

Merkmals- und Funktionswandel in der Stammesgeschichte der Pferde

M. Röhrs

Institut für Zoologie
Tierärztliche Hochschule Hannover

Schlüsselwörter: Funktionswandel, Stammesgeschichte, Pferd

Vor etwa 200 Millionen Jahren sind aus Reptilien Säugetiere entstanden, 140 Millionen Jahre führten sie ein recht unauffälliges Dasein. Es handelte sich um recht kleine Tiere, die sich im wesentlichen von Insekten ernährten. Erst zu Beginn des Tertiärs – vor rund 60 Millionen Jahren – begann die adaptive Radiation der Säugetiere, die Anpassung an alle vorhandenen Lebensbedingungen.

Zu dieser adaptiven Radiation gehörte auch die differenzierte Erschließung der Flora als Nahrung. Pflanzen wurden und werden von ganz unterschiedlichen Vertretern der Säugetiere gefressen, bei den rezenten Arten sind das z. B. Känguruhs, Nagetiere, Hasenartige, Sirenen, Elefanten, Faultiere, manche Primatenarten, sogar eine Raubtierart – der große Panda – hat sich zum reinen Pflanzenfresser entwickelt.

Die sogenannten Huftiere gelten als die erfolgreichsten Pflanzenfresser, es sind das die Mesaxonia und unter den Paraxonia die Kamelverwandten und die eigentlichen Wiederkäuer.

Anpassungen an pflanzliche Nahrung sind außerordentlich verschieden, das betrifft die Art der Nahrung und ihre Verwertung. Anatomie, Physiologie und Verhalten von Tierarten sind nur zu verstehen, wenn man die Methoden des Nahrungserwerbs und die Verdauungssysteme kennt. Das gilt für alle Tierstämme.

Von entscheidender Bedeutung sind für Pflanzenfresser die Symbiosen, sie erfordern tiefgreifende Umgestaltungen des Magen-Darm-Traktes. Bei Huftieren sind zwei Haupttypen vorhanden: Caecum-Colonspezialisten und Vormagenspezialisten. Unter den Huftieren hatten zunächst die Mesaxonia sehr große Erfolge, es gab 15 Familien. Die Zahl der Familien und Arten verminderte sich im Laufe des Tertiärs beträchtlich. Heutige Vertreter der Mesaxonia sind nur noch die Klippschliefer, die Nashörner, Tapire und die Pferde; die Zahl der Arten ist sehr gering.

Zusammenfassung

Die Geschichte der Pferde ist durch eine Reihe von Fossilfunden sehr gut bekannt. Sie begann mit kleinen, duckerähnlichen, waldbewohnenden, laub- und fruchtfressenden Arten im Eocän und führte zu den heutigen Equiden, die grasfressende Bewohner offener Landschaften sind. Dabei sind folgende Merkmalsänderungen besonders auffällig: Zunahme der Körpergröße von 15 auf ~ 300 kg, Reduktion der Zehenstrahlen, Verlängerung des Gesichtsschädels in Zusammenhang mit der Umkonstruktion vom Laub- zum Grasfressergebiss, Zunahme der Hirngröße und Differenzierung des Neocortex. Diese Wandlungen verliefen nicht synchron, sondern unabhängig voneinander. Im Laufe der Geschichte der Pferde stellten sich verschiedene Evolutionsniveaus ein, auf denen jeweils adaptive Radiation stattfand.

Changes of structures and functions in the evolution of horses

The history of horses is very well known by fossil records. The evolution of Equidae started with small duikerlike wooddwelling and leafeating species in the Eocene and lead to the recent Equidae, which are grass eating inhabitants of open landscapes. In the evolution of Equidae the following changes are remarkable: Increase of bodysize from 15 to ~ 300 kg, elongation of the facial cranium in correlation with the change of leaf eating to grass eating teeth, increase of brainsize and differentiation of the neocortex. All these changes did not occur synchronized. In the history of Equidae we can see different plateaus of evolutionary development, on each plateau adaptive radiation happened.

