

Het Paleogeen: een cruciaal tijdperk voor de evolutie van zoogdieren

Inge Jelu¹, Johan Vellekoop^{2,3}

Abstract

Mammals have been around for about 200 million years, and have developed to be one of the most successful animal groups on the planet. In particular the evolutionary steps during the Paleogene Period have been key in this success story. In this contribution, we discuss some of the most important developments in mammal evolution during this time period. After the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) extinction (66 million years ago), many ecological niches that were taken by other species became available for the surviving mammals. The first million years after this mass extinction involved a lot of diversification and gave rise to a great diversity of Cenozoic mammals. Additionally, the Paleogene is defined by some of the most intense periods of climate change in the last 100 million years, characterized by hyperthermals such as the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (PETM). These climate-events probably were important drivers of evolution in the Paleogene.

Introductie

Met meer dan 6.400 soorten vandaag de dag, behoren wij zoogdieren tot de meest succesvolle diergroepen op aarde (Burgin *et al.*, 2018). In dit succesverhaal was, onder meer het Paleogeen een belangrijke factor. De hogere temperaturen in dat tijdperk waren niet alleen behulpzaam, maar

Fig. 1. Een reconstructie van *Maastrichtidelphys meurismeti* Martin *et al.* 2005, het oudst bekende buideldier van Europa, in het Natuurhistorisch Museum Maastricht. Foto J. Vellekoop.



ook een beproeving van onze Klasse. In dit achtergrondartikel bespreken wij enkele van de belangrijke ontwikkelingen in de zoogdierevolutie tijdens het Paleogeen, en in het bijzonder de rol die klimaatverandering hierin gespeeld heeft.

Het ontstaan van de zoogdieren

De geschiedenis van de zoogdieren gaat echter nog verder terug in tijd, ze bestaan al meer dan 200 miljoen jaar (Rose, 2006). De voorouders van de zoogdieren, de Synapsida, ontwikkelden zich uit de basale Amniota ongeveer 300 miljoen jaar geleden, in het late Carboon (Kemp, 2005; Rose, 2006). Later, tijdens het Mesozoïcum, ook gekend als het tijdperk van de dinosaurussen, ontstonden de eerste zoogdieren uit hun synapside voorouders. De eerste zoogdieren leefden dus voor ongeveer 150 miljoen jaar samen met de niet-vliegende dinosaurussen tijdens het Jura en het Krijt. Gedurende die periode bleven ze behoorlijk klein van gestalte. Hun gemiddelde grootte was te vergelijken met de hedendaagse muizen en ratten. Een voorbeeld hiervan is de piepkleine *Maastrichtidelphys meurismeti* uit het Laat Maastrichtiaan van Maastricht (Martin *et al.*, 2005), het oudst bekende buideldier van Europa (fig. 1). Toch was er al een aanzienlijke evolutie gaande bij de zoogdieren in die periode, waaronder de meest belangrijke ontwikkeling waarschijnlijk het ontstaan van de zogenaamde 'tribosphenische molaren' was (Kemp, 2005). Dit is een kenmerkend soort molaren (kiezen) dat nog altijd gevonden kan worden in hedendaagse zoogdiergroepen.

Bij de Krijt/Paleogeen (K/Pg) grens, ongeveer 66 miljoen jaar geleden, onderging de wereld de vijfde grote massa-extinctie (Cohen *et al.*, 2013; Schulte *et al.*, 2010). Deze extinctie, veroorzaakt door de Chicxulub meteorietinslag in hedendaags Mexico (Schulte *et al.*, 2010), bracht een einde aan het tijdperk van de dinosaurussen. Samen met 76 procent van alle soorten op aarde, stierven de niet-vliegende dinosaurussen uit (Jablonski, 1991; Lowery *et al.*, 2018). Een van de weinige groepen die de K/Pg extinctie overleefden waren de zoogdieren, al waren ook zij zwaar getroffen. Er wordt geschat dat 93 procent van de zoogdiersoorten verdwenen waren (Longrich *et al.*, 2016; Rose, 2006). De overlevende groepen (bv. Monotremata, Multituberculata, Marsupialia, Placentalia) gaven, tijdens een korte periode van 2-3 miljoen jaar na de extinctie, aanleiding tot een grote diversiteit aan Cenozoïsche zoogdieren (Kemp, 2005; Rose, 2006; Lyson *et al.*, 2019) (fig. 2).

