

# Wann entstanden die modernen Säugetiere?

## Einsichten aus Fossilien, Molekülen und Datierungen

Zu Beginn des Tertiärs erscheint ziemlich abrupt eine Vielzahl von Säugetiergruppen im Fossilbericht, die den auch heute lebenden Plazentatieren zugeordnet werden. Nach klassischer Sicht soll das Aussterben der Dinosaurier Platz für die Säuger geschaffen haben. Doch sowohl zahlreiche Fossilfunde als auch molekulare Daten widersprechen zunehmend diesem Bild, und die wachsende Datenfülle erschwert evolutionstheoretische Modellierungen.

Henrik Ullrich

### Klassisches Bild der Evolution moderner Säugetiere (Mammalia)

Es gehört zum heutigen Lehrbuchwissen, dass das Aussterben der Dinosaurier am Ende des Erdmittelalters (Mesozoikum) den Weg frei gemacht haben soll für eine explosionsartige Evolution der modernen Säugetiere in der Erdneuzeit (Känozoikum). Während zur Zeit der Dinosaurier nach diesem Szenario nur einzelne insektenjagende Vertreter urtümlicher Säugetiergruppen existierten, soll der Einschlag eines großen Asteroiden vor ca. 66 Millionen radiometrischen Jahren durch die damit verbundene weltweite Umweltzerstörung und den Klimawandel den Freiraum für den evolutionären Siegeszug der modernen plazentalen Säugetiere (Plazentalier) geschaffen haben. Innerhalb nur weniger Jahrmillionen (maximal in ca. 10–15 Millionen Jahren) seien anschließend erste Vertreter nahezu aller Ordnungen heutiger Plazentatiere aufgetreten. Diese rasante Evolution wurde begleitet von der ebenso rasch aufblühenden Vielfalt unter den Beuteltieren (Marsupialier) und der Evolution der Kloakentiere (Monotremata), welche die anderen modernen Zweige heutiger Säugetierordnungen repräsentieren.

Der Fossilbericht hat diese klassische Rekonstruktion über viele Jahrzehnte unterstützt. Zum einen mutet das Erscheinungsbild der mesozoischen Säugetierformen im Vergleich mit den modernen Formen sehr fremd an. Zum anderen

fanden sich erst in den Gesteinsschichten im Bereich des Übergangs vom mittleren Paläozän zum Eozän (auf ca. 60–55 Millionen radiometrische Jahre datiert) vermehrt fossile Reste, die

### Kompakt

Das Aussterben der Dinosaurier am Ende des Erdmittelalters (Mesozoikum) soll den Weg für eine explosionsartige Evolution der modernen plazentalen Säugetiere in der Erdneuzeit (Känozoikum) frei gemacht haben. Dieses klassische Bild kann mittlerweile angesichts zahlreicher neuer Fossilfunde aus dem Mesozoikum und einer Fülle molekulargenetischer Daten nicht mehr aufrechterhalten werden. Beide Datenfelder fordern nicht nur eine sehr viel frühere Entstehung der Säugetiere, sondern weisen einige Diskrepanzen auf.

So sind wie auch bei anderen Tierklassen in der Regel die anhand molekularer Uhren ermittelten Aufspaltungszeitpunkte gegenüber den auf Fossilien basierenden Ergebnissen deutlich früher. Für diese Diskrepanz werden verschiedene Erklärungen diskutiert: das „Explosive Modell“, das Modell „Lange Zündschnur“ (long fuse) und das Modell „Kurze Zündschnur“ (short fuse). Alle Modelle können bestimmte Aspekte der fossilen und molekularen Daten verständlich machen, lassen aber auch unterschiedliche Fragen offen. Die evolutionstheoretischen Modellierungen werden erschwert durch die Unvollständigkeit des Fossilberichts, durch subjektive Faktoren in der Merkmalsbewertung und durch uneinheitliche Ganggeschwindigkeiten der molekularen Uhren.

Die evolutionstheoretischen Modellierungen können nicht als unabhängige Belege für eine stattgefundene Evolution gewertet werden, denn sie basieren auf der Vorgabe, dass eine natürliche Entstehungsgeschichte des Lebens Tatsache ist. Daraus können auch keine Aussagen über Ursachen und Mechanismen der Evolution abgeleitet werden.

Die zunehmenden Widersprüche zwischen verschiedenen Datensätzen werfen die Frage nach alternativen nicht-evolutionären Deutungen auf. Ein Ansatz ist, die fossilen Überlieferungshorizonte als Zeugnisse mehrfacher, katastrophisch bedingter Vernichtungen einzelner Säugetierordnungen in spezifischen Ökosystemen zu interpretieren, die zeitgleich, aber biogeographisch getrennt von anderen Säugetierordnungen existierten.