Der Rückgang der Mesaxonia wird in Zusammenhang gebracht mit der Entfaltung der Wiederkäuer. Dies ist vielleicht eine etwas einfache Sicht, eindeutig sind die Wiederkäuer außerordentlich erfolgreich, aber nicht überall. So gibt es in Südamerika außer einigen Hirscharten keine Wiederkäuer, ihre ökologische Rolle wurde übernommen von Kamelverwandten und von Caviomorphen, diese Nagetiere leben als Pflanzenfresser im Regenwald, in der Gras- und Buschsteppe. Besonders hervorzuheben ist aber, daß sich in Afrika die Zebras neben den vielen Wiederkäuerarten halten können. Pferde müssen also in der Stammesgeschichte Eigenschaften entwickelt haben, die zu einem ähnlich biologischen Erfolg führten wie bei Wiederkäuern.

Die Equidae sind berühmt geworden durch eine Fülle von Fossilfunden, in keiner anderen Tiergruppe ist der Ablauf der Stammesgeschichte derart gut dokumentiert wie bei den Pferden. Das betrifft die Merkmale von Skelettsystem, Gebiß, Körpergröße und Zentralnervensystem. Aus verständlichen Gründen sind fossile Dokumente des Verdauungstraktes außerordentlich gering.

Die Geschichte der Equidae beginnt vor fast 60 Millionen Jahren im Paleocän-Eocän mit der Unterfamilie Hyracotheriinae. Vertreter dieser Gruppe lebten in der Alten und der Neuen Welt. Als Stammgattung der Equiden wird Hyracotherium herausgestellt; dieser ursprüngliche Equidae war fuchsgrößer (6 – 8 Kilo), hatte 4 Finger und 3 Zehen, die Füße besaßen Sohlenpolster. Die Beine und der Hals waren kurz, der Rücken gekrümmt. Das äußere Erscheinungsbild kann mit dem von Duckern verglichen werden, wahrscheinlich auch die Fortbewegungsweise im dichten

tropischen Wald. Hyracotherium hatte ein vollständiges Gebiß $\frac{3}{3} \frac{1}{1} \frac{4}{4} \frac{3}{3}$, die Backenzähne waren sechshöckerig und niedrigkronig, lassen aber schon Grundzüge von Pferde­zähnen erkennen. Die Prämolaren waren primitiv, den Molaren noch nicht angeglichen.

Hyracotherium besaß ein außerordentlich primitives Säug­tiergehirn, der Bulbus olfactorius war groß, der Neocortex sehr klein, kaum gefurcht. Verhaltensweisen dürften das Niveau von Beutelratten nicht übertroffen haben. Hyracotheriinen lebten in einem Klima mit einem Jahresmittel von 20 °C in einer tropisch-subtropischen Vegetation. Zunächst hatte man angenommen, daß die Tiere Allesfresser gewesen seien. Aus der Grube Messel bei Frankfurt konnte der Mageninhalt mehrerer Hyracotheriinen untersucht werden, alle Individuen hatten Blätter gefressen, bei einem Tier wurden Weintraubenkerne gefunden, wahrscheinlich hatte es herabgefallene reife Früchte gefressen. Hyracotheriinae waren demnach Laub- und Fruchtfresser.

Auf dem Niveau von Hyracotherium fand adaptive Radiation statt, sowohl in Eurasien als auch in Amerika entstanden mehrere Gattungen der Hyracotheriinae, auch größere Formen. Es dürften Anpassungen an verschiedene Lebensräume und Nahrungsarten stattgefunden haben. Hyracotheriinae starben in Eurasien Ende des Eocäns aus, in Amerika zu Beginn des Oligocäns.

In Amerika aber setzte sich die Stammesgeschichte der Equidae fort, und zwar über die Gattungen Orohippus, Epihippus zu Mesohippus im Oligocän. Bei Mesohippus ist der fünfte Finger bis auf ein winziges Rudiment verschwunden. Die Reduktion der Seitenstrahlen ist weiter fortgeschritten, aber es bleiben alle noch funktionell von Bedeutung. Eine Angleichung der Praemolaren an die Molare setzt ein. Das Gehirn ist gegenüber Hyracotherium unabhängig von der Körpergröße beträchtlich schwerer geworden. Das Körpergewicht wird auf 20 kg geschätzt.