Door de K/Pg extinctie was er een grote verscheidenheid aan ecologische niches die vrijkwamen, waarvan de zoogdieren uitgebreid konden profiteren (Rose, 2006). Omwille

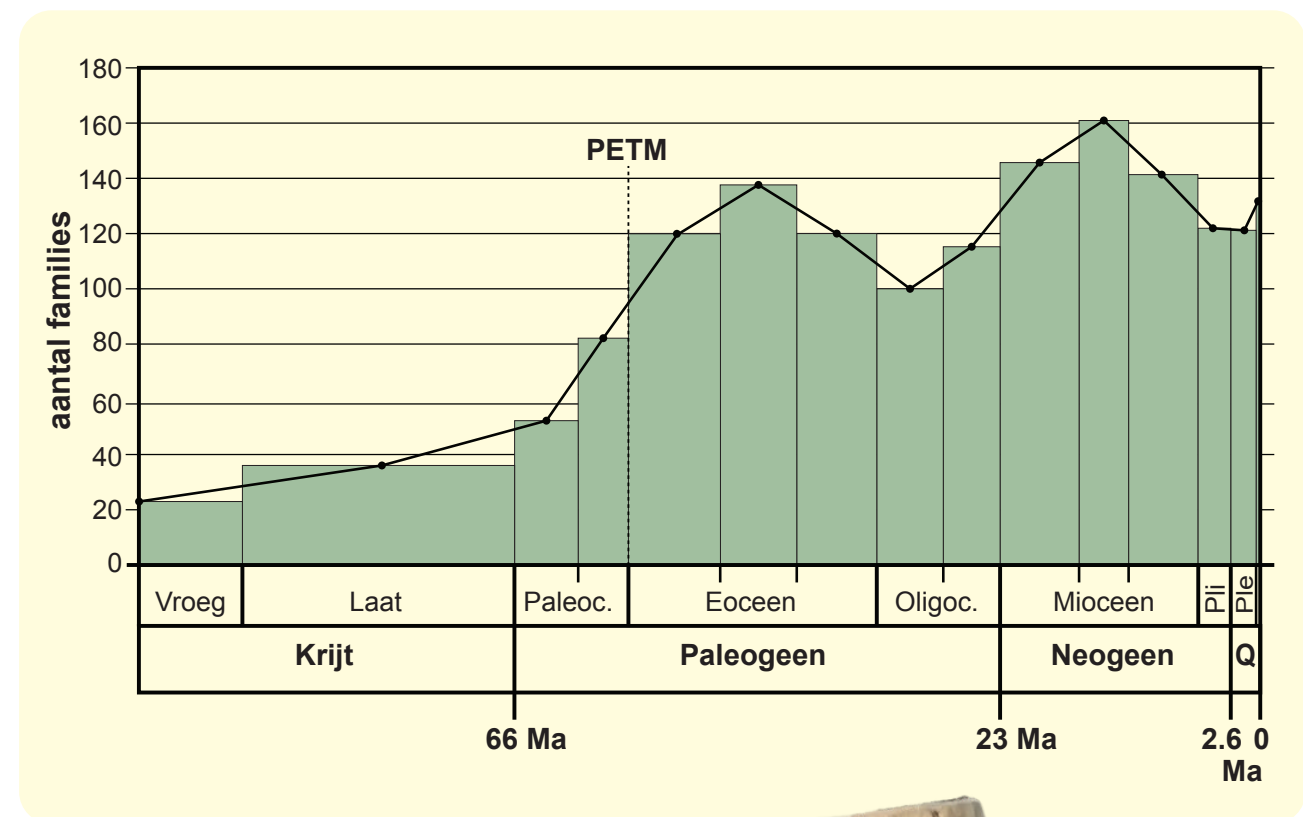


Fig. 2. Diversificatie van de zoogdierfamilies van Krijt tot heden. Pli. = Pliocene, Q. = Quartair, Ple. = Pleistoceen. (Data van Rose, 2006).

Fig. 3. Rechts een afgietsel van de primaatachtige *Plesiadapis cookei* Jepsen, 1930, in het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen. Foto J. Vellekoop.

van de warmere temperaturen en de veranderingen in plantenrijkdom en -samenstelling tijdens het Paleoceen ondervonden de zoogdieren waarschijnlijk positieve effecten (Kemp, 2005; Lyson *et al.*, 2019). Zowel de soortenrijkdom van de zoogdieren als hun lichaamsgrootte nam toe gedurende deze periode. Dankzij deze uitzonderlijke condities van het Paleoceen kregen ze de kans om enorm te floreren en dit gaf aanleiding tot het tijdperk van de zoogdieren.

