

# Die Entstehung der Pferdeartigen

*Nigel Crompton\**

Stand: 20. 3. 2013

## Inhalt

### Einleitung

#### Beginnt die Evolution des Pferdes mit *Hyracotherium*?

Der Ursprung der ikonenhaften Reihen von fossilen Pferden

#### Beginnt die Evolution des Pferdes mit den frühen Unpaarhufern?

Synapomorphien bei Hyracotheriern und Pferden

Gründe für eine Neubewertung der phylogenetischen Stellung der Hyracotherier

Basale Gattungen der verschiedenen Paarhuferfamilien

Sprung über die morphogenetischen Grenzen der frühen Hyracotherier-ähnlichen Unpaarhufer

Zahnvariation

#### Beginnt die Evolution des Pferdes mit den laubäsenden Anchitheriern?

Ökologische Sukzessionen und adaptive Radiationen während des Tertiärs

Untergeordnete Merkmale erlauben adaptive Radiation innerhalb unveränderlicher Grundtypen

### Schlussfolgerungen

### Literatur

\* Übersetzung aus dem Englischen durch Jutta Göderle-Odenwald

# Die Entstehung der Pferdeartigen

## Die eozäne Radiation der frühen Hyracotherium-ähnlichen Unpaarhufer (Perissodactyla) und ihre Beziehung zur Phylognese des Pferdes

Von Nigel Crompton

### Einleitung

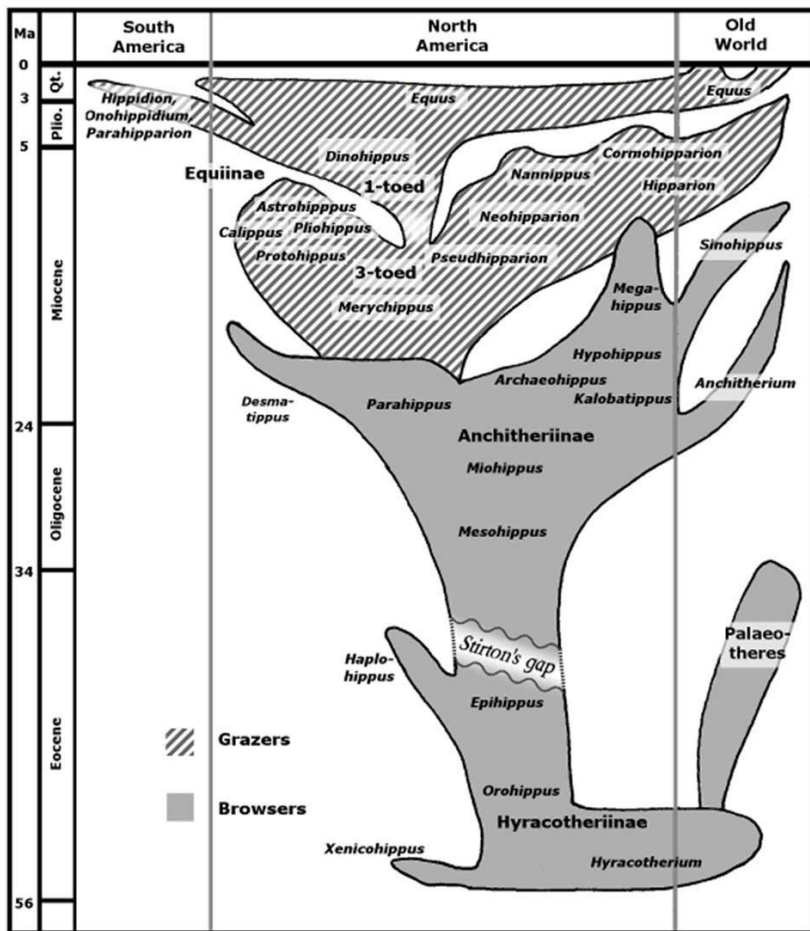
**Abb. 1** Standardphylogenie der Pferde; nach MACFADDEN (1992). Zwischen den Hyracotheriinen und den Anchitheriinen ist eine Lücke eingezeichnet, welche im Text detailliert besprochen wird. STIRTON (1940) bemerkte in seiner Phylogenie zu dieser Lücke „ein stufenweiser Übergang zwischen *Epihippus* und *Mesohippus* ist nicht bewiesen“.

Pferde haben den Menschen seit frühester Zivilisation begleitet (OUTRAM *et al.* 2009; LUDWIG *et al.* 2009), und fossile Pferde erlauben faszinierende Einblicke in die Paläontologie (MACFADDEN 1992). Fossile Pferde und deren Phylognese sind dank Thomas HUXLEY eine Art Kultbild der Evolution (Abb. 1). Seit der Fossilbefund mehr datenbezogen als von Hypothesen gesteuert untersucht wird, wurde das frühere Verständnis von der Evolution des Pferdes jedoch ins Wanken gebracht.

Ganz am Anfang der traditionellen Pferdephylogenese findet man das sonderbare Tier *Hyracotherium* (Abb. 2), das mit verschiedenen Synonymen belegt wurde, einschließlich des berühmten jüngeren Synonyms „*Eohippus*“. Die Gattung *Hyracotherium* umfasst eine Anzahl von getrennten Arten und existierte gleichzeitig mit anderen verwandten Gattungen. Mittlerweile wurden für verschiedene Hyracotherier-Arten neue Gattungsnamen vergeben (FROEHLICH 2002), einschließlich *Sifrhippus sandrae* (= *Hyracotherium sandrae*), das nun als erster Pferdeartiger bezeichnet wird.

In den traditionellen Pferdephylogenese gibt es Lücken, die unterschiedlich markant sind. Im Folgenden wird die markanteste Lücke untersucht, die die eozänen Hyracotherier von den Pferden trennt. Zuerst wird die Pferdephylognese mit *Hyracotherium* als Ausgangspunkt betrachtet, d. h. die Annahme, dass alle Pferdeartigen einschließlich der Hyracotherier eine monophyletische Gruppe bilden. Danach wird untersucht, ob die Perissodactyla als Ausgangsgruppe angesehen werden können und zuletzt ob erst *Mesohippus*, ein miozänes, dreizehiges laubäsendes Pferd, als Vorläufer aller Pferde gelten kann. Unter der Annahme, dass Artbildung bei ausgestorbenen und rezenten Pferden stattfand und stattfindet, wird auch die Rolle der adaptiven Radiation untersucht, also der Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen. Ebenso werden die am morphogenetischen Übergang beteiligten Arten genauer betrachtet.

Heutige Pferde, Esel und Zebras gehören eindeutig zu einem einzigen Grundtyp (STEIN-CADENBACH 1993, 2012). Die rasche Karyotyp-Evolution von *Equus* (TRIFONOV *et al.* 2008) und der umfangreiche equide Fossilbefund bestätigen das weitgehend. Wo aber werden „*Eohippus*“ und allgemein die Hyracotherier zugeordnet? Andere wichtige Fragen der Grundtypenbiologie sind: Welche Fossilien gehören zu welchem Grundtyp? Was sind die Grenzen des mor-



phogenetischen Potentials, das den verschiedenen Grundtypen zu eigen ist? Kann der unterschiedliche Aufbau der Zähne dem genetischen und epigenetischen Potential eines einzelnen Grundtyps zugerechnet werden? Können einzeilige und dreizehige Pferde zu einem einzigen Grundtyp gehören?

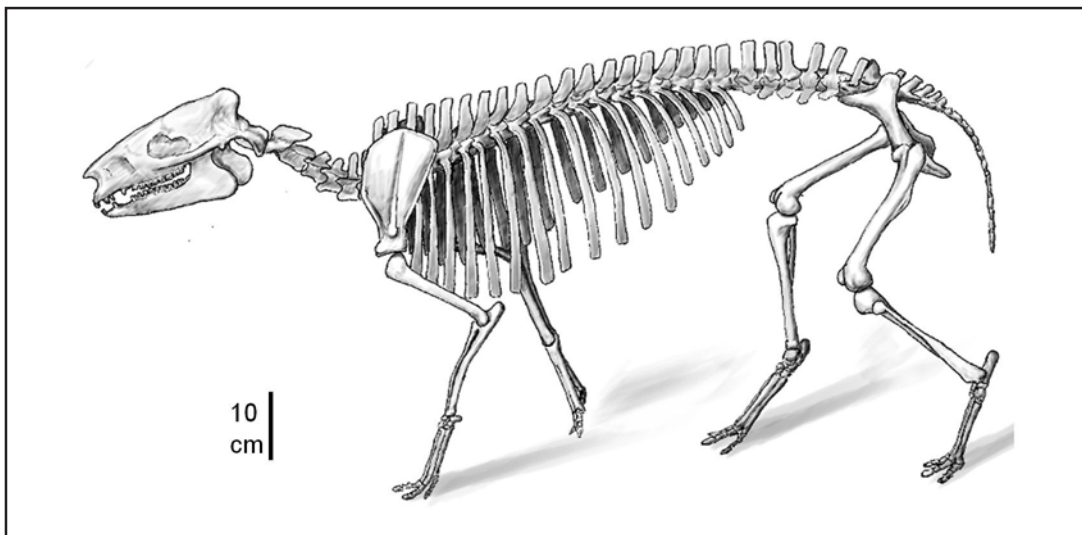
Innerhalb eines Grundtyps sind alle Arten durch Kreuzungen miteinander verbunden. Definitionsgemäß müssen also alle fossilen Arten zunächst von den Grundtypen ausgenommen werden. Daher müssen zwei Klassifikationen (Taxa) unterschieden werden: der Grundtyp, dessen Konzept auf der Fortpflanzungsfähigkeit beruht, und der erweiterte Grundtyp, der alle Arten umfasst, die eine gemeinsame genetische Abstammung haben. Der letztere stellt ein theoretisches Konzept dar, jedoch ebenfalls auf Grundlage der (hypothetischen) Fortpflanzungsfähigkeit. Der erweiterte Grundtyp repräsentiert eine Familie von Organismen im wahrsten Sinne des Wortes, alle Mitglieder sind genetisch verbunden, und zur Unterscheidung vom eingebürgerten Taxonbegriff „Familie“ wird der Ausdruck „Eufamilie“ benutzt. Hier geht man davon aus, dass die Geschichte des Lebens polyphyletisch ist, mit mehreren Stammbäumen einzelner, getrennt existierender (erweiterter) Grundtypen. Die Formenvielfalt stellt sich in diesem Modell eher buschförmig dar, nicht mit einem einzigen Stamm. Jeder buschförmig verzweigte Baum stellt eine Eufamilie dar, die eine oder mehrere Grundtypen enthält, abhängig von der reproduktiven Isolation von rezenten Artgenossen.

Da das Hybridisierungspotential zwischen ausgestorbenen Arten nicht festgestellt werden kann, benutzt man für die Grundtypenkategorisierung von Fossilien einen alternativen Ansatz. Eine Möglichkeit besteht im morphogenetischen Raum, der durch dokumentierte Hybridisierungen zwischen heute lebenden Arten desselben Grundtyps abgesteckt wird. Das führt zum er-

## Zusammenfassung

Die Interpretation des Fossilbefunds mit Hilfe von Modellen hat zur Platzierung der Hyracotherier innerhalb der Pferdefamilie (Equidae) geführt. *Hyracotherium* und andere eozäne Hyracotherier-ähnliche Tiere gelten allgemein als primitive Glieder verschiedener Unpaarhufergruppen. Hier werden sie als monophyletischer, erweiterter Grundtyp oder als „Eufamilie“ gedeutet, die phylogenetisch unabhängig von anderen Unpaarhufern ist. Die ältesten fossilen Pferde werden zur anchitheren Gattung *Mesohippus* im Eozän gerechnet. Die Bemühungen, die Anchitherier (laubäsende Pferde) mit den Hyracotheriern zu verbinden, sind spekulativ und werden durch den Fossilbefund nicht ausreichend unterstützt. Die Einbeziehung der Unterfamilie der Hyracotheriinen zu den Equiden macht die Familie daher polyphyletisch. Nicht sicher zu beantworten ist die Frage, ob die Anchitheriinen eine eigene monophyletische Gruppe unabhängig von den Equiden darstellen. Fossile morphologische Anhaltspunkte lassen vermuten, dass die gesamte anchither-equine Gruppe eine monophyletische Eufamilie darstellt. Der Hauptunterschied zwischen den anchitheren und equinen Fossilien besteht im typisch hochkronigen Status der Zähne der letzteren, allerdings scheint der Übergang von Brachydontie zu Hypsodontie nur in der rein equinen Gattung *Merychippus* stattgefunden zu haben.

weiterten Grundtyp (s. o.), der die morphogenetischen Grenzen der Eufamilie absteckt. Wenn der Phänotyp eines Fossils innerhalb dieses Raums liegt, wird die Einbeziehung in den Grundtyp für angebracht erachtet. Wenn der Phänotyp eines Fossils außerhalb dieses Raums liegt, aber noch innerhalb eines vertretbaren morphogenetischen Potentials des Grundtyps, wird das Fossil ebenfalls diesem Grundtyp zugerechnet. Wenn der Phänotyp eines Fossils innerhalb des morphogenetischen Potentials eines Grundtyps liegt, aber eine begrenzte Anzahl von Merkmalen aufweist, durch die Organismen außerhalb des Grundtyps beschrieben werden, deutet sich ebenfalls die Zurechnung zum Grundtyp an und die Brauchbarkeit der be-



**Abb. 2** Skelett von *Hyracotherium vasaccense*, aus den unteren eozänen Schichten, Nordamerika. Es stellt einen großen Hyracotherier dar, Größe und Gewicht wie ein Deutscher Schäferhund. Der kleinste Hyracotherier, *H. sandrae* hatte die Größe einer Hauskatze und ist mit Sir Owens „Schliefertier“, *H. leporinum* vergleichbar (MacFadden 1992). Zeichnung: R.W. SANDERS

schreibenden Merkmale ist zu hinterfragen. Für die empirische Darstellung des morphogenetischen Raums bei Hybridisierungen werden morphometrische Kriterien benutzt. Wenn solche Prinzipien nicht angewendet werden können, muss der Status eines „unspezifizierten Grundtyps“ notwendigerweise beibehalten werden.

