Wanneer ontstonden de moderne zoogdieren?

Inzichten vanuit fossielen, moleculen en dateringen

door Henrik Ullrich

Studium Integrale Journal
22e jaargang / blad 1 - mei 2015
pagina 23 – 29

Samenvatting: **Aan het begin van het Tertiair verschijnt in het fossielenarchief tamelijk abrupt een verscheidenheid van zoogdiergroepen, die gekoppeld worden aan vandaag nog levende placentadieren. Volgens de klassieke visie moet het uitsterven van de dinosauriërs ruimte hebben gecreëerd voor de zoogdieren. Maar zowel de talrijke fossielen evenals moleculaire gegevens spreken dit beeld in toenemende mate tegen en de groeiende overvloed aan gegevens bemoeilijkt evolutionair-theoretische modellering.**

Klassiek beeld van de evolutie van de moderne zoogdieren (Mammalia)

Recente literatuur stelt dat het uitsterven van de dinosauriërs aan het einde van het Mesozoïcum de weg vrij maakte voor een explosieve evolutie van de moderne zoogdieren in het Cenozoïcum. Terwijl er in de tijd van de dinosauriërs volgens dit scenario slechts enkele insectenjagende vertegenwoordigers van primitieve zoogdiergroepen bestonden, moet ca. 66 miljoen radiometrische jaren geleden de inslag van een grote asteroïde door de bijbehorende wereldwijde klimaat- en milieuveranderingen ruimte hebben gecreëerd voor de evolutionaire triomf van de moderne placentale zoogdieren (Placentalia). Binnen slechts een paar miljoen jaren (maximaal in ca. 10-15 miljoen jaar) moeten daarop de eerste vertegenwoordigers van vrijwel alle orden van de hedendaagse placentadieren zijn ontstaan. Deze snelle evolutie ging gepaard met de snel groeiende diversiteit onder de buideldieren (Marsupialia) en de evolutie van de cloacadieren (Monotremata), die de andere moderne takken van hedendaagse orden van zoogdieren vertegenwoordigen.

Het fossielenarchief heeft deze klassieke reconstructie vele tientallen jaren ondersteund. Enerzijds doen de verschijningsvormen van mesozoïsche zoogdieren heel vreemd aan in vergelijking met de moderne vormen. Anderzijds worden fossielen die geassocieerd kunnen worden met hedendaagse zoogdieren, pas gevonden in de gesteentelagen op de overgang van midden-Paleoceen tot het Eoceen (gedateerd op ca. 60-55 miljoen radiometrische jaren). De fossielen konden geen antwoord geven op de vraag naar het "Waarom" en het "Hoe" van de explosieve opkomst van de moderne vormen. Bij afwezigheid van intermediaire tussenvormen bleef eveneens onduidelijk welke van de 40 tot nu toe bekende groepen van mesozoïsche Eutheria als voorouders van de hedendaagse zoogdieren in aanmerking komen (zie Yoder et al. 2013).

In het kort

Het uitsterven van de dinosauriërs aan het einde van het Mesozoïcum moet de weg hebben vrijgemaakt voor een explosieve evolutie van moderne placentazoogdieren in het Cenozoïcum. Dit klassieke beeld kan inmiddels niet langer worden gehandhaafd, gezien de vondst van talrijke nieuwe fossielen uit het Mesozoïcum en een schat aan moleculair-genetische gegevens. Beide onderzoeksgebieden vereisen niet alleen een veel oudere oorsprong van zoogdieren, maar wijzen ook op enkele discrepanties.

Zo zijn ook bij andere dierlijke klassen de speciatie-dateringen vanuit moleculaire klokken meestal aanzienlijk eerder in vergelijking met de resultaten op basis van fossielen. Voor deze discrepantie worden verschillende verklaringen besproken: het „Explosie model", het „Lang lont"-model (long fuse) en het „Kort lont"-model (short fuse). Alle modellen kunnen bepaalde aspecten van de fossiele- en moleculaire gegevens begrijpelijk maken, maar laten ook verschillende vragen onbeantwoord. De evolutionair-theoretische modellen worden bemoeilijkt door de onvolledigheid van het fossielenbestand, door subjectieve factoren bij het vaststellen van kenmerkende waarden en door niet-uniforme kloksnelheden van moleculaire klokken.

De evolutionair-theoretische modellen kunnen niet als een onafhankelijk bewijs voor een plaatsgevonden evolutie beoordeeld worden, omdat ze gegrond zijn op de voorwaarde dat een natuurlijke ontstaansgeschiedenis van het leven een feit is. Hieruit kunnen dus ook geen uitspraken over de oorzaken en mechanismen van evolutie worden afgeleid.

De groeiende tegenstrijdigheid tussen de verschillende data roept de vraag op naar alternatieve, niet-evolutionaire interpretaties. Een benadering kan zijn, de fossielenbestanden te interpreteren als getuigenissen van meerdere, katostrofaal verlopende vernietigingen van zoogdierorden in specifieke ecosystemen, die gelijktijdig, maar biogeografisch gescheiden van andere zoogdierorden plaatsvonden.

Nieuwe moleculaire- en fossiele gegevens vereisen andere modellen

In de afgelopen twintig jaar hebben de vondsten van talrijke nieuwe fossielen en een bijna onafzienbare toename van kennis – gegenereerd vanuit moleculair-genetisch onderzoek – deze klassieke visie op de evolutie van zoogdieren deels onderuit gehaald resp. grondig veranderd (zie fig. 1).