Het vroege Paleogeen was dus een hele belangrijke periode voor de evolutie van de zoogdieren. Grote, gespecialiseerde zoogdieren verschenen voor het eerst op het toneel (Kemp, 2005), hieronder bijvoorbeeld *Plesiadapis* (fig. 3), een van de oudste primaatachtige zoogdieren. Bovendien ontstonden veel van de moderne zoogdiergroepen aan het begin van het Cenozoïcum (Dawson & Beard, 1996; Rose, 2006). Tegen het einde van het Paleoceen was de eerste onbetwistbare, moderne zoogdierorde aanwezig: de Rodentia (knaagdieren). De Artiodactyla (evenhoevigen),





Fig. 4. Vroeg-eoceen specimen van de vleermuis *Palaeochiropteryx tupaiodon* Revilliod, 1917 in het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen. Dit exemplaar komt uit de bekende Messelgroeve in Duitsland en laat prachtige bewaring van weke delen zien. Foto J. Vellekoop.

Perissodactyla (onevenhoevigen), Chiroptera (vleermuisen, fig. 4) en primaten verschenen wat later, aan het begin van het Eoceen (Gingerich, 2001; Smith, 2000). De oudste bekende primate is *Teilhardina belgica*, in 1927 gevonden in vroeg-eocene afzettingen in Dormaal, België (Gebo *et al.*, 2012). Ook een van de oudste bekende voorouders van katten en honden, *Dormaalocyon latouri*, is beschreven uit deze afzettingen (Solé *et al.*, 2014). De oorsprong van moderne zoogdieren ligt dus een beetje in België. Tegen het Midden Eoceen zijn bijna alle hedendaagse ordes aanwezig (Rose, 2006). Al vanaf hun oorsprong werden de moderne zoogdierordes vertegenwoordigd door een verscheidenheid aan families. Uiteindelijk leidde dit tot de soortenrijkdom die we vandaag de dag kennen (Burgin *et al.*, 2018).

Het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum

Naast de bijzondere ontwikkeling van zoogdieren, wordt het Paleoceen ook gekenmerkt door enkele van de heftigste periodes van klimaatverandering in de afgelopen 100 miljoen jaar. Waarschijnlijk was deze klimaatverandering een belangrijke drijfveer van evolutie gedurende het Paleoceen (Widlansky *et al.*, 2022). Een van de voornaamste klimaat-events vond plaats op de grens tussen het Paleoceen en het Eoceen, ongeveer 56 miljoen jaar geleden (Speijer *et al.*, 2020). Deze grens is geplaatst aan de basis van de Carbon Isotope Excursion (CIE) (Aubry *et al.*, 2003, 2007; Speijer *et al.*, 2020), een vermindering in de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio als een gevolg van een enorme uitstoot aan lichte koolstofisotopen in de atmosfeer (Dupuis *et al.*, 2003; Aubry *et al.*, 2003, 2007; McNerney & Wing, 2011). De CIE kan wereldwijd

worden waargenomen in zowel terrestrische en mariene afzettingen (Pagani *et al.*, 2006). Hierdoor was het dan ook een geschikt kenmerk voor de wereldwijde chronostratigrafische horizon van de Paleoceen-Eoceen grens aan te duiden (Aubry *et al.*, 2007; Dupuis *et al.*, 2003; Magioncalda *et al.*, 2004; Speijer *et al.*, 2020). Tot op vandaag de dag wordt over de origine van de lichte koolstof nog altijd veel gedebatteerd. Een grote verscheidenheid aan opties zijn al voorgesteld, van vulkanisme (Bralower *et al.*, 1997) tot een komeetinslag (Kent *et al.*, 2003). Echter, de meest geaccepteerde hypothese momenteel is het plotseling vrijkomen van methaan, als gevolg van een onderzeese aardverschuiving of opwarming van diepere waters (Dickens *et al.*, 1997). Dit zou ervoor gezorgd hebben dat onderzeese clathraten dissocieerden, met uiteindelijk sterke klimaatverandering tot gevolg. Tijdens de overgang van het Paleoceen naar het Eoceen steeg de temperatuur in minder dan 10.000 jaar met 5-8°C (Sluijs *et al.*, 2006; Zachos *et al.*, 2008; McNerney & Wing, 2011). Dat bovenop het toch al warme achtergrondklimaat van het Paleoceen. Als gevolg van de vrijgekomen broeikasgassen, gemarkeerd door de CIE, onderging de wereld een periode van ongewoon hoge temperaturen. Deze periode van uitgesproken global warming duurde ongeveer 100.000-200.000 jaar en wordt het Paleocene-Eoceen Thermaal Maximum (PETM) genoemd (Aubry *et al.*, 2003; Gingerich, 2006; Murphy *et al.*, 2010). Tijdens het PETM vonden verschillende belangrijke biologische ontwikkelingen plaats, zoals een grote extinctie bij de in de diepzee levende bentische foraminiferen (40%), een diversificatie van planktonische foraminiferen en het afnemen van koraalriffen (Aubry *et al.*, 2007; Scheibner & Speijer, 2008). Vandaag de dag wordt de kennis over het PETM en bijbehorende biotische reacties gebruikt voor het creëren van nieuwe inzichten in de huidige antropogene klimaatopwarming (Zachos *et al.*, 2008).