Von Mesohippus ging die Entwicklung weiter zu einem Seitenzweig der Equidae, zu der Unterfamilie Anchitheriinae. Der Zahnbau blieb konservativ, es kam zu einer weiteren Rückbildung der seitlichen Zehenstrahlen und zur Verstärkung der mittleren Metapodien. Die Tiere blieben aber funktionell 3zehig. Anchitherien machten nun wieder adaptive Radiation, die Gattung Anchitherium wanderte über die Beringstraße nach Eurasien. Evoluierte Anchitherien (teils recht große Arten) sind aus dem Jungmiocän und dem Altpliocän aus der Neuen und Alten Welt bekannt geworden. Sie müssen als laubäsende Waldbewohner recht gute Anpassungsfähigkeiten besessen haben, sie konnten sich neben den im mittleren Miocän entstandenen grasfressenden Equinen bis zum Altpliocän durchsetzen, dann starben sie überall aus.

Von Mesohippus führte eine andere Stammeslinie über Parahippus zu Merychippus, auch dies geschah wieder in Nordamerika. Wir haben es ab hier mit grasfressenden Equinen zu tun, welche zunächst in Nordamerika die großen Grasflächen eroberten. Dies wurde möglich mit der Entwicklung hochkroniger, wurzeloffener Zähne, die Einlagerung von Zement. Prämolaren und Molaren bildeten

nun im abgekauten Zustand eine Kaufläche, die bestens geeignet war, Gräser zu zermahlen. Auch der Fortbewegungsapparat wurde an schnelle Bewegungen in offenem Gelände angepaßt.

Von Merychippus aus führten zwei Linien zu den eigentlichen Equinae, eine zu den Hipparionen, welche aber das 3zehige Stadium nicht überwandten, Hirngröße und Differenzierungsgrad des Gehirns blieben erheblich geringer entfaltet als bei der Linie, die zu den Einhufern führte. Hipparionen zeigten aber doch eine beträchtliche Anpassungsfähigkeit, sie breiteten sich von Nordamerika nach Eurasien und Afrika aus; Ende Pliocän/Anfang Pleistocän starben die Hipparionen aus. Zur ältesten Eiszeit lebten sie noch neben den Einhufern.

Die zweite Linie führte von Merychippus zu Pliohippus in Nordamerika und damit zu den echten Einhufern. Einhufer erreichten über Mittelamerika auch Südamerika (Hippidion, Onohippidion, Amerhippus). Am erfolgreichsten war aber Equus. Von Pliohippus zu Equus fand eine beträchtliche Hirngrößenzunahme statt. – Equus bildete eine ganze Reihe von Arten, sie gelangten nach Südamerika und über die Beringstraße nach Eurasien und Afrika. In der Neuen Welt aber starben sie mit Ende der Eiszeit völlig aus. Heute leben noch Einhufer als Wildpferde, Halbesel, Esel und Zebras.

Die Analyse der Fossilfunde der Equidae läßt folgende Aussagen zu: Die Equidae erreichten in der Stammesgeschichte

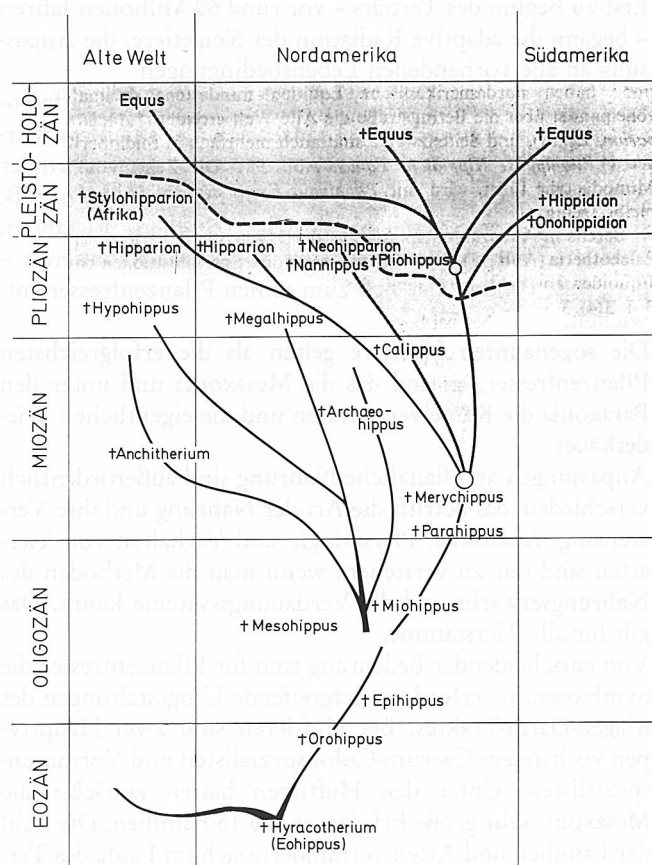


Abb. 1: Stammbaum der Equidae. Die gestrichelte Linie trennt die 3zehigen (oben) von den 1zehigen Formen (unten). Weiß Laubfresser, grau Grasfresser. (Aus Starck, W. 1978.)