Daarnaast wordt het evolutionair-biologisch onderzoek door deze gegevens geconfronteerd met fundamentele vragen met betrekking tot de toepasbaarheid van tot nu toe gebruikte methoden en de kracht waarmee deze modellen de evolutie van zoogdieren verklaren. Zo is de rol van zogenaamde sleutelkenmerken voor de begrenzing van moderne zoogdieren (zoals de middenoorbeentjes, zie Ullrich 2012) en de bijbehorende relevantie van homologe kenmerken bij de stamboom reconstructie controversieel. Bijzonder opmerkelijk is de vanuit het perspectief van de paleontologie vereiste postulering van verscheidene evolutiepieken in het Mesozoïcum en het Cenozoïcum, waarin

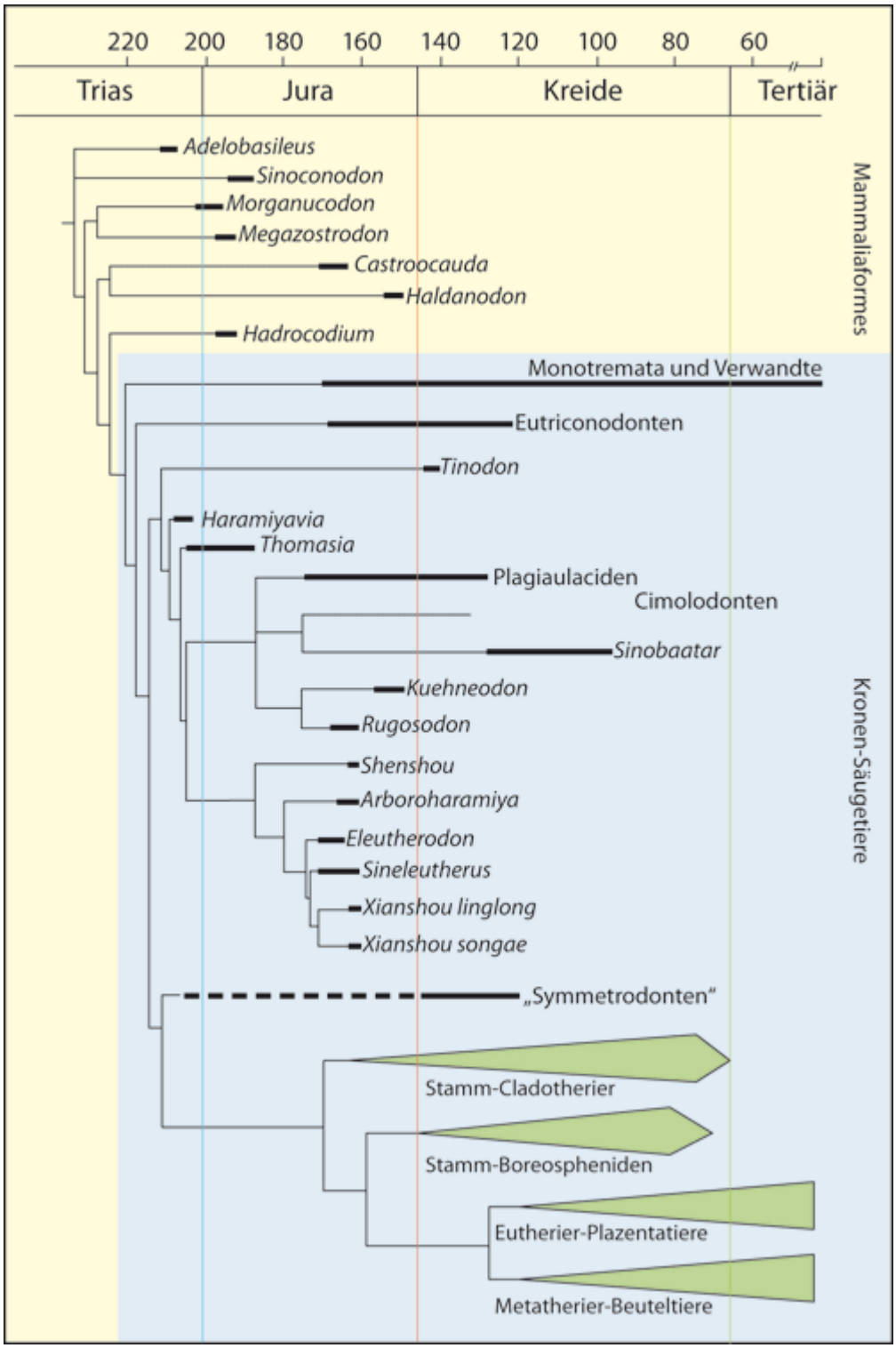

Fig. 1: Voorstelling van de gevonden fossielen en de veronderstelde verwantschappen tussen zoogdierachtige organismen (Mammaliaformes, geel gemarkeerd) en uitgestorven en recente echte zoogdieren (blauw gemarkeerd) naar modellen van Luo et al. (2007) en Zheng et al. (2013). Zoogdiergroepen, die aangeduid worden als Theriaformes, die een duidelijke convergentie vertonen met verschillende complexe kenmerken, zijn groen gemarkeerd (zie Luo 2007). De thematische focus van dat artikel richt zich op de bespreking van de evolutie van placentale dieren. Mra: miljoenen radiometrische jaren.

opeenvolgend en onafhankelijk van elkaar zoogdierlijnen met uitgesproken convergente complexe kenmerken moeten zijn ontstaan (fig. 2 en fig. 5; zie Luo 2007, Springer et al. 2007).