Migratie van zoogdieren

De snelle klimaatverandering tijdens het PETM vertegenwoordigde een uitzonderlijke gebeurtenis op het terrestrische oppervlak, wat de verspreiding van zoogdieren significant beïnvloedde. Binnen relatief korte tijd verspreiden verschillende zoogdierordes (Artiodactyla, Perissodactyla en Primaten) zich over over het gehele noordelijke halfrond (Rose, 1981; Gingerich, 1989; Smith *et al.*, 2006; Sluijs *et al.*, 2007). Dit is gekend als 'the mammalian dispersal event' (Hooker, 2000). De bijzondere zoogdierfauna's van Belgische PETM locaties van Dormaal (Gebo *et al.*, 2012) en Erquelinnes (Missiaen *et al.*, 2013) vertegenwoordigen dit event. Waarschijnlijk is de stijging in de globale temperatuur tijdens het PETM een significante drijfveer geweest achter deze zoogdiern migratie (Hooker & Dashzeveg, 2003). Hierbij speelden twee landbruggen die de drie noordelijke continenten tijdens het Eoceen met elkaar verbonden een belangrijke rol. De Beringlandbrug verbond Noord-Amerika met Azië en de landbrug over Groenland verbond Noord-Amerika met Europa (Hooker & Dashzeveg, 2003). Allebei deze landbruggen lagen dus in wat nu poolgebieden zijn. Dispersie

over landbruggen zou tijdens het PETM gemakkelijk zijn geweest door de aangename temperaturen op deze hogere breedtegraden. Verder wordt er ook gesuggereerd dat tijdens het PETM de poolgebieden ineens bedekt waren door een altijd groenblijvend, ononderbroken woud (Smith *et al.*, 2006). Ook dit gemakkelijkte waarschijnlijk de migratie van de zoogdiersoorten tussen de verschillende continenten. Door het 'mammalian dispersal event' wordt de Paleoceen-Eoceen grens aanzien als een van de belangrijkste momenten in de evolutie van de zoogdieren.

Dwerggroei van zoogdieren tijdens het PETM

Tijdens de eerste analyse van de zoogdierfauna's van het PETM werd er waargenomen dat verschillende zoogdier-soorten in deze periode vertegenwoordigd werden door kleinere individuen dan in de pre- en post-PETM fauna (Gingerich, 1989, 2003). Niet alle zoogdieren ondervonden deze reductie in lichaamsgrootte, maar enkele ordes met soorten die deze dwerggroei wel ondervonden waren Artiodactyla, Perissodactyla, Primaten en bijvoorbeeld ook de Condylarthra, een uitgestorven groep hoefdierachtige zoogdieren uit het Paleoceen (Gingerich, 1989, 2006). Verschillende studies hebben deze variatie in lichaamsgrootte bevestigd (Heinrich *et al.*, 2008; Chester *et al.*, 2010; Gardner *et al.*, 2011; Sheridan & Bickford, 2011; Solé *et al.*, 2021). Gingerich (2003) illustreerde deze dwerggroei door de tandgrootte van de condylarth *Ectocion parvus* uit te zetten tegen de overeenkomende stratigrafische locatie van de fossielen. Een duidelijke afname in grootte van de tand, en daaraan correlerend ook lichaamsgrootte, kon worden geobserveerd tijdens het PETM. Tot op de dag van vandaag is er nog geen zekerheid over wat de exacte mechanismen zijn achter deze dwerggroei van sommige zoogdieren.

Twee hypothesen zijn voorgesteld als mogelijke verklaringen van deze opmerkelijke reductie van de lichaamsgrootte. Een eerste hypothese stelt dat de geobserveerde afname in lichaamsgrootte het resultaat was van een habitat-uitbreiding van de kleinere soortgenoten naar het habitat van de grotere soortgenoten (Burger, 2012; Gingerich, 1989). Vervolgens zouden de kleinere soortgenoten dan de grotere soortgenoten vervangen hebben tijdens het PETM. Deze hypothese van ecologische aflossing was gebaseerd op twee soorten, *Ectocion parvus* en *Azygonyx gunnelli*, waarvan kleinere en grotere vertegenwoordigers samen waren gevonden in de PETM-fauna (Gingerich, 1989). Het is evenwel waarschijnlijker dat de specimens van de grote soortgenoten herwerkte contaminanten zijn die in de PETM laag terecht waren gekomen (Gingerich, 2003). Indien dit het geval is dan is het mogelijk dat de reductie in lichaamsgrootte in zoogdieren tijdens het PETM het resultaat was van *in situ* anagenetische dwarfing, oftewel evolutionaire dwerggroei.

