



## HET PALEOGEEN, HET BEGIN VAN HET TIJDPERK DER ZOOGDIEREN

DEEL 2 IN DE SERIE EVOLUTIE VAN DE ZOOGDIEREN

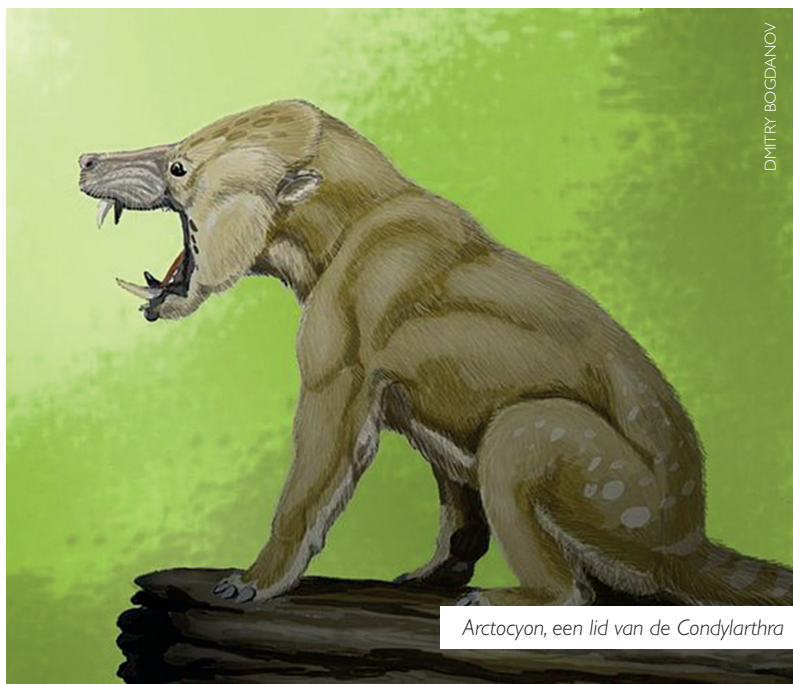
In de eerste aflevering van deze serie hebben we gezien dat een heel groot deel van de evolutie van de zoogdieren zich afspeelde voor het Tijdperk der Zoogdieren, in het Tijdperk der Reptielen. Vijfenzestig miljoen jaar geleden komt er dan een eind aan het succes van de dinosauriërs. Met de opkomst van de bloeiende planten in het Krijt verandert de vegetatie drastisch. Grote vulkaanuitbarstingen in India zorgen voor enorme hoeveelheden stof en as in de atmosfeer, waardoor de hoeveelheid zonlicht die de aarde bereikt afneemt. Fotosynthese wordt hierdoor tegengegaan, wat leidt tot een verstoring van de biosfeer. In de oceanen sterven voorheen zeer succesvolle groepen zoals de ammonieten en mariene reptielen uit. Ook de dinosauriërs hebben te lijden onder de gevolgen van de vulkaanuitbarstingen. De doodsklap komt echter uit de ruimte: een enorme meteoriet die voor de kust van Yucatan inslaat en het einde van het Krijt betekent. De overgang van Krijt naar Paleocen is zeker geen soepele. Uiteindelijk sterft 75% van de soorten uit.



**E**n dan begint het Paleoceen, de eerste periode van wat ook wel het tijdperk der zoogdieren wordt genoemd. Zoogdiergroepen die de K/Pg-grens (voorheen K/T grens) passeerden zijn de nu nog levende monotremen, buideldieren en placentalen. Daarnaast weten ook de multituberculaten te overleven. Deze primitieve groep houdt het uiteindelijk zelfs vol tot aan het begin van het Mioceen, waarna ze door de knaagdieren worden verdrongen. Maar helemaal ongeschonden komen de zoogdieren niet door de K/Pg-grens heen. Vooral de buideldieren hebben te lijden, met een verlies van negen genera (Augusti & Anton, 2002). Aan het begin van het Paleoceen heeft de zoogdierfauna nog heel veel overeenkomsten met die aan het einde van het Krijt. Veel soorten zijn klein tot middelmatig van grootte en de soorten zijn weinig gespecialiseerd. Waarschijnlijk is dit bij de inslag van de meteoriet en de nucleaire winter die daarop volgde hun redding geweest. Door hun opportunistische levensstijl waren ze niet afhankelijk van een enkele voedingsbron en hun grootte zorgde ervoor dat ze beschutting konden zoeken onder de laatste stukjes vegetatie of in ondergrondse burchten.