## Beginnt die Evolution des Pferdes mit *Hyracotherium*?

In diesem Abschnitt wird die Frage diskutiert, ob *Hyracotherium* und verwandte Fossilien (Tab. 1) in die Familie der Pferdeartigen eingeschlossen werden sollen, d. h. ob sie Teil eines stammesgeschichtlichen Zweiges sind, der evolutionär zum modernen Pferd führt. Siehe Tab. 2 für die Auflistung der diskutierten Pferdegattungen.

Sir Richard OWEN war der führende Zoologe seiner Zeit und gründete das Natural History Museum in London. Er war unter seinen Zeitgenossen sicherlich sehr qualifiziert, um die Bedeutung fossiler Überreste eines unbekanntes Tieres abschätzen zu können, die ihm von William RICHARDSON, einem Hobby-Naturgeschichtler, übergeben wurden. RICHARDSON hatte 1839 Proben an der Küste von Kent gesammelt. Das Fundstück, das als *Hyracotherium* benannt wurde, war der vordere Teil eines kleinen Schädels, und die großen Augen und die kurze Schnauze machten zuerst den Eindruck eines Hasen oder Nagetiers. Bei der näheren Untersuchung der Zähne mit ihren Spitzen und Höckern stellte sich aber heraus, dass es sich um ein Huftier handelte. Es gab Ähnlichkeiten mit dem nagetierähnlichen, aber behuften Schliefer (*Hyrax*) und wenig später nannte Sir Richard das Fossil *Hyracotherium*, das „Schliefer-tier“ (OWEN 1841). Hätte es irgendeine klare Ähnlichkeit mit den fossilen Pferden gegeben, hätte Sir Richard das sicherlich bemerkt. Kurz zuvor hatte er ein pleistozänes Pferd beschrieben, dessen fossile Überreste an Bord der *H.M.S. Beagle* von Charles DARWIN aus Argentinien mitgebracht worden waren (OWEN 1840), und erst nachträglich nannte er die fossile equine Gattung *Hippidion* (OWEN 1869). 1851 schlug OWEN sogar eine orthogenetische Pferdreihe vor, die mit *Palaeotherium* (dreizehige Füße) beginnt und mit *Equus* endet (DESMOND 1982; MACFADDEN 1992, S. 28). Besonders interessant ist hier, dass er *Hyracotherium* nicht einbezog.

Thomas HUXLEY, ein jüngerer Zeitgenosse OWENS, war zutiefst von DARWINS Ideen überzeugt. 1872 schlug er vor, dass wenn die drei fossilen Huftiere *Palaeotherium*, *Anchitherium* und *Hipparion* nach ihrem stratigraphischen Vorkommen angeordnet würden, sie einen evo-

lutionären Weg zum modernen Pferd *Equus* skizzierten. Diese Idee stammte ursprünglich von OWEN (1851) und war nachvollziehbar, außer für *Palaeotherium*, das weit mehr tapirähnlich ist (siehe folgender Abschnitt). Die Interpretation der Abstammungsreihe beruhte mehr auf Hypothesen als auf Datenmaterial. Die ursprüngliche Phylogenie enthielt bereits zwei bemerkenswerte Pferdefossilien. *Anchitherium* stellt einen frühen miozänen dreizehigen Laubäser dar und *Hipparion* einen späten miozänen Grasfresser. Was für die Abstammungslehre noch dringend benötigt wurde, war ein Tier, das weniger pferdeähnlich, mehr „Morgenröte-säugetierartig“ sein und idealerweise aus dem frühen Eozän stammen sollte.

Das Tertiär wird in folgende Epochen unterteilt: Paläozän, Eozän, Oligozän, Miozän und Pliozän. Die vorausgehende mesozoische Ära, das „Zeitalter der Reptilien“, in welchem die von Sir Richard OWEN als „Dinosaurier“ bezeichneten spektakulären Tiere dominierten, war zu einem abrupten Ende gekommen. Global verteilte Iridiumvorkommen zwischen mesozoischen und tertiären Schichten lassen vermuten, dass der Wandel durch einen massiven Meteoriten- oder Asteroideneinschlag ausgelöst wurde. Eine Fülle von fossilen Farnen im frühen Paläozän stimmt überein mit globaler Dunkelheit und Verwüstung der Vegetation, gefolgt von Wiederbesiedlung (WING 1998). Während des mittleren und späten Eozäns war der Großteil Europas subtropisch und unter Wasser. Land gab es in Form von Inselgruppen. *Palaeotherium* konnte sich dort gut entwickeln (PROTHERO & SCHOCH 2002).

*Palaeotherium* war von Baron Georges CUVIER (1804) beschrieben worden. Es ist eines der ersten fossil dokumentierten Säugetiere. Seine Überreste waren aus Gipsablagerungen um Montmartre in Paris ausgegraben worden. Das Tier hatte ungefähr die Größe einer Kuh, große schwere Knochen und breite, dreizehige Füße mit Hufen. Seine Extremitäten waren gut geeignet, um im dichten Unterholz zu gehen und durch sumpfigen Grund zu waten, fast wie ein moderner Tapir. Es besaß einen etwas tapirähnlichen Kopf sowie eine tiefe Einkerbung an den Nasenknochen; das sind Hinweise für Muskelansätze eines tapirähnlichen Rüssels (PROTHERO & SCHOCH 2002, S. 203). Obwohl dieses Tier vorwiegend wegen seiner Zahnstruktur nicht als Tapir angesehen wurde, war es diesem doch sehr ähnlich. Man stellte es in eine eigene Familie, die Paläotheriiden.

Ein anderes europäisches Fossil aus dem Eozän, *Pachynolophus* (synonym *Orohippus*) *agilis* war nachträglich von GAUDRY (1896) an den Anfang von OWENS ursprünglicher Pferdephylogenie gestellt worden. Dieses Tier war tapirähnlicher und hatte vierzehige Vordergliedma-



Ben und dreizehige Hintergliedmaßen wie *Hyracotherium* (Abb. 3 und 4). Der Name *Orohippus agilis* war schon vorher von MARSH für ein amerikanisches Fossil mit vierzehigen Vorderextremitäten und dreizehigen Hinterextremitäten aus dem Eozän benutzt worden, das *Hyracotherium* ähnlich war und das er an den Anfang seiner eigenen Pferdephylogenie gestellt hatte (MARSH 1879). Ein anderes eozänes Fossil, *Protorohippus* mit vierzehigen Vorderextremitäten und dreizehigen Hinterextremitäten und das auch mit *Hyracotherium* eng verwandt war, wurde von MATTHEW (1926) ebenfalls in eine Pferdephylogenie gestellt.

HUXLEYS ursprüngliche Phylogenie beinhaltete nicht nur *Palaotherium*, sondern auch zwei dreizehige Pferde, *Anchitherium* und *Hipparion*. Das mag überraschend klingen, weil moderne Pferde normalerweise einzeilig (monodaktyl) sind. Dennoch sind moderne Pferde mit teilweise entwickelten seitlichen Zehen („Hornpferde“) keinesfalls unbekannt. Dieses Phänomen scheint ein inhärenter Bestandteil des morphogenetischen Potentials des Pferdes zu sein. Die Ausbildung seitlicher Zehen erfolgt entweder durch die übermäßige Ausbildung der normalerweise verkümmerten seitlichen Zehen in der Embryonalentwicklung oder durch Verdopplung der vorhandenen Mittelzehe (GOULD 1983). Das genetische Potential des modernen Pferdes beinhaltet einzeilige und dreizehige Phänotypen. Anscheinend ermöglichte dieses Potential in früherer Zeit die selektive Anpassung des equiden Grundtypen an verschiedene ökologische Lebensräume. Als während des mittleren und späten Tertiärs die wichtigsten Radiationen der Pferde stattfanden, hatten Extrazehen eine bessere Haftung auf dem weichen, oft sumpfigen Boden ermöglicht (Abb. 5). Die wenig abwechslungsreichen feuchten Wälder des frühen Tertiärs wurden von komplexeren laubtragenden Regenwäldern abgelöst, und mit der

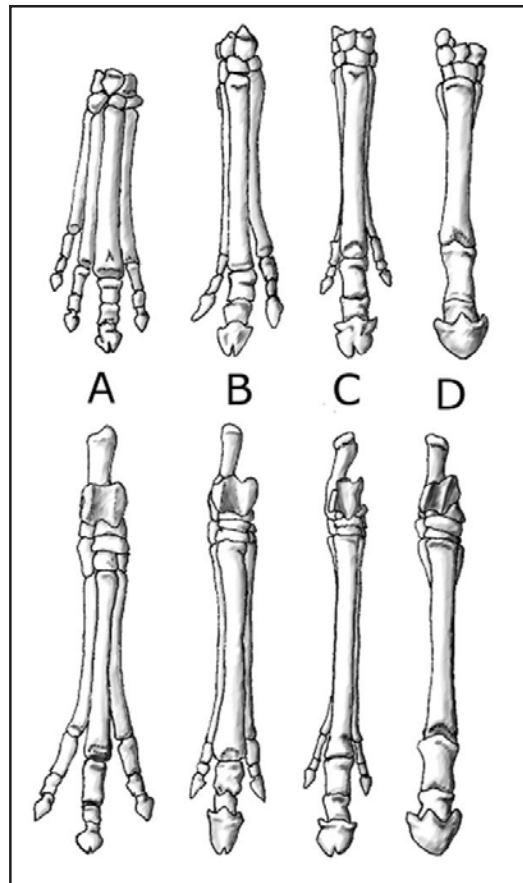


Abb. 3 Standardabstammungsreihe von Pferdefüßen: Vorderextremität (Vorderfuß) oben, Hinterextremität (Hinterfuß) unten; nach Romer (1966). Die Vorderfüße zeigen einen vierzehigen gespreizten Vorderfuß von *Hyracotherium* im Vergleich zu Füßen verschiedener Pferde mit ihrer auffälligen gewichtstragenden Mittelzehe; siehe im Text für Einzelheiten. A) *Hyracotherium*, Unteres Eozän; B) *Miohippus*, Oligozän; C) *Merychippus*, Oberes Miozän; D) *Equus*, gegenwärtig. Abbildungen nicht maßstabsgetreu.

Abkühlung und dem Trockenwerden des Klimas während des Oligozäns und Miozäns wurde diese ökologische Zone durch offene Wald- und Grassavanne ersetzt (WING 1998). In der Folge verschob sich die Dominanz der frühen Laubäser zu den grasfressenden Arten. Gemessen an der Anzahl der Arten waren die dreizehigen Pferde sicherlich sehr erfolgreich. Als sich jedoch die großen ebenen Ökosysteme zu unermesslichen Weiten von offenem, festem Land entwickelten, begannen die einzeiligen Pferde zu dominieren (MACFADDEN 1992), die insgesamt größer und schneller waren.

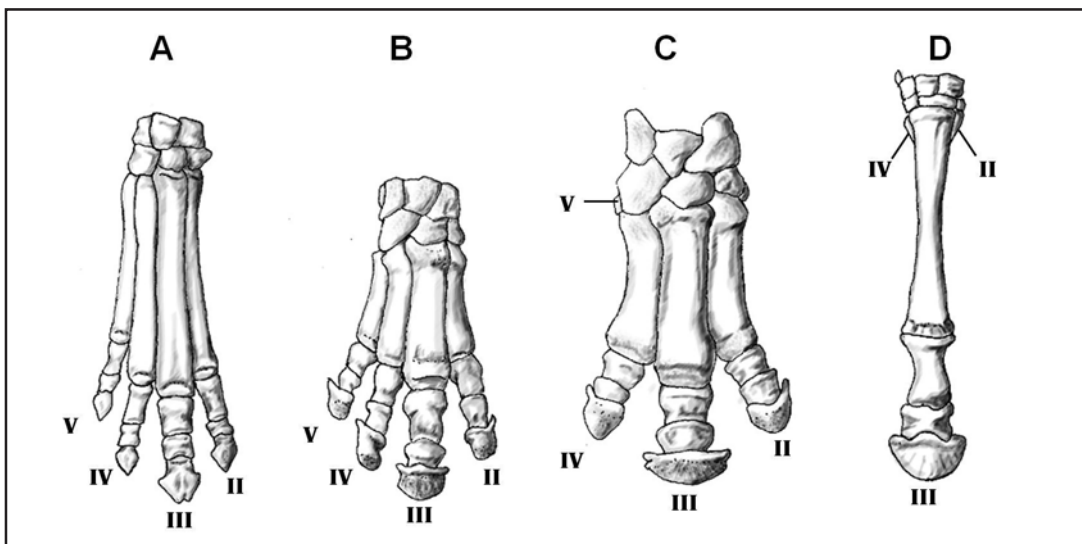
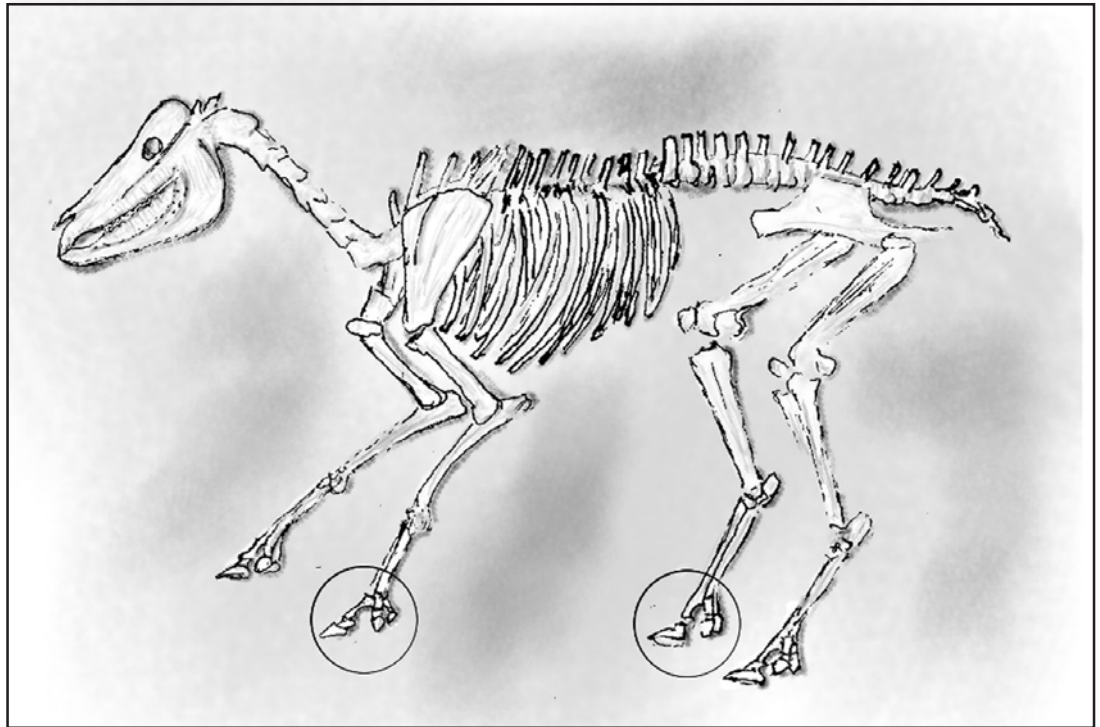


Abb. 4 Vorderfuß von *Hyracotherium* im Vergleich zu drei ausgestorbenen Unpaarhuferfamilien; nach Romer (1966) und Flower (1885). A) *Hyracotherium*; B) Tapir (*Tapirus indicus*); C) Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*); D) Pferd (*Equus callabus*). Homologie der Finger durch römische Zahlen gekennzeichnet. Abbildungen nicht maßstabsgetreu.