mehrere Evolutionsniveaus. Die blattfressenden Hyracotheriinae waren in Nordamerika und Eurasien verbreitet, sie waren 4- und 3zehig, hatten ein außerordentlich primitives Gehirn. Nach einer Phase der Anpassungen an ver-

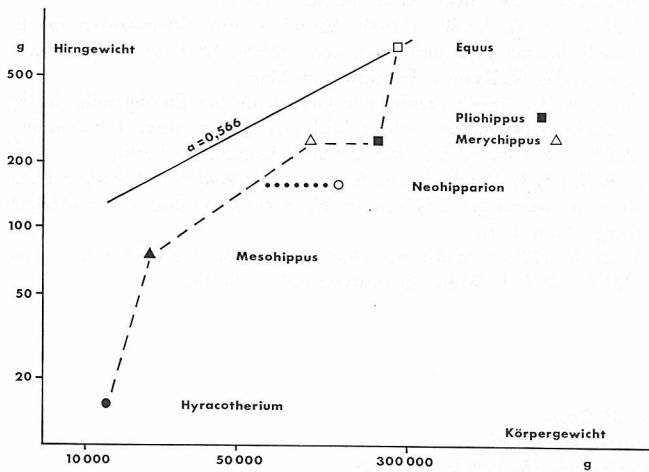


Abb. 2: Progressive Entwicklung der Hirngröße in der Stammesgeschichte der Pferde. $a = 0,566$ interspezifische Allometriegerade Hirngewicht - Körpergewicht rezenter Pferdearten. Hyracotherium hatte 15 g Hirngewicht, ein heutiges Wildpferd gleicher Körpergröße würde 125 g Hirngewicht besitzen.

schiedene Lebensräume im Eocän starben sie aus. Aus Hyracotheriinae entwickelten sich in Nordamerika die Anchitheriinae; Extremitäten und Gebiß änderten sich wenig, es gab aber recht große Arten. Auffällig ist eine beträchtliche Hirngrößenzunahme. Die Tiere blieben Laubfresser, wanderten von Nordamerika in die Alte Welt, besetzten mehrere Lebensräume und starben Anfang des Pliocäns aus (Abb. 1).

Die nächsthöhere Stufe stellen die Equinae dar. In dieser Unterfamilie sind zwei Gruppen zu unterscheiden: Die Hipparionen, welche 3zehig blieben, im Gebiß aber Anpassungen an das Grasfressen zeigten. Sie wanderten von Nordamerika nach Eurasien und Afrika und starben im Pleistocän aus. Die zweite Linie stellten die eigentlichen Einhufer dar, auch sie entwickelten sich in Nordamerika, wanderten nach Südamerika, nach Eurasien und Afrika. Unter den Mesaxonia zeigen wohl die echten Einhufer die besten Anpassungen an das Leben in offenen, gras- und buschbewachsenen Flächen: Einzigkeit, perfektes Grasfressergebiss, recht hohe Hirnentfaltung. Merkwürdigerweise starben sie in Amerika aus.