## HET PALEOCEEN, EEN NIEUWE WERELD

Niet alleen het dierenleven, maar ook het plantenleven was door de gebeurtenissen op de K/Pg-grens volledig verstoord. Het duurde dan ook even voordat er weer een volledig functionerend ecosysteem was. En dat was een compleet ander systeem dan in de periode ervoor. Het begin van het Paleoceen was vrij koel. De gemiddelde temperatuur was lager dan die aan het einde van het Krijt. Al snel werd het



Arctocyon, een lid van de Condylarthra

echter warmer en het Paleoceen ontwikkelde zich tot een zeer warme periode, met gemiddelde temperaturen die ver boven die van nu liggen. Ijskappen op de polen ontbraken geheel. Door de hoge zeespiegel lagen grote delen van Europa onder water. Europa was meer een aaneenschakeling van eilanden zoals Indonesië dat nu is. De vegetatie bestond uit regenwouden. De dieren die deze regenwouden bewoonden kunnen gezien worden als een voortzetting van de vormen die we aan het eind van het Krijt zien (Janis, 1993). Veel zoogdieren zijn nog weinig gespecialiseerd en klein. Een groot deel leeft in de bomen. Natuurlijk zijn er door het ontvallen van de dinosaurïers een hoop niches vrijgekomen. Maar deze worden niet meteen allemaal door zoogdieren ingevuld. Er is vooral veel concurrentie voor de rol van grote rover in dit ecosysteem. Deze concurrentie komt uit de hoek van de reptielen en vogels.

In waterrijke gebieden zijn het vooral de krokodillen die zich ontwikkelden tot toppredator. Op het land krijgen de zoogdieren te maken met grote loopvogels zoals *Gastornis* (Augusti & Anton, 2002).

Mede doordat Europa bestond uit een aaneenschakeling van eilanden, was er een hoge mate van endemisme onder de zoogdieren en bleven de meeste klein van stuk. De grootste zoogdieren in het Paleoceen van Europa zijn leden van de familie Arctocyonidae. Dit zijn omnivoren ter grootte van een grote hond of kleine beer, die gerekend worden tot de orde van de Condylarthra. De Condylarthra zijn in het Paleoceen de meest voorkomende diergroep. Deze archaische hoefdieren blijken een problematische taxonomie te hebben die lastig op te lossen is, omdat ze basaal zijn in hun niveau van specialisatie. Onder de Condylarthra zijn zowel herbivoren als omnivoren (Archibald *et al.*, 1998).

In Amerika en Azië zijn de landmassa's groter, waardoor daar andere ecosystemen zich hebben kunnen ontwikkelen. De vegetatie was niet beperkt tot regenwouden, maar er waren ook openere gebieden. Hierdoor konden de zoogdieren in Amerika groter worden dan hun tijdgenoten in Europa. De grootste zoogdieren in Amerika en Azië zijn de Pantodonts. Dit zijn herbivoren ter grootte van een rund. Ze hadden echter niets met runderen te maken; waarschijnlijk zijn ze verwant aan de Carnivora en schubdieren. In hun bovenkaak hadden ze grote slagandachtige hoektanden. *Coryphodon*, een van de meest voorkomende pantodonten, had waarschijnlijk een semi-aquatische levensstijl en gebruikte zijn 'slagtanden' om planten los te rukken. Dat *Coryphodon* vrij flexibel was in zijn leefwijze, bewijzen de fossielen van dit genus gevonden op Ellesmere Island,



De creodont *Patriofelis*

DIMITRY BOGDANOV

**AUTEUR**  
NATASJA DEN OUDEN



Reconstructie van een *Coryphodon* op Ellesmere Island

binnen de noordpoolcirkel. Hoewel het klimaat in het Paleoceen en Vroeg-Eoceen aanzienlijk warmer was en het eiland niet te maken had met ijsbedekking, maar juist met een weelderige vegetatie, had dit gebied wel te maken met een grote periode van duisternis in de wintermaanden. In deze donkere periode hield *Coryphodon* zich in leven door dennennaalden, dode bladeren en schimmels te eten (Eberle *et al.*, 2009).