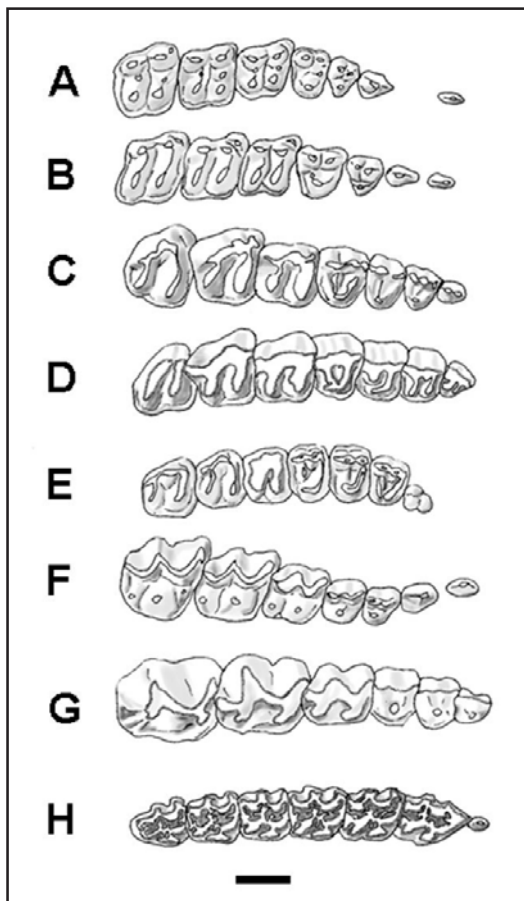
**Abb. 5** Skizze eines in Matrix gebetteten Skeletts von *Hipparion*, eines von vielen dreizehigen Equinen. Man sieht hier, wie die seitlichen Zehen als rückwärtige Unterstützung für die hauptgewichtstragende Mittelzehe benutzt wurden. Das steht in starkem Gegensatz dazu, wie die vier Zehen von *Hyracotherium* und ausgestorbenen Tapiren einen gespreizten Fuß bilden, vgl. Abb. 3 und 4. Die Füße sind an unterschiedliche Bedürfnisse in unterschiedlichem Gelände angepasst



### Der Ursprung der ikonenhaften Reihen von fossilen Pferden

1876 kam Thomas HUXLEY zu den Hundertjahrfeierlichkeiten in die USA, um eine Reihe von Vorträgen zu halten und seine Ideen von der Evolution des Pferdes zu präsentieren. Er machte einen Besuch in Yale und verbrachte zwei

**Abb. 6** Eine Auswahl von rechten oberen Backenzähnen von Unpaarhufern; nach Romer (1966). Vergleiche die oberste Zahnreihe von *Hyracotherium* mit denen darunter. Die jeweiligen gemessenen Werte in runden Klammern. A) *Hyracotherium* (10 mm), B) *Homogalax* (eine Moropomorpher, 10 mm), C) *Hyracus* (6 mm), D) *Subhyracodon* (25 mm), E) *Protapirus validus* (18 mm), F) *Palaeosyops* (24 mm), G) *Moropus* (30 mm), H) *Equus laurentius* (20 mm).



Tage mit Othniel MARSH. Angestachelt durch seinen „Knochenkrieg“ mit Edward COPE hatte MARSH eine große Anzahl fossiler Stücke aus Nordamerika gesammelt, worunter sich auch viele Pferdearten befanden. Er hatte seiner Meinung nach eozäne Pferde in den Rocky Mountains gefunden. COPE (1873) hatte schon vorher beschrieben, was er für Exemplare von „Pferden“ hielt, die aus eozänen Lagen in Wyoming geborgen worden waren; er nannte sie *Eohippus*. Trotzdem wird die Benennung der Gattung MARSH (1876) zugeschrieben. COPE erkannte *Eohippus* als amerikanisches Gegenstück zu *Hyracotherium*, stellte es aber dennoch an die Basis der amerikanischen Pferdephylogenie. HUXLEY war angesichts der Diskussion mit MARSH über diese Dinge erfreut. Die amerikanische Reihe beinhaltet zwei Hyracotherier, zwei Laubäser und zwei Grasfresser. HUXLEY hielt die Reihe *Eohippus* – *Orohippus* – *Mesohippus* – *Miohippus* – *Pliohippus* – *Equus* (Abb. 3) der europäischen Reihe *Palaeotherium* – *Anchitherium* – *Hipparion* – *Equus* überlegen. Ohne Zweifel war auch ein Bruch mit OWENS Reihe willkommen, mit dem er einen langjährigen persönlichen Streit hatte (DESMOND 1982). HUXLEY integrierte die neue Theorie in seine Vortragsreihe und seitdem ist die Phylogenese des Pferdes ein Kultbild der Evolution. Die Gattungen sind unten näher beschrieben.

Zur amerikanischen Reihe gehört neben *Equus* eine weitere grasfressende Pferdegattung (Unterfamilie Equinae) mit dreizehigen und einzeihigen Arten, *Pliohippus* (MACFADDEN 1992). Außerdem finden sich noch zwei Laubäser (Unterfamilie Anchitheriinae), *Mesohippus* und *Miohippus*. Diese beiden Schwestergattungen ver-

mischten sich trotz zeitlich und geographisch überlappender Bereiche nicht miteinander, sondern bildeten seit ihrem frühesten Erscheinen unterschiedliche Pferdegattungen (PROTHERO & SHUBIN 1989). Verwandtschaft besteht mit dem europäischen *Anchitherium*. Zur Reihe gehören auch die vierzehige Gattung *Orohippus*, ein naher Verwandter von *Hyracotherium*, sowie *Eohippus*, welches der europäischen Gattung *Hyracotherium* so ähnlich ist, dass sowohl COOPER (1932) als auch SIMPSON (1952) beide als zu einer Gattung zugehörig darstellen. Die Bezeichnung „Eohippus“ als neueres Synonym für *Hyracotherium* ist daher nicht zutreffend (MACFADDEN 1998). OWEN hatte *Hyracotherium* nie für ein Pferd gehalten. Es hatte ungefähr die Größe einer Hauskatze, einen langen biegsamen Rücken mit einem langen knöchernen Schwanz und es lief möglicherweise ein wenig wie ein Hase. Untersuchungen von Zahnstrukturen bei Unpaarhufern (Abb. 6) zeigen klar und deutlich die Ähnlichkeiten der Zahnstrukturen zwischen *Hyracotherium* und einer zeitgenössischen frühen eozänen Art *Homogalax* (ROMER 1966, Abb. 384; PROTHERO & SHUBIN 1989; JANIS et al. 1998a).

Neuere Studien von HOOKER (1989, 1994) haben zu einem Paradigmenwechsel in der Interpretation von *Hyracotherium*-Fossilien geführt. HOOKER betrachtet diese als große Vielfalt von eng verwandten Arten, die zu den markanten Verzweigungen innerhalb der Ordnung der Unpaarhufer führten. OWENS Arten führten zu den Paläotheriern. MARSHS Arten führten zu den Brontotheriern. Erst eine andere Art, die OWEN mit dem Gattungsnamen *Pliolophus* (als Synonym von *Hyracotherium*) bezeichnete, führte zu den Pferdeartigen.

In jüngerer Zeit veröffentlichte FROELICH (2002) eine ausführliche Studie über Hyrycotherier-artige Tiere, die er als „frühe eozäne Pferdeartige“ bezeichnete. Er verwendete phylogenetische Analysen von Merkmalen hauptsächlich des Schädels und der Zähne (und wenn vorhanden auch postkranialer Merkmale), um diese Formen in verschiedene Gruppen zu unterteilen. Diese Gruppierung spiegelt wahrscheinlich ökologische Anpassungen der verschiedenen Mitglieder dieser Gruppe wider, die sich durch eine ausgeprägte Radiation herausgebildet haben. Außerdem korrelierte FROELICH diese Tiere mit verschiedenen Perissodactyl-Familien, deren Arten Merkmale mit ähnlichen ökologischen Anpassungen aufweisen. Konvergente „Hyracotherier-artige“ Arten bestimmte er dann als basale Arten der konvergentesten „Kronengruppen“-Familie. *H. leporinum* wurde als basaler Palaeotherier bestimmt, *Systemodon tapirinus* (= *H. tapirinum*) als basaler Tapirartiger und *Sifrhippus sandrae* (= *H. sandrae*) als basaler Pferdeartiger. Konvergenz bedeutet aber nicht evolutiver Übergang, Unter FROELICHS frü-

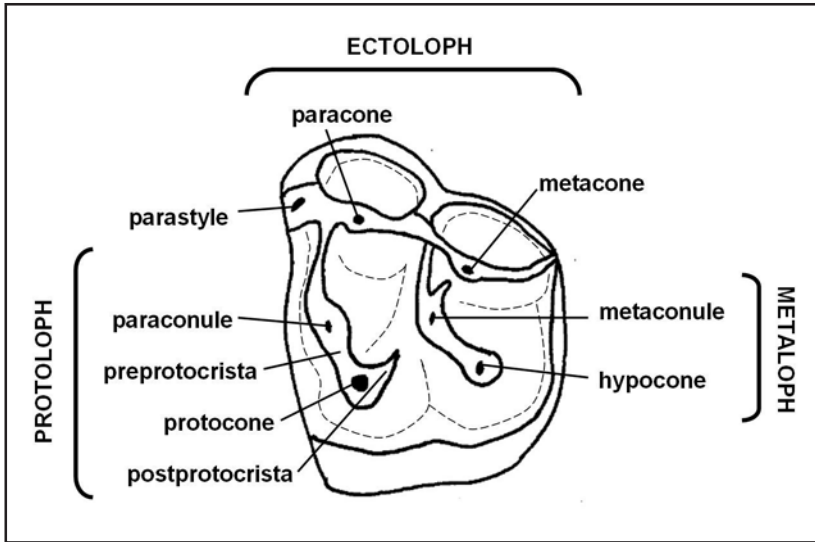
Überordnung	Ordnung	Teilordnung	Über-Familie	Überfamilie*/Familie	Gattungen im Text zitiert
Ungulata	Artiodactyla				
	Perissodactyla				<i>Radinskya</i>
		Titanotheriomorpha			
			Brontotheriidae		<i>Lamdotherium</i> <i>Eotitanops</i> <i>Palaeosynops</i> <i>Brontotherium</i>
		Hippomorpha			
			<b>Pachynolophoidea*</b>		<i>Pachynolophus</i> <i>Paleotheriidae</i> <i>Equidae</i> (siehe Tab. 2)
		Moropomorpha			
			Isetoclophidae		<i>Homogalax</i> <i>Systemodon</i> <i>Isectolophus</i> <i>Cardiolophus</i> <i>Karagalax</i>
		Ancyclopoda			
			Lophiodontidae		
			<b>Chalicotherioidea*</b>		<i>Eomoropus</i> <i>Moropous</i> <i>Chalicotherium</i>
		Ceratomorpha			
			Brevidontidae		<i>Heptodon</i>
			Deperetellidae		
			Rhodopagidae		
			Lophiatelidae		
			<b>Tapiroidea*</b>		<i>Helaletes</i> <i>Prototapirus</i> <i>Tapirus</i> <i>Hyrachyus</i> <i>Subhyracaodon</i> <i>Diverorhinus</i> <i>Paraceratherium</i>
			<b>Rhinocerotioidea*</b>		

hen eozänen Equiden ist *Sifrhippus* am wenigsten pferdeartig. Selbst der Übergang zwischen dem pferdeähnlichsten Mitglied dieser Gruppe, *Epihippus*, und dem laubäsenden Pferd *Mesohippus* ist nicht bewiesen, wie STIRTON (1940) schon klar erkannt hatte. Die Anchitheriinae *Anchitherium*, *Mesohippus* und *Miohippus* waren echte laubäsende Pferde und Teil einer umfangreicheren Pferde-Radiation während des mittleren Tertiärs (PROTHERO & SHUBIN 1989).

Die bisherige Diskussion legt nahe, dass der Grundtyp der Pferdeartigen zwei Unterfamilien beinhaltet, die Laubäser (Anchitheriinae) und die Grasfresser (Equinae). Die dritte Unterfamilie, die Hyracotherier (Hyracotheriinae), scheint eine andere Sorte von Tieren zu umfassen und enthält *Eohippus* (= *Hyracotherium*).