**Abb. 1** Darstellung der fossilen Fundsituation und der vermuteten stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen säugetierähnlichen Organismen (Mammaliaformes, gelb unterlegt) und ausgestorbenen und rezenten echten Säugetieren (blau unterlegt) nach Vorlagen von Luo et al. (2007) und ZHENG et al. (2013). Grün hervorgehoben sind Säugetiergruppen, die als Theria bezeichnet werden und eine ausgeprägte Konvergenz bezüglich verschiedener Merkmalskomplexe aufweisen (vgl. dazu Luo 2007). Der thematische Schwerpunkt im vorliegenden Beitrag konzentriert sich auf die Diskussion zur Evolution der Plazentatiere. Mra: Millionen radiometrische Jahre.

heutigen Säugetieren zugeordnet werden können. Keine Antwort konnten die Fossilien auf die Frage nach dem „Warum“ und dem „Wie“ des explosionsartigen Auftretens der modernen Formen geben. Ebenso unklar blieb, welche der bis heute immerhin mehr als 40 bekannten Gruppen mesozoischer Eutheria als Vorfahren der heutigen Säugetiere in Betracht kommen, da vermittelnde Zwischenformen fehlen (vgl. YODER et al. 2013).

## Neue molekulare und fossile Daten fordern andere Modelle

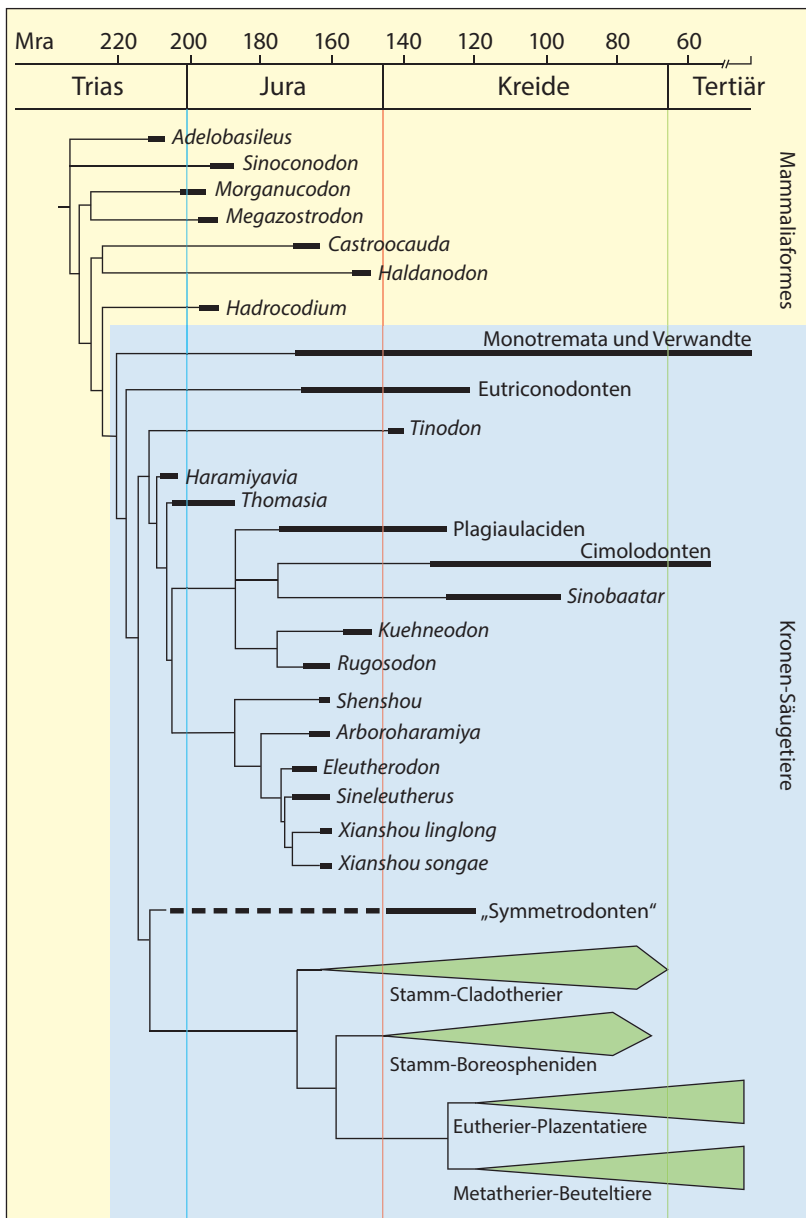
In den letzten zwanzig Jahren haben zahlreiche neue Fossilfunde und ein nahezu unüberschaubarer Wissenszuwachs – generiert aus molekulargenetischen Untersuchungen – dieses klassische Bild zur Evolution der Säugetiere z. T. aufgelöst bzw. tiefgreifend verändert (vgl. Abb. 1). Zusätzlich sieht sich die evolutionsbiologische Forschung aufgrund der Datenlage mit

grundsätzlichen Fragestellungen bezüglich der Anwendbarkeit bisher genutzter Methoden und der Aussagekraft vorliegender Modellierungen der Säugetierevolution konfrontiert. So ist die Rolle sogenannter Schlüsselmerkmale zur Abgrenzung moderner Säugetiere (z. B. der Mittelohrknochen, vgl. ULLRICH 2012) und die damit verbundene Relevanz homologer Merkmale bei der Stammbaumrekonstruktion umstritten. Besonders auffällig ist die aus Sicht der Paläontologie erforderliche Postulierung mehrerer Evolutionsschübe im Mesozoikum und Känozoikum, in denen nacheinander und unabhängig voneinander Säugerlinien mit ausgeprägten konvergenten Merkmalskomplexen entstanden sein sollen (vgl. Abb. 2 und Abb. 5; vgl. LUO 2007, SPRINGER et al. 2007).

