

Patronen in diversificatie bij zoogdieren



Bachelor scriptie
Jorik de Boer
Studentnummer: 2176661
Juni 2014
Rijksuniversiteit Groningen
Community and Conservation Ecology
Begeleider: Rampal Etienne

Samenvatting

Fluctuaties in soortenrijkdom bij bepaalde organismen gedurende miljoenen jaren worden over het algemeen onderzocht aan de hand van de diversificatiesnelheid. De diversificatiesnelheid is gelijk aan de waarde van de soortvormingssnelheid minus de waarde van de extinctiesnelheid van een soort (1,2). Zijn er overeenkomsten te vinden tussen patronen in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren in de laatste 30 miljoen jaar en patronen in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren in oudere perioden? Bij zoogdieren zijn verschillende veranderingen te vinden in de diversificatiesnelheid in de tijd. Fossiele en moleculaire bronnen suggereren een grote stijging in de diversificatiesnelheid, die zich ergens in de periode van het begin van het Krijt tot het midden van het Paleoceen heeft afgespeeld (3). Er zijn verschillende opvattingen over de vraag of de stijging in diversificatiesnelheid bij zoogdieren zich heeft afgespeeld voor of na de Krijt-Paleoceengrens en de bijbehorende massaextinctie. De meeste fossiele onderzoeken geven aan dat de stijging in de diversificatiesnelheid zich rondom of vlak na de Krijt-Paleoceengrens heeft afgespeeld (4,5). De meeste moleculaire bronnen geven een stijging aan ruim voor de Krijt-Paleoceengrens (6,7). Diverse onderzoeken naar de diversificatiesnelheid in de periode van de laatste 30 miljoen jaar geven verschillende patronen aan. De onderzoeken geven of verschillende pieken of geen grote veranderingen aan in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren in de laatste 30 miljoen jaar. Overeenkomsten in de patronen van diversificatiesnelheid in oudere perioden en in de recente periode van de laatste 30 miljoen jaar zijn nauwelijks te vinden. Het aanwijzen van een oorzaak of een combinatie van oorzaken van veranderingen in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren is met het onderzoek dat tot nu toe is gedaan niet mogelijk. Er zijn (nog) geen correlaties gevonden in patronen in de diversificatiesnelheid van zoogdieren en in patronen in klimaatverandering, platen tektoniek of interacties met andere (verwante) soorten (8). De klimaatveranderingen in de vorm van een oplopende temperatuur in de komende honderden jaren kan misschien wel voor een verandering in de diversificatiesnelheid zorgen, al is er geen bewijs voor een directe relatie tussen temperatuur en diversificatiesnelheid.

Inhoudsopgave

Samenvatting	Pagina 2
Inhoudsopgave	Pagina 3
Introductie	Pagina 4 - 5
Hoofdstuk 1 Basisfactoren achter diversificatiesnelheid	Pagina 5 - 6
Hoofdstuk 2 Recente veranderingen in diversificatiesnelheid	Pagina 6 - 9
Hoofdstuk 3 Diversificatiepatronen bij zoogdieren door de jaren heen	Pagina 9 - 13
Hoofdstuk 4 Oorzaken van de veranderingen in diversificatiepatronen bij zoogdieren	Pagina 13 - 14
Conclusie en discussie	Pagina 15
Literatuurlijst	Pagina 16 - 17

Introductie

De diversiteit van het leven is één van de grote onderzoeksgebieden in de biologie. Vragen die hierbij een rol spelen kunnen zich richten op de manier waarop diversiteit varieert in tijd, maar ook hoe de diversiteit ruimtelijk varieert. De diversiteit op aarde is noch uniform noch willekeurig verdeeld. Zo zijn er onder andere verschillen waargenomen in de mate van diversiteit bij soorten tussen verschillende breedtegraden (9,10). De soortrijkdom neemt volgens de onderzoeken toe naarmate men van de polen naar de tropen gaat. Het onderzoek naar diversiteit van het leven richt zich, naast het beschrijven van de variatie in diversiteit, ook op de oorzaken die ten grondslag kunnen liggen aan de variatie in diversiteit. Een hypothese voor de variatie in soortrijkdom tussen verschillende breedtegraden is de “uit de tropen” (out of the tropics) hypothese. Deze hypothese stelt dat nieuwe soorten in de tropen ontstaan en zich verspreiden naar hogere breedtegraden (11). Onderzoek naar diversiteit richt zich dus ook op de vraag of er een verband bestaat tussen ecologische gebeurtenissen en de mate van diversiteit in soorten. Door onder meer te kijken naar het verleden proberen onderzoekers optimale modellen te maken om de variaties in het aantal soorten te kunnen benaderen en toekomstige patronen te kunnen voorspellen.

Om inzicht te krijgen in de variaties binnen het aantal soorten wordt de waarde van de diversificatiesnelheid gebruikt. Om de diversificatiesnelheid te bepalen en de verwantschap tussen soorten aan te geven gebruikt men fylogenieën. Om deze fylogenetische bomen te reconstrueren worden van oudsher studies verricht naar fossiele bronnen uit de diverse historische periodes. Een nadeel van het gebruik van fossiele bronnen is de aanwezigheid van gaten in het fossielenbestand. Een enkele nieuwe fossiele ontdekking kan de kijk op de soortenrijkdom in een bepaalde periode sterk veranderen. Ondanks de gaten in het fossielenbestand wordt het fossielenbestand door sommige wetenschappers compleet genoeg geacht om er waarde aan te hechten. De laatste decennia gebruikt men naast fossiele bronnen ook moleculaire analyses om de diversificatiesnelheid te schatten. Hierdoor kan men, voor historische periodes waarin tot nu toe beperkte fossiele gegevens zijn te vinden, toch de diversificatiesnelheid karakteriseren. De voornaamste onzekerheden bij moleculaire analyses zijn de snelheid van mutaties en de schattingen van de moleculaire klok, waarop sommige moleculaire analyses zijn gebaseerd. Fossielen worden soms ook gebruikt om moleculaire fylogenieën te kalibreren. Bij zogenaamde “totaal bewijs” onderzoeken gebruikt men én moleculaire bronnen én fossiele bronnen. Doordat soms de moleculaire en fossiele gegevens elkaar tegenspreken wordt er gesproken over het “moleculen versus morfologie” debat (3).

Er zijn verschillende aanwijzingen voor schommelingen in de diversificatiesnelheid in het verleden (6). Als het gaat om de laatste 30 miljoen jaar zou er volgens sommige studies sprake zijn van een teruggang in de diversificatiesnelheid. Een artikel over een teruggang in diversificatiesnelheid en de eventuele oorzaken voor een teruggang in diversificatiesnelheid van Morlon *et al.* riep bij mij de vraag op hoe de diversificatiesnelheid bij zoogdieren zich heeft ontwikkeld in de tijd (12). In het artikel worden verschillende suggesties gedaan hoe een waargenomen teruggang in diversificatiesnelheid kan worden verklaard. Bij mij riep het artikel de vraag op, of en wanneer er teruggangen in diversificatiesnelheid hebben plaatsgevonden in het algemeen en in het bijzonder bij zoogdieren. Daarnaast vroeg ik me af of er voor eventuele verschillende teruggangen in diversificatiesnelheid overeenkomstige oorzaken zijn te vinden.