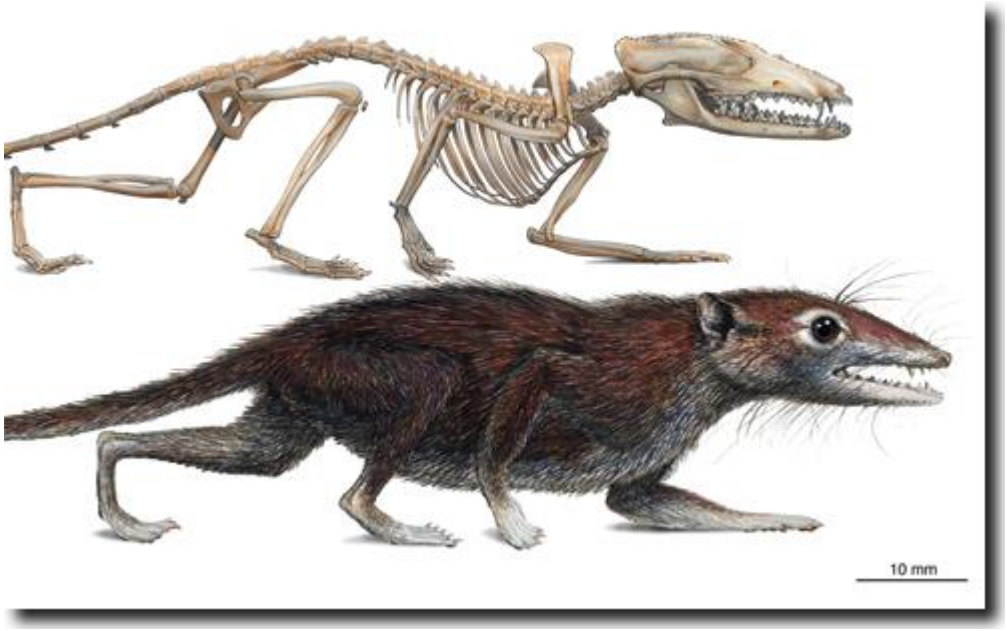

Fig. 2: *Juramaia sinensis* is een uitgestorven zoogdier, het tot nu toe enige lid van het geslacht *Juramaia*. Het werd in 2011 in de provincie Liaoning (China) ontdekt in lagen van de Boven-Jura, die gedateerd zijn op 160 miljoen radiometrische jaren. Voor Luo et al. (2007) geldt *Juramaia* als oudste fossiele vertegenwoordiger van de moderne placentadieren. Dus het ontstaan van de placentadieren en hun scheiding van de buideldieren, moet volgens deze auteur 35 miljoen jaar vroeger gedateerd worden. Tot dan gold *Eomaia* (fig. 5) als oudste vertegenwoordiger van de moderne placentadieren. (http://phys.org/news/2011-08-discovery-million-year-old-fossil-milestone-early.html)

Het gebruik van moleculairbiologische studies om de hypothetische fylogenetische verwantschap en evolutie van zoogdieren te bepalen, leidde tot onverwachte en zeer omstreden gevolgen voor de wetenschappelijke beschouwing van hun hedendaagse verschijningsvorm. Een belangrijk resultaat is de nu grotendeels aanvaarde herziene biologische systematiek van de Placentalia. De actuele, op moleculair-genetische gegevens gebaseerde systematiek, voegt aan de 18 zoogdierordes van Placentalia vier nieuwe superorden toe, de Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria en Euarchontoglires (Springer et al. 2004, zie fig. 3). De laatste drie genoemde superorden dragen hun naam op grond van de vermoede gebieden van hun evolutionaire wortels. Het is opmerkelijk, dat in de huidige superorden placentale zoogdieren verenigd worden, die op puur morfologische criteria nooit zo samengevoegd zouden zijn (zie in detail Ullrich 2013). De resultaten van moleculaire studies hebben dus – anders dan herhaaldelijk beweerd - klassieke afstammingsrelaties niet bevestigd, maar meer of minder sterk door elkaar geschud.

De resultaten van moleculaire studies hebben klassieke afstammingsrelaties niet bevestigd, maar meer of minder sterk door elkaar geschud.

Onder invloed van de evolutionaire synthese hebben Zuckerkandl (1960) en Pauling (1962, 1965) de eerste modellen ontwikkeld ter bepaling van specifieke tijden van evolutionaire splitsingen en de tijdsduur van evolutionaire processen in eiwitten. Het idee van langzaam en continu zich veranderende genen en de daaruit gecodeerde eiwitten, vormde de basis voor het opzetten van een verscheidenheid aan methodologische benaderingen voor het gebruik van moleculaire klokken.

Zoals hieronder vermeld (fig. 3), vormde zich intussen met betrekking tot de fylogenetische systematiek van de zoogdieren ten aanzien van de combinatie van morfologie, fossielen en moleculen, een algemeen geaccepteerd, maar niet onbesproken beeld. Dat geldt ook met betrekking tot de resultaten van moleculaire klokken. Net zoals bij andere dierklassen, zijn meestal de op moleculaire klokken gebaseerde gemiddelde splitsingstijdstippen duidelijk vroeger gedateerd dan die op fossielen zijn gebaseerd (Bininda-Emonds et al. 2012). Toch gaat O'Leary (2013) er nog steeds van uit, dat het ontstaan van de placentale zoogdieren pas in het Cenozoïcum plaatsvond (ca. 65 miljoen radiometrische jaren geleden); Bininda-Emonds et al. (2007) en Meredith et al. (2011) echter verplaatsen met gebruik van moleculaire klokken dit tijdstip met ca. 35 miljoen jaar eerder in het tijdperk van het Krijt in het Mesozoïcum. Deze grote verschillen hebben uiteraard consequenties voor het modelleren van hypothetische evolutionaire processen van zoogdieren. Welke invloed had de gebeurtenis van het uitsterven op de overgang van het Krijt naar het Tertiair ca. 65 miljoen jaar geleden, op de evolutie van zoogdieren? Was het verdwijnen van de dinosauriërs daarvoor een van de cruciale voorwaarden? Waar voltrok zich de opkomst van de moderne orden van zoogdieren en via welke paden verliep de geografische spreiding? Hoe deze vragen beantwoord worden, wordt in aanzienlijke mate bepaald door de voorkeur van de ouderdom schattingen.