Die Nutzung molekularbiologischer Studien zur Ermittlung hypothetischer phylogenetischer Beziehungen und der Evolution der Säugetiere führten zu unerwarteten, z. T. sehr kontrovers diskutierten Konsequenzen für die wissenschaftliche Bewertung ihres heutigen Erscheinungsbildes. Ein wichtiges Ergebnis ist die mittlerweile weitestgehend etablierte reformierte biologische Systematik der Plazentaliere. Die aktuelle auf molekulargenetischen Daten basierende Systematik ordnet die 18 Säugetierordnungen der Plazentalia vier neuen Überordnungen zu, den Xenarthra (Nebengelenktieren), Afrotheria, Laurasiatheria und Euarchontoglires (SPRINGER et al. 2004, vgl. Abb. 3). Die zuletzt genannten drei Überordnungen tragen ihren Namen aufgrund der vermuteten Regionen ihrer evolutionären Verwurzelung. Bemerkenswert ist, dass in den jetzigen Überordnungen plazentale Säugetiere vereinigt wurden, die allein nach morphologischen Kriterien so nie zusammengestellt worden wären (vgl. dazu ausführlich ULLRICH 2013). Die Ergebnisse molekularer Studien haben also – anders als immer wieder behauptet – klassische Abstammungsbeziehungen nicht bestätigt, sondern mehr oder weniger stark durcheinandergewirbelt.

## Die Ergebnisse molekularer Studien haben klassische Abstammungsbeziehungen nicht bestätigt, sondern mehr oder weniger stark durcheinandergewirbelt.

Unter dem Einfluss der Synthetischen Evolutionstheorie entwickelten ZUCKERKANDL (1960) und PAULING (1962, 1965) erste Modelle zur Bestimmung von spezifischen Zeitpunkten von evolutionären Aufspaltungen und der Zeitdauer evolutionärer Prozesse bei Proteinen. Die Vorstellung langsam und kontinuierlich sich ändernder Gene und der von ihnen codierten Proteine bildete die Basis für die Etablierung



einer Vielzahl methodischer Ansätze zur Nutzung molekularer Uhren. Während sich, wie oben erwähnt (Abb. 3), bezüglich der phylogenetischen Systematik der Säugetiere ein mittlerweile allgemein akzeptiertes, jedoch nicht widerspruchsfreies Bild bei der Kombination von Morphologie, Fossilien und Molekülen ergab, kann Gleiches bezüglich der Ergebnisse molekularer Uhren nicht gesagt werden. Wie auch bei anderen Tierklassen sind in der Regel die anhand molekularer Uhren ermittelten Aufspaltungszeitpunkte gegenüber den auf Fossilien basierenden Ergebnissen deutlich früher anzusetzen (BININDA-EMONDS et al. 2012). Dennoch geht O'LEARY (2013) weiterhin davon aus, dass die Entstehung der plazentalen Säugetiere erst im Känozoikum (Erdneuzeit) stattfand (vor ca. 65 Millionen radiometrischen Jahren); BININDA-EMONDS et al. (2007) und MEREDITH et al. (2011) dagegen verlegen diesen Zeitpunkt unter Nutzung molekularer Uhren ca. 35 Millionen Jahre früher in die Kreidezeit des Mesozoikums. Diese großen Differenzen haben natürlich Konsequenzen für die Modellierung der hypothetischen Evolutionsprozesse der Säugetiere. Welchen Einfluss hatte das Aussterbeereignis am Übergang von der Kreide zum Tertiär vor ca. 65 Millionen Jahren auf die Säugetierevolution? War das Verschwinden der Dinosaurier eine der entscheidenden Rahmenbedingungen dafür? Wo vollzog sich die Entstehung und welche Wege nahm die geographische Ausbreitung der modernen Säugetierordnungen? Wie diese Fragen beantwortet werden, wird wesentlich durch die jeweils favorisierten Altersabschätzungen bestimmt. Nachfolgend werden die in der Literatur dominierenden und widerstreitenden Hypothesen zur zeitlichen Modellierung der Säugetierevolution kurz vorgestellt.

### Wie lang war die Zündschnur?

Über den Zeitpunkt der Entstehung der ersten Vertreter von modernen Säugetierordnungen und ihrer evolutionären Diversifikation (Aufspaltung und zunehmende Verschiedenartigkeit) werden drei Sichtweisen diskutiert (vgl. Abb. 4). Der Begriff „Zündschnur“ bezieht sich auf das vermutete Zeitintervall zwischen dem erstmaligen Auftreten von Grundformen der moder-

|                                                                                                    | 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                       |