Zoogdieren zijn een zeer soortenrijke groep, met veel verschillende fylogenieën, morfologieën en gedragingen (13,14). Hierdoor beschouwt men de zoogdieren als een belangrijke groep voor onderzoek naar evolutionaire patronen. Voor de constructie van evolutionaire bomen van zoogdieren gebruikt men net als bij andere groepen fossiele en moleculaire bronnen om de diversificatiesnelheid te bepalen. Deze benaderingen bieden een verschillende kijk op de diversificatiesnelheid bij zoogdieren (3).

In deze scriptie probeer ik antwoord te geven op de vraag of er overeenkomsten zijn te vinden tussen patronen in diversificatiesnelheid bij zoogdieren in de laatste 30 miljoen jaar en patronen in

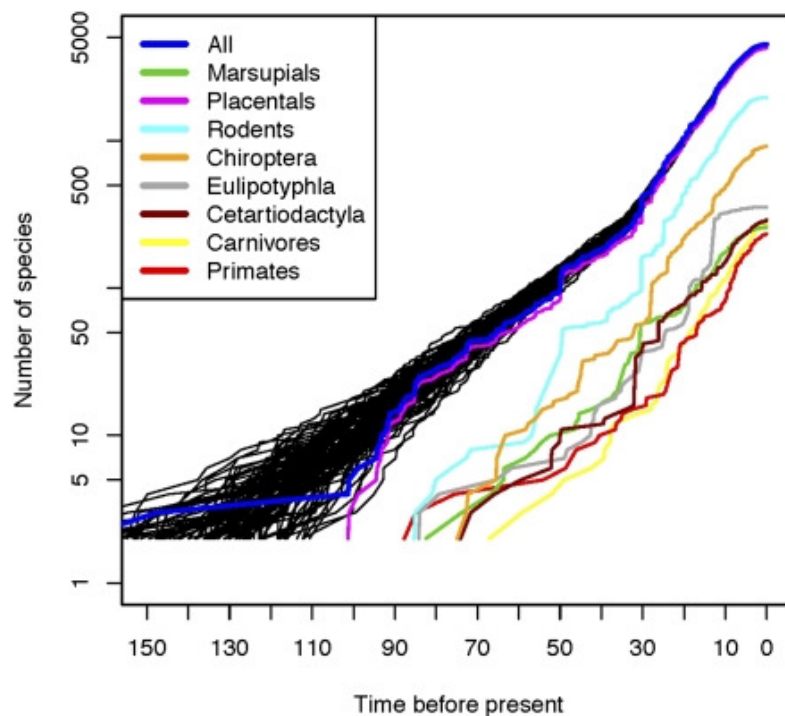
diversificatiesnelheid bij zoogdieren in oudere perioden. In het kader van deze hoofdvraag kijk ik naar de basisfactoren achter de diversificatiesnelheid. Daarnaast kijk ik naar eventuele veranderingen in de recente diversificatiesnelheid bij zoogdieren. Verder richt ik me op de vraag of er eerder in de geschiedenis sprake is geweest van een grote groei of een sterke daling in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren. Ook zal ik ingaan op de verschillen en overeenkomsten tussen de resultaten van de verschillende onderzoeksmethoden voor de diversificatiesnelheid bij zoogdieren. In het laatste hoofdstuk bekijk ik wat de oorzaken zouden kunnen zijn van de veranderingen in diversificatiepatronen bij zoogdieren.

Basisfactoren achter diversificatiesnelheid

Om inzicht te krijgen op fluctuaties in soortenrijkdom bij bepaalde organismen door de tijd bekijkt men over het algemeen de diversificatiesnelheid. De diversificatiesnelheid is de netto ontwikkeling van nieuwe afstammingslijnen in een fylogenie. De diversificatiesnelheid is gelijk aan soortvormingssnelheid minus de extinctiesnelheid van een soort (1,2). De snelheid van diversificatie wordt dus beïnvloed door de dynamiek van én soortvorming én extinctie (8).

Factoren die de diversificatiesnelheid beïnvloeden kunnen in grote lijnen worden ingedeeld in twee groepen: biotische (intrinsieke) en abiotische (extrinsieke) factoren. Een voorbeeld van een biotische of intrinsieke factor is de mate van competitie voor voedselbronnen en ecologische niches met andere verwante soorten. Door een sterke competitie voor niches met een verwante soort en een beperkt aantal beschikbare niches voor beide soorten zou de diversificatiesnelheid kunnen afnemen door een hogere mate van extinctie. Een ander voorbeeld van een biotische factor is een adaptatie die het begin kan zijn van een cascade in de groei van nieuwe afstammingslijnen bij een soort. Door een dergelijke adaptatie kunnen uit de bepaalde soort met de adaptatie in korte tijd vele nieuwe soorten ontstaan en gaat de diversificatiesnelheid dus omhoog door een hogere mate van soortvorming. Bij abiotische of extrinsieke factoren gaat het om gebeurtenissen die onder andere te maken hebben met klimaatverandering en tektonische processen. Voorbeelden van abiotische factoren zijn ijstijden en verschuivingen van continenten. Door een ijstijd kan het leefgebied van een soort sterk afnemen en uitsterven. Bij continentverschuiving kunnen nieuwe leefgebieden ontstaan waarin zich nieuwe soorten kunnen ontwikkelen. De gevolgen van abiotische factoren kunnen een effect hebben op de diversificatiesnelheid van verschillende fylogenetische groepen op hetzelfde moment (2,15). Zo kan een meteorietinslag een massa-extinctie teweegbrengen. Door het uitsterven van diverse soorten kan er daarentegen ook ruimte ontstaan voor de ontwikkeling van nieuwe soorten.

Met behulp van betrouwbare schattingen van de diversificatiesnelheid is het mogelijk om te bepalen of een bepaalde rijkdom aan soorten wellicht het gevolg is van een intrinsieke oorzaak (een biotische factor) of een extrinsieke oorzaak (een abiotische factor) of een combinatie van beide soorten factoren. Over het algemeen worden LTT-plots (lineages-through-time plots) gebruikt om veranderingen in diversificatiesnelheid in kaart te brengen. Een voorbeeld van een LTT-plot voor zoogdieren is te zien in figuur 1 op de volgende pagina. Om een LTT-plot te vormen wordt er gebruik gemaakt van gegevens van fylogenetische bomen. In een LTT-plot kan men een gehele clade onderzoeken maar ook bepaalde delen van een clade bekijken. De fylogenetische bomen die worden gebruikt om LTT-plots te maken worden opgesteld aan de hand van morfologische fossiele bronnen of moleculaire fylogenetische analyses. Aan de hand van de hellingen van een LTT-plot kan men een schatting maken van de diversificatiesnelheid. Als de helling steiler wordt wijst dat erop dat de diversificatiesnelheid is gestegen voor het betreffende punt. Als de helling vlakker wordt dan wijst dat op een teruggang in de diversificatiesnelheid voor het betreffende punt (6, 16).