Tab. 1 Taxonomie innerhalb der Perissodactyla. (Nach JANIS et al. 1998b)



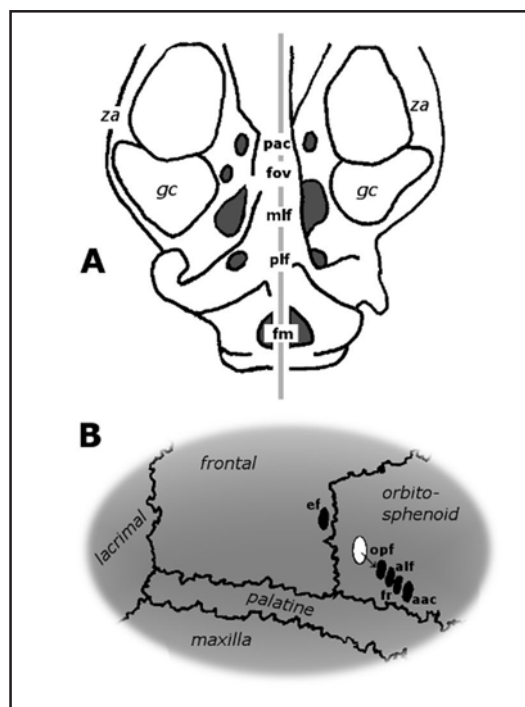


**Abb. 7** Unpaarhuferzahnschema eines linken oberen vorletzten Molaren (P3) in Kauflächenansicht; nach Hooker (1989). Von besonderer Bedeutung ist die Postprotocrista, eine winzige Spitze am Protoconhöcker. Dieses Merkmal ist charakteristisch für ausgestorbene und rezente Einhufer, ebenso für Paläotherier und morpomorphe Arten; siehe Text für Einzelheiten. Die Höcker sind häufig mit Spitzen (cristae) verbunden, die Leisten oder „Lophen“ bilden. Dieser Fachbegriff ist oft in die Unpaarhuferklassifikation übernommen worden, vgl. Tabellen 1 und 2. Nur die an das Protocon angrenzenden Spitzen sind bezeichnet.

## Beginnt die Evolution des Pferdes mit den frühen Unpaarhufern?

**Abb. 8** Schema von ausgewählten Unpaarhuferforamina (Schädelfenster), nach MacFadden (1992). Foramina in Fettdruck, Knochenstrukturen kursiv. A) Wechsel beim Foramen ovale (fov); links generalisierte (primitive) Unpaarhuferforamina; rechts equine (abgeleitete) Foramina. Bei den Einhufern und Paläotheriern ist ein separates Foramen ovale in der Hirnschale verschwunden. B) Wechsel beim optischen Foramen (opf) in der Augenregion des Schädels. Bei Einhufern und Paläotheriern (schwarz) ist das optische Foramen ventral zur Augenhöhle verschoben (siehe Pfeil) im Vergleich zu Unpaarhufern allgemein (weiß). Zusätzliche Abkürzungen: aac, vordere Öffnung des alisphenoidalen Kanals; alf, vorderes Foramen lacerum; ef, Siebbeinloch; fr, Foramen rotundum (Rundes Loch); gc, Unterkiefergelenkgrube (???); mlf, mittleres Foramen lacerum; pac, hintere Öffnung des alisphenoidalen Kanals; plf, hinteres Foramen lacerum; za, Jochbogen.

In diesem Abschnitt besprechen wir die ältesten Arten der zahlreichen Familien der Unpaarhufer. Es stellt sich folgende Frage: Beinhaltend diese nur eine weitere Anzahl von frühen Hyracotherier-ähnlichen Tieren oder deutet sich ein passender Zweig für den Ursprung der Pferde an? In Tab. 1 werden die diskutierten Familien der Unpaarhufer mit Überfamilien aufgelistet.



OWEN (1848) unterteilte die Ungulaten (Huftiere) in zwei Ordnungen, und zwar in Artiodactyla oder Paarhufer und Perissodactyla oder Unpaarhufer. Zu den Perissodactyla zählte er die Pferde, Nashörner und Tapire, ebenso die Schliefer, die heute üblicherweise in eine separate Schwestergruppe (Hyracoidea) gestellt werden. Zusätzlich wird ein großes Spektrum von häufig außergewöhnlichen, aber leider ausgestorbenen Huftiergruppen innerhalb der Perissodactyla platziert, nämlich Brontotheriidae, Pachynolophidae, Palaeotheriidae, Isectolophidae, Lophiodontidae, Chalicotherioidea, Lophiiletidae, Depteretellidae, Helaletidae sowie die Familien der Nashornähnlichen, nämlich Amyndodontidae, Hyracodontidae und Rhinocerotidae (JANIS *et al.* 1998b). Wenn DARWIN Recht hat, müssen alle diese Gruppen von einer Art „Morgenröte-Unpaarhufer“ abstammen. Wenn allerdings ein polyphyletischer Ursprung für die verschiedenen Unpaarhuferfamilien angenommen werden kann, muss diese außerordentlich anspruchsvolle Bedingung nicht erfüllt werden. Weiter unten werden wir sehen, dass es tatsächlich gute Argumente für die polyphyletische Entstehung bei den Unpaarhufern gibt.

Lange Zeit bestand die Hoffnung, dass *Hyracotherium* dieser „Morgenröte-Unpaarhufer“ sein könnte, vor allem wegen seines frühen Vorkommens im Tertiär und wegen der wenig spezialisierten Zahnstrukturen. Das Vorkommen von *Hyracotherium* in den frühen eozänen Schichten begünstigte natürlich die Annahme, dass diese Gattung der Urahn der Unpaarhufer oder wenigstens der Pferde sein könnte. Diese Vermutung hat sich allerdings im Laufe der Zeit zerschlagen. Welche Merkmale weisen eigentlich darauf hin, dass Hyracotherier frühe Pferde sind? Diese Frage ergibt sich nur durch die Annahme, dass die Unpaarhufer monophyletisch sind. Wenn Unpaarhufer jedoch polyphyletisch sind, besteht überhaupt kein Problem. Daher benötigt das monophyletische Modell der Unpaarhuferanfänge einen Übergangsorganismus zwischen dem frühesten echten Pferd *Mesohippus* und einem frühen eozänen Unpaarhufer. Von dieser Gruppe gibt es eine Fülle früher Hyracotherier-ähnlicher Fossilien. Dem monophyletischen Modell entsprechend muss nun eines davon die Ausgangsform des Pferdes sein. OWEN hatte *Palaeotherium* vorgeschlagen, HUXLEY hielt MARSHS „*Eohippus*“ (= *Hyracotherium*) für besser geeignet.

## Synapomorphien bei Hyracotheriern und Pferden

HOOKE (1989) zeigte, dass alle ausgestorbenen und rezenten Einhufer (*Equidae*) durch das gemeinsame Vorkommen einer Postprotocrista an



P3 (d. i. ein winziger Grat an einem Höcker auf der Mahlfäche des dritten Prämolaren, Abb. 7) verbunden werden können. Allerdings weist HOOKER im selben Artikel nach, dass Paläotherier und morpomorphe Arten ebenfalls die P3-Postprotocrista besitzen. Aus diesem Grund kann das Vorkommen bei Hyracotheriern nicht als eindeutiger Hinweis dafür gelten, dass sie pferdeartig sind. Daneben werden noch zwei weitere Skelettmerkmale als Synapomorphien (gemeinsame Merkmale durch gemeinsame Abstammung) von ausgestorbenen und rezenten Pferden diskutiert (MACFADDEN 1976, 1992). Bei beiden geht es um craniale Foramina (kleine Öffnungen im Schädelknochen; Abb. 8). Die beiden betreffenden Foramina werden von zwei Ästen des großen Trigeminalnervs für den Durchgang ins Gehirn durch die Hirnschale genutzt und sind beide im Keilbein anzutreffen. Eines davon, das Foramen ovale, fehlt jedoch bei den Pferden und wurde offenbar mit einem anderen zusammengefasst, das mittlere Foramen lacerum. Das andere, das optische Foramen, ist typischerweise bei Pferden auch zu einem anderen Fenster hin verlagert, nämlich zum vorderen Foramen lacerum. Weil *Hyracotherium* diese beiden Merkmale auch besitzt, gilt das als Rechtfertigung, diese Gattung zu den Pferden zu rechnen (MACFADDEN 1976, 1992). Dagegen stellte FRANZEN (1989) fest, dass Paläotherier, obwohl sie keine Pferde sind, das gleiche charakteristische Fehlen des Foramen ovale sowie die equide Position des optischen Foramen aufweisen. Daraus schloss er, dass die gemeinsame Position der beiden Foramina nicht automatisch zur Einbeziehung in die Pferdefamilie führt. FRANZEN kam zum Schluss, „man muss zugestehen, dass Merkmale wie Längenproportionen, obwohl sie für die Widerlegung phylogenetischer Verwandtschaften genügen mögen, sicherlich nicht komplex genug sind, um als Synapomorphien zu dienen“.

MACFADDENS Pferdekladogramm (1992, 1998) schließt die Hyracotherier auf der Basis dieser drei Kennzeichen oder Merkmalszustände ein. Der folgende Verzweigungspunkt, der die Anchitheriinen umfasst, wird durch eine weit substantiellere und überzeugendere Serie von Merkmalen unterstützt. Einerseits weisen *Hyracotherium*-Fossilien eine Menge Ähnlichkeiten (siehe folgender Abschnitt) mit Taxa auf, die als basal morpomorph (siehe unten im Abschnitt über die basalen Gattungen) und titanotheriomorph (d.s. Brontotherien) gelten, ebenso wie die Paläotheriden. Außerdem könnten die drei vermuteten Synapomorphien mit Pferden durch eine kleinere morphogenetische Änderung verursacht sein. Solche geringfügigen Änderungen sind natürlich von einem viel geringeren Ausmaß als die substantiellen und durchgreifenden genetischen Veränderungen, die für einen Über-

Familie
Unterfamilie
Gattungen im Text zitiert (Synonyme)
Equidae
Hyracotheriinae (taxonomische Position zur Diskussion)
<i>Hyracotherium</i>
( <i>Eohippus</i> , <i>Pliolophus</i> , <i>Orohippus</i> )
<i>Sifrihippus</i>
<i>Xenicohippus</i>
<i>Protorohippus</i>
<i>Orohippus</i> ( <i>Pachynolophus</i> )
<i>Haplohippus</i>
<i>Cymbalophus</i>
<i>Epihippus</i>
Anchitheriinae
<i>Mesohippus</i>
<i>Miohippus</i>
<i>Kalobahippus</i> ( <i>Anchitherium</i> )
<i>Anchitherium</i>
<i>Sinohippus</i>
<i>Hypohippus</i>
<i>Megahippus</i>
<i>Archaeohippus</i>
<i>Desmatippus</i>
<i>Parahippus</i>
Equinae
<i>Merychippus</i>
<i>Parahippus</i>
<i>Pliohippus</i>
<i>Calippus</i>
<i>Nannippus</i>
<i>Hipparion</i>
<i>Neohipparion</i>
<i>Hippidion</i>
<i>Dinohippus</i>

Tab. 2 Taxonomie innerhalb der Equidae. (Nach MACFADDEN 1992)

gang eines Organismus mit tapirähnlichen Eigenschaften zu einem Pferd erforderlich wären. Sowohl EVANDER (1989) als auch FRANZEN (1989) argumentieren überzeugend, dass zwei kleine Foramina und der P3-Höckergrat ein unzureichendes Indiz dafür sind, Hyracotherier in die Anchitherier und die Pferde einzuordnen. Wie FROELICH (1999) folgert, haben diese basalen Taxa „wenig von den Merkmalszuständen, die die Hauptgruppen diagnostizieren.“

### Gründe für eine Neubewertung der phylogenetischen Stellung der Hyracotherier

Die kontroversen Studien von HOOKER (1989, 1994) und EVANDER (1989) führten dazu, dass einige Mitglieder der Gattung *Hyracotherium* von den Einhufern (Equidae) ausgeschlossen wurden. Obwohl die verschiedenen *Hyracotherium*-Arten in den meisten Merkmalen praktisch nicht unterschieden werden können, kann man doch einige geringere Unterschiede wie die drei vorhin erwähnten feststellen. HOOKER berief sich auf OWENS *Hyracotherium*-Exemplar wegen der gemeinsamen Spezialisierung, um dieses mit den europäischen Paläotheriern zu verbinden. Verschiedene Wissenschaftler, die MARSHS *Eo-*

*hippus* geprüft hatten, hielten es für einen primitiven Brontotherier oder Chalicotherier (HOOKER 1994). Durch eine geringe Entwicklung im Zahngrat könnte *Hyracotherium* in *Homogalax* übergegangen sein, das als der gemeinsame morpomorphe Vorfahr der Tapire und Nashörner gilt (HOOKER 1989). Die Zähne dieser beiden Tiere scheinen fast identisch zu sein und unterscheiden sich signifikant von anderen Unpaarhufern (ROMER 1966; vgl. Abb. 6). Die Unterschiede zwischen diesen beiden Arten, speziell in der Zahnstruktur, kann durch eine einfache morphogenetische Veränderung erklärt werden. In neuerer Zeit überprüfte FROEHLICH (1996, 1999) die Zugehörigkeit von *Cymbalophus* und *Hyracotherium tapirinum* (= *Systemodon*), welche von HOOKER zuvor als grundsätzlich pferdeverwandt angesehen wurden, und stellte diese ebenso zu den Morpomorphen. Trotz all der augenscheinlichen Ähnlichkeiten bei diesen Gruppen würde aus der Annahme eines monophyletischen Ursprungs folgen, dass die Hyracotherier Vorfahren von völlig unterschiedlichen Zweigen von Unpaarhufern wären.