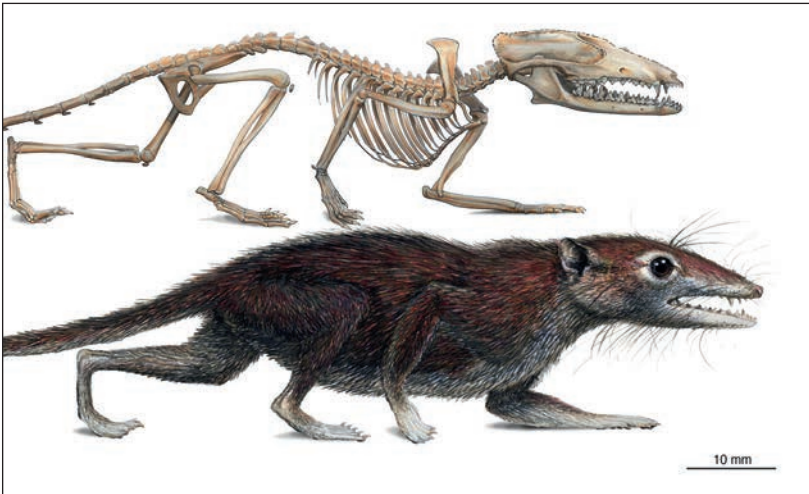
Zahlenangaben jeweils in Millionen radiometrischen Jahren

nen Säugetiere und ihrer weiteren Aufspaltung (Diversifikation).

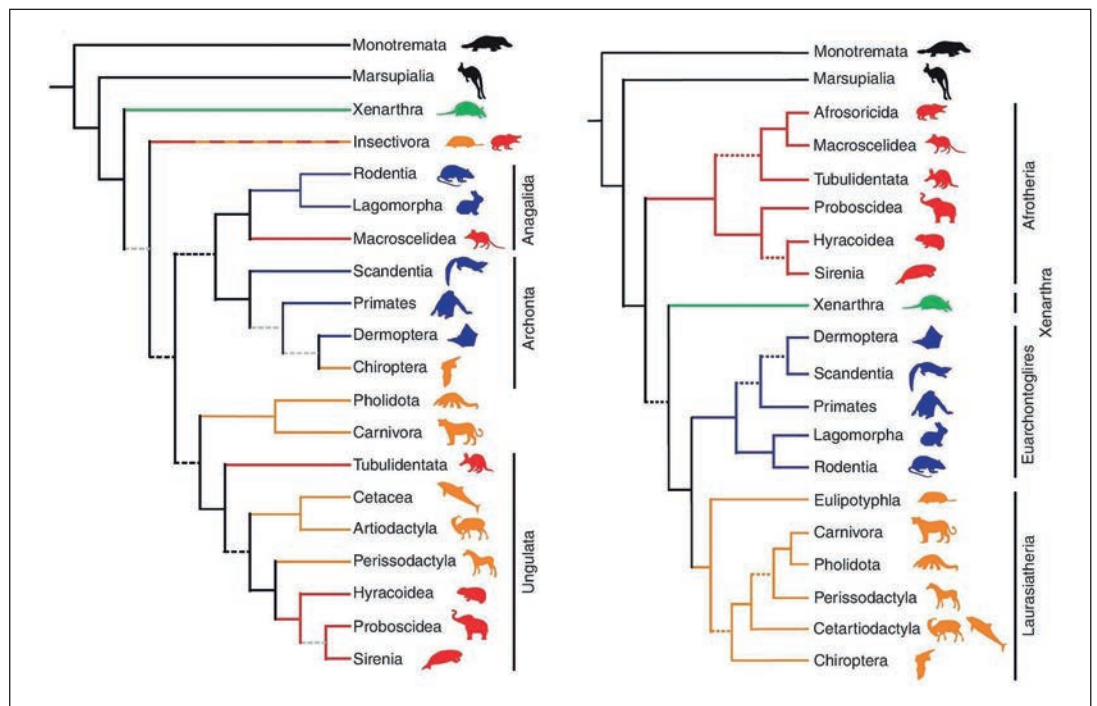
**Das Explosive Modell.** Darunter versteht man die klassische, zumeist auf fossilem, morphologischem und molekulargenetischem Datenmaterial basierende phylogenetisch-cladistische Modellierung (WIBLE et al. 2007, O'LEARY et al. 2013). Untersuchungen einzelner Säugetiergruppen auf der Basis molekularer Uhren unterstützen ebenfalls diese Sichtweise (z.B. WU et al. 2012). Urtümliche Säuger (Eutheria) zur Zeit der Dinosaurier sind danach nicht die unmittelbaren Vorfahren moderner Säugetiere. Erst zu Beginn der Erdneuzeit (nach O'LEARY et al. 2013: vor ca. 64,85 Millionen Jahren) entstand demnach der erste Vertreter der modernen Säugetiere. Innerhalb nur weniger Jahrmillionen kam es danach zu einer explosionsartigen Diversifikation in die heute bekannten mehr als 5000 Säugetierarten. Dieses Modell wurde vordergründig durch die paläontologische Befundlage gestützt, verliert jedoch aufgrund der aktuellen molekularbiologischen Befunde, aber auch aufgrund aktueller Fossilfunde wie *Juramaia* (Abb. 2) und *Eomaia* (Abb. 5) an Glaubwürdigkeit.