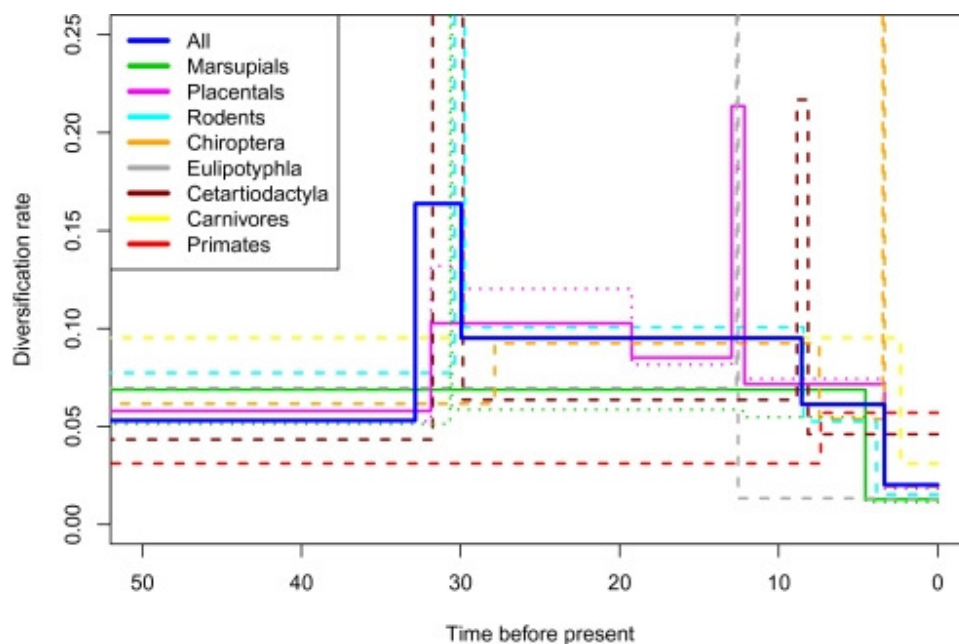
Figuur 1: een LTT-plot (lineages-through-time plot) van alle hedendaagse zoogdieren (blauw), 100 gesimuleerde bomen (zwart), placentadiëren, buideldieren en 6 subgroepen van placentadiëren. Voor de simulaties zijn de meest aannemelijk parameters uit de zoogdier fylogenie gebruikt. Uit: Stadler, T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 6187–6192

Recente veranderingen in diversificatiesnelheid

Het bestuderen van recente veranderingen in diversificatiesnelheid wordt bemoeilijkt door een aantal factoren. De recente geschiedenis, dat wil zeggen de laatste 30 miljoen jaar, kon lang niet worden geanalyseerd aan de hand van fylogenetische bomen. Dit kwam doordat de beschikbare onderzoeksmethoden geen onderscheid kunnen maken tussen werkelijke veranderingen in de diversificatiesnelheid en de veranderingen in de diversificatiesnelheid door “de trekkracht van het heden” (the pull of the present). “De trekkracht van het heden” houdt in dat naarmate men dichterbij de tegenwoordige tijd komt het aantal soorten sterkt toeneemt. Dit komt doordat men veranderingen in het aantal soorten in de tijd met de snelheid van soortvorming minus de extinctiesnelheid berekent. Naarmate men dichterbij het heden komt hebben recent ontstane soorten nog niet de tijd gehad om uit te sterven. Hierdoor ontstaat in de schatting met behulp van een fylogenie een vertekend beeld. Een aantal recente studies maken toch gebruik van fylogenieën om de diversificatiesnelheid bij zoogdieren te bepalen, waarbij rekening wordt gehouden met vertekende factoren. Zo wordt bijvoorbeeld, in plaats van te kijken naar de diversificatiesnelheid in lokale veranderingen, de diversificatiesnelheid bestudeerd op een grotere schaal (16,17).

Eén van de analyses naar de recente diversificatiesnelheid bij zoogdieren komt van Stadler. Ze heeft met behulp van een evolutionair model (het birth-death-shift model) onder andere de diversificatiesnelheid voor zoogdieren in de laatste 35 miljoen jaar geanalyseerd. Uit de analyse komen vier significante veranderingen in de laatste 35 miljoen jaar naar voren (Figuur 2). De eerste verandering

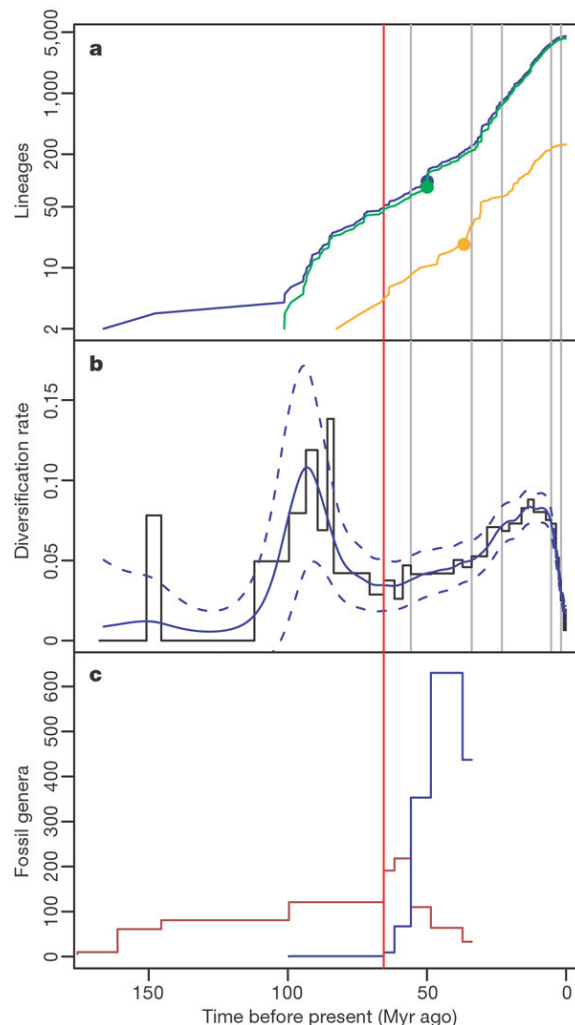
in de diversificatiesnelheid speelt zich af rond 33 miljoen jaar geleden. Daarvoor lag de diversificatiesnelheid volgen Stadler gedurende een lange periode van minstens 60 miljoen jaar op een laag niveau, nabij 0.05 per miljoen jaar. Rond 33 miljoen jaar geleden zou de diversificatiesnelheid zijn gestegen naar een waarde van 0.16 per miljoen jaar. Deze piek in de snelheid van de diversificatie van 1.6 per miljoen jaar zou drie miljoen jaar lang hebben geduurd. Daarna zou de snelheid zijn gedaald naar een aantal van 0.1 per miljoen jaar. De diversificatiesnelheid zou vervolgens gedurende ongeveer 21 miljoen jaar constant zijn gebleven. Vanaf ongeveer 8.55 miljoen jaar geleden is de snelheid enkel nog gedaald in twee stappen. De snelheid op 8.55 miljoen jaar geleden zou gedaald zijn tot een waarde van 0.06 per miljoen jaar. De laatste verandering die wordt beschreven is 5.2 miljoen jaar later met een daling van de snelheid tot een aantal van 0.02 per miljoen jaar (16).



