



Pristerognathus vanderbyli (Therocephalia) van het Laat-Perm van Zuid-Afrika

IN DEN BEGINNE...

EVOLUTIE VAN DE ZOOGDIEREN DEEL I

Als het gaat over de eerste zoogdieren, dan komt vaak het plaatje naar boven van een klein spitsmuisachtig nachtdiertje dat miljoenen jaren lang tussen de dinosauriërs heeft overleefd en zich pas na de inslag van de Chicxulub meteoriet waarbij de dinosauriërs het loodje leggen de kans krijgt te evolueren en zich verspreiden. De werkelijkheid is echter een stuk interessanter en bij lange na niet beperkt tot dat kleine muisje tussen de grote dinopoten.

Om de evolutie van de zoogdieren te bestuderen is het eerst nodig dat we vaststellen wat een zoogdier nu eigenlijk is. Vraag aan een willekeurige voorbijganger op straat wat een zoogdier is, dan zul je al een aantal kenmerken krijgen. We zijn immers zelf zoogdier en hebben dus wel enigszins zicht op wat ons onderscheidt van de reptielen, vissen, insecten en andere diergroepen. Maar behalve het feit dat we warmbloedig zijn, haren hebben en onze kinderen voeden met moedermelk, zijn er nog een aantal eigenschappen die kenmerkend zijn voor zoogdieren. Zo hebben zoogdieren een middenrif, dat het bovenste en onderste deel van de torso van elkaar scheidt, en ze hebben een uniek hart. Het zoogdierhart heeft vier holle ruimtes (dit is echter niet helemaal uniek voor zoogdieren, want vogels en krokodillen hebben dit ook, reptielen en amfibieën hebben er echter maar drie en vissen zelfs maar twee) met slechts een enkele slagader die naar het hart leidt.

Hoewel dit allemaal kenmerkende eigenschappen zijn waarmee we de nu levende zoogdieren kunnen onderscheiden van andere diergroepen, hebben we er als het gaat om fossielen niet zo veel aan. Gelukkig zijn er ook een aantal kenmerken in het skelet die voor zoogdieren onderscheidend zijn:

- Zoogdieren hebben een onderkaak die bestaat uit een enkel bot. In andere vertebraten bestaat de onderkaak uit meerdere elementen.
- Alle zoogdieren hebben drie kleine botjes in het middenoor: stijgbeugel, hamer en aambeeld (zie box).
- Typisch voor zoogdieren is het melkgebit dat gewisseld wordt voor het volwassen gebit.
- Het gebit van zoogdieren is heterodont, wat betekent dat een zoogdiergebit bestaat uit verschillende elementen (incisieven, caninen, premolaren en molaren).

- Zoogdierbotten hebben epifysen.
- Zoogdieren hebben alleen ribben aan hun borstwervels (reptielen hebben bijvoorbeeld ribben aan al hun wervels).
- Het schouderblad heeft een richel, het *spina scapulae*.
- De schedel heeft twee occipitale condyles.
- Zoogdieren hebben een secundair verbeend verhemelte.
- Zoogdieren hebben een enkelvoudige neusopening in de schedel (dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld reptielen, die een dubbele opening hebben).

VAN REPTIEL NAAR ZOOGDIER

Voor de oorsprong van de zoogdieren moeten we veel verder terug dan de tijd van het spitsmuisachtige diertje tussen de dinosaurussen. We moeten

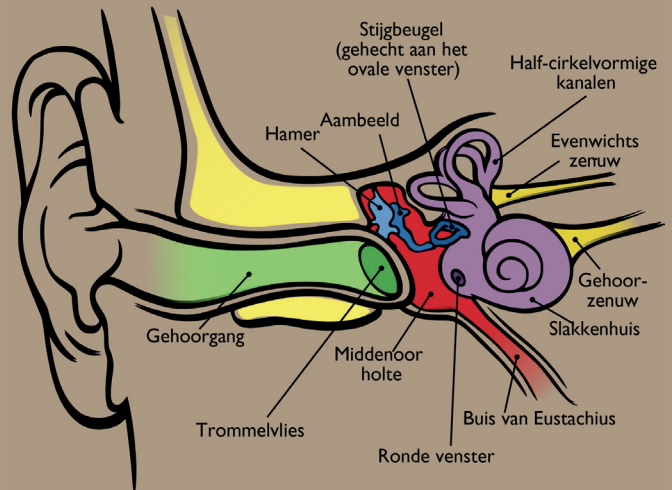
AUTEUR
NATASJA DEN OUDEN

VAN KAAK NAAR OOR

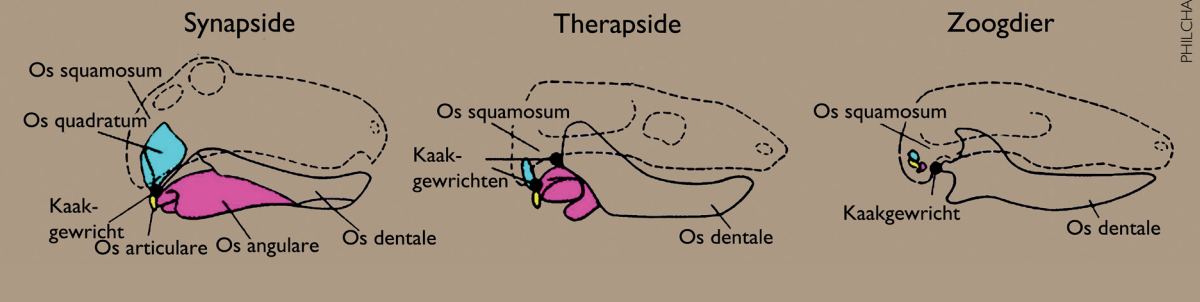
Het middenoor van een zoogdier bestaat uit drie kleine botjes: de hamer (*malleus*), het aambeeld (*incus*) en de stijgbeugel (*stapes*). De geluidsgolven die het oor opvangt laten het trommelvlies vibreren. Deze vibraties worden doorgegeven door het eerste gehoorbeentje in de reeks, de hamer. De hamer geeft de vibraties dan via het aambeeld door aan de stijgbeugel, die het op zijn beurt weer doorgeeft aan het binnenoor. Door deze constructie worden de vibraties - en daarmee dus het gehoor - versterkt. De evolutie van de beentjes in het middenoor van een zoogdier is een schoolvoorbeeld van exaptatie, oftewel het gebruiken van bestaande constructies voor nieuwe doeleinden. Hoe zit dit?