Hieronder worden de in de literatuur dominerende en conflicterende hypothesen over hedendaagse modellen voor de evolutie van zoogdieren, beknopt besproken.

Hoe lang was het lont?

Over het tijdstip van het ontstaan van de eerste generatie van moderne zoogdieren en hun evolutionaire diversificatie (splitsing in toenemende diversiteit) zullen drie perspectieven worden besproken (zie fig. 4). De term "lont" verwijst naar het veronderstelde tijdsinterval tussen de eerste verschijning van

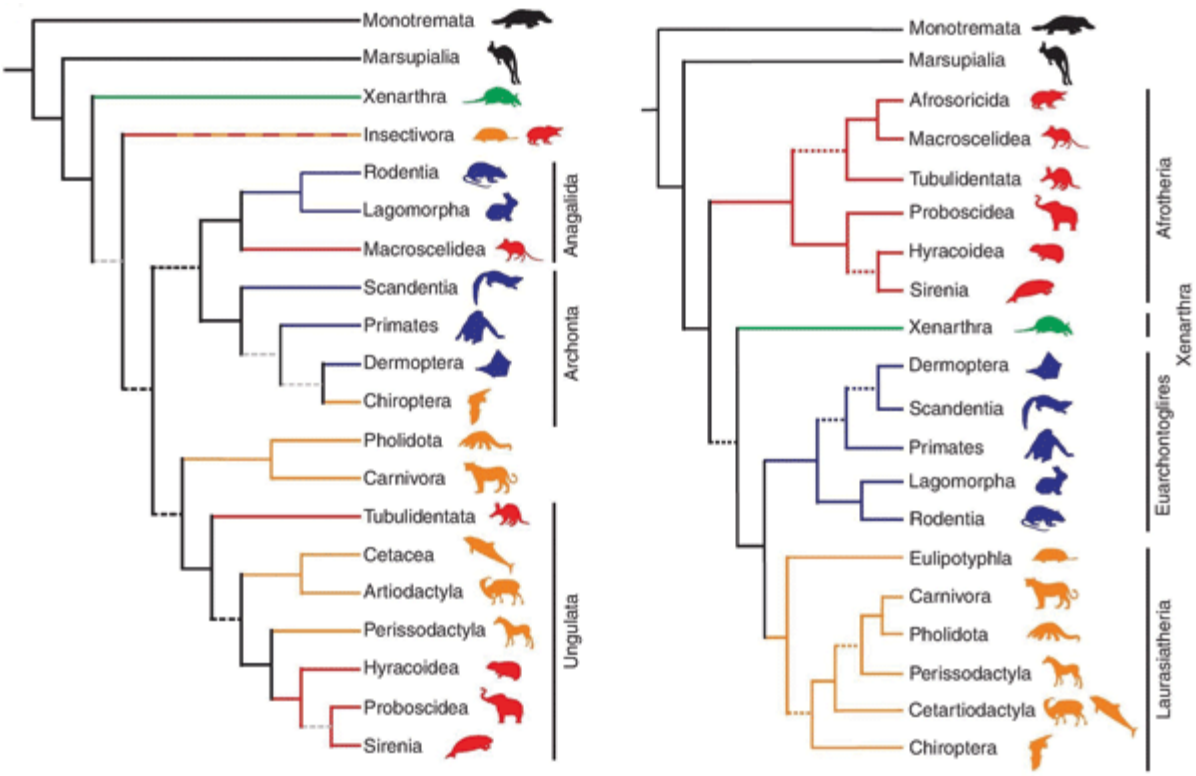

Fig. 3: Links de eerder veronderstelde boom van placentale zoogdieren volgens morfologische kenmerken, rechts de latere structuur op basis van moleculaire gegevens. (Uit Springer et al. 2004; Trends in Ecology and Evolution)

basisvormen van moderne zoogdieren en hun verdere splitsing (diversificatie).

Het Explosie model. Daaronder verstaat men het klassieke, meest op fossiel-, morfologisch- en moleculair-genetisch bewijsmateriaal gebaseerde fylogenetisch-cladistieke model (Wible et al. 2007, O'Leary et al. 2013). Studies van afzonderlijke zoogdiergroepen op basis van moleculaire klokken ondersteunen eveneens deze zienswijze (zoals Wu et al. 2012). Primitieve zoogdieren (Eutheria) uit de tijd van de dinosauriërs zijn dan niet de directe voorouders van de moderne zoogdieren. Pas aan het begin van het Cenozoïcum (volgens O'Leary et al. 2013: ca. 64,85 miljoen jaar geleden) ontstond dan de eerste vertegenwoordiger van de moderne zoogdieren. Binnen slechts een paar miljoen jaar was er dan een explosieve diversificatie tot de vandaag bekende meer dan 5000 soorten zoogdieren. Dit model werd overduidelijk gesteund door de paleontologische gegevens; het verliest nu echter aan geloofwaardigheid als gevolg van de huidige moleculairbiologische bevindingen, maar ook op basis van het actuele fossiele bewijsmateriaal zoals *Juramaia* (fig. 2) en *Eomaia* (fig. 5).

Het Explosie model met Kort lont („Short-fuse"-model). Dit model is voornamelijk gebaseerd op resultaten van moleculaire klokken, die op fossielen werden gekalibreerd (bijv. Springer et al. 1997, Penny et al. 1999). De hypothetische voorouder van de moderne zoogdiergroepen ontstond dan – volgens het explosie model – ca. 160 miljoen jaar geleden. Maar al 60 miljoen jaar later ('Kort lont'), in het Krijt, ontwikkelden zich dan de eerste vertegenwoordigers van moderne zoogdieren (ca. 100 miljoen jaar geleden) en ook haar eerste diversificatie begon lang voor de Krijt-Tertiair-overgang.