Figuur 2: de maximum likelihood diversificatiesnelheid schattingen uit het onderzoek van Stadler van zoogdieren, placentadien, buideldieren en 6 subgroepen van placentadien voor de laatste 50 miljoen jaar. Uit: Stadler, T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 6187–6192

Een ouder vergelijkbaar onderzoek is het onderzoek van Bininda-Emonds *et al.* dat vier jaar voor het onderzoek van Stadler is gepubliceerd (6). Dit onderzoek laat andere patronen zien in diversificatiesnelheid in de laatste 35 miljoen jaar (figuur 3). Hierbij moet genoemd worden dat dit onderzoek voor de laatste periode tot het heden beïnvloed wordt door de “de trekkkracht van het heden”. Toch kunnen de onderzoeken wel worden vergeleken als het gaat om de piek in de diversificatiesnelheid rond 33 tot 30 miljoen jaar geleden. Deze piek is afwezig in het vergelijkbare onderzoek naar de diversificatiesnelheid bij zoogdieren uit 2007. Wel is er een lichte groei te zien van de diversificatiesnelheid van 50 tot 10 miljoen jaar geleden van 0.05 tot ongeveer 0.07, al wordt hier verder niet op ingegaan in het artikel. Het verschil tussen de twee onderzoeken van Bininda-Emonds *et al.* en Stadler is volgens Stadler te wijten aan de verschillende sterktes van de onderzoeken bij het hanteren van grote aantallen soorten. De methode van het onderzoek uit 2007 zou kleine veranderingen in de helling van de LTT-plot negeren, terwijl Stadler opmerkt dat bij grote aantallen soorten een kleine verandering in de helling voor een significant verschil kan zorgen. De methode van Stadler lijkt mij

betrouwbaarder, doordat het op kleinere schaal verschillen kan detecteren, al is het voor mij moeilijk om de (verschillen in) methoden helemaal te doorgronden.



Figuur 3: a, LTT-plots voor alle zoogdieren (blauw), placentadieren (groen) en buideldieren (oranje). b, de diversificatiesnelheid (blauwe lijn); de diversificatiesnelheid per sub-tijdperk (zwarte lijn), gestippelde lijn 95% betrouwbaarheidsinterval. c, aantal genera per tijdperioden; rode lijn families die voor de paleoceen / eoceen grens zijn gediversifieerd, de blauwe lijn families die erna zijn gediversifieerd. De verticale rode lijn geeft de Krijt-Paleoegengrens aan. De grijze lijn geeft verschillende periodes in het Cenozoïcum weer. Uit: Bininda-Emonds, O. R. P. *et al.* 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* **446**: 507-512

Een derde onderzoek uit 2011 van Soria-Carrasco & Castresana heeft gekeken naar de diversificatiesnelheid bij zoogdieren in de laatste 10 miljoen jaar tot het heden. Hierbij zijn geen grote pieken of dalen gevonden als het gaat om de diversificatiesnelheid. Wel is er een geleidelijke daling te zien als men kijkt naar een gecombineerde fylogenetische boom van alle 29 families uit de klasse van zoogdieren die zijn onderzocht. Als de onderzoekers keken naar individuele fylogenetische bomen van de 29 families waren er geen significante dalingen in diversificatiesnelheid te zien (10). Als er dus al sprake

zou zijn van een daling in diversificatiesnelheid zou deze zo klein zijn dat verandering bij individuele families niet significant zichtbaar zou zijn.

Om de recente diversificatiesnelheid van zoogdieren te analyseren kan men ook gebruik maken van fossiele data. Bij zoogdieren vanaf 30 miljoen jaar geleden zijn er weinig volledige onderzoeken waar wereldwijd wordt gekeken naar zoogdierfossielen. Wel zijn er onderzoeken naar fossielen uit een bepaald gebied, zoals bijvoorbeeld het onderzoek van Finarelli en Badgley dat zich richt op zoogdierfossielen uit het noordwesten van de Verenigde Staten (18). Dit onderzoek uit 2010 met een database met 1838 soorten heeft een toename gevonden in diversificatiesnelheid in het tijdsbestek van 17 tot 14 miljoen jaar geleden. Een ander onderzoek uit 2002 naar zoogdierfossielen uit het noordwesten van de Verenigde Staten met een database met 719 soorten gaf eenzelfde piek rond 17 tot 14 miljoen jaar geleden (19).

Er zijn dus verschillende patronen te vinden in studies die hebben gekeken naar de diversificatiesnelheid van zoogdieren in de laatste 35 miljoen jaar. De twee studies met behulp van fossiele bronnen hebben wel een eenduidig resultaat, waarbij een piek in soorten werd gevonden in de periode van 17 tot 14 miljoen jaar geleden. De studie van Stadler geeft ook blijk van piekperiodes in de diversificatiesnelheid in de laatste 35 miljoen jaar, maar geeft andere periodes waarin een piek zou zijn voorgekomen. De andere studies aan de hand van een fylogenie van zoogdieren hebben geen grote pieken of dalen gevonden. Of de moleculaire data die nu ter beschikking staan voor onderzoek voldoende compleet zijn om een moleculaire fylogenie te vormen, die een heldere kijk kan geven op de patronen in diversificatiesnelheid van zoogdieren, is discutabel. De uiteenlopende onderzoeksresultaten in de onderzoeken wekken de suggestie dat de data nog niet compleet genoeg zijn om een uitspraak te doen over de relatief recente en korte periode van 30 miljoen jaar geleden tot het heden. Daarnaast kunnen de uiteenlopende onderzoeksresultaten ook komen door de verschillen in onderzoeksmethoden. Zo verschilt de schaal waarop de LTT-plots worden beschouwt per onderzoek, waardoor eventuele verschillen in analyses kunnen ontstaan.

Diversificatiepatronen bij zoogdieren

De klasse van zoogdieren is ontstaan uit de zoogdiervormigen in de overgang tussen het late Trias en het vroege Jura, rond ongeveer 200 miljoen jaar geleden (figuur 4). In het midden van het Jura zijn de zoogdiergroepen van Docodonta, Theriiformes en de Australosphenida ontstaan. Uit deze laatste groep, de Australosphenida, is later de nog levende orde van cloacadieren ontwikkeld. Uit de groep van Theriiformes zijn later de nog bestaande placentadieren en buideldieren ontstaan (14).