## HET EOCEEN, RICHTING MODERNITEIT

Tijdens het Eoceen is Europa via twee landbruggen verbonden met Noord-Amerika. De noordelijke landbrug, de De Geer Corridor, liep via Noorwegen naar Groenland en van daar via Ellesmere en Baffin Island naar Canada. De zuidelijke Thule Bridge verbond Schotland met de Faeröer Eilanden, IJsland, Groenland en wederom Ellesmere en Baffin Island (Sanmartin, *et al.*, 2001). Dat deze landbruggen effectief waren, bewijst de grote influx van Noord-Amerikaanse soorten in Europa. *Coryphodon*, die we in het Paleoceen al in Ellesmere Island zien, bereikt Europa (Dawson, 2012), evenals een reeks aan tillodonten (herbivoren met grote voortanden en klauwen), carnivoren, creodonten (zustergroep van de Carnivora), knaagdieren en Dermoptera (huidvliegers).

In het Vroeg-Eoceen zien we ook de eerste vertegenwoordigers van de moderne zoogdiergroepen. Zo worden de Paleocene plesiadapiforme proto-primaten vervangen door de echte primaten. Deze nieuwe groep wordt gekenmerkt door een kortere snuit en aanpassingen aan de oogkassen, wat impliceert dat voor deze groep het gezichtsvermogen belangrijker wordt ten koste van de reukzin. Bovendien worden de klauwen vervangen door nagels en wordt de duim opponeerbaar

(Augusti & Anton, 2002).

Ook de eerste echte even- en onevenhoevigen verschijnen in het Vroeg-Eoceen. De eerste onevenhoevigen waren slechts klein van stuk, ongeveer ter grootte van een hond. Zij vormden de basis voor wat uiteindelijk de evolutionaire lijnen van de paarden en neushoorns zouden worden. Een voorbeeld hiervan is *Hyracotherium*. Een klein beestje dat ooit gezien werd als de basis voor de evolutionaire lijn van de Equidae, maar inmiddels wordt toegeschreven aan de Paleotheriidae. Deze Paleotheriidae zijn een zusterfamilie van de Equidae die zich in Europa ontwikkelde, terwijl de echte paarden van de familie Equidae hun ontwikkeling in Amerika doormaakten (Froehlig, 2002). Ook de evenhoevigen diversificeerden zich en in Afrika ontwikkelden zich de slurfdragers. De rijke vondsten in de groeve Messel (zie box) laten zien dat de fauna in het Eoceen een voor onze begrippen heel exotisch karakter had met primaten, miereneters, schubdieren, grote vogels en reptielen.



De grote loopvogel *Gastornis*

## LA GRANDE COUPURE

Aan het begin van het Oligoceen veranderd de faunasamenstelling drastisch. Deze faunaomslag wordt ook wel La Grande Coupure genoemd.

De term 'Grande Coupure' werd al in 1910 door de Zwitserse paleontoloog Hans Stehlin gebruikt om een overgang van faunasamenstelling aan te geven in een aantal Europese vindplaatsen. Stehlin zag dat vóór de Grande Coupure de fauna voornamelijk bestond uit endemische even- en onevenhoevigen, primaten, creodonten, archaische insectivoren en knaagdieren van de familie Theridomyidae. De daarna komende fauna bestond uit beren, wasberen, wezels, mangoesten, beerhonden en op katten lijkende nimraviden. Veel hoefdieren werden vervangen door vanuit Azië immigrerende soorten zoals echte neushoorns, varkensachtige entelodonten, peccaries en verschillende hertachtigen (Prothero, 1994).

Maar wat ligt nu ten grondslag aan deze faunaomslag? In eerste instantie werd de Grande Coupure geplaatst op de overgang tussen het warme Eoceen en het koelere Oligoceen. Dit leverde echter een aantal problemen op. De overgang tussen het Eoceen en Oligoceen is gebaseerd op mariene stratigrafieën en een catastrofeachtig scenario met meteorietinslagen of vulkanisme ontbreekt. Ook lijkt de faunaomslag meer te maken te hebben met een influx aan nieuwe soorten als gevolg waarvan oude soorten verdwijnen. Prothero (1994) legt de relatie tussen de faunaontwikkeling en de veranderingen in klimaat en omgeving aan het begin van het Oligoceen. Als gevolg van de dalende temperaturen aan het begin van het Oligoceen, daalt de zeespiegel. Deze zeespiegeldaling neemt verder toe wanneer de ijskappen op de polen aangroeien. Door de lage zeespiegel komen corridors en landbruggen vrij waardoor dieren gemakkelijker naar



andere gebieden kunnen trekken. Zo komt er ook in het gebied van wat nu de Oeral is een corridor droog te liggen waardoor verschillende Aziatische diergroepen Europa in kunnen trekken.