Het Explosie model met Lang lont („Long-fuse"-model). Ook dit model is voornamelijk gebaseerd op resultaten van moleculaire klokken, die op fossielen werden gekalibreerd (bijv. Meredith et al. 2011, Springer et al. 2003). Het ontstaan van de hypothetische voorouder van de moderne zoogdiergroepen wordt echter aanzienlijk vervroegd naar 217 miljoen jaar geleden in het Trias. Pas 117 miljoen jaar later ('Lang lont') evolueerden in het Krijt dan de eerste vertegenwoordigers van de moderne zoogdierorden. De eerste diversificaties binnen deze orden begonnen vervolgens echter pas na de Krijt-Tertiair-grens, ca. 65 miljoen jaar geleden.

In tegenstelling tot het Explosie model werden het Short-fuse-model en het Long-fuse-model aanvankelijk alleen door moleculairbiologische gegevens ondersteund. Intussen kunnen deze modellen ook een beroep doen op – een tot nu toe zeer beperkt aantal-fossielvondsten. Bovendien passen deze modellen beter bij het scenario van continentale drift (splitsing van Pangea in de periode van 200 – 52 miljoen jaar geleden) en de daarmee verbonden paleogeografische overwegingen van kolonisatie van de continenten door de zoogdieren (Bininda-Emonds et al. 2012).

Uitgaande van de laatste twee modellen zijn er nog intermediaire scenario's denkbaar, waarbij bijv. verscheidene sprongen in diversificatie van afzonderlijke groepen van zoogdieren in het Krijt en/of in het Cenozoïcum vermoed worden (Kitazoe et al. 2007, Bininda-Emonds et al. 2007).

In tabel 1 worden de bevindingen overzichtelijk gepresenteerd vanuit de verschillende benaderingen voor het ontstaan en eerste diversificatie van individuele moderne zoogdierorden en –superorden.

	Explosives Modell	Modell Kurze Zündschnur Intermediär	Modell Lange Zündschnur	Differenz zum Explosiven Modell
	O'Leary et al. (2013)	Bininda-Emonds et al. (2007)	Meredith et al. (2011)	Kurze/Lange Zündschnur
Mammalia	166,2	166,2	217,8	0/-50,1
Monotremata	20,0	63,6±11,4	36,7	-35,2/-8,4
Theria	127,5		190,0	-/-60,0
Marsupialia	64,85	82,5±11,1	81,8	-11,7/-17,0
Plazentalia	64,85	101,3±7,4	101,3	-36,5/-36,5
Xenarthra	58,3	72,5±5,1	65,4	-13,5/-6,4
Afrotheria	64,85	93,4±3,6	80,9	-28,6/-16,1
Laurasiatheria	64,85	91,8±2,6	84,6	-27,0/-19,8
Euarchontoglires	64,85	94,5±2,0	83,3	-29,7/-18,5
Primaten	53,1	87,7±2,7	71,5	-31,9/-15,7
Rodentia	56,8	85,3±3,0	69,0	-28,5/-12,2
Lagomorpha	53,0	66,8±5,1	50,2	-13,8/2,8

Zahlenangaben jeweils in Millionen radiometrischen Jahren

Tabel 1: Vergelijking van verschillende studieresultaten over het ontstaan en eerste diversificatie van verschillende moderne zoogdierorden en -superorden (O'Leary et al. 2013)

Oorzaken van het conflict „Fossielen versus moleculaire klokken“

Hoe is het mogelijk dat er dergelijke grote verschillen (tot maximaal 62,5 miljoen jaar of anders gesteld tot 30% hogere ouderdom bij berekende moleculaire klokken in vergelijking met het Explosie model) in de individuele studies bestaan (tabel 1)? Welke invloed hebben studie specifieke methoden en de onderliggende modellen over het verloop van evolutionaire processen op de gepresenteerde tijdsinformatie? Valt er op de lange termijn een harmonisatie van de momenteel zeer uiteenlopende resultaten te verwachten?

In een gedetailleerde studie hebben Bininda-Emonds et al. (2012) dit probleem besproken en gewezen op een groot aantal theoretische en methodologische probleemgebieden, waarmee in de discussie en de beoordeling van de respectievelijke resultaten rekening moet worden gehouden. De auteurs wijzen op het belang van evolutie-theoretische vooronderstellingen, die in de huidige dateringsmodellen zijn