Im Wesentlichen sind alle frühen Unpaarhuferfossilien Hyracotherier-ähnlich. Diese wichtige Tatsache wird schon durch ihre stratigraphischen Beziehungen unterstrichen. Unpaarhuferfossilien erscheinen zuerst am Beginn des Eozäns in Nordamerika und vielleicht etwas früher in Europa. Erst vor kurzem wurde der Schädel eines Unpaarhufer-ähnlichen Säugtiers, *Radinskya*, aus dem späten Paläozän in China beschrieben und er erhielt den Status eines „Morgenröte-Unpaarhufers“. *Radinskya* war zwar etwas kleiner, besaß aber bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit *Hyracotherium* und *Homogalax* (McKENNA *et al.* 1989). Davon abgesehen enthalten die frühesten Sedimente *Hyracotherium* und die isectolophide Art *Cardioloophus*. Zu diesen Taxa gesellten sich rasch der Hyracotherier *Xenicohippus*, der Isectolophide *Homogalax* und die Ceratomorphen *Heptodon* und *Hyrachus* (JANIS *et al.* 1998b). Isectolophide und Ceratomorphe waren die ersten fossilen Morpomorphen. Kurze Zeit später erschienen der Hyracotherier *Orohippus*, der Brontotherier *Eotitanops* und die unklare Unpaarhuferart *Lambdotherium*. Zuvor noch für den „Morgenröte-Unpaarhufer“ gehalten, wird *Lambdotherium* von HOOKER (1989) als primitiver Brontotherier angesehen. Wie weiter unten in der Unpaarhufergliederung beschrieben sind alle diese Arten ähnlich, Hyracotherier-artig und offensichtlich eng verwandt. Während des Eozäns boten die warmen Laubwälder ideale Bedingungen für die weitläufige Radiation einer Unpaarhufer-Abstammungslinie mit gewissen Anpassungen, wie sie für moderne Tapire charakteristisch sind. Das bedeutet, dass sie für eine „Dschungel“-Existenz konstruiert sind. Der Körperbau ist stämmig,

jedoch stromlinienförmig, mit einem breiten Rücken, der sich nach vorne hin verjüngt, ideal, um sich durch das dichte Dschungelunterholz fortzubewegen. Ihre vierzehigen Vorderextremitäten und wulstigen Füße bilden ideale Eigenschaften für das Vorankommen auf lockerem oder sumpfigem Boden (PROTHERO & SCHOCH 2002). Es sind andersartige Tiere und sie sind für einen anderen Lebensraum angepasst als Pferde, Nashörner oder Elefanten. Dennoch werden diese untereinander sehr ähnlichen Arten in sehr unterschiedliche Familien gestellt. Die Wahl des Modells, monophyletisch gegen polyphyletisch, bestimmt die Interpretation dieser Situation. Nach einem Modell sind die Hyracotherier gemeinsame Vorfahren von mehreren Unpaarhufer-Abstammungslinien; entsprechend wird die Notwendigkeit gesehen, einen „Pferdeähnlichsten“ als ursprünglichen Pferdeartigen auszuwählen. Nach dem Grundtypmodell können die Hyracotherier-ähnlichen Tiere dagegen zwanglos als eine ausgesprochen erfolgreiche Radiation ohne stammesgeschichtliche Beziehung zu anderen Grundtypen interpretiert werden.

### Basale Gattungen der verschiedenen Paarhuferfamilien

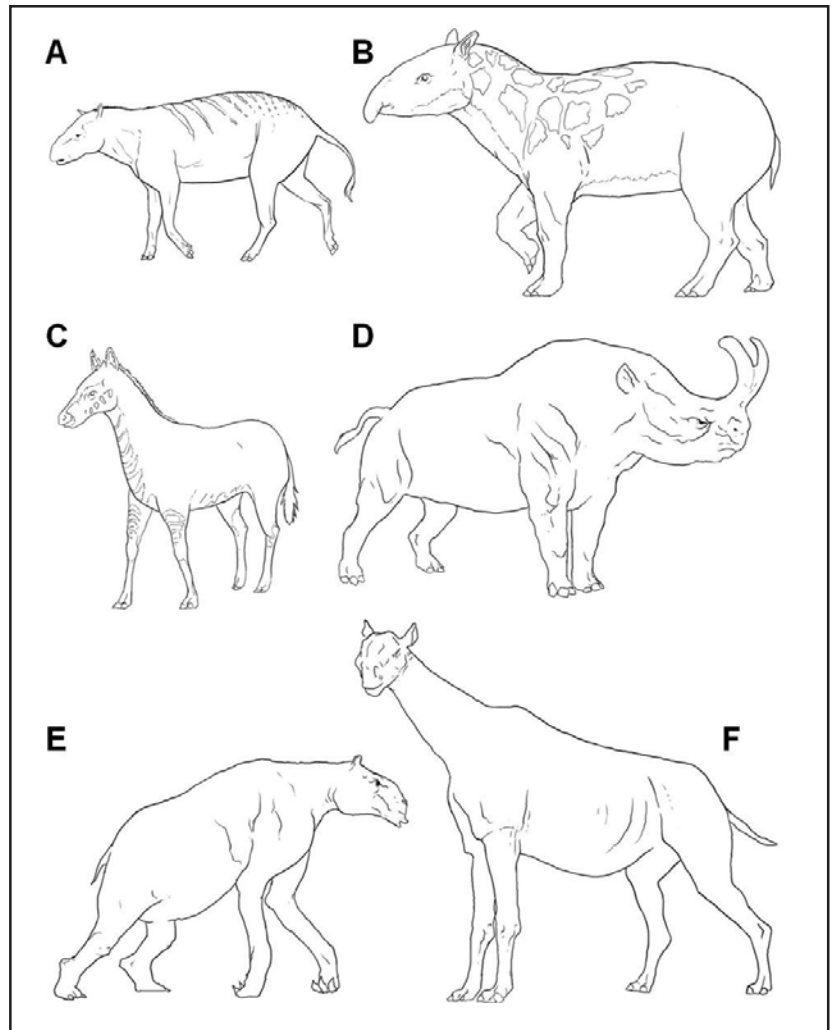
Im Rahmen evolutionstheoretischer Modellierungen versucht man, von den Hyracotherier-ähnlichen Formen verschiedene Linien zu verschiedenen spezialisierteren Unpaarhufer-Gruppen zu ziehen. In diesem Abschnitt wird gezeigt, dass solche Abstammungsverbindungen eher in die Hyracotherier-ähnlichen Formen hineingelesen werden, als dass sie aus deren Merkmalen abgeleitet werden könnten. Die Hyracotherier sind untereinander relativ ähnlich und als eigener Grundtyp interpretierbar. Zu den verschiedenen Gruppen hin, zu denen sie überleiten sollen, bestehen dagegen jeweils deutliche Lücken, die daher als polyphyletische Linien (mit gesonderten Ursprüngen) interpretiert werden können.

Die frühesten „Einhufer“ werden üblicherweise in die Unterfamilie der **Hyracotheriinen** gestellt. Diese beinhaltet die Arten *Hyracotherium*, *Xenicohippus*, *Orohippus*, *Haplohippus* und *Epihippus* (MACFADDEN 1998, Abb. 9). Im Verhältnis zu *Hyracotherium* weisen die übrigen Hyracotheriinen eine geringfügig weiter fortgeschrittene „Molarisierung“ auf, d. h. einige Prämolaren sahen eher wie Molaren aus. Dennoch hatten alle Hyracotheriinen, soweit bekannt, vierzehige Vorderextremitäten und dreizehige Hinterextremitäten, was typisch tapirartig ist. Es muss auch bedacht werden, dass bei *Xenicohippus* der Schädel unbekannt, die obere Zahnstruktur dürftig überliefert und die hinteren Schädel-

gruben nicht beschrieben sind; bei *Haplohippus* kennt man nur einige untere Zahnstrukturen, wobei diese ein ausgedehntes Diastema aufweisen (eine Lücke zwischen den Vorderzähnen und den Prämolaren). *Orohippus* ist *Hyracotherium* insgesamt ähnlich, abgesehen von einer geringfügig weiter „fortgeschrittenen“ Zahnstruktur. *Epihippus* weist an den beiden hinteren Prämolaren eine Molarisierung auf. Folglich hatten die Hyracotheriinen einige tapirartige Merkmale mit Hinweisen auf geringfügige ernährungsbedingte Zahnänderungen bei späteren Arten, Änderungen, die manche für pferdeähnlicher halten. Verglichen mit der geringen Variation innerhalb der Hyracotherier ist die phylogenetische Lücke zwischen *Epihippus* und dem Laubäser *Mesohippus* morphologisch und morphogenetisch dagegen viel zu umfangreich, um ähnlich beurteilt zu werden.

Die **Brontotheriiden** waren tendenziell eher massive „nashornähnliche“ Tiere und trugen ein abgerundetes, manchmal Y-förmiges Horn am Ende ihrer Schnauzen (MADER 1998, Abb. 9). *Eotitanops*, der sogenannte „Morgenröte-Brontotherier“ gilt als grundlegende Art, die über *Palaeosyops* zu den Hauptgruppen führt. *Eotitanops* ist nur aus bruchstückhaften Resten bekannt – einem rechten Oberkiefer. Offensichtlich hatte dieses Tier ein ausgedehntes Diastema und es fehlten sicher die charakteristisch tief eingesenkten Nasenlöcher (Nüstern), die sonst typisch für Brontotherier sind; daher besteht hier ein Lücke zu den späteren Brontotheriern. MARSHS Exemplar von *Eohippus* war von mehreren Fachleuten untersucht und für einen primitiven Brontotherier gehalten worden (PROTHERO & SCHOCH 2002). Ein Fossil, das als früher Brontotherier dargestellt wird, *Eotitanops*, hatte eindeutig Ähnlichkeit mit einem Hyracotherier.

Ähnlichkeiten zwischen den **Paläotheriiden** und *Hyracotherium* wurden bereits diskutiert. Die Paläotherier lebten während des Eozäns auf dem europäischen Archipel (PROTHERO & SCHOCH 2002, Abb. 9). Weil die Ursprünge beider Gruppen als Hyracotherier ins frühe Eozän eingestuft werden, ist ihre Unterscheidung etwas willkürlich. Nordamerikanische Vertreter werden üblicherweise auf die Familie der Einhufer eingeschränkt, während die in Europa gefundenen, während des Eozäns ausgestorbenen Arten in die Familie der Paläotheriiden gestellt werden. FRANZEN (1989) hielt einige Merkmale der Paläotheriiden für zu primitiv (plesiomorph), als dass sie von *Hyracotherium* abstammen könnten, obwohl sie stratigraphisch jünger sind. Aus diesem Grund ordnete er sie als Schwesterfamilien an. HOOKER (1994) veröffentlichte eine Zusammenfassung der auseinandergelassenen Interpretationen bzw. der „Variationen in der Betrachtung“. Er stellte fest, dass „aufgrund von konzeptionellen Schwierigkeiten und wegen ei-



**Abb. 9** Einige ausgestorbene Unpaarhufer aus dem Tertiär. A) *Hyracotherium* („Schliefertier“). Die Gattung erreichte durchschnittlich eine Schulterhöhe von 20 cm und war während des frühen bis mittleren Eozäns in ganz Asien, Europa und Nordamerika verbreitet. B) *Palaeotherium* („Altes Tier“). Tapirähnliches Aussehen, mit einer Schulterhöhe von 75 cm. Verbreitung auf dem ganzen europäischen Archipel während des frühen bis mittleren Eozäns. C) *Anchitherium* („Nahes Tier“). Es handelte sich um ein kleines, dreizehiges, laubäsendes Pferd mit einer Schulterhöhe von 60 cm. Sein Ursprung liegt in Nordamerika und es verteilte sich über Europa und Asien während des frühen Miozäns. D) *Brontotherium* („Donnertier“). Diese Tier sah wie ein riesiges Nashorn aus mit einer Schulterhöhe von 2,5 m. Verbreitung in Süddakota und Nebraska während des späten Eozäns. E) *Chalicotherium* („Kieselstier“). Es sah wie ein enorm großes Faultier aus mit beklauten Vorderextremitäten und einer Schulterhöhe von 2,6 m. Verbreitung in Asien, Europa und Afrika während des Miozäns und Pliozäns. F) *Paraceratherium* („Nah-Horn-Tier“). Größtes Landsäugetier, gigantisch groß, hornlos und nashornähnlich mit einer Schulterhöhe von 5,5 m. Verbreitung über große Teile von Asien während des mittleren Oligozäns bis zum frühen Miozän. Zeichnung von A. Wood.

nes sehr lückenhaften Fossilbefunds die Frage nach der Trennungslinie zwischen Einhufern und Paläotheriiden bisher und auch in Zukunft ein Problem darstellt“. Tatsächlich sind die anfänglich in die beiden Gruppen gestellten Fossilien sehr ähnlich. Die Paläotherier könnten genauso gut eine europäische „Hyracotherier-ähnliche“ Radiation repräsentieren.

Die **Moropomorphen** beinhalten mindestens zwei spezialisierte Gruppen, die Tapiriden und die Rhinocerotiden und möglicherweise eine dritte, die Chalicotherier. Die frühen Moropomorphen sind freilich alle



Hyracotherier-ähnlich, als Gruppe abgegrenzt und werden ausschließlich anhand von Details in der Zahnstruktur auseinandergelassen. Diese frühen Moropomorphen umfassen die Lophiodonten, die Isectolophiden, die Helateliden, die Lophiateliden und die Deperetelliden. Sie sollen während des Eozäns übereinstimmend alle aus frühen Hyracotherier-ähnlichen Organismen hervorgegangen sein (COLBERT & SCHOCH 1998). Man nimmt an, dass die zu den Lophiodonten und Isectolophiden führenden Linien sich aus *Homogalax* entwickelt haben. Die Linien, die zu den Lophiateliden, Deperetelliden, Helateliden, Tapiriden und die Rhinocerotoiden führen, sollen aus *Heptodon* entstanden sein. Dennoch hielten MAAS *et al.* (2001) die Isectolophiden für die früheste Gruppe der Moropomorphen und zählten *Homogalax*, *Systemodon*, *Isectolopus*, *Cardiolophus* und *Karagalax* dazu. Die generalisierten Moropomorphen können eine ausgedehnte Radiation repräsentieren, die im Eozän begann, als dafür ideale Vegetationsformen bestanden.

Die **Tapiriden** sind die am meisten generalisierten (und am meisten Hyracotherier-ähnlichen) Arten der ausgestorbenen Unpaarhufer. Allerdings sind sie einzigartig durch die Entwicklung eines Greifrüssels und die entsprechenden Schädelanpassungen. Der erste Tapir war *Prototapirus* aus dem Oligozän. Es ist nicht klar, ob der Tapirrüssel eine Anpassung für die effizientere Laubäsung der Waldvegetation darstellt oder eine adaptive Antwort auf die einzigartigen Bedingungen, wie sie in modernen Tropenwäldern anzutreffen sind. Üblicherweise nimmt man eine Abstammung der Tapiriden von den eozänen Helateliden an, welche möglicherweise einen kurzen, weichen Rüssel hatten und demzufolge mit den Tapiriden in die Gruppe der Tapirartigen (Tapiroidea) gestellt werden. *Helatelites* ist Hyracotherier-ähnlich und es besteht eine deutliche Lücke zu *Prototapirus* (COLBERT & SCHOCH 1998).