Alle nog levende zoogdieren zijn te verdelen in drie verschillende groepen: de cloacadieren, de buideldieren en de placentadieren. De groep van placentadieren is de meest diverse groep van deze drie hoofdgroepen. De oudste splitsing in de zoogdierfylogenie is de splitsing van de cloacadieren en de andere zoogdieren. Deze splitsing zou 166.2 miljoen jaar geleden hebben plaatsgevonden. De buideldieren en de placentadieren zouden vervolgens 147.7 miljoen jaar geleden zijn ontstaan. Daarna zou gedurende 50 miljoen jaar geen enkele andere groep van nog bestaande zoogdieren zijn ontstaan. Vier subgroepen van de placentadieren zouden volgens het onderzoek van Zhe-Xi Luo zijn ontstaan in een tijd van 2.4 miljoen jaar rond ongeveer 100 miljoen jaar geleden, al is hier discussie over waar ik hieronder dieper op in zal gaan. Vervolgens is er een periode waarin veel diversificatie zou hebben plaatsgevonden gedurende 15 miljoen jaar. Vooral de bestaande orden bij de placentadieren zijn ontstaan in deze periode (3,6).

De periode die daarop volgt, rond 65 miljoen jaar geleden, wordt de Krijt-Paleogeengrens genoemd. In deze periode zou een massa-extinctie hebben plaatsgevonden. Onder andere de dinosaurussen zouden zijn uitgestorven tijdens deze massa-extinctie. De invloed van deze massa-extinctie zou zichtbaar zijn in het aantal soorten zoogdieren. In een aantal opgestelde modellen speelt de

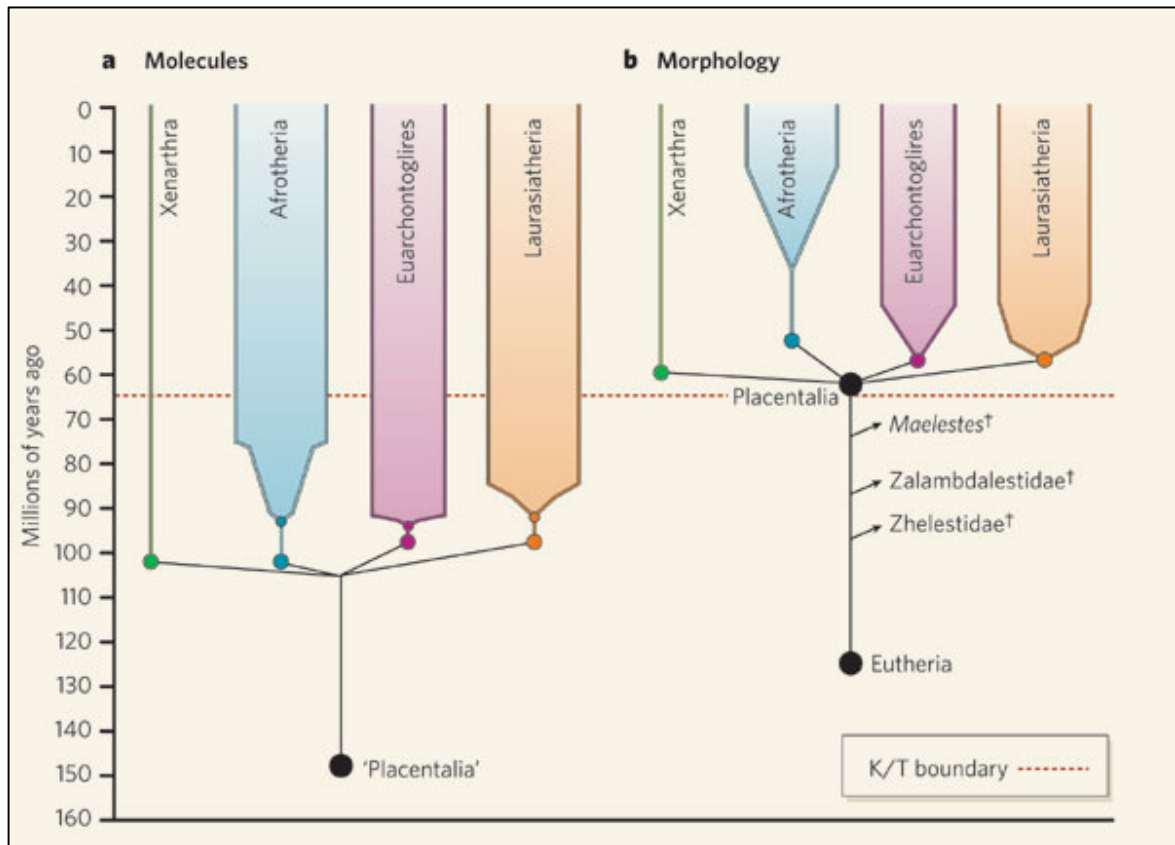
Krijt-Paleogeengrens een grote rol. Om de diversificatiepatronen van onder andere placentadieren in het bijzonder en zoogdieren in het algemeen rond de periode van de Krijt-Paleogeengrens te beschrijven zijn er drie verschillende modellen opgesteld (3,6,7). Volgens het eerste model, dat het “explosieve” model wordt genoemd, zijn de meeste orden en superorden ontstaan rond en na de Krijt-Paleogeengrens. Een tweede model, het “long fuse” model, beweert dat superorden eerder zijn ontstaan in de Krijt periode, voor de massa-extinctie. Het derde model, het “short fuse” model, gaat uit van een nog eerdere periode waarin superorden zijn ontstaan in het vroege Krijt. De “fuse” is hierbij dus de tijd die ligt tussen het ontstaan van een superorde en de orde die daar weer uit voortkomt. Sommige onderzoeken steunen een combinatie van twee of zelfs drie van de modellen voor verschillende groepen.

Het eerdergenoemde onderzoek van Bininda-Emonds *et al.*, met één van de meest uitgebreide fylogenetische bomen, ondersteunt twee van de hierboven beschreven modellen voor de placentadieren (6). Ten eerste steunt het onderzoek het “short-fuse” model voor de meer diverse groepen, waarin tenminste 29 levende soorten van de groep van placentadieren zitten. Hierbij zouden de superorden en de orden dus relatief kort (met een gemiddelde van 13,6 miljoen jaar) na elkaar zijn ontstaan. De orden zouden gemiddeld tien miljoen jaar voor de Krijt-Paleogeengrens zijn ontstaan. Daarnaast geeft het onderzoek steun voor het “long-fuse” model voor de minder diverse groepen. Bij deze groepen zouden de superorden en de orden gemiddeld 57,3 miljoen jaar na elkaar zijn ontstaan. Als het onderzoek kijkt naar de buideldieren is er sprake van steun voor het “explosieve” model. Voor de tijdstippen van ontstaan van de orden bij de buideldieren ligt de Krijt-Paleogeengrens binnen het betrouwbaarheidsinterval. In de conclusie van het onderzoek wordt het belang van massaextinctie als oorzaak voor de diversificatieveranderingen en oorsprong van bestaande zoogdiergeslachten in twijfel getrokken. Van de placentadieren zouden 43 nog bestaande evolutionaire lijnen de Krijt-Paleogeengrens hebben overleefd. Dit zou de theorie dat de placentadieren al in het Krijt ecologisch zijn gedifferentieerd ondersteunen. De impuls in diversificatie na de Krijt-Paleogeengrens zou in zijn geheel of gedeeltelijk komen doordat de nieuw ontstane groepen relatief snel achteruit zijn gegaan of weer zijn uitgestorven. De enige uitzondering hierop zou een select deel van de orden van de bestaande buideldieren zijn, die dus voldoen aan het “explosieve model” (6).