Het idee van evolutionaire dwerggroei brengt ons bij de tweede hypothese. Deze suggereert dat veranderingen in

de grootte van zoogdieren een reactie is op de veranderingen in omgevingscondities gedurende het PETM (Burger, 2012; Gingerich, 2003). Dwerggroei zou dan een evolutionaire reactie zijn op de verhoogde mondiale temperaturen. Dit noemt men de Regel van Bergmann, die stelt dat dieren in koude gebieden meestal groter zijn dan dieren in warme streken. Een mogelijk uitleg voor dit patroon is dat grotere dieren minder huidoppervlak hebben in verhouding tot hun lichaamsvolume.

Mogelijk speelde de verhoogde atmosferische CO₂-niveaus van het PETM ook een rol. Verschillende verklaringen zijn voorgesteld om deze hypothese te ondersteunen, waaronder een correlatie tussen de verhoogde atmosferische CO₂ concentraties en de dwerggroei van verschillende soorten tijdens het PETM (Gingerich, 2003, 2006). De verhoogde CO₂ concentraties gaven een positief effect op de groei van planten, maar een negatief effect op hun nutritionele waarde en de verteerbaarheid (Tuchman *et al.*, 2002). Dit had waarschijnlijk invloed op de groei en reproductie van herbivoren in die tijd. Echter geeft deze vermindering in voedingswaarde van planten alleen maar een onrechtstreekse verklaring voor de afnemende lichaamsgrootte in carnivore zoogdieren tijdens het PETM (Chester *et al.*, 2010; Secord *et al.*, 2012).

Uiteindelijk is de toename in temperatuur een meer waarschijnlijke oorzaak voor de dwerggroei dan hoge atmosferische CO₂ concentraties. Zo werden de kleinste lichaamsgroottes van *Sifrhippus* en *Dissacus* geobserveerd in afzettingen uit het latere PETM, wanneer de temperaturen op hun hoogst waren, terwijl de hoogste CO₂ concentraties in het begin van het event waren (Secord *et al.*, 2012; Solé *et al.*, 2021). Toch kunnen beide hypothesen onvoldoende verklarend zijn. Naast immigratie en anagenetische verandering, zou een selectie voor taxa met grotere lichaamsgroottes ook een effect kunnen hebben op de grootte van zoogdieren (Rankin *et al.*, 2015). Daarnaast wordt de reductie van de lichaamsgrootte ook beschouwd als een derde universele reactie op de opwarming van de aarde (Daufresne *et al.*, 2009). De grootte van de zoogdieren staat dan ook rechtstreeks in verband met de energie- en waterbehoeften van het dier voor optimale thermoregulatie van het lichaam. De reductie in lichaamsgrootte zou dan een strategie kunnen zijn om flexibeler te kunnen omgaan met de hogere temperaturen tijdens het PETM (Porter & Kearney, 2009). Aan de hand van al deze theorieën kan men merken dat er nog heel wat onderzoek moet gebeuren om de mechanismen achter de dwerggroei te bepalen.

Conclusie

Het Paleogeen was een periode van intense klimaatveranderingen die zoogdierevolutie in een bepaalde richting duwde. Een periode met veel opportuniteiten voor zoogdieren, van het vrijkomen van ecologische niches na een massa-extinctie tot dispersie dankzij intercontinentale landbruggen, met daarbovenop nog het verder te bestuderen element van

dwerggroei van bepaald zoogdiersoorten tijdens het PETM. Hieruit kan er besloten worden dat het Paleogeen een cruciaal tijdperk was in de evolutie van de zoogdieren.