Bij de reptielen, de diergroep waar de zoogdieren van afstammen, bestaat de onderkaak uit meerdere delen: het *os dentale*, het *os articulare*, het *os angulare* en het *os quadratum*. In zoogdieren correspondeert het *os angulare* met het *pars tympanica* op het slaapbeen. Het *os articulare* en *os quadratum* zijn steeds verder naar achteren komen te liggen en uiteindelijk zelfs losgekomen. Eenmaal los zijn ze naar het middenoor gemigreerd, en heten ze nu hamer en aambeeld. We weten dat hamer en aambeeld met het *articulare* en *quadratum* corresponderen, doordat in de ontwikkeling van embryo's deze overgang zichtbaar is. De fossielen steunen de data verkregen uit embryonaal onderzoek. Door de jaren heen zijn er meerdere fossielen gevonden met een soort van tussenstadium tussen het reptielenoor en het zoogdieroor. De laatste schakel uit de keten werd in 2011 in China gevonden. Dit was het vrijwel complete skelet van een dier dat een middenoor had dat een middenweg hield tussen dat van een reptiel en dat van een zoogdier. Bij deze *Liaconodon hui* zijn de gehoorbeentjes al losgekomen van het *os dentale*, maar worden ze nog wel achter in de kaak op hun plaats gehouden door kraakbeen (Meng *et al.*, 2011).

Bij zoogdieren bestaat de onderkaak dus alleen uit het *os dentale*. Dit heeft zo een aantal voordelen. Hierboven werd al aangehaald dat het hebben van meerdere botjes in het middenoor ervoor zorgt dat geluidsgolven versterkt worden en het gehoor dus beter wordt. Maar ook voor de kaak heeft het voordelen. Doordat het maar uit één stuk bestaat is het steviger. Maar ook de spieren zijn anders komen te liggen, waardoor de krachten beter verdeeld worden en het effect van het hebben van kiezen die goed in elkaar passen optimaal wordt benut. Dit is belangrijk, want op deze manier zijn zoogdieren beter in staat hun eten te kauwen, waardoor het beter verteerd kan worden en er meer energie uit gehaald kan worden. En die energie hebben warmbloedige dieren hard nodig om hun temperatuur op peil te houden.



CHITIKA L. BROCKMANN



PHILCHA

terug naar een periode ver voor die van de dinosaurïers, naar het Carboon. In deze periode vindt een splitsing plaats tussen de sauropsiden (reptielen en uiteindelijk vogels) en de synapsiden (zoogdierachtige reptielen of stamzoogdieren en de echte zoogdieren). Synapsiden hebben een enkele opening in de schedel, achter de oogkassen, de *temporale fenestra*. In eerste instantie was die opening alleen bedekt door spiermassa, maar in hogere synapsiden en zoogdieren is het *os sphenoidale* (wiggendebeen) vergroot zodat het de opening volledig afdekt. De eerste dieren met een *temporale fenestra* vinden we zo'n 324 miljoen jaar geleden, in het Laat-Carboon. Deze groep wordt uiteindelijk zo succesvol, dat ze van het Midden tot Laat-Perm (299-251 miljoen jaar geleden) de dominante terrestrische diergroep zijn. Ze bestaan uit drie ordes: de Dinocephalia, de

herbivore Anomodontia en de Theriodontia die voornamelijk carnivoor zijn. De Dinocephalia sterven al tijdens het Midden-Perm uit, maar de andere twee ordes floreren.

De Theriodontia vallen uiteen in drie groepen: de Gorgonopsia, de Therocephalia en de Cynodontia. De Gorgo-

nopsia is de meest primitieve groep. Aanvankelijk zijn ze niet groter dan een gemiddelde hond, maar na het uitsterven van de Dinocephalia kunnen ze zich verder ontwikkelen en de grootste onder de Gorgonopsia, *Inostrancevia*, bereikt uiteindelijk de grootte van een neushoorn met een schedel van 45 cm en 12 cm lange sabeltanden (Ward,



Cynognathus, een Cynodont uit het Trias van Zuid-Afrika

NOBU TAMURA

2004). De Therocephalia bestaan voornamelijk uit carnivoren en zijn in veel opzichten net zo primitief als de Gorgonopsia. Een van de overeenkomsten is het hebben van lange hoektanden. Maar de Therocephalia hebben ook verder ontwikkelde kenmerken, zoals eenzelfde aantal vinger- en teenkootjes als in moderne zoogdieren. Ze zijn de zustergroep van de Cynodontia, de groep waaruit de echte zoogdieren ontstaan zijn. De Cynodontia is een zeer diverse groep, die al het merendeel van de zoogdierkenmerken laat zien. Samen met de Therocephalia en de Lystrosauridae (Dicynodontia) overleven ze de Perm-Trias grens.