Die **Nashornverwandten** (Rhinocerotoida) beinhalten drei Familien: die Rhinocerotiden (Nashörner einschließlich *Subhyracodon*; PROTHERO 1998b), die Arynodontiden (WALL 1998) und die Hyracodontiden (PROTHERO 1998a). Zu den Hyracodontiden gehören die riesigen asiatischen Indricotherier, einschließlich das horn- und stoßzahnlose Tier *Paraceratherium*, das wahrscheinlich größte weltweit bekannte Säugetier mit doppelt so großen Körpermaßen wie ein afrikanischer Elefantenbulle und einem mindestens sechsfachen Gewicht (Abb. 9). Diese Tiere besaßen Molaren in der Größe einer Männerfaust. *Hyrachyus* wird als „Morgenröte-nashornartig“ angesehen (PROTHERO *et al.* 1986; SCHOCH 1989, ROSE 1996). RADINSKY (1966, 1967) hatte *Hyrachyus* vorher bei den Tapirartigen platziert. COLBERT & SCHOCH (1998) halten *Hyrachyus* für den frühesten Rhinocerotoiden,

von einem *Homogalax*-ähnlichen Tier über *Heptodon* abstammend. Diese drei Gattungen sind sehr Hyracotherier-ähnlich und es besteht eine klare Lücke zu den späteren Rhinocerotoiden.

Die letzte, heute ausgestorbene Unpaarhufergruppe waren die **Chalicotheroiden**, klauenbewehrte Huftiere. Man kennt vier nordamerikanische Arten, einschließlich *Moropus*, aber nur drei davon hatten Krallen (COOMBS 1998, Abb. 9). Die vierte, *Eomoropus*, gilt als „Morgenröte-Chalicotherier“. Der Großteil der Vorder- und Hinterextremitäten ist erhalten. Die Vorderextremität weist vier nicht verlängerte Zehen (keine Klauen) auf und die Überreste der hinteren Extremitäten zeigen keine speziellen Anpassungen, wie sie für den Gebrauch von Krallen typisch wären. Wieder wurde MARSHS *Eohippus*-Exemplar von verschiedenen Fachleuten überprüft. Diesmal schlugen sie vor, es könnte ein primitiver Chalicotherier sein (PROTHERO & SCHOCH 2002). Sowohl das früher als Chalicotherier bezeichnete Fossil als auch *Eomoropus* waren deutlich den Hyracotheriern ähnlich. Wieder einmal klafft eine deutliche Lücke zwischen diesen frühen Fossilien und den späteren, typischen Chalicotheriern.

### **Sprung über die morphogenetischen Grenzen der frühen Hyracotherier-ähnlichen Unpaarhufer**

Nach dem monophyletischen Unpaarhufermodell soll die eozäne Radiation der Hyracotherier und ihrer angeschlossenen Arten innerhalb eines kladistischen Systems als eine breite paraphyletische Basis für alle nachfolgenden Unpaarhuferfamilien dienen, einschließlich der heutigen Pferde, Nashörner und Tapire wie auch Chalicotherier und Brontotherier (HOOKER 1989, 1994; PROTHERO & SCHOCH 2002). Mit anderen Worten, ziemlich gleichartige Hyracotherier-ähnliche Tiere, die als Ergebnis von Diversifikation in den eozänen Regenwäldern angesehen werden können, müssten gleichsam sowohl designierte frühe Pferde als auch frühe Nashörner, frühe Tapire, frühe Brontotherier und frühe Chalicotherier sein (JANIS *et al.* 1998). Ernst MAYR (1969), Agassiz-Professor der Zoologie an der Harvard Universität, räumt ein, dass „*Eohippus* genauso gut ein Vorfahr von Tapiren und Nashörnern wie für Pferde sein kann“. FROELICH (1999) bestätigte: „Die Beziehungen zwischen basalen Unpaarhufern und zwischen den Gruppen, die historisch in ‚*Hyracotherium*‘ eingeschlossen sind, sind kompliziert. Diese Gruppen sind morphologisch ähnlich und besitzen wenig von den Merkmalsbeschaffenheiten, die die Kronengruppen charakterisieren.“ Wenn die monophyletische Interpretation richtig sein sollte, wären überzeugende intermediäre fossile

Gattungen zu erwarten. Somit werden Hyracotherier-ähnliche Arten meistens automatisch als Pferde bezeichnet, da im Fossilbericht überzeugende intermediäre Fossilien fehlen. EVANDER (1989) bemerkt bezüglich der Herkunft des Pferdes: „Wenig bekannte Gattungen werden leicht als Vorfahren identifiziert, weil die Hypothesen der Abstammung nicht ausreichend getestet werden können. Diese Angelegenheit ist nicht trivial.“

Ein höchst kritischer Aspekt ist hier die Beobachtung, dass es eine deutliche Lücke zwischen dem frühen Hyracotherier *Epihippus* und dem Laubäser *Mesohippus* gibt. Gleichmaßen existieren deutliche Lücken in den Abstammungslinien der Rhinocerotiden, Tapiriden, Brontotherier und Chalicotherier bezüglich verschiedener spezieller Merkmale. Die eozäne Radiation scheint nur aus Hyracotherier-ähnlichen Unpaarhufern zu bestehen und eine separate monophyletische Gruppe zu repräsentieren einschließlich der Hyracotherier, Paläotherier, einer Anzahl nah verwandter morpomorpher Familien und eozäner Gruppen von Brontotheriern und Chalicotheriern. Die wenig ausgeprägten Ähnlichkeiten zu den verschiedenen späteren Kronengruppen werden hier als einfache Parallelismen interpretiert, ausgelöst durch Anpassung an Umweltveränderungen in den eozänen Wäldern. Basierend auf dieser Fossilinterpretation sind die Unpaarhufer eine polyphyletische Ordnung. Umfangreiche und manchmal unrealistische morphogenetische und topologische Anforderungen an seltene, fragmentarische oder sehr unvollständige Fossilien sind entscheidend, wenn die innere Konsistenz eines monophyletischen Unpaarhufermodells beibehalten werden soll. Solche anspruchsvollen Sprünge sind beim polyphyletischen Unpaarhufermodell nicht gefordert.

## Zahnvariation

Die meisten Argumente für einen monophyletischen Verlauf der Unpaarhuferadiation basieren auf Zahnmerkmalen (HOOKER 1994). Somit werden Zahnformeln, Zahnzusammensetzung und Kronenausgestaltung bei der Aufstellung phylogenetischer Beziehungen berücksichtigt. Das sind sicher schwerwiegende Argumente und grundlegend für den Großteil der Säugetierpaläontologie und -taxonomie. Dennoch sind zahlreiche Beispiele signifikanter Zahnvariationen auf Familienebene aus dem Fossilbericht bekannt, z. B. bei den Elefanten, Proboscidea (LAMBERT & SHOSHANI 1998), bei verschiedenen Fleischfresserfamilien (VAN VALKENBURGH 1989), speziell der Familie der Katzen (KITCHENER 1991) und bei den Altweltaffen, Cercopithecidae (PRESTON-MAFHAM & PRESTON-MAFHAM 1992). Die aus-

gedehnte Radiation der frühen Hyracotherier-ähnlichen Tiere während des Eozäns durch Ausnutzen der weitreichenden Vegetationsformen mittels Zahnmodifikationen ist eine vernünftige Hypothese. Die Zahnvariation innerhalb einer Familie kann beträchtlich sein. Zahnvariation ist daher ein unzureichender Beleg dafür, dass Hyracotherier-ähnliche Tiere zu anderen Grundtypen von Unpaarhufern evolviert sind.

HOOKER (1994) betonte, dass Zahnvariationen (wie Bilophodontie, Selenodontie, Bunodontie) bei primitiven Unpaarhufern Anpassungen an die Ernährung von Blättern, Früchten oder einer Mischung aus beiden widerspiegeln. Unser modernes Verständnis von den molekularen Grundlagen der morphogenetischen Prozesse, die an der Zahnentwicklung beteiligt sind, unterstreicht, wie plastisch und zielgerichtet eine Vielfalt von Zahnmodifikationen sein kann (JERNVALL *et al.* 2000, KANGAS *et al.* 2004). Daher scheint die Zahnvariation, wie sie bei Hyracotheriern und ihren eozänen Schwestergattungen vorkommt, als Variation innerhalb eines Grundtyps akzeptabel. Dennoch legt die qualitativ einzigartige Zahnstruktur verbunden mit der Molariation bei Pferden einen pferdespezifischen morphogenetischen Plan nahe. Der dentale Fossilbefund ist unzureichend, um die Platzierung der Hyracotherier zu den Pferden zu rechtfertigen. Stattdessen sind die Daten konsistenter mit einem monophyletischen Hyracotherier-ähnlichen Zweig und einer polyphyletischen Unpaarhuferordnung. Zahnanpassungen sind eine Sache. Der Übergang von einem Hyracotherier zu einem Pferd würde dagegen viel umfangreichere und grundlegende genetische Veränderungen erfordern.

## Beginnt die Evolution des Pferdes mit den laubäsenden Anchitheriern?

In diesem Abschnitt wollen wir folgende Fragen behandeln: Sind die laubäsenden Pferde die ersten echten Pferde, die man im Fossilbericht findet, und gibt es eine ununterbrochene Reihe von Fossilfunden, die eine Zugehörigkeit der laubäsenden Pferde (Anchitheriinae) zu grasfressenden Pferden (Equinae) zum gleichen erweiterten Grundtyp (Eufamilie) stützen? In Tab. 2 findet sich eine Auflistung der diskutierten Pferdegattungen.

Fossilien von laubäsenden Pferden erscheinen in den späten eozänen Schichten in Nordamerika (*Mesohippus*) und im Miozän in Europa und Asien. MACFADDEN (1992, 1998) betont, dass sich die Gattungen in der Unterfamilie der Anchitheriinen (laubäsende Pferde) von den Hyracotheriern in mindestens sieben Synapomorphi-

en unterscheiden, darunter Synapomorphien des Schädels, der Kiefer, der Zahnstruktur und der Mittelfußknochen. Die Backenzähne aller Anchitherier sind typisch pferdeartig, vollständig und charakteristisch molarisiert (PROTHERO & SHUBIN 1989). Der Schädel im Bereich vor den Augenhöhlen ist langgestreckt (lange pferdeartige Schnauze). Die oberen Beinabschnitte waren länger, ebenso die Zehen, ebenfalls typisch für Pferde, und die Vorder- und Hinterextremitäten sind funktional dreizehig.

Die Anchitheriinen beinhalten die Gattungen *Meshippus*, *Miohippus*, *Kalobahippus*, *Hypohippus*, *Megahippus*, *Archaeohippus*, *Desmatippus*, *Parahippus*, *Anchitherium* und die chinesische Gattung *Sinohippus* (JANIS *et al.* 1998a). *Anchitherium* war in Frankreich so weitläufig verbreitet, dass es eines der ersten überhaupt gefundenen fossilen Säugetiere ist (Abb. 9). *Meshippus* und *Archaeohippus* waren beide Zwergformen. *Hypohippus* und *Megahippus* waren dagegen große Pferde, größenmäßig vergleichbar mit vielen rezenten Pferdearten. Während der adaptiven Radiation der Anchitherier wurde das Potential hinsichtlich Körpergröße gründlich „ausgetestet“. Die Equinen (grasfressende Pferde) erschienen möglicherweise als Resultat der adaptiven Radiation von *Parahippus* (MACFADDEN 1992). Ausgedehnte Radiationen der Grasfresser erfolgten bei der Entstehung der Grassavannen. Es gilt als gesichert, dass sich diese Kreaturen durch ihre grasenden Gewohnheiten ihren eigenen Lebensraum buchstäblich selbst gestaltet haben, indem sie bewaldete Savannen in Grassavannen und Steppen verwandelten. Wenn man an die enormen Größen der Büffelherden in der Prärie denkt, wie sie von den frühen europäischen Siedlern beschrieben wurden, kann man sich auch gut vorstellen, wie pferdeartige Herden von ähnlichem Ausmaß bei der Entstehung dieser weiten Grassavannen mitgewirkt haben können (PROTHERO & SCHOCH 2002).

Fortschrittliche Arten des Anchitheriers *Parahippus* und nachfolgende pferdeartige Gattungen weisen ein Zahnmerkmal auf, das die Zähne dauerhafter werden ließ. Es handelt sich um Zement, eine knochenähnliche, mineralische Substanz, die eine schützende Kappe um die Krone bildet. Durch die Zementzugabe enden die Zähne der Pferde mit großen Mahlfächen, die aus harten Zahnschmelzleisten über weichen, tieferen Regionen von Zement und Dentin bestehen. Diese Leisten arbeiteten wie kleine scherende Kanten, um Pflanzenmaterial effizient in kleine Stücke zu schneiden (MACFADDEN 1992). *Parahippus* und nachfolgende pferdeartige Gattungen hatten auch andere Merkmale gemeinsam. Die Schnauze ist tiefer, um die Zähne unterzubringen, und die Augen sind für eine bessere Übersicht weiter nach hinten verschoben. Die Gliedmaßen sind verlängert; Unterar-

me und Schienbeine sowie Zehen sind alle länger. Die Gattung *Parahippus* repräsentiert eine heterogene Ansammlung von Formen, die einen Gradienten (Morphoklin) in Zahn- und Schädelmerkmalen verzeichnen. Am einen Ende befindet sich *Desmatippus* und am anderen *Merychippus*, das erste grasfressende Pferd.

Die Gattung *Merychippus* ist extrem schwierig zu bestimmen. Ihre Arten unterscheiden sich stufenweise fast unmerklich von denen von *Parahippus* einerseits und denen von *Pliohippus*, *Calippus*, *Nannippus*, *Hipparion* und *Neohipparion* andererseits (STIRTON 1947). Dieses Kontinuum von *Desmatippus* und *Parahippus* (beide gelten als Anchitherier) zu *Merychippus* und anderen equinen Gattungen macht eine Trennung der laubäsenden Pferde (Anchitheriinae) von den grasfressenden Pferden (Equinae) schwierig (MACFADDEN 1998). Allerdings konnte ein Haupttrend in Richtung hochkronige Zähne (Hypsodontie) bei *Merychippus* beobachtet werden (dieser Trend ist deutlich verschieden von „Molarisation“). Es könnte eine Lücke geben zwischen den laubäsenden Pferden und den grasfressenden, die verwischt wird vom frühzeitigen Erscheinen von Zahnzement bei *Parahippus* und durch „subhypsodonte“ Exemplare von *Merychippus*. Wenn es eine Lücke gibt, dann repräsentieren die Anchitheriinae und die Equinae separate monophyletische Eufamilien. Die Präsenz der oben genannten intermediären fossilen Arten weist jedoch darauf hin, dass es keine Lücke gibt. Hochkronige Zähne und einzeilige Gliedmaßen erschienen nicht gleichzeitig im Fossilbericht. Nur bei neuzeitlicheren, pferdeartigen Gattungen traten einzeilige Gliedmaßen auf. Alle ausgestorbenen Einhufer sind einzeilig. Die Frage bleibt weiterhin, was veranlasste die offensichtlich „gerichtete“ Anpassung von Zahnstruktur und Gliedmaßen?