Literatuur

- Aubry, M.P., W.A. Berggren, J.A. Van Couvering, J. Ali, H. Brinkhuis, B. Cramer, D.V. Kent, C.C. Swisher, C. Dupuis, P.D. Gingerich, C. Heilmann-Clausen, C. King, D.J. Ward, R.W.O.B. Knox, K. Ouda, L.D. Stott & M. Thiry, 2003. Chronostratigraphic terminology at the Paleocene/Eocene boundary. – *Special Paper of the Geological Society of America* 369: 551-566. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.551>
- Aubry, M.P., K. Ouda, C. Dupuis, W.A. Berggren, J.A. Van Couvering, J. Ali, H. Brinkhuis, P.R. Gingerich, C. Heilmann-Clausen, J. Hooker, D.V. Kent, C. King, R.W.O.B. Knox, P. Laga, E. Molina, B. Schmitz, E. Steurbaut & D.R. Ward, 2007. The Global Standard Stratotype-section and Point (GSSP) for the base of the Eocene Series in the Dababiya section (Egypt). – *Episodes* 30 (4): 271-286. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2007/v30i4/003>
- Bralower, T.J., D.J. Thomas, J.C. Zachos, M.M. Hirschmann, U. Röhl, H. Sigurdsson, E. Thomas & D.L. Whitney, 1997. High-resolution records of the late Paleocene thermal maximum and circum-Caribbean volcanism: Is there a causal link? – *Geology* 25 (11): 963-966.
- Burger, B.J., 2012. Northward range extension of a diminutive-sized mammal (*Ectocion parvus*) and the implication of body size change during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 363-364: 144-150. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.09.008>
- Burgin, C.J., J.P. Colella, P.L. Kahn & N.S. Upham, 2018. How many species of mammals are there? – *Journal of Mammalogy* 99 (1): 1-14.
- Chester, S.G.B., J.I. Bloch, R. Secord & D.M. Boyer, 2010. A new small-bodied species of *Palaeonictis* (Creodonta, Oxyaenidae) from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. – *Journal of Mammalian Evolution* 17: 227-243. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9141-y>
- Cohen, K.M., S.C. Finney, P.L. Gibbard & J.-X. Fan, 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. – *Episodes* 36 (3): 199-204. <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2016-04.pdf>
- Daufresne, M., K. Lengfellner & U. Sommer, 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (31): 12788-12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Dawson, M.R., & K.C. Beard, 1996. New late Paleocene rodents (Mammalia) from Big Multi Quarry, Washakie Basin, Wyoming. – *Palaeovertebrata* 25 (2-4): 301-321.
- Dickens, G.R., M.M. Castillo & J.C.G. Walker, 1997. A blast of gas in the latest Paleocene: Simulating first-

- order effects of massive dissociation of oceanic methane hydrate. – *Geology* 25 (3): 259-262. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1997\)025<0259:ABOGIT>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1997)025<0259:ABOGIT>2.3.CO;2)
- Dupuis, C., M.P. Aubry, E. Steurbaut, W.A. Berggren, K. Ouda, R. Magioncalda, B.S. Cramer, D.V. Kent, R.P. Speijer & C. Heilmann-Clausen, 2003. The Dababiya Quarry Section: Lithostratigraphy, clay mineralogy, geochemistry and paleontology. – *Micropaleontology* 49 (supplement no. 1): 41-59. https://doi.org/10.2113/49.Suppl_1.41
- Gardner, J.L., A. Peters, M.R. Kearney, L. Joseph & R. Heinsohn, 2011. Declining body size: A third universal response to warming? – *Trends in Ecology and Evolution* 26 (6): 285-291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>
- Gebo, D.L., T. Smith & M. Dagosto, 2012. New postcranial elements for the earliest Eocene fossil primate *Teilhardina belgica*. – *Journal of Human Evolution* 63: 205-218. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.03.010>
- Gingerich, P.D., 1989. New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of northwestern Wyoming: composition and diversity in a rarely sampled high-floodplain assemblage. – *University of Michigan Papers on Paleontology* 28: 1-97.
- Gingerich, P.D., 2001. Paleocene-Eocene stratigraphy and biotic change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming. – *Michigan University Papers on Paleontology* 33: 89-96.
- Gingerich, P.D., 2003. Mammalian responses to climate change at the Paleocene-Eocene boundary: Polecat Bench record in the northern Bighorn Basin, Wyoming. – *Special Paper of the Geological Society of America* 369: 463-478. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.463>
- Gingerich, P.D., 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. – *Trends in Ecology and Evolution* 21 (5): 246-253. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.006>
- Heinrich, R.E., S.G. Strait & P. Houde, 2008. Earliest Eocene Miacididae (Mammalia: Carnivora) from northwestern Wyoming. – *Journal of Paleontology* 82 (1): 154-162.
- Hooker, J.J., 2000. Ecological response of mammals to global warming in the late Paleocene and early Eocene. – *Gff* 122 (1): 77-79. <https://doi.org/10.1080/11035890001221077>
- Hooker, J.J. & D. Dashzeveg, 2003. Evidence for direct mammalian faunal interchange between Europe and Asia near the Paleocene-Eocene boundary. – *Special Paper of the Geological Society of America* 369: 479-500. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.479>
- Iakovleva, A.I., H. Brinkhuis & C. Cavagnetto, 2001. Late Paleocene-early Eocene dinoflagellate cysts from the Turgay Strait, Kazakhstan; correlations across ancient seaways. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 172 (3-4): 243-268.