Tot de Anomodontia behoren de Dicynodonten. Het zijn herbivoren met, zoals de naam al doet vermoeden, twee slag tanden. Ze waren erg succesvol en heden ten dage worden er zo'n 70 genera herkend. Sommige genera zijn klein, ter grootte van een rat, andere zo groot als een koe. Lystrosauridae is een familie binnen de Dicynodonten die interessant is, omdat ze de massa uitsterfingsfase aan het einde van het Perm (251 miljoen jaar geleden) weten te overleven. Naar schatting 95% van het leven (zowel dierlijk als plantaardig) overleeft deze periode niet. Waarom juist de Lystrosauridae deze desastreuze periode overleven is niet bekend. Wel worden een aantal suggesties gedaan: zo zou het genus *Lystrosaurus* aangepast zijn aan slechte luchtcondities omdat het hopen graaft, of het zou

een semi-aquatische levensstijl hebben gehad, wat geholpen kan hebben bij zijn overleving. Een onomstotelijke verklaring is er nog niet. Hoe dan ook, ze weten de Perm-Trias grens te overleven en vormen in het Vroeg-Trias zelfs 95% van de landvertebratenfauna op aarde. Uiteindelijk leggen ze het dan toch af tegen de Archosauria (dinosauriërs, pterosauriërs en krokodillen) en hoewel een aantal soorten nog tot aan het Krijt overleven, halen de meeste het eind van het Trias niet.

Het Trias is een belangrijke periode in de ontwikkeling van de zoogdieren. Een groot deel van het leven op aarde is aan het eind van het Perm uitgestorven en er vindt een omslag in de fauna plaats. Waar eerst nog de therapsiden heersten, is nu plaats voor nieuwe vormen. Al snel profiteren de Archosauria hiervan en aan het eind van het Trias ontstaan de eerste echte dinosauriërs. Maar ook de zoogdieren zien hun kans schoon. Er ontstaan verschillende groepen van basale zoogdieren die niet in de nu nog levende groepen (monotremen, buideldieren en placentalen) te plaatsen zijn. Hieronder worden de belangrijkste groepen, inclusief de huidige, kort beschreven.

DE KLASSE MAMMALIA

De zoogdieren kunnen ingedeeld worden in een aantal groepen. In 1945 is dit gedaan door George Gaylord

Simpson in zijn standaardwerk *Principles of Classification and a Classification of Mammals*. In 1997 heeft er een revisie van dit werk plaatsgevonden door McKenna en Bell.

Deze indeling van de zoogdieren is nog steeds een algemeen geaccepteerde, hoewel er mogelijk wat verschuivingen op handen zijn door de toemerkende data uit de moleculaire genetica. Hieronder worden enkele basisgroepen uit de classificatie behandeld.

MONOTREMATA

Monotremen, of cloacadiëren, vormen een orde zoogdieren die nu alleen in Australië en Nieuw-Guinea voorkomt. De orde Monotremata bestaat uit twee subordes; de Platypoda, met als enige familie de Ornithorhynchidae, waarvan het vogelbekdier (*Ornithorhynchus anatinus*) de enige overgebleven soort is, en de Tachyglossidae, waarvan vier soorten nu nog bestaan: de mierenegel (*Tachyglossus aculeatus*), de gewone vachtgel (*Zaglossus bruijii*), de zwartharige vachtgel (*Z. bartoni*) en Attenborough's vachtgel (*Z. attenboroughi*).

De monotremen hebben waarschijnlijk hun oorsprong in Australië gehad. De oudste monotrem, *Steropodon galmani*, komt uit Australië en heeft een ouderdom van ongeveer 110 miljoen jaar. Deze is gevonden in de opaalhoudende sedimenten van Lightning Ridge in New South Wales, waardoor de fossielen een prachtige opaalblauwe kleur hebben. Deze vroege monotrem is Ornithorhynchide, dus vogelbekdierachtig, en heeft tribosphenische kiezen (Musser, 2003). Tribosphenische kiezen hebben drie puntige knobbels en komen in alle zoogdiergroepen voor en zijn bij de monotremen waarschijnlijk onafhankelijk van de placentalen en buideldieren geëvolueerd (Stokstad, 2001). Tot nu toe is er slechts één monotrem buiten Australië gevonden, en wel in Zuid-Amerika (Pascual *et al.*, 2002). Het fossiel stamt uit het Paleoceen van Patagonia en is een ornithorhynchide monotrem met de naam *Monotrematum sudamericanum*.

De taxonomie van de monotremen is in het Krijt al relatief divers, wat aangeeft deze dieren hier al aan het diversifiëren waren. Musser (2003)



Skelet van een *Lystrosaurus*, in het museum van Zurich



Inostrancevia alexandri valt een *Scutosaurus* aan, in het Laat-Perm van Rusland



Steropodon galmani

KLASSIFICATIE VAN DE ZOOGDIEREN (NAAR MCKENNA & BELL)