### **Ökologische Sukzessionen und adaptive Radiationen während des Tertiärs**

Im Verlauf des Tertiärs verursachten allmähliche Abkühlung und Austrocknung wesentliche Veränderungen in den vorherrschenden Vegetationsformen (ökologische Sukzession). Nach dem Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreidezeit wurde die subtropische tertiäre Erde rasch durch wenig diversifizierte Wälder neu besiedelt, die dann in komplexe laubwerfende Regenwälder mündeten (WING 1998, PROTHERO & SCHOCH 2002). Der Fossilbericht deutet darauf hin, dass während dieser Periode Hyracotheier-ähnliche Tiere eine grundlegende adaptive Radiation durchmachten. Diese Umweltbedingungen waren jedoch nicht von Dauer und mit der Abkühlung und Austrocknung während des mittleren Eozäns wurden die subtropischen



Regenwälder durch Waldsavanne ersetzt. Diese offeneren Wälder führten zur Dominanz der Anchitherier, die ihre eigene adaptive Radiation begannen, und zum Verschwinden der Hyracotherier. Mit der weiteren Abkühlung und Austrocknung des Weltklimas an der Oligozän-Miozän-Grenze wurde die Waldsavanne durch Grassavanne ersetzt. Die Anchitherier wiederum wurden von den grasfressenden Pferden (Equidae) abgelöst, die schließlich selbst zwei adaptive Radiationen durchmachten: bei der ersten besiedelten die dreizehigen Gattungen der Hipparionini Nordamerika; und als danach am Ende des Miozäns die Grassavanne durch Prärie ersetzt wurde, wurden diese von überwiegend einzeiligen pferdeartigen Gattungen verdrängt (vgl. Abb. 1; PROTHERO & SCHOCH 2002). Zu dieser Zeit fanden weitreichende Veränderungen in Flora und Fauna statt, dokumentiert durch einen massiven Rückgang der außerordentlich artenreichen laubäsenden Gemeinschaften (CERLING *et al.* 1997; JANIS *et al.* 2000). Das könnte die Radiation der einzeiligen grasfressenden Pferde ausgelöst oder begünstigt haben (MACFADDEN 2005).

Die abgelaufenen Radiationen sind außerordentlich aufschlussreiche Beispiele für Artbildungsprozesse. Es konnten zwei Typen von adaptiver Radiation beobachtet werden. Wenn eine adaptive Zone, eine neuartige Vegetationsform wie Waldsavanne oder Steppe entstand, fand eine verzweigende Artbildung (Kladogenese) statt, die mit einem Anstieg der Artenanzahl verbunden war (MACFADDEN 1992). Darauf folgte eine Austauschartbildung, in der die Anzahl der Arten ungefähr gleich blieb, aber die „fitteren“ nachfolgenden Arten die angestammten Arten einfach ersetzten. Möglicherweise war der Stillstand dann erreicht, wenn keine wesentliche neue Artbildung mehr vor sich ging. Bei allen Säugetierradiationen war die Körpergröße ein Merkmal, das großen Schwankungen unterlag. Bei der Radiation der Unpaarhufer durchliefen Zahnmerkmale adaptive Radiationen. Die Hyracotherier wiesen eine mäßige Intensivierung bei der Molarisierung auf, die auf die Möglichkeit zurückzuführen sein könnte, dass sie mehr und mehr die Möglichkeit hatten, laubäsend zu leben. Zement tauchte bei den Anchitheriern auf. Hypsodontie entwickelte sich bei den grasfressenden Pferden (MACFADDEN 1998).

### **Untergeordnete Merkmale erlauben adaptive Radiation innerhalb unveränderlicher Grundtypen**

Die höchsten Raten der equiden Artbildung wurden während des mittleren Miozäns erreicht, als zwischen 11 und 13 Gattungen existierten (MACFADDEN 1992). Veränderungen in der Zahnstruktur schritten voran. Hypsodontie entwickel-

te sich in der Gattung *Merychippus* im Miozän und ging in der Gattung *Nanohippus* im Pliozän weiter (STIRTON 1947). Kronenhöhen, Größen der Kauflächen und Zahnformeln variierten. Bei den grasfressenden Pferden weisen die Kronenhöhen eine Zunahme auf, in Abhängigkeit von der Anpassung an die Ernährungsweise im sich entwickelnden Grasland. Gräser sind nämlich relativ hart und wirken beim Kauen abschleifend durch die in der Epidermis eingelagerten sandähnlichen Kieselerdeeinlagerungen, wodurch die Zähne rasch abgenutzt werden.

Die Struktur der Gliedmaßen weist ebenfalls eine große Flexibilität auf. Die Länge der Gliedmaßen – obere, untere Extremitätenknochen, Finger – weisen alle eine adaptive Veränderung auf, die die Lauffähigkeit und Schnelligkeit fördern, was ein großer Nutzen in offenen Graslandschaften bedeutet. Solche Veränderungen verlangen keine weitreichende morphogenetische Neuprogrammierung. Veränderungen dieser Art bei „untergeordneten“ Merkmalen sind bei vielen Säugetierradiationen bekannt: Zahnstruktur bei den Katzenartigen, Stoßzahnmorphologie bei den Rüsseltieren, Hornstruktur bei den Antilocapriden und Dromomeryciden *etc.* Eine solche Variation eines zusätzlichen Merkmals verändert nicht den Grundtyp von Tieren, sondern führt zu wichtigen Anpassungen und kann schnell im Genom fixiert werden.

Eine andere Adaption, der Übergang von Dreizehigkeit zu Einzeigkeit war bei Pferden nicht einzigartig. Mehrere Huftierfamilien verloren Zehen, wenn auch nur wenige in solch einem Ausmaß, wie das bei den einzeiligen Equiden beobachtet wird. Ein bemerkenswertes Beispiel ist jedoch bei den pferdeähnlichen, aber nicht verwandten Litopterna zu finden, einer Gruppe von ausgestorbenen pflanzenfressenden Huftieren aus Südamerika. Die einzeilige Art *Thoatherium* scheint aus der dreizehigen Art *Didiaphorus* hervorgegangen zu sein; es handelt sich um eine ähnliche Veränderung wurde auch wie bei den Equiden (Einhufer) (COLBERT 1991). Dieser Übergang fand während des frühen Miozäns statt, also früher als bei den Einhufern, möglicherweise dadurch, dass sich in Südamerika Grasland früher etabliert hatte. Interessanterweise hatte *Thoatherium* niedrigkronige Laubäszähne. *Thoatherium* entwickelte einzeilige Füße, ohne ein Gräsfresser zu werden. In einer anderen Gruppe, bei den wiederkäuenden Paarhufern, wozu Rind, Hirsch und Antilopen zählen, sind der Verlust der seitlichen Mittelfußknochen und die Verschmelzung der mittleren Mittelfußknochen (Bildung des Röhrbeins) Skelettadaptionen, die den Adaptionen bei Pferden funktionell ähnlich sind, und beide Typen von Adaptionen steigerten die Fähigkeiten für ausdauerndes Laufen (PROTHERO & SCHOCH 2002). Hier ist ebenfalls Adaption untergeordneter

Merkmale ein Phänomen, das mit der Artbildung in verschiedenen Säugetierfamilien in Zusammenhang gebracht wird. Untergeordnete Adaptionen verändern nicht den Typ von Organismus, sie können problemlos als Variationen im Rahmen eines morphogenetischen Programms angesehen werden, und sie ermöglichen einer Gruppe eine große Anpassungsfähigkeit. Hier wird vorhandenes Entwicklungspotential durch Umweltreize ausgelöst. (Man spricht auch von Plastizität.)

Weitere variable Merkmale bei den Equiden sind Schädelverlängerung (Länge der Schnauze im Bereich vor der Augenhöhle) und Strukturen in der Schneidezahnmorphologie. Zusätzlich zur einfachen Verlängerung des Bereichs vor der Augenhöhle machte der Schädel viele andere biomechanische Änderungen durch, die als Anpassungen an die grasfressende Lebensweise gedeutet werden. RADINSKY (1983, 1984) beobachtete, dass solche Änderungen nicht allmählich vor sich gehen. Stattdessen kommen sie sporadisch vor, wenn eine neuartige adaptive Zone auftaucht, z. B. während des Übergangs von *Miohippus* zu *Merychippus*, hauptsächlich innerhalb von *Parahippus*. SIMPSON (1944; zit. bei MACFADDEN 1992) führte die Begriffe Brachytylie für evolutionär unveränderte Taxa (z. B. Quastenflosser, Ginkgo), Horotylie für „normal“ evolvierende Taxa und Tachytylie für rasch evolvierende Taxa ein, besonders solche, die in neuartige adaptive Zonen eindringen. Offenkundig waren *Parahippus* und *Merychippus* tachytyle Gattungen. Neben Klima und Vegetation könnten auch noch andere Faktoren die beobachteten adaptiven Radiationen vorangebracht haben: Faktoren wie eine Veränderung der Räuber-Beute-Beziehungen, was die Länge der Gliedmaßen zur Steigerung des Lauftempo beeinflusst haben könnte, sowie die Grobkörnigkeit von Bodenbestandteilen, die beim Gras von kurzem oder spärlichem Gras aufgenommen wurden, was die Zahnstruktur beeinflusst haben könnte (MACFADDEN 1992, S. 235).

## Schlussfolgerungen

Bezogen auf morphologische Kriterien scheint es angemessen, die Hyracotheriinen und verschiedene andere zeitgleiche und verwandte Gattungen in eine monophyletische Gruppe aufzunehmen. Neben den Hyracotheriern beinhaltet diese Gruppe die Gattung *Radinskya*, verschiedene generalisierte morpomorphe Familien, verschiedene Arten, die normalerweise als primitive Brontotherier und Chalicotherier angesehen werden, und möglicherweise die Paläotherier. Diese Arten stellen einen erweiterten Grundtyp oder Eufamilie dar. Die Mitglieder die-

ser Eufamilie machten anscheinend eine wichtige adaptive Radiation während des frühen Eozäns durch, als subtropische laubwerfende Regenwälder die weltweit vorherrschende Vegetationsform bildeten. Die nachfolgende Aufsplitterung der Gruppe aufgrund von klimatischen und ozeanischen Bedingungen (Vikarianzereignisse) könnte eine Erklärung für die Unterschiede zwischen den eng miteinander verwandten nordamerikanischen Hyracotherierähnlichen Unpaarhufern und den europäischen Paläotheriern liefern.

Abstammung mit Veränderung kann man bei den adaptiven Radiationen der tertiären Pferde beobachten. Sie können als Eufamilie unabhängig von den Hyracotheriinen eingestuft werden. Die Pferde wurden größer, ihre Zähne länger und die Zehenanzahl geringer. Abstammung mit Veränderung kann auch in anderen Familien beobachtet werden. Anpassungen scheinen weniger durch völlig zufällige Prozesse entstanden zu sein, sondern wurden vielmehr durch klimatischen Wandel und daraus resultierenden Wechsel der Vegetationsform (ökologische Sukzession) ausgelöst; d. h. ein vorhandenes Potential von Merkmalen und Merkmalsausprägungen wurde durch entsprechende Umweltreize abgerufen (Plastizität). Sobald neuartige adaptive Zonen auftreten, beeinflussen diese die Richtung der Anpassungen bei den bestehenden Arten. Diese Arten wiederum können die Entwicklung oder Etablierung der vorhandenen Vegetationsformen beeinflussen. Die adaptiven Radiationen der Pferde zeigen gut dokumentierte und ziemlich vollständige Abfolgen, die die Veränderungen der Huftierlebensräume durch die Änderungen der Merkmale der Tiere dokumentieren. Sie stellen ein Muster bereit, mit dem man Aspekte der adaptiven Radiationen von anderen schlechter dokumentierten Fossilgruppen vergleichen und davon ausgehend extrapolieren kann.

Eine wichtige Beobachtung ist der herausragende Beitrag von plastischen, untergeordneten Merkmalen während der adaptiven Radiationen. Die morphologischen Veränderungen in der Phylogenie der Pferdearten wurden durch untergeordnete Adaptionen verursacht. Solche Anpassungen können als Ergebnis von geringer morphogenetischer Neuprogrammierung erklärt werden. Eine Reihe von Artbildungsergebnissen führte zur Etablierung von verschiedenen neuen Pferdegattungen. Allerdings gibt es keinen überzeugenden Beleg dafür, dass Pferde entweder von einem ganz anderen Typ von Organismus abstammen oder sich ihr Grundtyp verändert hat, um zu einem anderen Typ von Tier zu werden. Der vorgeschlagene Übergang vom frühen tapirähnlichen Hyracotherier zum oligozänen laubäsenden Pferd beruht bestenfalls auf einer unsicheren Argumentation.