- [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00300-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00300-5)
- Jablonski, D., 1991. Extinctions: A paleontological perspective. – *American Association for the Advancement of Science* 253 (5021): 754-757.
- Kemp, T.S., 2005. *The Origin & Evolution of Mammals*. Oxford University Press.
- Kenneth, J.P. & L.D. Stott, 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. – *Nature* 353: 225-229.
- Kent, D.V., B.S. Cramer, L. Lanci, D. Wang, J.D. Wright & R. Van der Voo, 2003. A case for a comet impact trigger for the Paleocene/Eocene thermal maximum and carbon isotope excursion. – *Earth and Planetary Science Letters* 211 (1-2): 13-26. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00188-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00188-2)
- Longrich, N.R., J. Scriberas & M.A. Wills, 2016. Severe extinction and rapid recovery of mammals across the Cretaceous-Palaeogene boundary, and the effects of rarity on patterns of extinction and recovery. – *Journal of Evolutionary Biology* 29 (8): 1495-1512. <https://doi.org/10.1111/jeb.12882>
- Lowery, C.M., J. Bralower, J.D. Owens, F.J. Rodríguez-Tovar, H. Jones, J. Smit, M.T. Whalen, P. Claeys, K. Farley, S.P.S. Gulick, J.V. Morgan, S. Green, E. Chenot, G.L. Christeson, C.S. Cockell, M.J.L. Coolen, M.H. Poelchau, A.S.P. Rae, C. Rasmussen, M. Rebolledo-Vieyra, U. Riller, H. Sato, S.M. Tikoo, N. Tomoika, J. Urrutia-Fucugauchi, J. Vellekoop, A. Witteman, L. Xiao, K.E. Yamaguchi & W. Zylberman, 2018. Rapid recovery of life at ground zero of the end-Cretaceous mass extinction. – *Nature* 558: 288-291.
- Lyson, T.R., I.M. Miller, A.D. Bercovi, K. Weissenburger, A.J. Fuentes, W.C. Clyde, J.W. Hagadorn, M.J. Butrim, K.R. Johnson, R.F. Fleming, R.S. Barclay, S.A. Maccracken, B. Lloyd, G.P. Wilson, D.W. Krause & S.G.B. Chester, 2019. Exceptional continental record of biotic recovery after the Cretaceous-Paleogene mass extinction. – *Science* 366 (6468): 977-983. <https://doi.org/10.1126/science.aay2268>
- Magioncalda, R., C. Dupuis, T. Smith, E. Steurbaut & P.D. Gingerich, 2004. Paleocene-Eocene carbon isotope excursion in organic carbon and pedogenic carbonate: Direct comparison in a continental stratigraphic section. – *Geology* 32 (7): 553-556. <https://doi.org/10.1130/G20476.1>
- 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 (3-4): 495-511. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-7330-x>
- McInerney, F.A. & S.L. Wing, 2011. The Paleocene-Eocene thermal maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. – *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39: 489-516.