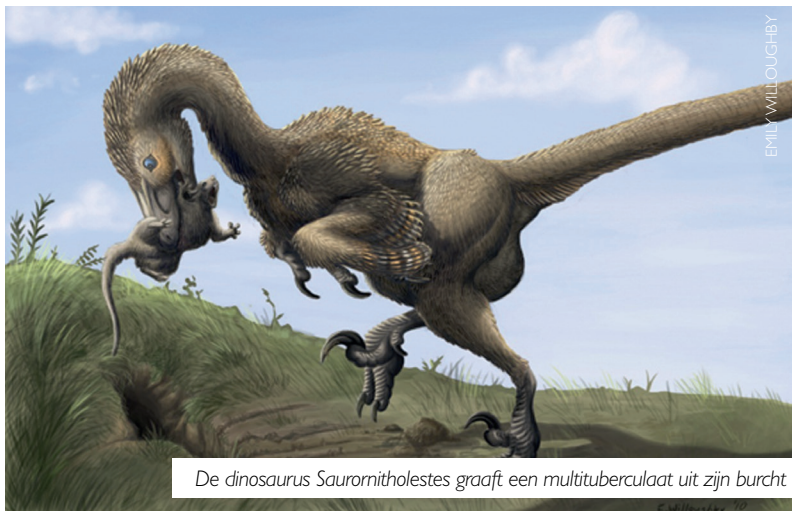
- Subklasse Prototheria: monotremen, oftewel eierleggende zoogdieren
- Subklasse Theriiformes: levendbarende zoogdieren en hun fossiele verwanten
 - Infraklasse †Allotheria: Multituberculata
 - Infraklasse †Triconodonta: Triconodonta
- Infraklasse Holotheria: moderne levendbarende zoogdieren en hun fossiele verwanten
 - Supercohort Theria: levendbarende zoogdieren
 - Cohort Marsupialia: buideldieren
 - Magnorder Ameridelphia: buideldieren uit de Nieuwe Wereld
 - Magnorder Australidelphia: Australische buideldieren en de Monito del Monte
 - Cohort Eutheria: basale en moderne placentale zoogdieren
 - Magnorder Xenarthra: gordeldieren, miereneters en luiaards
 - Magnorder Epitheria: alle overige placentale zoogdieren
 - Grandorder Anagalida: Lagomorpha, knaagdieren en olifantspitsmuizen
 - Grandorder Ferae: Carnivora, schubdieren, en †Creodonta
 - Grandorder Lipotyphla: Insectivora
 - Grandorder Archonta: vleermuizen, primaten, huidvliegers en boomspitsmuizen
 - Grandorder Ungulata: hoefdieren
 - Order Tubulidentata *incertae sedis*: aardvarken
 - Mirorder Eparctocyona: †Condylarthra, walvissen en evenhoevigen
 - Mirorder †Meridiungulata: Zuid-Amerikaanse hoefdieren
 - Mirorder Altungulata: onevenhoevigen, olifanten, zeekeoien en klipdassen

suggereert dan ook dat de monotremen hun oorsprong hadden diep in het Jura of zelfs in het late Trias.

MULTITUBERCULATA

De Multituberculata vormen een uitgestorven groep zoogdieren die in een aparte infraklasse, de Allotheria, wordt geplaatst. Het zijn over het algemeen kleine dieren die zo op het

eerste gezicht wel wat weg hebben van knaagdieren. De oudste fossielen van deze groep vinden we in Europa en stammen uit het Midden-Jura. In het Laat-Jura vinden we ze ook in Noord-Amerika. Uiteindelijk is deze groep erg succesvol. Geschat wordt dat ongeveer driekwart van de soorten die in Krijt of Paleocene zoogdiervindplaatsen gevonden wordt multituberculaat is. Verschillende afstammingslijnen overleven de Krijt-Tertiair grens. Uiteinde-



lijke sterven ze in het Laat-Eoceen uit door concurrentie met de knaagdieren (Kemp, 2005).

TRICONODONTA

De Triconodonta zijn een groep Mesozoïsche zoogdieren die kiezen hebben met drie knobbels die achter elkaar in een rij op de kroon zijn geplaatst. Het overgrote deel van de triconodonten zijn alleen bekend van geïsoleerde kaak- en gebitsfragmenten. In China, in de Yixian Formatie in de Liaoning Provincie werd echter een compleet skelet gevonden (Ji *et al.*, 1999). Deze *Jeholodens* is vrij klein, slechts 8 cm lang (gemeten zonder staart), en was waarschijnlijk een grondbewoner. Er waren echter ook grotere triconodonten, zoals *Gobiconodon* met een schedellengte van 10 cm en een lichaamslengte (wederom zonder staart gemeten) van ongeveer 35 cm (Jenkins & Schaff, 1988). Uit Mantsjoerije komt *Repenomamus*. Dit fossiel laat zien dat de vroegste zoogdieren niet altijd in de schaduw van de dinosauriërs leefden. In de buikholtte werden namelijk de resten aangetroffen van een jonge *Psittacosaurus* (Hu *et al.*, 2005).

BUIDELDIEREN

De nu levende buideldieren kunnen in twee groepen verdeeld worden: de Ameridelphia en de Australidelphia (Szalay, 1982). De Ameridelphia bestaan uit de Didelphimorpha (opossums) en Paucituberculata (spitsmuis opossums). De Australidelphia omvatten alle Australische ordes en de Zuid-Amerikaanse orde Microbiotheria, met als enig overlevend lid de Monito del Monte uit de Andes. De vier Australische ordes zijn de Peramelemorpha (buideldassen), Diprotodontia (kangoeroes, possums, koala's, wombats, etc.), Dasyuromorpha (vleesetende buideldieren) en Notoryctemorphia (de buidelmollen).

Hoewel de buideldieren nu hun grootste diversiteit in Australië hebben, zijn ze hier niet ontstaan. Lang werd gedacht dat ze in Noord Amerika ontstaan zijn, omdat daar toentertijd de oudste fossielen vandaan kwamen. Er werd gedacht dat ze van daaruit verspreiden naar Europa, Afrika en Zuid-Amerika, en van Zuid-Amerika via Antarctica naar Australië. Inmiddels zijn er nog oudere fossielen van buideldieren gevonden in China, in de Liaoning Provincie, waar ook de prachtige vondsten van gevederde dinosauriërs en goed bewaard gebleven fossiele placentale zoogdieren vandaan komen. Dit oudste buideldierfossiel, *Sinodelphys szalayi*, is ongeveer 125 miljoen jaar oud (Luo *et al.*, 2003).