Om een breder beeld te krijgen van de ontwikkelingen in timing van diversificatie bij zoogdieren rondom de Krijt-Paleogeengrens kan men naast de moleculaire methoden, die enkel bestaande soorten meenemen bij het onderzoek, gebruik maken van fossiele bronnen. Een onderzoek van Wible *et al.* naar fossiele bronnen van placentadieren uit onder andere de periode rondom de Krijt-Paleogeengrens ondersteunt het “explosieve” model om het patroon in diversificatiesnelheid te typeren (4). De oorsprong van de placentadieren zou volgens dit onderzoek veel dichterbij de Krijt-Paleogeengrens liggen dan Bininda-Emonds *et al.* hebben beschreven, zoals te zien is bij de vergelijking in figuur 4. Deze tegenstelling in inzichten over de timing van oorsprong en diversificatiepatronen van de placentadieren tussen de twee onderzoeken kan ontstaan door het gebruik van verschillend bewijsmateriaal met elk zijn eigen tekortkomingen. Voorbeelden van tekortkomingen zijn het niet verder kunnen kijken dan alleen de nog bestaande soorten, bepaalde aannames als het gaat om de moleculaire klok en het gebruik van incomplete fossielbestanden (3). Door het ontbreken van uitgestorven of nog niet gevonden fossielen bij een onderzoek kunnen er veranderingen in diversificatiesnelheid onopgemerkt blijven. Het tijdstip waarop een bepaald diversificatiepatroon heeft voorgevallen kan anders worden ingeschat door een verkeerde aanname over de moleculaire klok.

Als men kijkt naar andere eerdere onderzoeken zijn deze te verdelen in twee groepen. De eerste groep ondersteunt het “explosieve” model. De tweede groep ondersteunt één of een combinatie van de “long fuse” en “short fuse” modellen. Een eerder onderzoek met behulp van fossiele bronnen uit 2001 van Archibald en Deutschman verwerpt net als het onderzoek van Wible *et al.* de hypothese dat de placentadieren begonnen te differentiëren voor de Krijt-Paleogeengrens (5). Een voorbeeld van een

ander onderzoek met behulp van moleculaire methoden is een onderzoek uit 2002 van Springer *et al.*, waar ook werd gekeken naar de diversificatiespatronen en oorsprong van placentadieren (7). Dit moleculaire onderzoek geeft steun aan het latere onderzoek van Bininda-Emonds *et al.* in het inzicht dat er al differentiatie heeft plaatsgevonden bij de placentadieren voor de Krijt-Paleogeengrens.



Figuur 5: verschillende inzichten in diversificatie van de moderne placentadieren. **a.** De moleculaire analyse van Bininda-Emonds *et al.* waarin de diversificatie van de vier grootste placentadier superorden plaatsvond in het midden van het Krijt. **b.** De fossiele analyse van Wible *et al.* waarin de diversificatie van de vier grootste placentadieren superorden plaatsvond na de Krijt-Paleogeengrens (K/T boundary, de rode stippellijn). Uit: Cifelli, R. L. & C. L. Gordon 2007. Re-crowning mammals. *Nature* **447**: 918-920

Meer recente onderzoeken laten eenzelfde scheiding tussen de resultaten van de onderzoeken met fossiele bronnen en de onderzoeken met moleculaire bronnen zien. Het eerder genoemde onderzoek van Tanja Stadler ondersteunt het inzicht dat er zich geen grote veranderingen in de diversificatiesnelheid hebben voorgedaan bij de Krijt-Paleogeengrens (16). Een onderzoek van Meredith *et al.* geeft een piek aan in de diversificatiesnelheid in het midden van het Krijt in de periode van 100 miljoen jaar geleden en/of 83 miljoen jaar geleden (20). Vervolgens zou er direct een daling zijn geweest in de snelheid van diversificatie op het tijdstip van 78 miljoen jaar geleden. Rondom de Krijt-Paleogeengrens zouden er geen veranderingen zijn geweest in diversificatiesnelheid van zoogdieren. Het onderzoek ondersteunt dus een variant van het “long fuse” model met de uitkomsten dat in het midden van het krijt de grootste diversificatietijding zou zijn geweest, maar dat er na de Krijt-Paleogeengrens ook sprake zou zijn geweest van het ontstaan of verdere differentiatie van veel zoogdierorden. Hoewel het onderzoek van Meredith *et al.* geen grote diversificatieveranderingen opmerkt rondom de Krijt-Paleogeengrens, wordt er gesuggereerd dat de massa-extinctie wel een grote rol gespeeld zou hebben in

de diversificatiepatronen bij zoogdieren, samen met de Krijt Aardse Revolutie (Cretaceous Terrestrial Revolution, KTR). De KTR, die getypeerd wordt door de overgang van naaktzadigen en varens naar angiospermen, zou hebben aangezet tot meer diversificatie door de ruimte voor soorten in het algemeen te vergroten en de Krijt-Paleogeengrens zou de ruimte voor zoogdieren meer hebben vergroot (20,21).

De meeste onderzoeken hebben geen aanwijzingen voor grote diversificatieschommelingen in het latere Paleogeen en Neogeen (6,20). Een uitzondering hierop is het eerder besproken onderzoek van Stadler dat een piek vindt tussen 33 en 30 miljoen jaar geleden, zoals besproken in het vorige hoofdstuk (16).

Over de vraag of er ergens in de periode van het begin van het Krijt tot het midden van het Paleogeen een sterke stijging is geweest in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren is weinig discussie, zelfs als men kijkt naar moleculaire én fossiele studies. Er is wel discussie wanneer een dergelijke toename in de diversificatiesnelheid precies heeft plaatsgevonden: voor de Krijt-Paleogeengrens, na de Krijt-Paleogeengrens of een combinatie van beide. Dit aspect is belangrijk als men eventuele oorzaken van veranderingen in de diversificatiesnelheid bestudeert en men eventuele relaties probeert te vinden tussen diversificatiepatronen en andere factoren.