Betrachtet man nur die Linie Hyracotherium - Mesohippus - Merychippus - Pliohippus - Equus, dann lassen sich folgende Merkmalsveränderungen nachweisen: Reduktion der seitlichen Zehenstrahlen bis zur Einhufigkeit, Verlängerung der distalen Extremitätenknochen, Umwandlung vom Laubfresser- zum Grasfressergebiss, entsprechende Zunahme der Gesichtsschädellänge, Zunahme der Körpergröße, Zunahme der Hirngröße, Entfaltung und Differenzierung des Neocortex. Diese Merkmalskomplexe aber änderten sich nicht synchron, in bestimmten Phasen wandelte sich ein Komplex, ohne daß die anderen betroffen waren, in anderen Phasen war es umgekehrt. Dies sei am Beispiel der Hirngröße demonstriert (Abb. 2): Bei nur geringfügiger Änderung der Körpergröße erfolgte von Hyracotherium zu Mesohippus nahezu eine Vervielfachung des Hirngewichts. Von Mesohippus zu Merychippus und Pliohippus erfolgte eine beträchtliche Körpergewichtszunahme, das Hirngewicht änderte sich aber nur entsprechend der Veränderung des Körpergewichts. Von Pliohippus zu Equus gab es noch einmal eine Verdoppelung des Hirngewichts unabhängig von der Körpergröße. Es besteht die Auffassung, daß die Leistungen des Verdauungstraktes der Pferde denen der Wiederkäuer unterlegen seien. So schwerwiegend kann aber die Überlegenheit der Wiederkäuer nicht sein, sonst hätten sie die Pferde völlig verdrängt. Der Verdauungstrakt allein entscheidet noch nicht über den biologischen Erfolg, es ist bei Pferden zu fragen, ob nicht andere Merkmale und Leistungen hoch entwickelt sind. Zu nennen sind hier sicher das Gebiß und der Fortbewegungsapparat. Auch der Entwicklungsgrad des Zentralnervensystems ist zu berücksichtigen, unabhängig von der Körpergröße hat das Hirngewicht von Hyracotherium zu Equus sich um das Siebenfache vergrößert (Abb. 2).

Über Cephalisationswerte lassen sich die Hirngewichte von Arten unterschiedlicher Körpergröße vergleichen (Abb. 3). Hyracotherium hat einen Cephalisationswert

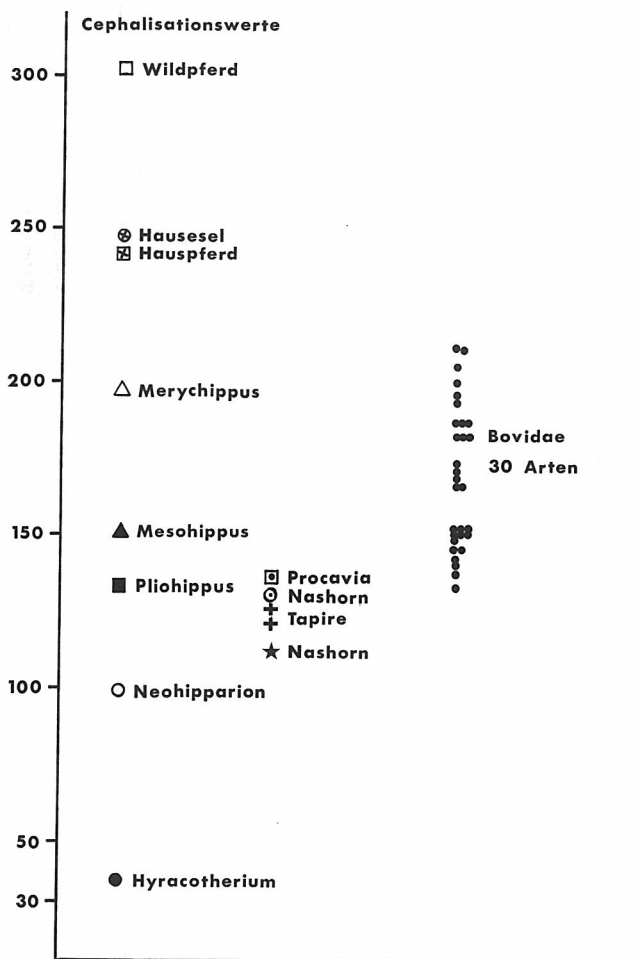


Abb. 3: Cephalisationswerte für Equidae, rezente Mesaxonia und Bovidae. Rezentere Pferde besitzen beträchtlich größere Gehirne als die rezenten Mesaxonia und Bovidae.

von 36, das Przewalskipferd einen von 300. Die übrigen heute lebenden Arten der Mesaxonia besitzen Cephalisationswerte von 112 bis 135, schon Mesohippus war in der Cephalisation weiter fortgeschritten. Heute lebende Arten der Wiederkäufer reichen in der Cephalisation über Werte von 200 kaum hinaus. Die heutigen Vertreter der Pferde besitzen unter den Huftieren die höchst entfalteten Zentralnervensysteme. Diese Tatsache hat sicher zum Erfolg der Pferde beigetragen. Wichtige Verhaltensweisen in Zusammenhang mit den Leistungen des ZNS sind wohl: differenzierte Nahrungssuche, Nahrungswahl und Nahrungsfindung, Feindvermeidung sowie hochentwickelte Sozialsysteme.