**Tab. 1** Vergleich unterschiedlicher Studienergebnisse zur Entstehung und erstmaligen Diversifikation von einzelnen modernen Säugetierordnungen und -überordnungen. (Nach O'LEARY et al. 2013)

**Abb. 2** *Juramaia sinensis* ist ein ausgestorbenes Säugetier, der bislang einzige Vertreter Gattung *Juramaia*. Es wurde 2011 in Schichten des Oberjura in der Provinz Liaoning (China) entdeckt, die auf 160 Millionen radiometrische Jahre datiert sind. Für Luo et al. (2007) gilt *Juramaia* als ältester fossiler Vertreter der modernen Plazentatiere. Damit müsse, so die Autoren, die Entstehung der Plazentatiere und ihre Abspaltung von den Beuteltieren um 35 Millionen Jahre vordatiert werden. Bis dahin galt *Eomaia* (Abb. 5) als ältester fossiler Vertreter der modernen Plazentatiere. (<http://phys.org/news/2011-08-discovery-million-year-old-fossil-milestone-early.html>)



**Abb. 3** Links der bislang akzeptierte Baum der plazentalen Säugetiere nach morphologischen Merkmalen, rechts der sich abzeichnende Baum nach molekularen Daten. (Aus SPRINGER et al. 2004; Trends in Ecology and Evolution)



**Das Explosive Modell mit kurzer Zündschnur** („Short-fuse“-Modell). Dieses Modell basiert vorrangig auf Ergebnissen molekularer Uhren, die an Fossilien kalibriert wurden (z.B. SPRINGER et al. 1997, PENNY et al. 1999). Der hypothetische Vorfahre der modernen Säugetiergruppen entstand danach – wie beim explosiven Modell – vor ca. 160 Millionen Jahren. Aber bereits nach 60 Millionen Jahren („kurze Zündschnur“) in der Kreide evolvierten danach erste Vertreter moderner Säugetiere (vor ca. 100 Millionen Jahren) und auch deren erste Diversifikation begann lange vor der Kreide-Tertiär-Grenze.

**Das Explosive Modell mit langer Zündschnur** („Long-fuse“-Modell). Auch dieses Modell basiert vorrangig auf Ergebnissen molekularer Uhren, die an Fossilien kalibriert wurden (z.B. MEREDITH et al. 2011, SPRINGER et al. 2003). Die Entstehung des hypothetischen Vorfahren der modernen Säugetiergruppen wird aber deutlich vorverlegt auf vor 217 Millionen Jahre in die Trias. Erst 117 Millionen Jahre später („lange Zündschnur“) evolvierten in der Kreide die ersten Vertreter moderner Säugetierordnungen (vor ca. 100 Millionen Jahren). Die ersten Diversifikationen innerhalb dieser Ordnungen begannen dann aber erst jenseits der Kreide-Tertiär-Grenze vor ca. 65 Millionen Jahren.

Im Gegensatz zum Explosiven Modell wurden das Short-fuse-Modell und das Long-fuse-Modell zunächst nur durch molekularbiologische Daten gestützt. Mittlerweile können sich diese Sichtweisen auch auf – bislang noch sehr wenige – Fossilfunde berufen. Darüber hinaus passen diese Modelle besser zum Szenario der Kontinentaldrift (Spaltung Pangäas im Zeitraum von 200–52 Millionen Jahren) und daran ge-

knüpfte paläogeographische Überlegungen zur Besiedlung der Kontinente durch die Säugetiere (BININDA-EMONDS et al. 2012).

Basierend auf den zuletzt genannten zwei Modellen gibt es noch intermediäre Szenarien, in denen z.B. mehrere Diversifikationsschübe einzelner Säugergruppen in der Kreide und/oder im Känozoikum vermutet werden (KITAZOE et al. 2007, BININDA-EMONDS et al. 2007). In Tab. 1 werden Ergebnisse der vorgestellten unterschiedlichen Studienansätze zur Entstehung und erstmaligen Diversifikation von einzelnen modernen Säugetierordnungen und -überordnungen einander gegenübergestellt.

## Ursachen des Konflikts „Fossilien versus molekulare Uhren“

Wie kommt es zu derartig großen Unterschieden (bis maximal 62,5 Millionen Jahre bzw. bis zu 30% höheren Altern der molekularen Uhren im Vergleich mit dem Explosiven Modell) in den einzelnen Studien (Tab. 1)? Welchen Einfluss haben studienspezifische Methoden und die ihnen zugrundeliegenden Modelle zum Ablauf von Evolutionsprozessen auf die vorgelegten Zeitangaben? Ist langfristig eine Harmonisierung der aktuell stark voneinander abweichenden Resultate zu erwarten? In einer detaillierten Arbeit haben sich BININDA-EMONDS et al. (2012) dieser Thematik angenommen und verweisen auf eine hohe Anzahl von theoretischen und methodischen Problemfeldern, die bei der Diskussion und Wertung der jeweiligen Ergebnisse Berücksichtigung finden müssen. Die Autoren zeigen die Bedeutung evolutionstheoretischer Vorannahmen auf, die in

die jeweiligen Datierungsmodelle einfließen und sie bestimmen (z.B. Definition und Gewichtung phylogenetisch relevanter Schlüsselmerkmale, Geschwindigkeit von Evolutionsprozessen auf molekular-genetischer Ebene), sie diskutieren die Bedeutung der Kalibrierung molekularer Uhren durch Fossilien und legen spezifische methodische Schwächen bei der isolierten und kombinierten Nutzung fossiler und molekularer Befunde zur Datierung evolutionärer Prozesse offen (für eine ausführliche Diskussion siehe Originalarbeit).

