadden een toegenomen aantal kammen en wisselden horizontaal. Hun lange lichaam met korte poten was echter een primitief kenmerk.

DE OLIFANTEN: FAMILIE ELEPHANTIDAE

Met de familie Elephantidae belanden we bij de recente olifanten. Volgens recente onderzoekers omvat de familie Elephantidae zes geslachten: *Loxodonta*, *Elephas*, *Mammuthus*, *Stegodibelodon*, *Stegotetabelodon* en *Primelephas*. De laatste vier zijn uitgestorven.

Kenmerkend voor de Elephantidae was het kortere lichaam en de langere poten. Gezien de verhoogde positie van de uitwendige neusopening, moeten alle Elephantidae een goed ontwikkelde slurf hebben gehad. Met hun slurf konden olifanten zowel bladeren hoog boven hun hoofd bereiken als dicht bij de grond grazen.

Meer nog dan bij stegodonten versmelten bij Elephantidae de knobbels van de hoogkronige kiezen. Het worden lamellen die sterk in aantal toenemen. Dit is waarschijnlijk een aanpassing aan het eten van grassen. De valleien tussen de lamellen zijn opgevuld door cement. De kiezen worden bij de Elephantidae horizontaal gewisseld. Als ze versleten zijn, zijn ze al zó ver naar voren geschoven dat ze afbrokkelen en daarna uitvallen. Ondertussen is de versleten kies door de volgende kies vervangen. Omdat er steeds maar vier kiezen in de kaken aanwezig zijn, kunnen de schedel en de onderkaak verder worden verkort.

Een ander kenmerk van Elephantidae is een sterk verhoogde schedelbasis met luchtkamers. Het grote achterhoofd is daardoor geschikt als aanhechtingsplaats van de enorme nekspieren. De nekspieren moeten het hoofd met de zware slurf en slagstanden (soms wel meer dan 100 kg per stuk) omhoog houden en bewegen.

Primelephas

De resten van *Primelephas* stammen uit het Mioceen, 7-6 miljoen jaar geleden. Vermoedelijk leefde hij op een open, beboste savanne. *Primelephas* had nog kleine slagstanden in de onderkaak. Bij *Loxodonta*, *Mammuthus* en *Elephas* zijn die verdwenen. De slagstanden in de bovenkaak waren bij *Primelephas* naar voren gericht en konden meer dan een meter lang worden. Men denkt dat *Primelephas* de voorouder is van *Loxodonta*, *Elephas* en *Mammuthus*.

Mammuthus

Het geslacht *Mammuthus* omvat meerdere soorten mammoeten. De wolharige mammoet, *Mammuthus primigenius*, is wellicht de bekendste. Er is relatief veel bekend van de wolharige mammoet, omdat een aantal mammoeten met huid en haar zijn ingevroren in de permafrost van Siberië. *Mammuthus primigenius* had kleine behaarde oren om zich te beschermen tegen de kou. De rosbruine haren, die op de schouder tot 1 m lang kunnen zijn, bedekten de goed isolerende donsharen. Aan bewaarde maaginhouden kon men zien dat mammoeten hoofdzakelijk grassen en zegge aten.

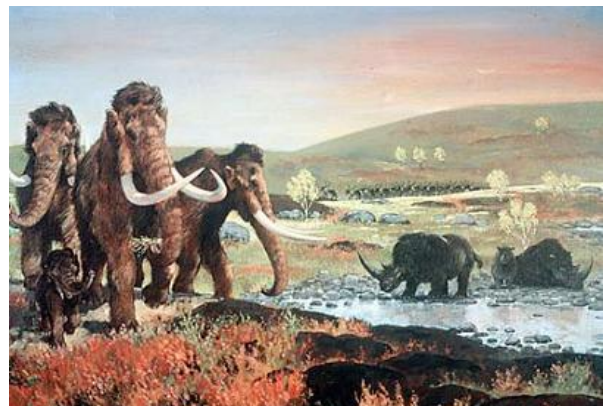


Fig 4. Reconstructie van het landschap waarin *Mammuthus primigenius* leefde gedurende de laatste IJstijd.

Op het einde van de laatste IJstijd veranderde het milieu drastisch, waardoor de Europese mammoeten ongeveer 12.000 jaar geleden uitstierven. In Noord-Amerika verdwenen ze 1000 jaar later en in Siberië leefden ze nog tot ongeveer 9.500 jaar geleden. Men dacht dat de mammoeten toen definitief uitgestorven waren, totdat men in het begin van de jaren '90 op het eiland Wrangel (ten noorden van Siberië) veel recentere mammoetresten ontdekte. Waarschijnlijk hebben de mammoeten op Wrangel tot ±4000 jaar geleden geleefd.

De recente olifanten

De Indische olifant (*Elephas maximus*), Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*) en bosolifant (*Loxodonta cyclotis*) zijn de enige recente vertegenwoordigers. Ze verschillen op sommige punten sterk van elkaar. Het genus *Elephas* is zelfs meer verwant met *Mammuthus* dan met *Loxodonta* (zie cladogram).



Fig 5. De recente vertegenwoordigers van de orde Proboscidea. Vlnr: *Loxodonta africana*, *Loxodonta cyclotis* en *Elephas maximus*.

Indische olifanten hebben kleine oren en een bolle rug. Alleen de mannetjes hebben grote slagstanden. Afrikaanse olifanten hebben juist grote oren en een holle rug. Zowel de mannelijke als vrouwelijke dieren hebben grote slagstanden.

Tot 2001 dacht men dat de Afrikaanse en Indische olifant de enige twee nog levende olifantensoorten waren. DNA-onderzoek heeft echter aangetoond dat er twee soorten Afrikaanse olifanten zijn, die onderling grote genetische verschillen hebben. Dit zijn de bosolifant (*Loxodonta cyclotis*) en de savanneolifant (*Loxodonta africana*). Ook uiterlijk verschillen de twee Afrikaanse soorten. De bosolifant is kleiner, heeft kortere en smallere slagstanden, rondere oren en een andere vorm van de kop.

Referenties:

- De Boer, L.E.M. en Sondaar, P.Y. "De evolutie van de olifantachtigen". *Museologia* no.12 – VI – 1979.
- Bongers, Hugo. "De evolutie van de Proboscidea". *Werkgroep Natuurhistorisch Museum Boekenberg*, juni 2003.
- Natuurmuseum Rotterdam. "Stamboom van de olifantachtigen", www.nmr.nl/stamslur.pdf.
- Redmond, I. *Oogetuigen "Olifanten"*, Standaard Uitgeverij nv, Memphis Belle, 1993.
- Shoshani, J. *Fascinerend Dierenrijk "Olifanten"*. Zuid-Hollandse Uitgeverijmaatschappij, 1992.

Aanvullende literatuur:

- Shoshani, J. and P. Tassy (eds.) " *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*". Oxford University Press, Oxford, 1996.
- www.natuurinformatie.nl