- <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133431>
 Missiaen, P., F. Quesnel, C. Dupuis, J.Y. Storme & T. Smith, 2013. The earliest Eocene mammal fauna of the Erquelinnes Sand Member near the French-Belgian border. – *Geologica Belgica* 16 (4): 262-273.
- Murphy, B.H., K.A. Farley & J.C. Zachos, 2010. An extraterrestrial ³He-based timescale for the Paleocene-Eocene thermal maximum (PETM) from Walvis Ridge, IODP Site 1266. – *Geochimica et Cosmochimica Acta* 74: 5098-5108.
<https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.03.039>
- Pagani, M., K. Caldeira, D. Archer & J.C. Zachos, 2006. An ancient carbon mystery. – *Science* 314: 1556-1557.
<https://doi.org/10.1126/science.1136110>
- Porter, W.P. & M. Kearney, 2009. Size, shape, and the thermal niche of endotherms. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (supplement no.2): 19666-19672.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0907321106>
- Rankin, B.D., J.W. Fox, C.R. Barrón-Ortiz, A.E. Chew, P.A. Holroyd, J.A. Ludtke, X. Yang & J.M. Theodor, 2015. The extended price equation quantifies species selection on mammalian body size across the Palaeocene/Eocene Thermal Maximum. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 1-8.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1097>
- Rose, K.D., 1981. The Clarkforkian Land-Mammal Age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. – *Papers on Paleontology University of Michigan* 26: 1-196.
- Rose, K.D., 2006. *The Beginning of the Age of Mammals*. The Johns Hopkins University Press.
- Scheibner, C. & R.P. Speijer, 2008. Decline of coral reefs during late Paleocene to early Eocene global warming. – *eEarth Discussions* 3: 19-26.
<https://doi.org/10.5194/eed-2-133-2007>
- Schulte, P., L. Alegret, I. Arenillas, J.A. Arz, P.J. Barton, P.R. Bown, T.J. Bralower, G.L. Christeson, P. Claeys, C.S. Cockell, G.S. Collins, A. Deusch, T.J. Goldin, K. Goto, J.M. Grajales-Nishimura, R.A.F. Grieve, S.P.S. Gulick, K.R. Johnson, W. Kiessling, C. Koeberl, D.A. Kring, K.G. MacLeod, T. Matsui, J. Melosh, A. Montanari, J.V. Morgan, C.R. Neal, D.J. Nichols, R.D. Norris, E. Pierazzo, G. Ravizza, M. Rebolledo-Vieyra, W.U. Reimold, E. Robin, T. Salge, R.P. Speijer, A.R. Sweet, J. Urrutia-Fucugauchi, V. Vajda, M.T. Whalen & P.S. Willumsen, 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. – *Science* 327 (5970): 1214-1218.
<https://doi.org/10.1126/science.1177265>
- Secord, R., J.I. Bloch, S.G.B. Chester, D.M. Boyer, A.R. Wood, S.L. Wing, M.J. Kraus, F.A. McInerney & J. Kringbaum, 2012. Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. – *Science* 335: 959-962.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4411-3_168
- Sheridan, J.A., & D. Bickford, 2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. – *Nature Climate Change* 1 (8): 401-406.
<https://doi.org/10.1038/nclimate1259>
- Sluijs, A., G.J. Bowen, H. Brinkhuis, L.J. Lourens & E. Thomas, 2007. The Palaeocene-Eocene Thermal Maximum super greenhouse: biotic and geochemical signatures, age models and mechanisms of global change. – *Geological Society Special Publication* 1: 323-349.
<https://doi.org/10.1144/tms002.15>
- Sluijs, A., S. Schouten, M. Pagani, M. Woltering, H. Brinkhuis, J.S. Sinninghe Damsté, G.R. Dickens, M. Huber, G.-J. Reichert, R. Stein, J. Matthiessen, L.J. Lourens, N. Pedentchouk, J. Backman, K. Moran & the Expedition 302 Scientists, 2006. Subtropical Arctic Ocean temperatures during the Palaeocene/Eocene Thermal Maximum. – *Nature* 441 (7093): 610-613.
<https://doi.org/10.1038/nature04668>
- Smith, T., 2000. Mammals from the Paleocene-Eocene transition in Belgium (Tienen Formation, MP7): Palaeobiogeographical and biostratigraphical implications. – *Gff* 122 (1): 148-149.
<https://doi.org/10.1080/11035890001221148>
- Smith, T., K.D. Rose & P.D. Gingerich, 2006. Rapid Asia-Europe-North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (30): 11223-11227.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0511296103>
- Solé, F., R. Smith, T. Coillot, E. De Bast & T. Smith, 2014. Dental and tarsal anatomy of ‘*Miacis*’ *latouri* and a phylogenetic analysis of the earliest carnivoraforms (Mammalia, Carnivoramorpha). – *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (1): 1-21.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2013.793195>
- Solé, F., P.E. Morse, J.I. Bloch, P.D. Gingerich & T. Smith, 2021. New specimens of the mesonychid *Dissacus praenuntius* from the early Eocene of Wyoming and evaluation of body size through the PETM in North America. – *Geobios* 66-67: 103-118.
<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.02.005>
- Speijer, R.P., H. Pälike, C.J. Hollis, J.J. Hooker & J.G. Ogg, 2020. The Paleogene Period. In: *Geologic Time Scale 2020*, Vol. 2: 1087-1140.
<https://doi.org/10.1016/b978-0-12-824360-2.00028-0>
- Tuchman, N.C., R.G. Wetzal, S.T. Rier, K.A. Wahtera & J.A. Teeri, 2002. Elevated atmospheric CO₂ lowers leaf litter nutritional quality for stream ecosystem food webs. – *Global Change Biology* 8: 163-170.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00460.x>
- Widlansky, S.J., R. Secord, K.E. Snell A.E. Chew & W.C. Clyde, 2022. Terrestrial carbon isotope stratigraphy and mammal turnover during post-PETM hyperthermals in the Bighorn Basin, Wyoming, USA. – *Climate of the Past* 18: 681-712.
<https://doi.org/10.5194/cp-18-681-2022>

- Zachos, J.C., G.R. Dickens & R.E. Zeebe, 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. – *Nature* 451: 279-283.
<https://doi.org/10.1038/nature06588>

¹Inge Jelu, e-mail: inge_jelu@msn.com

²Johan Vellekoop, *KU Leuven, Celestijnenlaan 20E, 3001 Heverlee & Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Vautierstraat 29, 1000 Brussel*, e-mail: johan.vellekoop@kuleuven.be