LIMBURGS BUIDELDIER

Bij buideldieren denken we al snel aan Australië, maar ze kwamen op veel meer continenten voor. Zelfs Nederland heeft zijn eigen buideldier. In 2002 werd in de ENCI groeve bij Maastricht door Roland Meuris een gruismonster genomen. Tijdens het uitzoeken van dit monster vond Frans Smet een klein tandje dat vervolgens naar het Natuurhistorisch Museum in Maastricht genomen werd. Hier werd het onderzocht en er werden zelfs specialisten uit het buitenland bij gehaald. Die concludeerden dat het hier ging om een tandje van een buideldier. Een zeer bijzondere vondst, want nog nooit eerder was in Europa een fossiel van een buideldier uit het Krijt gevonden. Daarbij bleek het ook nog eens te gaan om een herpetotheriide buideldier, een groep op opossums lijkende dieren die in Noord-Amerika zijn ontstaan. Het voorkomen van dit dier in het Limburgse Krijt geeft aan dat er tijdens het Krijt een tijdelijke transatlantische landbrug heeft bestaan. Tot dusver heeft men altijd gedacht dat de oversteek pas in het Eoceen plaatsvond. Een belangrijke ontdekking dus. Het fossiel is door Martin *et al.* (2005) tot in detail beschreven in het wetenschappelijke tijdschrift *Mammalian Evolution* waar het de naam *Maastrichtidelphys meurismetj*, het Maastrichtse buideldier van Meuris en Smet, kreeg.



Reconstructie van *Maastrichtidelphys*

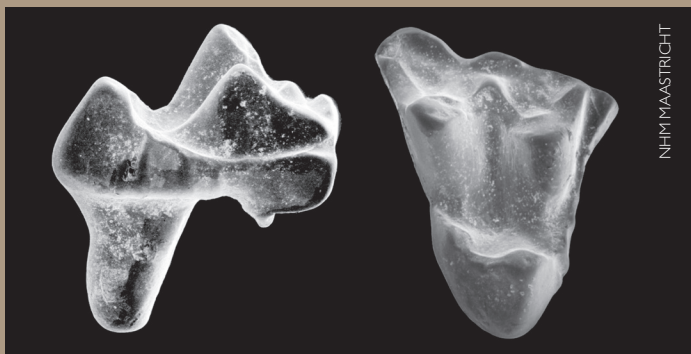
NHM MAASTRICHT



Sinodelphys szalayi fossil in het Hong Kong Science Museum

LANCASHIRE

werken. Sommigen beschouwen de basale groepen zoals hierboven beschreven als behorende bij de Placentalia terwijl anderen de grens pas leggen bij de meer moderne placentalen aan het eind van het Krijt. Wible *et al.* (2007) hebben een uitgebreide fylogenetische analyse uitgevoerd op basis waarvan ze de oorsprong van de Placentalia dicht bij de Krijt-Tertiair grens in Laurazië plaatsen. De tot nu toe gevonden fossielen uit het Krijt worden hierbij niet tot de Placentalia gerekend. In de volgende aflevering van deze serie wordt dieper ingegaan op de Placentalia van na de K-T grens.



NHM MAASTRICHT

Foto's van het tandje, gemaakt met een electronenmicroscop

CONCLUSIE

Het Mesozoïcum begint en eindigt met een massa uitstervingsfase. Beide zijn even belangrijk geweest voor de evolutie van de zoogdieren. Na de massa extinctie aan het eind van het Perm, 251 miljoen jaar geleden, begint de race met de vroege dinosaurïers om dominantie van de aarde. Hierbij lukt het de zoogdieren nog niet om te winnen. Maar dat betekent niet dat ze stil afwachten tot wat komen gaat.

Het Mesozoïcum is een tijd waarin de zoogdieren allerlei vormen afdasten en zich zo uiteindelijk optimaal aanpassen aan hun leefomgeving. Dat dit dan ook daadwerkelijk een optimale aanpassing is, is te zien aan het feit

EUTHERIA

De Liaoning Provincie in China is een belangrijke vindplaats. Hoewel de meesten deze plaats kennen van de mooie gevederde dinosaurïers, kennen we hem nu ook van de Triconodonten en buideldieren. Ook het tot voor kort oudste placentale zoogdier is hier gevonden. In 2002 beschrijven Ji *et al.* de 125 miljoen jaar oude vondsten uit Liaoning in *Nature* als *Eomaia scansoria*. Deze *Eomaia* is echter geen compleet modern placentaal zoogdier, omdat hij nog een aantal kenmerken heeft die niet helemaal bij de placentalen horen, zoals het hebben van een *Os epipubis*, oftewel een buidelbeentje. *Eomaia* kan hierdoor geplaatst worden aan de basis van de groep placentale zoogdieren (Ji *et al.*, 2002). Vorig jaar werd in Liaoning wederom een spectaculaire vondst gedaan. Dit fossiel, *Juramaia sinensis*, is ook een zeer basale Eutheria, maar veel ouder dan *Eomaia*. *Juramaia* komt namelijk uit het Midden-Jura, zo'n 160 miljoen jaar geleden. Dit betekent dat de placentale lijn veel ouder is dan voorheen werd gedacht (Zhe-Xi, 2011).