### Zusammenfassung der Methodenkritik

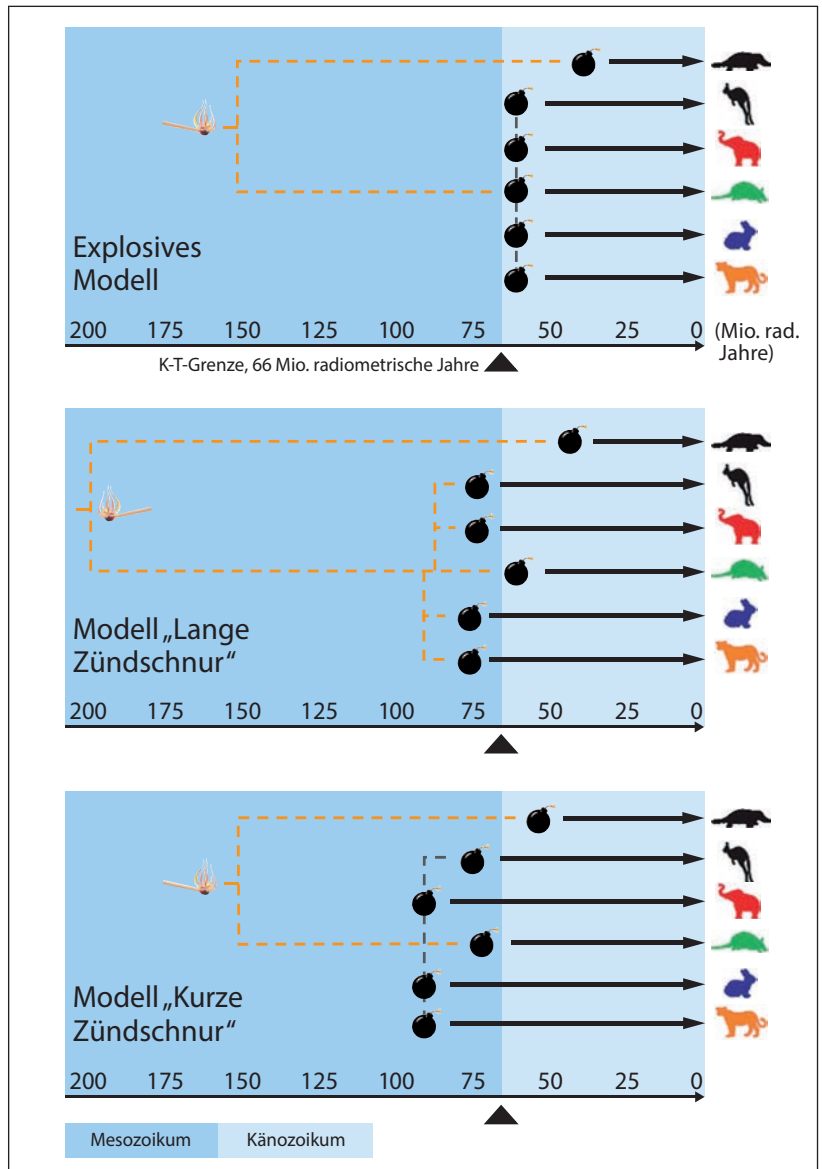
Zusammenfassend seien einige zentrale Aspekte der Methodenkritik von BININDA-EMONDS et al. (2012) an den Modellen zur Säugetierevolution aufgeführt.

**Fossilien** sind die einzigen direkten Kalibrierungspunkte für die Eichung molekularer Uhren. Die Anzahl der verfügbaren Fossilien, deren richtige Datierung sowie phylogenetische Interpretation (z.B. die Festlegung des Beginns und der Geschwindigkeit der Aufspaltung seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren) haben maßgeblichen Einfluss auf die ermittelten Zeitpunkte. Die Unvollständigkeit des Fossilberichts, fehlende Überlieferungshorizonte (z.B. in Afrika und Australien) und die Dürftigkeit der Überreste (z.B. meist nur fossile Zähne von Eutheria) einzelner Individuen erschweren neben anderen Aspekten ein Urteil darüber, wie repräsentativ der jeweilige Fund für eine Abstammungslinie ist oder nicht. Die klassische **Phylogenetik** ist einerseits hoch standardisiert (statistische Auswertungsverfahren), andererseits von vielen weichen Faktoren abhängig (z.B. Merkmalsbezeichnung, Merkmalsbewertung, Definition von Schlüsselmerkmalen).

Die Autoren beschreiben die Nutzung von Fossilien wie folgt: „Am Ende entsteht ein Ergebnis, das – im Bild gesprochen – einer Serie von Perlen auf einer Kette entspricht, jede Perle unterscheidet sich mehr oder weniger von den anderen – obwohl sie doch verwandt sind –, ob sie nun oberhalb oder unterhalb in der Kette folgen. Was sie aber im Geist des Systematikers zusammenbringt, sind aufeinander folgende, vererbte Merkmale von Eigenschaften, welche sie vermeintlich miteinander verknüpfen“ (S. 42).