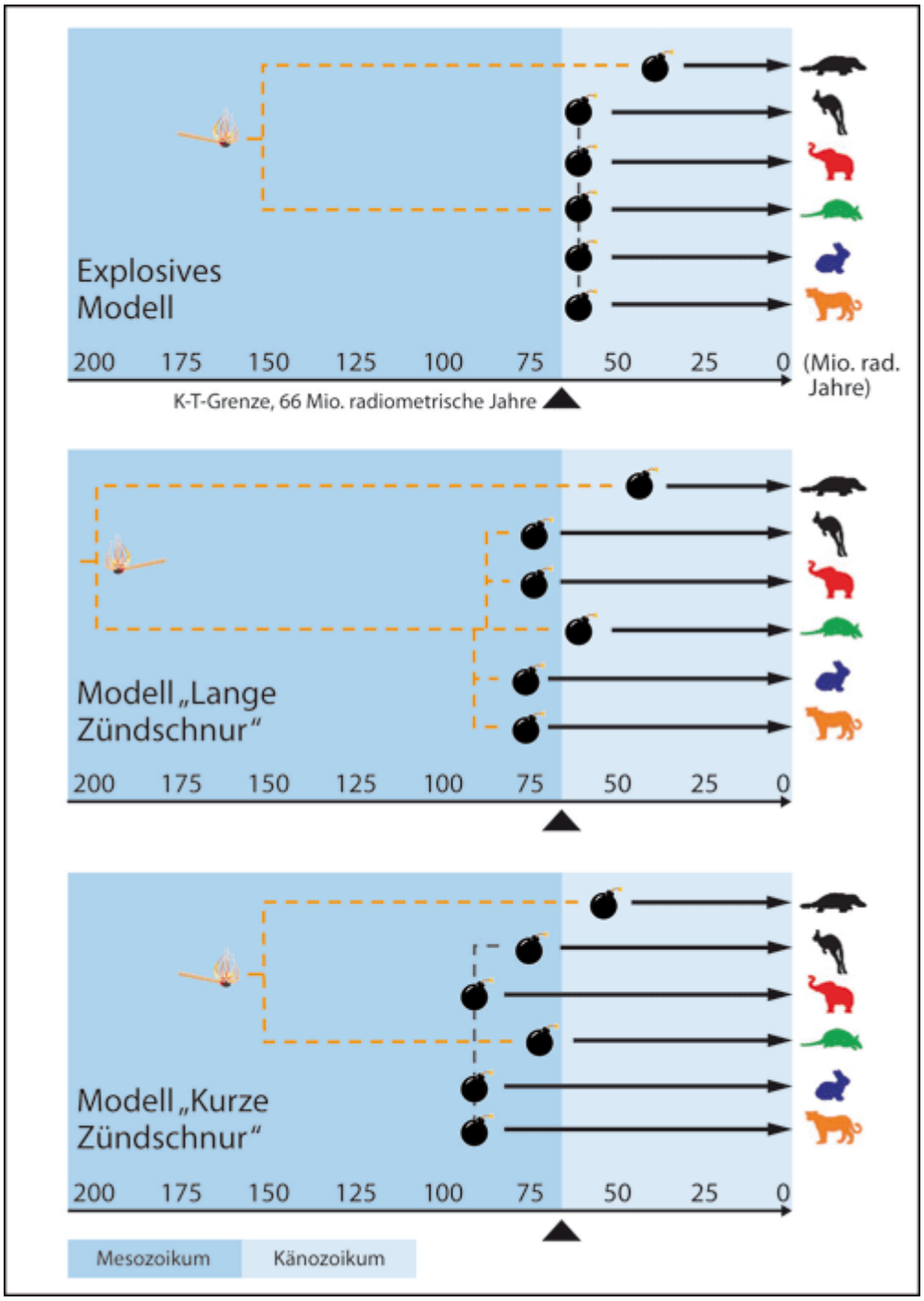

Fig. 4: Vergelijking van de momenteel geldende modellen voor het vaststellen van de evolutie van placentadieren (inclusief hun superorden) in vergelijking met de evolutie van buideldieren (Marsupialia) en cloacadieren (Monotremata). Het schema is gebaseerd op een compilatie van de tabelvorm van tijdpunten van O’Leary et al. (2013, zie tabel 1) en op de door Springer et al. (2007) voorgestelde moleculaire stamboom. De ononderbroken lijnen houden rekening met momenteel beschikbare fossielen en moleculairbiologische gegevens van hedendaagse zoogdiervormen om hun evolutionaire oorsprong te bepalen („Explosie“). De gestippelde lijn („Zündschnur“ = “Lont”) stelt de tijdsduur voor, zoals die tussen het ontstaan van de veronderstelde oorspronkelijke vorm en de „Explosie“ van de moderne zoogdiervormen toentertijd zou zijn verlopen.

opgenomen en die bepalen (zoals definitie en weging van fylogenetisch relevante sleutelkenmerken, snelheid van evolutionaire processen op moleculair-genetisch niveau). Ze bespreken het belang van kalibratie van moleculaire klokken door fossielen en leggen specifieke methodologische tekortkomingen bloot bij het geïsoleerde en gecombineerde gebruik van fossielen en moleculair bewijs voor het dateren van evolutionaire processen.

Samenvatting van de methodologische kritiek

Resumerend worden enkele belangrijke aspecten van de methodologische kritiek door Bininda-Emonds et al. (2012) op de modellen van zoogdierevolutie aangehaald.

Fossielen zijn de enige directe kalibratiepunten voor de ijking van moleculaire klokken. Het aantal van de beschikbare fossielen, hun juiste datering en fylogenetische interpretatie (bijv. het bepalen van het begin en de snelheid van de splitsing na hun laatste gemeenschappelijke voorouder) hebben een belangrijke invloed op de gemeten tijden. O.a. de onvolledigheid van het fossielenbestand, ontbrekende lagen (bijv. in Afrika en Australië) en de slechte staat van de overblijfselen (bijv. meestal alleen fossiele tanden van Eutheria) van individuen, bemoeilijken om te beoordelen of een vondst een representatieve vertegenwoordiger voor een afkomst is, of niet.

De klassieke **fylogenie** is aan de ene kant hoog gestandaardiseerd (statistische evaluatieprocedures), aan de andere kant is ze afhankelijk van veel zachte factoren (zoals de schatting en beschrijving van functies, de definitie van sleutelfuncties).

De auteurs beschrijven het gebruik van fossielen als volgt: „Aan het slot ontstaat een resultaat, van – denkbeeldig gesproken – een reeks van parels aan een ketting, waarbij elke kraal min of meer verschillend is van de andere – hoewel ze toch verwant zijn -, of ze zich nu boven of onder in de ketting bevinden. Wat hen echter in de geest van de taxonoom samenbrengt, zijn opeenvolgende, erfelijke eigenschappen, die ze denkbeeldig met elkaar koppelen“ (p. 42).

De invoering van „Ghost lineas“, die tijdshiaten van meer dan 40 miljoen jaar theoretisch overbruggen, is o.a. uitdrukking van methodologische onzekerheid.