De oorsprong van de echte Placentalia zou volgens moleculaire berekeningen tussen 101 en 108 miljoen jaar geleden liggen (Eizirik *et al.*, 2001; Murphy *et al.*, 2003). Als we dan naar de gevonden fossielen gaan kijken, dan blijkt dat we te maken hebben met een verschil in opvatting tussen de onderzoekers die aan vroege Eutheria



Reconstructie van *Juramaia sinensis*, die in de varen op insecten jaagt

MARK A. KLINGLER/CARNEGIE MUSEUM OF NATURAL HISTORY

AUSTRALIË, EEN APART CONTINENT

De zoogdierfauna van Australië is uitzonderlijk. De voornaamste reden hiervoor is de enorme variëteit aan buideldieren op dit eilandcontinent. Ongeveer de helft van alle zoogdieren in Australië is buideldier. De andere helft is placentaal, maar lang niet zo divers als de buideldieren. De enige placentalen in Australië voor de komst van de mens zijn vleermuizen en knaagdieren (Archer *et al.*, 1991).

Laat-Mesozoïcum/Vroeg-Paleoceen

De buideldieren hebben hun oorsprong in Laurazië en van hieruit verspreidden ze zich naar Zuid-Amerika, waar ze hun eerste radiatie ondergingen. In deze periode, Laat-Krijt/Vroeg-Paleoceen, was Zuid-Amerika nog verbonden aan Oost-Antarctica, en Australië aan West-Antarctica. Antarctica was toen echter niet het ijzige continent dat het nu is. Aan de randen groeiden dichte bossen en vondsten van Seymour Island, aan de oostkant van Antarctica, laten een fauna zien die bestaat uit zowel buideldieren als placentalen (Marensi, 1994). De bosrijke randen vormden een corridor waardoor buideldieren zich naar Australië konden verplaatsen. Het binnenland van Antarctica was bedekt door de Transantarctische Bergketen die een barrière vormde voor de vroege non-arboreale placentale zoogdieren. Hierdoor heeft deze geografische barrière een grote invloed kunnen oefenen op de uiteindelijke fauna van Australië (Kemp, 2005).

Lang werd aangenomen dat de Australische buideldieren de afstammelingen waren van een enkele vertegenwoordiger van de Zuidamerikaanse radiatie die via Antarctica naar Australië was gemigreerd. Eenmaal in Australië zou deze vertegenwoordiger zich verder over het continent hebben verspreid en zich hebben ontwikkeld tot de diversiteit die we vandaag de dag kennen. Zo eenvoudig ligt het echter niet. Zoals in het stuk over de buideldieren al aangegeven, bestaan de Australidelphia uit alle Australische ordes plus de Zuid-Amerikaanse orde Microbiotheria. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat deze Microbiotheria nauwer verwant zijn aan de Australische radiatie dan aan de Zuid-Amerikaanse (Kemp, 2005).

Nilsson *et al.* (2004) analyseerden het mitochondriaal DNA. Deze analyse laat zien dat de Microbiotheria diep in de Australidelphia genesteld zijn. Tevens geeft deze analyse een datering van 60 miljoen jaar geleden voor de splitsing tussen de Zuid-Amerikaanse orde Paucituberculata en de Australische ordes (inclusief de Microbiotheria). Dit is 9 miljoen jaar na de splitsing met de Zuid-Amerikaanse orde Didelphimorphia. Het fossiele bestand ondersteunt deze data met vondsten van Paucituberculata van 58 miljoen jaar oud en de eerste Australische buideldieren van de vindplaats Murgon van 55 miljoen jaar geleden. De Microbiotheria en de overige Australische ordes splitsen dan zo'n 46 miljoen jaar geleden. Dit komt overeen met de afsplitsing van Australië van Antarctica, zo'n 45 miljoen jaar geleden. Deze data geven aan dat de buideldieren Australië tweemaal gekoloniseerd hebben vanuit Zuid-Amerika/Antarctica.

Mioceen en Pliocene

Aan het eind van het Paleoceen heeft Australië zich van Antarctica afgesplitst en tegen het Vroeg-Mioceen was het continent aan alle kanten omgeven door oceanen (Galloway & Kemp, 1984). De afsplitsing van zowel Australië als Zuid-Amerika van Antarctica had ook zijn gevolgen voor Antarctica. De Golfstroom die het continent verwarmde en ervoor zorgde dat de vrieskou er geen grip op had stroomde niet meer zo ver zuidelijk. De afsplitsing van Zuid-Amerika opende de Drake Passage, waardoor de Antarctische Circumpolaire Stroom zich kon ontwikkelen. Hierdoor werd Antarctica steeds kouder en tegen het Vroeg Mioceen begon zich landijs te vormen (Sanmartin & Ronquist 2004).



Trias
200 miljoen jaar geleden



Jura
150 miljoen jaar geleden



Krijt
65 miljoen jaar geleden



Heden



Monito del Monte (*Microbiotheria*)

Australië dreef steeds verder noordwaarts. Dit, gecombineerd met de vorming van de Antarctische ijskap en de vorming van bergketens, beïnvloedde het klimaat. In westelijk New South Wales werd het klimaat droger naarmate de Eastern Highlands hoger werden. In het algemeen kan een trend in toenemende droogte waargenomen worden vanaf het Midden-Mioceen (Bowler, 1976). Tijdens het Plioceen leidde dit tot een grote verandering in vegetatie. Het wijdverbreide regenwoud maakte plaats voor een meer open landschap gedomineerd door *Eucalyptus* en *Casuarina* en met een grote grascomponent (Galloway & Kemp, 1984). De graslanden openden een keur aan niches wat op zijn beurt de snelle radiatie van de macropode buideldieren (kangoeroes en kangoeroeratten) faciliteerde. Het duurde dan ook niet lang voordat zij de Australische fauna domineerden (Archer, 1984).