Die Einführung von „Geisterlinien“ (ghost lineages), welche Überlieferungslücken von

**Die Einführung von „Geisterlinien“, welche Überlieferungslücken von mehr als 40 Millionen Jahren theoretisch überbrücken, ist u. a. Ausdruck methodischer Unsicherheit.**



mehr als 40 Millionen Jahren theoretisch überbrücken (so bei Lemuren; O’LEARY et al. 2013), ist u. a. Ausdruck der damit verbundenen großen methodischen Unsicherheit. Die Frage ist berechtigt: „Kurzum, können wir jemals darauf hoffen, die vermeintlich frühesten Vertreter einer Gruppe als die zu erkennen, die sie tatsächlich sind“ (S. 48)? Zum Beispiel ist es unmöglich zu entscheiden, ob die gefundenen Zahnreste aus der Oberkreide (ca. 100–65 Millionen Jahre) lediglich ausgestorbenen Vertretern der Eutheria zuzuordnen sind oder bereits Individuen gehörten, die als unmittelbare Vorfahren der Plazentalia einzuordnen wären.

Das Konzept der **Molekularen Uhren** basierte auf der Hoffnung, ein uhrenähnliches Verhalten bei der Veränderung von Genen und Proteinen im Verlauf ihrer Evolution vorzufinden und als Datierungsmethode nutzen zu können. Die mittlerweile zahlreich bekannten Belege für die Variabilität der Taktfrequenzen (bzw. Mutationsraten) sprechen jedoch eine ganz andere Sprache. Es gibt keine einheitlich konstant tickende molekulare Uhr. Die aus den Ähnlich-

**Abb. 4** Gegenüberstellung der gegenwärtig dominierenden Sichtweisen zur zeitlichen Fixierung der Evolution der Plazentatiere (inklusive ihrer Überordnungen) im Vergleich mit der Evolution der Beuteltiere (Marsupialier) und Kloakentiere (Monotremata). Das Schema basiert auf der tabellarischen Zusammenstellung entsprechender Zeitpunkte aus O’LEARY et al. (2013, vgl. Tab. 1) und auf dem von SPRINGER et al. (2007) vorgestellten molekularen Stammbaum. Die durchgezogenen Linien berücksichtigen aktuell verfügbare fossile und molekularbiologische Daten heutiger Säugetierformen zur Bestimmung ihres evolutionären Entstehungszeitpunktes („Explosion“). Die unterbrochenen Linien („Zündschnur“) stellen die Zeitdauer dar, die vom Auftreten der vermuteten Ausgangsform bis zur „Explosion“ der jeweiligen modernen Säugetierform vergangen sein soll.



**Abb. 5** *Eomaia scansoria* galt – wenn auch nicht unwidersprochen – bis 2011 als ältester fossiler Vertreter der modernen Plazentatiere. Ji et al. beschrieben den Fund 2002, der wie der bislang älteste fossile Vertreter der Plazentatiere, *Juramaia* (siehe Abb. 2), in Kreideschichten der chinesischen Provinz Liaoning gefunden und auf 125 Millionen radio-metrische Jahre datiert wurde. Dieser Fund rückte damals den Zeitpunkt der Entstehung der Plazentatiere aus dem Känozoikum um 65 Millionen Jahre zurück in das Mesozoikum. ([http://de.wikipedia.org/wiki/Eomaia\\_scansoria](http://de.wikipedia.org/wiki/Eomaia_scansoria))

keitsanalysen von Genen, Gensequenzen und Genomen ableitbaren Differenzen führen aus evolutionstheoretischer Perspektive zur Annahme komplizierter und zeitlich extrem variabler Evolutionsabläufe, die ihrerseits bei der Modellierung molekularer Uhren methodisch schwer darzustellen sind. Es müssen u. a. Taktfrequenzunterschiede (das sind variierende Mutationsraten) zwischen Genen in den Mitochondrien und den Genen im Zellkern, zwischen Genen mit unterschiedlich hoher hierarchischer Einbindung („constraint genes“, z. B. Masterkontrollgene) im selben Individuum und variierende Raten identischer Gene in verschiedenen Individuen (Heterotachie) berücksichtigt werden.

Weiterhin geht man davon aus, dass in kurzen Zeitspannen molekulare Uhren sehr variabel laufen können und erst über einen längeren evolutionären Zeitraum das uhrenartige Verhalten des Genwandels nutzbar wird. Keinerlei Aussagen sind aus den zugrundeliegenden genetischen Sequenzunterschieden darüber möglich, ob deren Evolution schnell in kurzen Zeitabschnitten oder langsam über einen langen Zeitabschnitt verlief. Dennoch bilden die theoretischen Vorgaben zur Geschwindigkeit von Evolutionsprozessen einen wichtigen Faktor für das jeweilige Uhrenmodell.

Ein zusätzlich erschwerender Punkt bei der Modellierung ist die Unterscheidung homologer – also verwandtschaftlich bedingter – von konvergent entstandenen Sequenzunterschieden (deren Ähnlichkeit also unabhängig auftrat), insbesondere bei schnell evolvierenden Linien. Abschließend räumen die Autoren ein: „Bei der Bestimmung des Zeitpunktes der (molekularen) Aufzweigung jagen wir eine Unbekannte, oder noch schlimmer, die Zusammensetzung zweier Unbekannter: Die Topologie des phylogenetischen Baumes und die Länge seiner Äste“ (S. 66).

Für BININDA-EMONDS et al. (2012) repräsentieren molekulare *Datierungsmethoden* eine „black box“, da sie stärker als die phylogenetischen *Rekonstruktionsmethoden* auf subjektiven Annahmen basieren und deshalb hinsichtlich ihrer Ergebnisse stärker divergieren.