De introduceren van „ghost lineages“ (denkbeeldige lijnen/veronderstelde opeenvolging), die tijdshiaten van meer dan 40 miljoen jaar theoretisch overbruggen (zoals bij maki’s; O’Leary et al. 2013), is o.a. uitdrukking van de daaraan verbonden grote methodologische onzekerheid. De gerechtvaardigde vraag is: „Kunnen we er ooit op hopen, de vermeende vroegste vertegenwoordiger van een groep te herkennen, die dat ook daadwerkelijk is?” (p.48). Het is bijvoorbeeld onmogelijk om te beslissen of de gevonden restanten van een tand uit het Boven-Krijt (ca. 100-65 miljoen jaar) uitsluitend zijn toe te wijzen aan uitgestorven vertegenwoordigers van Eutheria of dat die behoorden tot individuen die als directe voorouders van de Placentalia zijn te classificeren.

Het concept van **moleculaire klokken** is gebaseerd op de hoop, een klokachtig gedrag te vinden tijdens de verandering van de genen en proteïnen in de loop van hun evolutie en dit te kunnen gebruiken als dateringsmethode. Ondertussen spreken echter de talrijke bewijzen voor variabiliteit bij de klokfrequenties (d.w.z. mutatiesnelheden) een volledig andere taal. Er is geen uniform constant tikkende moleculaire klok. De uit

overeenkomstanalyse bepaalde verschillen tussen genomen, genen en gen sequenties, leiden vanuit evolutie theoretisch perspectief tot de aanname van gecompliceerde en tijdelijk extreem variabele evolutieprocessen. Bij de modellering van moleculaire klokken zijn die processen methodologisch moeilijk te beschrijven. Er moet dan rekening worden gehouden met o.a. verschillen in kloksnelheid (zijnde verschillende mutatiesnelheden) tussen de genen in de mitochondria en de genen in de celkern, tussen genen met hoge en lage hiërarchische integratie („constraint genes", bijv. controle-genen) in hetzelfde individu en variërende snelheden van identieke genen in verschillende individuen (heterotachy).

Bovendien gaat men ervan uit, dat in korte tijdspannen moleculaire klokken zeer variabel kunnen lopen en dat pas na een lange evolutionaire tijdsperiode het klokachtig gedrag van genetische verandering bruikbaar is. Vanuit de onderliggende genetische sequentieverschillen zijn generlei verklaringen mogelijk over de vraag of hun evolutie snel gedurende korte perioden of langzaam over een lange periode verliep. Toch vormen de theoretische eisen voor de snelheid van de evolutieprocessen een belangrijke factor voor het huidige klokmodel.

Een additioneel bemoeilijkend punt bij dit model, is het onderscheid van homoloog – dus verondersteld verwante- ten opzichte van convergent ontstane sequentieverschillen (waarvan de overeenkomst dan onafhankelijk ontstond), vooral bij snel evoluerende lijnen. Aan het slot geven de auteurs toe: „Bij de bepaling van het tijdstip van de (moleculaire) splitsing jagen wij op een onbekende, of erger nog, op de combinatie van twee onbekenden: de topologie van de fylogenetische stamboom en de lengte van zijn takken (p. 66).

Voor Bininda-Emonds et al. (2012) vertegenwoordigen moleculaire dateringsmethoden een „black box", omdat ze zich sterker baseren op subjectieve aannames dan op de fylogenetische *reconstructie*methoden en daarom wijken hun resultaten sterker af.

Methodologische beperkingen van het natuurhistorisch onderzoek

Terwijl er aan de ene kant dankzij krachtige algoritmes steeds grotere hoeveelheden data in de fylogenetische en moleculairbiologische analyses (bijv. Bininda-Emonds 2007, O'Leary et al. 2013) verwerkt kunnen worden, vertonen de gepresenteerde resultaten een toenemende spanwijdte van daarmee samenhangende tegenstrijdige interpretaties. En dat, terwijl bij alle studies volledig gestandaardiseerde statistische methoden in stelling worden gebracht en het gebruik van onafzienbare losse data alleen nog door computerondersteunde procedures lukt – er mag dus worden uitgegaan van een allerhoogst niveau aan mathematisch-natuurwetenschappelijke "know how" (zie ook Junker & Scherer 2013, hfst. V.10.2).

De hier besproken resultaten van de vigerende studies en de daarvan afgeleide modellen zijn geen onafhankelijk bewijs voor een evolutie in het verleden, maar zijn gebaseerd op de voorwaarde, dat een naturalistische ontstaansgeschiedenis van het leven een feit is. Daarom kunnen daarvan ook geen uitspraken over de oorzaken en mechanismen van evolutie verwacht worden.

De extreme verschillen betreffende de veronderstelde tijdstippen van het evolutionaire ontstaan van de moderne zoogdierorden en hun diversificatie, tonen eens te meer de bijzondere kwaliteit en de complexiteit van het onderzoeksthema van de evolutiebiologie: de geschiedenis van het leven. De methodologische beperkingen en de afhankelijkheid van theoretische vooronderstellingen bij de raming van de uitkomst, waarmee de natuurwetenschap zich bij de hypothetische reconstructie van de

natuurgeschiedenis geconfronteerd ziet (Gutmann 2005), zijn duidelijk. Het rekening houden met deze samenhang en de randvoorwaarden, maakt een objectieve classificatie en beoordeling van de respectievelijke onderzoeksresultaten mogelijk. Deze moeten op zichzelf niet als absoluut en boven elke twijfel verheven gezien worden, maar ze duiden een waarschijnlijkheid aan; zonder openbaarmaking van sterke en zwakke punten van de gebruikte methodiek en van alle theoretische vooronderstellingen, zijn ze niet vergelijkbaar.