Oorzaken van de veranderingen in diversificatiepatronen bij zoogdieren

Het achterhalen van oorzaken om een verandering in de diversificatiesnelheid te verklaren wordt bemoeilijkt door diverse factoren. Er is vaak geen overeenstemming over de exacte periode waarin een diversificatieverandering heeft plaatsgevonden, door verschillen in bijvoorbeeld fossiele en moleculaire bronnen of verschillende modellen om LTT-plots te interpreteren. Het is mogelijk dat er geen eenduidige oorzaak is te vinden voor diversificatiepatronen, maar dat een complex van diverse oorzaken invloed uitoefent op de diversificatiesnelheid. Toch zal ik proberen in dit hoofdstuk een overzicht te geven van de verschillende hypothesen en bewijzen omtrent oorzaken voor veranderingen in diversificatiesnelheid.

In het review artikel dat voor mij de aanleiding was voor de scriptie worden ook een aantal eventuele oorzaken genoemd voor een teruggang in diversificatiesnelheid. Zo zou er sprake kunnen zijn van een vertekend beeld van de diversificatiesnelheid doordat nog niet alle soorten “zichtbaar” zijn voor de diverse onderzoeksmethoden. Ook kan er een teruggang ontstaan door de eerdergenoemde maximale vulling van de beschikbare niches, een veranderend milieu of geografische factoren. Daarnaast zou peripatrische soortvorming, waarbij de nieuwe perifere soorten die zich hebben afgesplitst van een hoofdgroep zich slecht kunnen vestigen, de diversificatiesnelheid afremmen (12).

Door te kijken naar eventuele klimaatsveranderingen in perioden waar veranderingen in de diversificatiesnelheid zijn gevonden kan men nagaan of er een correlatie is te vinden tussen klimaatsverandering en diversificatiepatronen. Wanneer er sprake is van een langdurige periode van opwarming gedurende honderdduizenden tot miljoenen jaren zou de snelheid van soortsvorming toenemen (22). Er zouden drie stappen plaatvinden bij een toename in temperatuur van minimaal 1°C in honderd jaar, waarbij de omvang van de effecten afhangt van de mate van temperatuurverhoging. De eerste stap zou een verandering zijn in populaties en geografische verspreidingsgebieden. Soorten zouden zich verplaatsen naar gebieden met een zelfde klimaat als ze in eerste instantie hadden. De tweede stap is een verhoging van de extinctiesnelheid. Soorten die zich niet snel genoeg kunnen aanpassen aan de klimaatverandering zouden uitsterven. Ten slotte zou bij de derde stap de soortsvorming toenemen en zo zorgen voor een herstel in de diversiteit van soorten. De soortsvorming zou toenemen door langzame aanpassingen van soorten aan het nieuwe klimaat. Deze derde stap zou veel langer op zich laten wachten dan de eerste twee stappen.

Voorbeelden van perioden van opwarming zijn te vinden in het vroege Eoceen rond 53 tot 51 miljoen jaar geleden en het midden van het Miocene rond 17 tot 14 miljoen jaar geleden (16). In de

onderzoeken die ik eerder heb beschreven zijn er voor de periode in het vroege Eoceen geen veranderingen te zien in de diversificatiesnelheid. Voor de periode in het midden van het Mioceen gaven twee onderzoeken aan de hand van fossiele bronnen een lichte stijging in diversificatie. Het eerste onderzoek van Barnosky en Carrasco verwerpt de temperatuurstijging echter als oorzaak, omdat er bij een andere temperatuurstijging in het late oligoceen geen stijging is te zien in de diversificatiesnelheid (19). Het tweede onderzoek van Finarelli en Badgley stelt dat de stijging in diversificatie wel zou kunnen komen door de temperatuurverhoging in combinatie met verhoogde tektonische activiteit (18). Het onderzoek geeft daarnaast aan dat bij een latere koudere periode een afname is te zien in de diversiteit in de bergachtige regionen en een toename is te zien in de diversiteit bij de Great Plains. Het onderzoek van Stadler geeft ook een diversificatieverandering aan in en na een periode met een dalende temperatuur rond 34 miljoen jaar geleden. In de miljoenen jaren erna tot 30 miljoen jaar geleden zou volgens het onderzoek de diversificatie bij zoogdieren sterk zijn gestegen, in het bijzonder bij de buideldieren, de knaagdieren en walvissen en evenhoevigen (16). Toch is er geen sterke correlatie te vinden tussen klimaatveranderingen en veranderingen in de diversificatiesnelheid.

Een andere oorzaak voor veranderingen in de diversificatiesnelheid die in diverse artikelen wordt gesuggereerd is verhoogde tektonische activiteit en continentsverschuiving. De laatste recente daling in diversificatie bij zoogdieren in het onderzoek van Stadler valt samen met een tijdsperiode waarin er sprake is van veel tektonische activiteit (16). In deze periode rond 3.5 miljoen jaar geleden is onder andere de verbinding tussen Noord-Amerika en Zuid-Amerika ontstaan. De daling in diversificatie in een periode met veel tektonische activiteit is daarentegen in tegenspraak met het onderzoek van Finarelli en Badgley, waarin wordt gesteld dat meer tektonische activiteit zou leiden tot meer diversiteit (18). Door continentverschuiving zouden er platen kunnen zijn ontstaan die extra of juist minder geschikt waren voor een grote diversificatiesnelheid bij zoogdieren. Zo zijn er uit fossielen van zoogdieren aanwijzingen gevonden voor de hypothese dat de Indische plaat een kweekvijver zou zijn geweest voor veel dier- en plantengroepen in de periode dat het als deel van Gondwana naar het noorden bewoog (23).

Een andere factor die een oorzaak kan zijn voor diversificatieverschillen is een relatie tussen breedtegraden en diversificatiepatronen. Dit kan nauw samenhangen met factoren als klimaat en beschikbare niches voor zoogdieren. Er zijn tegenstrijdige resultaten als het gaat om verschillen in de graad van soortvorming tussen verschillende breedtegraden. Het ene onderzoek vindt de hoogste soortvormingsgraad in de hogere breedtegraden, maar een ander onderzoek vindt de hoogste soortvormingsgraad in de lagere breedtegraden (9,11). Van een correlatie tussen breedtegraad en bepaalde diversificatieparameters is tot nu toe geen sprake (10). Om de gradiënt in diversiteit tussen breedtegraden bij zoogdieren te verklaren is wellicht onderzoek nodig naar andere factoren als de verspreiding van zoogdieren door de tijd.

De diversificatiesnelheid kan daarnaast worden beïnvloed door de dichtheid van de eigen soort of van andere (nauw) verwante soorten. Door competitie om niches of voedselbronnen kan de extinctiesnelheid van een soort toenemen en de soortvormingssnelheid worden geremd of toenemen. Een recent onderzoek naar oorzaken van een teruggang in de diversificatiesnelheid heeft echter geen relatie gevonden tussen de teruggang in diversificatiesnelheid en overlap met verwante soorten. Daarnaast heeft het onderzoek ook geen relatie gevonden tussen de teruggang in diversificatiesnelheid en de mate waarin de niches zijn gevuld (8). De teruggang in diversificatiesnelheid lijkt dus onafhankelijk van competitie en nicheverzadiging. In het onderzoek van Meredith *et al.* worden wel de Krijt-Paleogeengrens en de Krijt aardse revolutie (KTR) een belangrijke rol toegedicht in de diversificatie bij zoogdieren. De KTR zou de diversificatiesnelheid hebben verhoogd door de ruimte voor soorten in het algemeen te vergroten. De Krijt-Paleogeengrens zou de ruimte voor zoogdieren meer hebben vergroot doordat de competitie met andere soorten zou zijn afgenomen door de extinctie of afname van de grootte van de populatie van desbetreffende soorten (20). Er is echter geen bewijs voor een correlatie tussen de KTR of de Krijt-Paleogeengrens en veranderingen in de diversificatiesnelheid.