Immigratie van vleermuizen en knaagdieren vanuit Azië

Buideldieren bereikten Australië vanuit Zuid-Amerika, placentalen vanuit Azië. Een reconstructie van de noordelijke regionen laat zien dat er gedurende het Krijt en Tertiair een ketting van eilanden tussen Australië en Azië bestond. Vanuit een aantal van deze eilanden werden later Zuid-Tibet, Burma, het Thai-Maleisische schiereiland en Sumatra gevormd. Deze eilanden vormden een route tussen het Aziatische vasteland en het Australische continent. Behalve vleermuizen en knaagdieren gebruikten ook varanen en zangvogels deze route om Australië te bereiken (Archer *et al.*, 1991).

Vleermuizen maken deel uit van de eerste zoogdieren in Australië. In de Eocene vindplaats Murgon werden niet alleen de oudste Australische buideldieren gevonden, maar ook de oudste vleermuis. Daar de vleermuis samen met de eerste buideldieren gevonden is, zou het logisch zijn te veronderstellen dat de vleermuis met de buideldieren vanuit Antarctica mee naar Australië gemigreerd is. Er is tot nu toe echter geen enkele vleermuis uit Antarctica bekend. Daarnaast laat moleculair onderzoek zien dat de Murgon vleermuis meer overeenkomsten heeft met primitieve vleermuizen uit Noord-Amerika, Europa en Pakistan dan met die uit Zuid-Amerika. Het is daarom aannemelijker dat de vleermuizen Australië hebben bereikt door de ketting van eilanden ten noorden van het continent. Meer aanwijzingen komen uit de vindplaats Riversleigh in Queensland. Hier werden Mioceene vleermuizen gevonden die al vrij moderne kenmerken hadden, wat impliceert dat ze al ver voor het Mioceen in Australië aan kwamen en daar verder geëvolueerd zijn (Archer *et al.*, 1991).

Australië's oudste knaagdieren zijn van Pliocene ouderdom en werden gevonden in de Rackham's Roost afzettingen in Ri-

versleigh, Queensland. De diversiteit aan knaagdieren in deze vindplaats doet vermoeden dat knaagdieren al lang voor het Plioceen, waarschijnlijk in het Laat-Mioceen, Australië bereikten. Waarschijnlijk zijn ze via de droge bosrijke corridors van de Indo-Maleisische eilanden gekomen (Archer *et al.*, 1991).

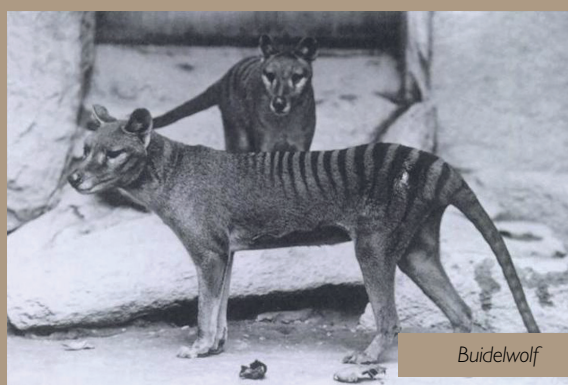
Pleistoceen en Holoceen

In het Pleistoceen bereikt de mens, via de Indonesische eilanden, het Australische continent. Het zeewater niveau was toen zo laag dat de zeestraten tussen Australië en Nieuw-Guinea en die tussen Australië en Tasmanie droog waren. Australië, Nieuw Guinea en Tasmanië vormden dus één groot eiland. De lage zeespiegel had ook zijn uitwerking op de Indonesische eilanden. Flood (1989) schat dat de grootste afstand tussen de eilanden toen niet meer dan 50 km bedroeg. De nieuwe Aboriginal bewoners hebben ontegenzeggelijk invloed gehad op de Australische zoogdierfauna, doordat zij jaagden en stukken land platbrandden om het vruchtbaarder te maken, het zogenaamde *firestick farming*. Sommige onderzoekers geloven dat deze invloed zo groot was dat het uiteindelijk het uitsterven van de Pleistocene megafauna tot gevolg had (Flannery, 1994). Anderen, zoals Dodson (1989) wijzen op het steeds droger worden van het klimaat ten tijde van het uitsterven, zo rond het glaciaal maximum. Zoals ook bij het uitsterven van de megafauna op andere continenten, blijft de discussie doorgaan.

In het Holoceen arriveerden nieuwe groepen mensen vanuit het Aziatische vasteland. Deze groepen brachten de dingo (*Canis familiaris*) met zich mee. Archer (1984) wijt het verdwijnen van de buidelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) en de Tasmaanse duivel (*Sarcophilus harrisii*) op het vasteland van Australië aan het binnenkomen van de dingo. Sinds de kolonisatie van Australië door Europeanen is een kwart van het aantal buideldiersoorten uitgestorven of ernstig in zijn bestaan bedreigd (Clemens *et al.*, 1989).