Tab. 5: *Eomaia scansoria* gold – zij het niet onweersproken – tot 2011 als oudste fossiele vertegenwoordiger van de moderne placentadieren. Ji et al. beschreven de vondst in 2002, als oudste fossiele vertegenwoordiger van de placentadieren, *Juramaia* (zie Fig. 2); gevonden in krijtlagen van de Chinese provincie Liaoning en gedateerd op 125 miljoen radiometrische jaren. Deze vondst verschoof daarmee de tijd van vorming van de placentadieren met 65 miljoen jaar terug, van het Cenozoïcum naar het Mesozoïcum. (http://de.wikipedia.org/wiki/Eomaia_scansoria)

Alternatieven: Argumenten voor fossiele biogeografische verandering

Het conflict tussen moleculen en morfologie (fossielen) voor de bepaling van relevante tijdstippen en de duur van evolutionaire processen voor de modellering van de zoogdierevolutie, staat niet op zichzelf. De discussies over het tijdstip van de scheiding van Protostomata (oermondigen) en Deuterostomata (nieuwmondigen), over het verloop van de Cambrische explosie of over het ontstaan van de vogels tonen identieke inhoudelijke en methodologische moeilijkheden.

Ook als het evolutionair-biologische onderzoeksprogramma dikwijls voldoet en een heuristisch belangrijk instrument in de biologie is geworden, kan het toch aangewezen zijn, om het leidende paradigma van „Evolutie" ter discussie te stellen, daar de toenemende tegenstrijdigheden van evolutionair-biologische modellen, de steeds grotere hoeveelheden gegevens ten spijt, een empirische reden opleveren om op zoek te gaan naar alternatieven.

Dat deze niet alleen op basis van het natuurwetenschappelijk verklaarbare te vinden zijn, is een theoretische aanname van schepping-gebaseerde denkbeelden. Op natuurwetenschappelijk gebied biedt zich – onder aanname van geschapen basistypen

van zoogdieren – bij het fossielenverslag van zoogdieren opvallend frequent de gedocumenteerde biogeografische verandering aan, om naar een andere basis voor de rangschikking van hun geologische overlevering te zoeken. De in lagen aanwezige fossielen zouden getuigenissen kunnen zijn van meerdere, catastrofaal verlopen vernietigingen van zoogdierorden in specifieke ecosystemen, die gelijktijdig bestonden, maar biogeografisch gescheiden waren van andere zoogdierorden. Het steeds noodzakelijker beroepen op "niet meer bestaande ecosystemen" en „ghost lineages" (denkbeeldige lijnen) in de biologische evolutie modellering, alsook het uitzonderlijke aantal gepostuleerde convergentie ontwikkelingen binnen de Mammalia zijn interessante aanwijzingen om dit alternatief te volgen (zie Stephan 2002). Of deze veronderstelling in het totaalconcept van de geologische geschiedenis van alle organismen en ook wat betreft de kwestie van leeftijd een vruchtbaar alternatief kan zijn, zal het verdere wetenschappelijke onderzoek moeten tonen.

Literatuur

Bininda-Emonds ORP et al. (2007)

The delayed rise of present-day mammals. Nature 446, 507-512.

Bininda-Emonds ORP et al. (2012)

Rocking clocks and clocking rocks: a critical look at divergence time estimation in mammals. In: Asher RJ & Müller J (eds) From Clone to Bone: The Synergy of morphological and molecular tools in palaeobiology. Cambridge University Press, pp 38-82

Gutmann M (2005)

Begründungsstrukturen von Evolutionstheorien. In: Krohs H & Toepfer G (Hg) Philosophie der Biologie. Frankfurt a.M., S. 249-266.

Ji et al. (2002)

The earliest known eutherian mammal. Nature 416, 816-822.

Junker R & Scherer S (Hg., 2013)

Evolution – Ein kritisches Lehrbuch. 7. Auflage. Gießen.

Kitazoe Y et al. (2007)

Robust time estimation reconciles views of the antiquity of placental mammals. PLoS ONE 2(4): e384.

Luo ZX et al. (2007)

A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals. Nature 446, 288-293.

Luo Z et al. (2011)

A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. Nature 476, 442-445.

Meredith RW et al. (2011)

Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. Science 334, 521-524.

O'Leary MA et al. (2013)

The placental mammal ancestor and the post-K-Pg Radiation of Placentals. Science 339, 662-667.

Penny D et al. (1999)

Mammalian evolution: timing and implications from using the LogDeterminant transform for proteins of differing amino acid composition. Syst. Biol. 48, 76-93.

Springer MS (1997)

Molecular clocks and the timing of the placental and marsupial radiations in relation to the Cretaceous-Tertiary boundary. J. Mammal. Evol. 4, 285-302.

Springer MS et al. (2003)

Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. Proc. Natl. Acad. Sci. 100, 1056-1061.

Springer MS et al. (2004)

Molecules consolidate the placental mammal tree. Trends Ecol. Evol. 19, 430-438.

Springer MS et al. (2007)

The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. Syst. Biol. 56, 673-684.

Stephan M (2002)

Der Mensch und die geologische Zeittafel. Holzgerlingen.

Ullrich H (2012)

Verwirrende Konvergenzen. Zur Evolution des Mittelohres der Säugetiere. Stud. Integr. J. 19, 20-33.

Ullrich H (2013)

Moleküle und Anatomie im Konflikt? Die Systematik der Säugetiere. Stud. Integr. J. 20, 119-121.

Wible JR et al. (2007)

Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. Nature 447, 1003-1006.

Wu S et al. (2012)

Molecular and paleontological evidence for a post-Cretaceous prigin of rodents. PLoS ONE 7(10): e46445

Yoder AD et al. (2013)

Fossils versus clocks. Science 339, 656-658.

Zheng X et al. (2013)

A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period. Nature 500, 199-202.

Zuckerkandl E & Pauling L (1962)

Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In: Kasha M & Pullman B (eds) Horizons in biochemistry. New York.

Zuckerkandl E & Pauling L (1965)

Evolutionary divergence and convergence in proteins. In: Bryson V & Vogel HJ (eds) Evolving genes and proteins. New York.