### **Methodische Grenzen der naturhistorischen Forschung**

Während einerseits immer größere Datenmengen bei phylogenetischen und molekularbiologischen Analysen (z. B. BININDA-EMONDS 2007, O’LEARY et al. 2013) dank leistungstarker Algorithmen Berücksichtigung finden können, zeigen die vorgelegten Ergebnisse eine zunehmende Spannweite daran anknüpfender widersprüchlicher Deutungen. Und das obwohl bei allen Studien höchst standardisierte statistische Methoden zum Einsatz kommen und die Auswertung der unüberschaubaren Einzeldaten nur noch durch computergestützte Verfahren erfolgt – also ein höchstes Maß an mathematisch-naturwissenschaftlichem „Know How“ vorausgesetzt werden kann (vgl. dazu auch JUNKER & SCHERER 2013, Abschnitt V.10.2). Die hier diskutierten Ergebnisse der jeweiligen Studien und die daraus abgeleiteten Modellierungen sind keine unabhängigen Belege für eine abgelaufene Evolution, sondern basieren auf der Vorgabe, dass eine natürliche Entstehungsgeschichte des Lebens Tatsache ist. Deswegen sind von ihnen auch keine Aussagen über Ursachen und Mechanismen der Evolution zu erwarten. Die extremen Unterschiede hinsichtlich der vermuteten Zeitpunkte der evolutionären Entstehung der modernen Säugetierordnungen und ihrer Diversifikation dokumentieren einmal mehr die besondere Qualität und die Komplexität des Forschungsgegenstandes der Evolutionsbiologie: die Geschichte des Lebens. Die methodischen Grenzen und die Abhängigkeit der Ergebnisbewertung von theoretischen Vorannahmen, denen sich die Naturwissenschaften bei der hypothetischen Rekonstruktion der Naturgeschichte (GUTMANN 2005) stellen müssen, sind offensichtlich. Erst die Berücksichtigung dieser Zusammenhänge und Rahmenbedingungen ermöglicht eine sachliche Einordnung und Wertung der jeweiligen Forschungsergebnisse. Diese sind also im Einzelnen nicht als absolut und über jeden Zweifel erhaben anzusehen, sondern repräsentieren Wahrscheinlichkeitsaussagen, die

ohne Offenlegung von Stärken und Schwächen der jeweils verwendeten Methodik und aller der Modellbildung zugrundeliegenden theoretischen Annahmen nicht vergleichbar sind.

## Alternativen: Ursachen des fossil belegten biogeographischen Wechsels

Der Konflikt zwischen Molekülen und Morphologie (Fossilien) zur Bestimmung von relevanten Zeitpunkten und der Dauer von Evolutionsprozessen zur Modellierung der Säugetierevolution ist kein Einzelfall. Die Diskussionen um den Zeitpunkt der Trennung von Protostomata (Urmündern) und Deuterostomata (Neumündern), um den Verlauf der Kambrischen Explosion oder zur Entstehung der Vögel zeigen identische inhaltliche und methodische Schwierigkeiten. Auch wenn sich das evolutionsbiologische Forschungsprogramm häufig bewährt und zu einem heuristisch wichtigen Werkzeug in der Biologie geworden ist, kann es dennoch angezeigt sein, die Leitidee „Evolution“ in Frage zu stellen, wenn die Zunahme der Widersprüche evolutionsbiologischer Modellierungen trotz immer größer werdender Datenmengen eine empirische Begründung dafür liefert, nach Alternativen zu suchen.

Dass diese nicht allein auf der Basis des naturwissenschaftlich Erklärbaren zu finden sind, ist eine theoretische Vorgabe schöpfungsbasierter Vorstellungen. Auf naturwissenschaftlicher Ebene bieten sich – unter Vorgabe geschaffener Säugetiergrundtypen – die bei der fossilen Überlieferung von Säugetieren auffällig häufig dokumentierten biogeographischen Wechsel an, um nach einem anderen ordnenden Grund ihrer geologischen Überlieferung zu fahnden. Die fossilen Überlieferungshorizonte könnten Zeugnisse mehrfacher, katastrophisch bedingter Vernichtungen einzelner Säugetierordnungen in spezifischen Ökosystemen sein, die zeitgleich, aber biogeographisch getrennt von anderen Säugetierordnungen existierten. Der immer häufiger erforderliche Rückgriff auf „nicht überlieferte Lebensräume“ und „Geisterlinien“ in der evolutionsbiologischen Modellbildung sowie die außergewöhnlich hohe Anzahl der zu postulierenden Konvergenzentwicklungen innerhalb der Mammalia sind interessante Indizien dafür, dieser Alternative zu folgen (vgl. STEPHAN 2002). Ob diese Vermutung im Gesamtkonzept der geologischen Überlieferungsgeschichte aller Organismen und auch in Bezug auf die Altersfrage eine fruchtbare Alternative sein kann, wird das weitere wissenschaftliche Suchen zeigen.

## Literatur

- 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 Zeit-tafel*. 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.

*Anschrift des Verfassers:*

Dr. Henrik Ullrich, Dr.-Scheider-Str. 53a, 01589 Riesa, ullhen.embryo@t-online.de