Tasmaanse duivel



Buidelwolf



Reconstructie van *Eiomaia scansoria*

dat deze aanpassingen meerdere keren voorkomen in verschillende evolutionaire lijnen. Dit fenomeen heet convergente evolutie: het ontwikkelen van dezelfde eigenschappen bij niet-verwante groepen. Een voorbeeld is bijvoorbeeld de ontwikkeling van glijvlucht in de Mesozoïsche *Volaticotherium* (een Triconodont), de moderne placentale vliegende eekhoorns en de Australische suikereekhoorns (buideldieren). Een ander voorbeeld is *Castorocauda similis*, een basaal zoogdier met een aquatische levenswijze dat qua lichaamsvorm het midden houdt tussen een bever (staart) en otter. Al deze aanpassingen wierpen 65 miljoen jaar geleden hun vruchten af wanneer de zoogdieren de massa extinctie aan het eind van het Krijt weten te overleven en de dinosaurïers het onderspit delven. Dat de zoogdieren dan nog lang niet klaar zijn met zich aan te passen en te ontwikkelen zien we in de volgende aflevering van deze serie, waarin de zoogdieren van het Paleogeen centraal zullen staan.

LITERATUUR

- Archer, M. (1984) The Australian marsupial radiation. in: Archer, M., G. Clayton (Eds.), *Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australasia*. Hesperian Press, Victoria Park.
- Archer, M., S.J. Hand, H. Godthelp (1991) *Australia's lost world. Riversleigh, world heritage site*. Reed Books, Chatswood.
- Bowler, J.M. (1976) Aridity in Australia: Age, origin and expression in Aeolian landforms and sediments. *Earth Science Reviews* 12, 279-310.

- Clemens, W.A., B.J. Richardson, P.R. Baverstock (1989) Biogeography and phylogeny of the metatheria. in: Walton, D.W., B.J. Richardson (Eds.), *Fauna of Australia, Volume 1B, Mammalia*. CSIRO publishing/Australian Biological Resources Study (ABRS), Canberra.
- Cox, C.B. (2000) Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memoirs of the Institute of Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* 95-4, 509-515.
- Dodson, J. (1989) Late Pleistocene vegetation and environmental shifts in Australia and their bearing on faunal extinctions. *Journal of Archaeological Science* 16, 207-217.
- Eizirik, E., W.J. Murphy, S.J. O'Brien (2001) Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation. *Journal of Heredity* 92, 212-219.
- Flannery, T.F. (1994) *The Future Eaters: An Ecological History of the Australian Lands and People*. Reed Books, Chatswood.
- Flood, J. (1989) *Archaeology of the dreamtime*. Collins Publishers, Sydney.
- Galloway, R.W., E.M. Kemp (1984) Late Cainozoic environments in Australia. in: Archer, M., G. Clayton (Eds.) *Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australasia*. Hesperian Press, Victoria Park.
- Hu, Y., J. Meng, Y. Wang, C. Li (2005) Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature* 433, 149-152.
- Jenkins, F.A. Jr., C.R. Schaff (1988) The early Cretaceous mammal Gobiconodon (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6, 1-24.
- Ji, Q., Z.-X. Luo, S. Ji (1999) A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature* 398, 326-330.
- Ji, Q., Z.-X. Luo, C.-X. Yuan, J.R. Wible, J.-P. Zhang, J.A. Georgi (2002) The earliest known

- eutherian mammal. *Nature* 416, 816-822.
- Kemp, T.S. (2005) *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press, Oxford.
- Luo, Z.-X., Q. Ji, J.R. Wible, C.-X. Yuan (2003) An Early Cretaceous Tribosphenic Mammal and Metatherian Evolution, *Science* 302, 1934-1940.
- Marensi, S.A., M.A. Reguero, S.N. Santillana, S.F. Vizcaino (1994) Eocene land mammals from Seymour Island, Antarctica: palaeobiogeographical implications, *Antarctic Science* 6-1, 3-15.
- Martin, J.E., J.A. Case, J. W. M. Jagt, A.S. Schulp, E.W.A. Mulder (2005) A new European marsupial indicates a Late Cretaceous high-latitude transatlantic dispersal route. *Journal of Mammalian Evolution* 12, 495-511.
- McKenna, M.C., S.G. Bell (1997) *Classification of Mammals*. Columbia University Press.
- Meng, J., Y. Wang, C. Li (2011) Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont. *Nature* 472, 181-185.
- Murphy, W.J., E. Eizirik, S.J. O'Brien, O. Madsen, M. Scally, C.J. Douady, E. Teeling, O.A. Ryder, M.J. Stanhope, W.W. de Jong, M.S. Springer (2003) Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* 294, 2348-2351.
- Musser, A.M. (2003) Review of the monotreme fossil record and comparison of palaeontological and molecular data. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 136-4, 927-942.
- Nilsson, M.A., U. Arnason, P.B. Spencer, A. Janke (2004) Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana, *Gene* 340-2, 189-196.
- Pascual, R., F.J. Goin, L. Balarino, D.E. Udrizar Sauthier (2002) New data on the Paleocene monotreme Monotrematum sudamericanum, and the convergent evolution of triangulate molars, *Acta Palaeontologica Polonica* 47-3, 487-492.
- Rich, T.H., P. Vickers-Rich, A. Constantine, T.F. Flannery, L. Kool, N. van Klaveren (1997) A Tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia, *Science* 278, 1438-1442.
- Sanmartin, I., F. Ronquist (2004) Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns, *Systematic Biology* 53-2, 216-243.
- Simpson, G.C. (1945) Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85, 1-350.
- Stokstad, E. (2001) Tooth Theory Revises History of Mammals. *Science* 291, 26.
- Ward, P. (2004) *Gorgon: Paleontology, Obsession, and the Greatest Catastrophe in Earth's History*. Viking Adult, New York.
- Wible, J.R., G.W. Rougier, M.J. Novacek, R.J. Asher (2007) Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature* 447, 1003-1006.
- Luo, Z.-X., C.-X. Yuan, Q.-J. Meng, Q. Ji (2011) A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature* 476, 442-445.
- Szalay, F.S. (1982) A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. in: Archer, M. (Ed.) *Carnivorous marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.