Im Jahre 1940 schlug STIRTON eine sehr realistische Phylogenie vor (obwohl *Dinohippus* jetzt eher für die nächste Außengruppe von *Equus* gehalten wird als *Pliohippus*). Er identifizierte eine klare Lücke an der Grenze *Epihippus* – *Mesohippus* und schreibt ausdrücklich in seine Phylogenie, „ein stufenweiser Übergang zwischen *Epihippus* und *Mesohippus* ist nicht bewiesen“ (STIRTON 1940). Das trifft noch immer zu. Die Hyracotherier besaßen bestenfalls nur teilweise molarisierte Prämolaren. Ihre Gliedmaßen waren weniger eingeschränkt in der Beweglichkeit, was eine freiere Gangart bewirkte, weit entfernt von der typisch federnden und dennoch präzisen Beinbewegung der Pferde. Es gibt Hinweise darauf, dass die funktionalen Finger der vierzehigen Vorderextremität und der dreizehigen Hinterextremität in Ballen endeten. Im Gegensatz zu Pferden besaßen Hyracotherier wahrscheinlich keine knöchernen Hufe (CAMP & SMITH 1942; MACFADDEN 1992). Bezogen auf die gesamte Fortbewegungsfähigkeit hatten die Hyracotherier einen weniger federnden Gang und eine geringere Maximalgeschwindigkeit (CAMP & SMITH 1942). Hyracotherier weisen auch eine andere Körperhaltung auf, mit weniger erhöhten Schultern im Vergleich zu Pferden. Wenn heutige Tapire in diesen Merkmalen generalisiert sind (außer dem spezialisierten Schädel und dem Rüssel), dienen sie als ähnliches „funktionelles Gegenstück“ (MACFADDEN 1992, S. 249) für diese frühen generalisierten Unpaarhufer. Somit waren Hyracotherier kleine Moropomorphier-ähnliche Tiere. Bis zum heutigen Tag gilt STIRTONS Beobachtung, dass „ein stufenweiser Übergang zwischen *Epihippus* und *Mesohippus* ... nicht bewiesen“ ist. Ernst MAYR (1969) bestätigte STIRTONS Lücke in seinem grundlegenden Buch „Principles of Systematic Zoology“. Er kommentierte: „Es ist richtig, dass der Fossilbefund phylogenetische Bäume begründet, aber die Lücken sind sogar in den am besten bekannten Gruppen immer noch groß genug für viel Spekulation.“ FRANZEN (1989) bestätigt diesen Standpunkt: „Der kontinuierliche Übergang von *Hyracotherium* aus dem unteren Eozän zu *Orohippus* aus dem mittleren Eozän ebenso wie von *Orohippus* zu *Mesohippus* muss weiterhin erst durch fossile Beweise begründet werden.“

Die frühesten Arten der verschiedenen Unpaarhuferfamilien beinhalten eine Fülle von Hyracotherier-ähnlichen Tieren. Diese Gruppe wird als Plesion (Schwestergruppe, deren Mitglieder bereits vollständig ausgestorben sind) benutzt, um daraus Ausgangsarten für alle Kronengruppenfamilien der Unpaarhufer zu postulieren. Allerdings fehlen echte intermediäre Formen, stattdessen zeigen sich Lücken in den Fossilserien. Um diese Lücken zu überbrücken, braucht man eine sprunghafte Veränderung, die auf einem theoretischen Szenario aufbaut. Ein

typisches Beispiel sieht man in der Evolution des Pferdes. Frühe tapirähnliche Hyracotherier sollen zu pferdeähnlichen Anchitheriern führen. Der Beleg für dieses Modell in Form von zwei Schädelfenstern und einer Zahnspitze ist vage und nicht überzeugend. Belege für ein alternatives Modell, das die beiden Tiergruppen als getrennte Eufamilien auf der Basis unterschiedlicher Zahnstrukturen und Skelettmerkmale betrachtet, sind klar und überzeugend.

OWENS ursprünglicher populärer Vorschlag der Pferdeabstammung mit *Palaeotherium* als Ausgangsart wurde rasch fallen gelassen, als *Hyracotherium* (= „*Eohippus*“) dafür von HUXLEY übernommen wurde. Wenn man die Belege prüft, ahnt man, dass *Hyracotherium* genauso rasch fallen gelassen würde, sollte ein „besserer“ Pferdevorfahr gefunden werden. Wenn man einen Hyracotherier nimmt und dieses Tier auf der Grundlage eines einzigen verschobenen Schädelfensters, eines einzigen vereinigten Fensters und einem winzigen Grat am dritten Prämolaren (Merkmale, die nicht einmal ausschließlich pferdeartig sind) Pferd nennt, ist eine solche Interpretation eindeutig von vorgefassten Hypothesen gesteuert. Anstelle dieser Deutung wird hier für eine Neubewertung der gesamten frühen Unpaarhuferbeziehungen basierend auf einem polyphyletischen Modell plädiert. Die große Menge der Hyracotherier-ähnlichen Organismen sollte als eigenständige Gruppe angesehen und von ihren unpassenden Positionen als Ausgangsformen von verschiedenen Unpaarhuferabstammungslinien entwirrt werden. Vom evolutionären Standpunkt aus kann die daraus folgende Polyphyly innerhalb eines „Zündschnur“-Modells gerechtfertigt werden, wo kleine Stammpopulationen verborgen existieren und schließlich bei geeigneten Lebensbedingungen in den Fossilbericht „explodieren“. In solch einem Szenario „explodierte“ vom späten Paläozän zum frühen Eozän eine Hyracotherier-ähnliche Radiation, bei der die ausgedehnten Sumpf-/Dschungelbedingungen voll ausgenutzt wurden. Nachfolgend „explodierten“ Pferderadiationen im Oligozän und Miozän, während ökologische Übergänge zu Graslandvegetationen stattfanden, und diese waren begleitet vom tragischen Aussterben der faszinierenden Hyracotherier-ähnlichen Unpaarhufer.

## Literatur

- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. and Ehleringer, J.R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158.
- Colbert, E.H. 1991. *Evolution of the Vertebrates* (3<sup>rd</sup> ed.). New York: John Wiley.



- Colbert, M.W. and Schoch, R.M. 1998. Tapiroidea and other moropomorphs. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 569-582. Cambridge: Cambridge University Press.
- Coombs, M.C. 1998. Chalicotherioidea. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 560-568. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cooper, C.F. 1932. The genus *Hyracotherium*. A revision and description of new specimens found in England. *Phil. Trans. Royal Soc. London* 221: 431-448.
- Cuvier, G. 1804. Sur les especes d'animaux dont proviennent les os fossils repandus dans la pierre a platre des environs de Paris. *Annales dy Museum National d'Histoire Naturelle* 3: 275-472.
- Desmond, A. 1982. Archetypes and Ancestors: Palaeontology in Victorian London 1850-1875. Chicago: University of Chicago Press.
- Evander, R.L. 1989. Phylogeny of the family Equidae. In D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds., the Evolution of the Perissodactyls, pp. 109-127. New York: Oxford University Press.
- Flower, W.H. 1885. An Introduction to the Osteology of the Mammalia (3<sup>rd</sup> ed.), p. 295. London: Macmillan and Co.
- Franzen, J.L. 1989. Origin and systematic position of the palaeotheridae. In D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds., the Evolution of the Perissodactyls, pp. 102-108. New York: Oxford University Press.
- Froehlich, D.J. 1996. The systematics of basal perissodactyls and the status of the North American early equids. Unpublished Ph.D. dissertation, The University of Texas, Austin, 512 p.
- Froehlich, D.J. 1999. Phylogenetic systematics of basal perissodactyls. *J. Vert. Paleotol.* 19: 140-159.
- Froehlich, D.J. 2002. Quo vadis eohippus? The systematic an taxonomy of the early Eocene equids (perissodactyla). *Zool. J. Linn. Soc.* **134**:141-256, 2002.
- Gaudry, A. 1896. *Essai de paleontologie philosophique*. Paris: Masson (1980 facsimilie reprint by Arno Press, New York).
- Gould, S.J. 1983. *Hen's teeth and horses' toes*. New York: Norton.
- Hooker, J.J. 1989. Character polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds., the Evolution of the Perissodactyls, pp. 79-101. New York: Oxford University Press.
- Hooker, J.J. 1994. The beginning of the equoid radiation. *Zool. J. Linnean Soc.* 112: 29-63.
- Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. 1998a. Evolution of Tertiary Mammals of North America. Cambridge University Press.
- Janis, C.M., Colbert, M.W., Coombs, M.C., Lambert, W.D., MacFadden, B.J., Mader, B.J., Prothero, D.R., Schoch, R.M., Shoshani, J. and Wall, W.P. 1998b. Perissodactyla and Proboscidea. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 511-524. Cambridge: Cambridge University Press.
- Janis, C.M., Damuth, J and Theodor, J.M. 2000. Miocene ungulates and terrestrial primary productivity: where have all the browsers gone? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*: 97: 7899-7904.
- Jernvall, J., Keranen, S.V.E. and Thesleff, I. 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 14444-14448.
- Kangas, A.T., Evans, A.R., Thesleff, I. and Jernvall, J. 2004. Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature* 432: 211-214.
- Kitchener, A. 1991. *The Natural History of the Wild Cats*. New York: Cornell University Press.
- Lambert, W.D. and Shoshani, J. 1998. Proboscidea. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 606-621. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ludwig, A., Pruvost, M., Reissmann, M., Benecke, N., Brockmann, G.A., Castanos, P., Cieslak, M., Lippold, S., Llorente, L., Malaspina, A.-S., Slatkin, M. and Hofreiter, M. 2009. Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science* 323: 485.
- Maas, M.C., Hussain, S.T., Leinders, J.J.M. and Thewissen, J.G.M. 2001. A new isectolophid tapiromorph (perissodactyla, mammalia) from the early Eocene of Pakistan. *J. Paleontol.* 75: 407-417.
- MacFadden, B.J. 1976. Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls. *Syst. Zool.* 25: 1-14.
- MacFadden, B.J. 1992. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press.
- MacFadden, B.J. 1998. Equidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 537-559. Cambridge: Cambridge University Press.
- MacFadden, B.J. 2005. Fossil horses – evidence for evolution. *Science* 307: 1728-1730.
- Mader, B.J. 1998. Brontotheriidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 525-536. Cambridge: Cambridge University Press.
- Marsh, O.C. 1876. Notice of new tertiary mammals V. *Am. J. Sci. Ser. 3*, 9, 239-250.
- Marsh, O.C. 1879. Polydactyl horses, recent and extinct. *Am. J. Sci.* 17: 499-505.
- Matthew, W.D. 1926. The evolution of the horse; a record and its interpretation. *Quart. Rev. Biol.* 1: 139-185.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. New York, McGraw-Hill Book Company.
- McKenna, M.C., Chow, M., Ting, S. and Luo, Z. 1989. *Radinskya yupingae*, a perissodactyl-like mammal from the late Paleocene of southern China. In D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds., the Evolution of the Perissodactyls, pp. 24-36. New York: Oxford University Press.
- Outram, A.K., Stear, N.A., Bendrey, R., Olsen, S., Kasparov, A., Zaiibert, V., Thorpe, N. and Evershed, R.P. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science* 323: 1332-1335.
- Owen, R. 1840. *The zoology of the voyage of the H.M.S. beagle. Part 1. Mammalia*. London: Smith Elder & Co.
- Owen, R. 1841. Description of the fossil remains of a mammal (*Hyracotherium leporinum*) and of a bird (*Lithornis vulturis*) from the London Clay. *Trans. Geol. Soc. Lond.* 2 (6): 203-208.
- Owen, R. 1848. Description of the teeth and portions of the jaw of two extinct anthracotheroid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. Bovines*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the N.W. coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quart. J. Geol. Soc. Lond.* 4: 103-141.
- Owen, R. 1851. Lyell – on life and its successive development. *Quart. Rev.* 89: 412-451.
- Owen, R. 1858. Description of a small lophodont mammal (*Pliolophus vulpiceps*, Owen), from the London Clay, near Harwich. *Quart. J. Geol. Soc. Lond.* 14: 54-71.

- Owen, R. 1869. On fossil teeth of equines from Central and South America, Proc. Royal Soc. Lond. 17: 267-268.
- Preston-Mafham, R. and Prerston-Mafham, K. 1992. Primates of the World. London: Blandford.
- Prothero, D.R. 1998a. Hyracodontidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 589-594. Cambridge: Cambridge University Press.
- Prothero, D.R. 1998b. Rhinocerotidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 595-605. Cambridge: Cambridge University Press.
- Prothero, D.R. and Schoch, R.M. 2002. Horses, Tusks, and Flippers. John Hopkins University Press.
- Prothero, D.R. and Shubin, N. 1989. The evolution of oligocene horses. In: Prothero, D.R. and Shoch, R.M., eds., The Evolution of the Perissodactyls, pp. 142-175. New York: Oxford University Press.
- Radinsky, L.R. 1966. The families of the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). J. Mamm. 47: 631-639.
- Radinsky, L.R. 1967. A review of the rhinocerotoid family Hyracodontidae (Perissodactyla). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 136: 1-45.
- Radinsky, L.R. 1983. Allometry and reorganization in horse skull proportions. Science 221: 1189-1191.
- Radinsky, L.R. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. Evolution 38: 1-15.
- Romer, A.S. 1966. Vertebrate Paleontology. Chicago: University of Chicago Press.
- Schoch, 1989. A review of the tapiroids. In D.R. Prothero and R.M. Schoch, eds., The Evolution of the Perissodactyls, pp. 298-320. New York: Oxford University Press.
- Simpson, G.G. 1944. Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G.G. 1952. Notes on British hyracotheres. Zool. J. Linnean Soc. Lond. 42: 195-206.
- Stein-Cadenbach, H. 1993. Hybriden, Chromosomenstrukturen und Artbildung bei Pferden (Equidae). In S. Scherer, ed. Typen des Lebens, pp. 225-244. Berlin: Pascal-Verlag.
- Stirton, R.A. 1940. Phylogeny of North American Equidae. Univ. California Pub. Bull. Dept. Geol. Soc. 25: 165-198.
- Stirton, R.A. 1947. Observations on evolutionary rates in hypsodonty. Evolution 1: 32-Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. In: Gittleman, J.L. ed., Carnivore behavior, ecology, and evolution, pp 410-436. New York: Cornell University Press.
- Trifonov, V.A., Stanyon, R., Nesterenko, A.I., Fu, B., Pernelman, P.L., O'Brien, P.C.M., Stone, G., Rubtsova, N.V., Houck, M.L., Robinson, T.J., Ferguson-Smith, M.A., Dobigny, G., Graphodatsky, A.S. and Yang, F. 2008. Multidirectional cross-species painting illuminates the history of karyotypic evolution in Perissodactyla. Chromosome Res. 16: 89-107.
- Wall, W.P. 1998. Amynodontidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 583-588. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wing, S. L. 1998. Tertiary vegetation of North America as a context for mammalian evolution. In: Janis, C.M., Scott, K.M. and Jacobs, L.L. eds., Evolution of Tertiary Mammals of North America, pp 37-65. Cambridge: Cambridge University Press.