Von Bedeutung dürfte auch die allgemein gute Anpassungsfähigkeit sein. Die Anpassungsfähigkeit drückt sich auch dadurch aus, daß zwei Arten der Pferde domestiziert wurden: Das Przewalskipferd wurde zum Hauspferd, der afrikanische Wildesel zum Hausesel. Beide Haustiere haben eine wichtige Eigenschaft ihrer wilden Vorfahren nicht verloren, sie waren in der Lage, zu verwildern, d. h., sie konnten sich wieder über viele Generationen in freier Wildbahn durchsetzen.

Literatur

Herre, W., und Röhrs, M. (1990): Haustiere – zoologisch gesehen. 2. Auflage, 412 S., 113 Abb., 16. Tab. Gustav Fischer, Stuttgart – New York.
 Jerison, M. J. (1973): Evolution of the Brain and Intelligence. 482 S., Academic Press, New York – San Francisco – London.
 Schaal, S., u. Ziegler, W. (1988): Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens. 315 S., 325 Fotos, 75 Zeichnungen. Verlag W. Kramer, Frankfurt am Main.
 Simpson, G. G. (1977): Pferde. Die Geschichte der Pferdefamilie in der heutigen Zeit und in sechzig Millionen Jahren ihrer Entwicklung. 240 S., 118 Abb., 32 Taf.; Verlag Parey, Hamburg – Berlin.
 Starck, D. (1978): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bad. 1: Theoretische Grundlagen. 274 S., 100 Abb. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.
 Thenius, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere. 8. Bd. 2. Teil, 722 S., 715 Abb. Walter de Gruyter u. Co., Berlin.

Dr. M. Röhrs
 Institut für Zoologie
 Tierärztliche Hochschule Hannover
 Bünteweg 17
 3000 Hannover 1

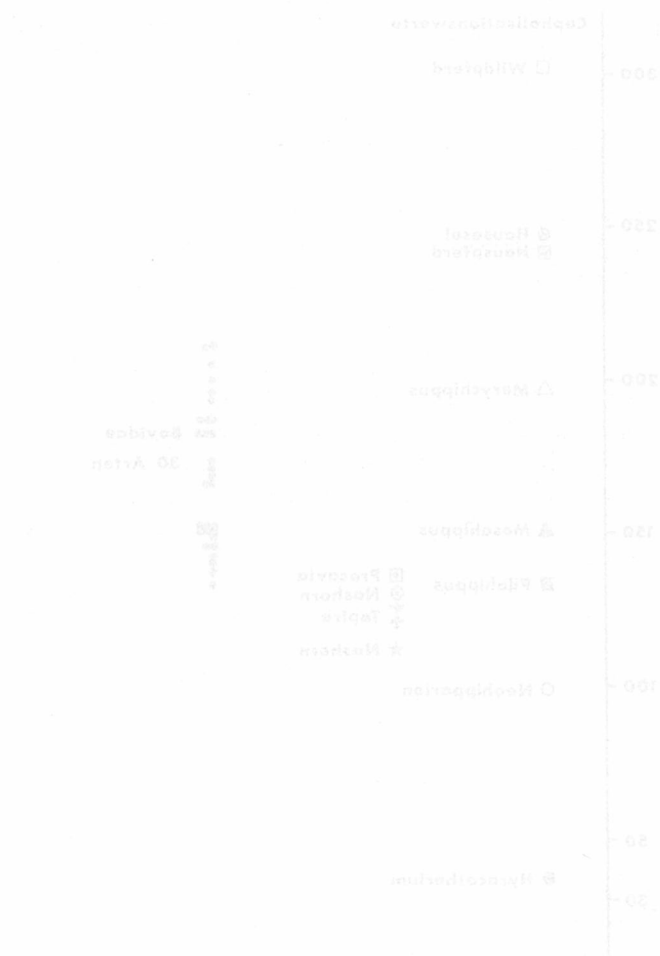


Abb. 3: Cephalisationswerte im evolutionären Zusammenhang. Die y-Achse zeigt die Cephalisationswerte, die x-Achse die evolutionäre Entwicklung der Tiere.