Conclusie en discussie

Patronen van diversificatiesnelheid uit de recente periode van de laatste 30 miljoen jaar en oudere perioden die overeenkomen zijn lastig te vinden. Er is naar mijn inzicht niet sprake van een recente grote verandering in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren in de vorm van een piek of een sterke daling. Als er al een recente verandering is geweest in de diversificatiesnelheid bij zoogdieren dan lijkt mij de langzame daling in diversificatiesnelheid, die wordt verondersteld in het onderzoek van Soria-Carrasco & Castresana, het meest waarschijnlijk (2). Er lijken tegenwoordig weinig grote versturende factoren als grote platentektonische activiteit of massaextincties van groepen flora of fauna voor te komen die eventueel een rol zouden kunnen spelen bij de diversificatiesnelheid, alhoewel dit pas echt op een grotere tijdschaal van miljoenen jaren beoordeeld kan worden. De klimaatverandering in de vorm van een oplopende temperatuur in de komende honderden jaren kan misschien wel voor een verandering in de diversificatiesnelheid zorgen, al is er geen bewijs voor een directe relatie tussen temperatuur en diversificatiesnelheid.

Voor een teruggang in diversificatie in het algemeen en bij zoogdieren in het bijzonder zijn verschillende oorzaken mogelijk. Zo zou er sprake kunnen zijn van een vertekend beeld door de diverse onderzoeksmethoden, een maximale vulling van de beschikbare niches, een veranderend milieu of geografische factoren (12). Het aanwijzen van een oorzaak of een combinatie van oorzaken voor veranderingen in de diversificatiesnelheid van zoogdieren is met het onderzoek dat tot nu toe is gedaan echter niet mogelijk. Er zijn (nog) geen relaties gevonden in patronen in de diversificatiesnelheid van zoogdieren en patronen in klimaatverandering, platentektoniek of interacties met andere (verwante) soorten. Daarnaast is er over de patronen in de diversificatiesnelheid van zoogdieren geen eenduidig inzicht voor de recente tijdperiode en voor eerdere historische perioden. De verschillen tussen onderzoek in het algemeen en moleculair en fossiel onderzoek in het bijzonder is onderling nog relatief groot. Moleculaire en fossiele onderzoeksmethoden hebben beide grote tekortkomingen, waardoor er geen voorkeur bestaat voor één van beide onderzoeksmethoden. Toch zijn er op de grote hoofdlijnen overeenkomsten te vinden in diversificatiepatronen bij zoogdieren.

Voor de toekomst is de hoop gevestigd op meer fossiele vondsten om gaten in de fossiele bibliotheek te vullen. Voor moleculair onderzoek ligt de nadruk op de ontwikkeling van meer verfijnde methoden die nog meer rekening houden met de verschillende genetische mutaties die variëren in evolutionaire lijnen, geologische tijdspannen en andere factoren (3). In de toekomst komen deze twee methoden hopelijk met vergelijkbare resultaten om een eensgezind beeld te krijgen van de patronen in diversificatiesnelheid bij zoogdieren.

Referenties

- 1 Wiens, J. J. 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”. *The Quarterly Review of Biology* **86**: 75-96
2. Soria-Carrasco, V. & J. Castresana 2011. Patterns of mammalian diversification in recent evolutionary times: global tendencies and methodological issues. *Journal of evolutionary biology* **24**: 2611–2623
3. Cifelli, R. L. & C. L. Gordon 2007. Re-crowning mammals. *Nature* **447**: 918-920
4. Wible, J. R. *et al.* 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature* **447**: 1003-1006
5. Archibald, J. D. & D. H. Deutschman 2001. Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders. *Journal of mammalian evolution* **8**: 107-124
6. Bininda-Emonds, O. R. P. *et al.* 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* **446**: 507-512
7. Springer, M. S. *et al.* 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous–Tertiary boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**: 1056–1061
8. Machac, A. *et al.* 2013. Ecological causes of decelerating diversification in carnivoran mammals. *Evolution* **67**: 2423–2433
9. Weir, J. T. & D. Schluter 2007. The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* **315**: 1574-1576
10. Soria-Carrasco, V. & J. Castresana 2012. Diversification rates and the latitudinal gradient of diversity in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences* **279**: 4148-4155
11. Rolland, J. *et al.* 2014. Faster speciation and reduces extinction in the tropics contribute to the mammalian latitudinal diversity gradient. *Public Library of Science Biology* **12**: e1001775
12. Moen, D. & H. Morlon 2014. Why does diversification slow down? *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 190–197
13. Yu, W. *et al.* 2012. A comparative study of mammalian diversification Pattern. *International Journal of Biological Sciences* **8**: 486–497
14. Luo, Z. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* **45**: 1011-1019
15. Benton, M. J. 2011. The red queen and the court jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* **323**: 728-732
16. Stadler, T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 6187–6192

17. Stadler, T. 2011. Inferring speciation and extinction processes from extant species data. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 16145–16146
18. Finarelli, J. A. & C. Badgley 2010. Diversity dynamics of Miocene mammals in relation to the history of tectonism and climate. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences* **277**: 2721–2726
19. Barnosky, A. D. & M. A. Carrasco 2002. Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA. *Evolutionary Ecology Research* **4**: 811-841
20. Meredith, R. W. *et al.* 2011. Impacts of the cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science* **334**: 521-524
21. Lloyd, G. T. *et al.* 2008. Dinosaurs and the cretaceous terrestrial revolution. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences* **275**: 2483–2490
22. Barnosky, A. D. *et al.* 2003. Mammalian response to global warming on varied temporal scales. *Journal of Mammalogy* **84**: 354-368
23. Prasad, G. V. 2009. Divergence time estimates of mammals from molecular clocks and fossils. Relevance of new fossil finds from India. *Journal of Biosciences* **34**: 649-659

Bronnen figuren

Figuur voorblad:

Helgen, K. M. 2011. The mammal family tree. *Science* **334**: 458-459

Figuur 1 en 2. Stadler, T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 6187–6192

Figuur 3. Bininda-Emonds, O. R. P. *et al.* 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* **446**: 507-512

Figuur 4. Luo, Z. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* **45**: 1011-1019

Figuur 5. Cifelli, R. L. & C. L. Gordon 2007. Re-crowning mammals. *Nature* **447**: 918-920