## HET OLIGOCEEN, HET TIJDPERK DER ZOOGDIEREN IS NU ECHT AANGEBROKEN

Door de zeespiegeldaling aan het begin van het Oligoceen is Europa niet langer meer een aaneenschakeling van eilanden, maar is het een echt continent geworden. De Tethys oceaan, die de supercontinenten Laurazië en Gondwanaland van elkaar scheidde, splitste zich in de Middellandse Zee in het zuiden en de paratethys in grote delen van Midden- en Oost-Europa (Rögl, 1999; Schulz *et al.*, 2005)). Ook elders hebben de zeespiegeldalingen grote gevolgen. Antarctica begint los te komen van Zuid-Amerika en Australië en er ontstaat een circumpolaire zeestroom om het continent. Niet langer meer is er een warme zeestroom die het Antarctica een gematigd klimaat geeft, maar de inmiddels ijzige kou blijft juist om het continent hangen. Inmiddels hebben in Europa, net als in Azië, de dichte bossen plaatst gemaakt voor een veel opener landschap. Dit geeft nieuwe mogelijkheden voor de zoogdieren die erin leven. Neushoornachtigen diversificeren en verspreiden zich. Ze werden groter en sommige zelfs reusachtig, zoals de Aziatische Indricotheriinae met hun vijf meter hoogte.

In Europa en Noord-Amerika zien we een vreemde groep hoefdieren vrij algemeen worden, de entelodonten. Deze dieren hadden een varkensachtig uiterlijk, maar waren veel groter. Sommigen hadden een schouderhoogte van 1,35 meter en een schedellengte van een meter. Ze waren aangepast aan lopen in een open terrein en hun gebit laat zien dat het aaseters waren. Met hun grote conische tanden en kiezen waren ze goed aangepast aan het vermorzelen van botten (Foss, 2001).

Grote concurrenten van de entelodonten waren leden van de orde Creodonta. Dit was een groep roofdieren die, net als leden van de orde Carnivora, waar de hedendaagse roofdieren deel van uitmaken, knipkiezen bezaten. De oorsprong van deze groep ligt al in het Laat Krijt, maar in het Paleoceen komen ze tot bloei. Ze verdrongen de grote vleesetende roofvogels, maar moeten in het Mioceen uiteindelijk zelf het onderspit delven, ten gunste van de leden van de orde Carnivora.

De afkoeling van de aarde in het Oligoceen en de daarmee samenhangende veranderingen in vegetatie zorgden ervoor dat de zoogdieren nu echt tot bloei konden komen. Ze gingen succesvol de



De entelodont *Archaeotherium mortoni*

concurrentie aan met nichegenoten onder de vogels en reptielen en groeiden uit tot de grootste dieren op aarde. Het tijdperk van de zoogdieren is nu echt aangebroken.

## LITERATUUR

- Archer M., S.J. Hand, H. Godthelp (2000) *Australia's lost world: Riversleigh, World Heritage Site*. Reed, Sydney.
- Archibald, J. D. (1998) Archaic ungulates ("Condylarthra"). In: Janis, Ch. M., K.M. Scott, L.L. Jacobs (eds.) *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press, 292 - 331.
- Augusti, J., M. Anton (2002) *Mammoths, Sabertooths, and Hominids*. Columbia University Press, New York.
- Dawson, M.R. (2012) Coryphodon, the northernmost Holarctic Paleogene pantodont (Mammalia), and its global wanderings. *Swiss Journal of Palaeontology* 131-1, 11-22.
- Eberle, J., H. Fricke, J. Humphreys (2009) Lower-latitude mammals as year-round residents in Eocene Arctic forests. *Geology* 37-6, 499-502
- Foss, S.E. (2001) *Systematics and paleobiology of the Entelodontidae (Mammalia, Artiodactyla)*. Northern Illinois University, DeKalb.
- Franzen, J.L., P.D. Gingerich, J. Habersetzen, J.H. Hurum, W. von Koenigswald (2009) Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. *PLoS ONE* 4-5, e5723.
- Froehlich, D.J. (2002) Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134-2, 141-256.
- Gingerich, P.D. (1975) New North American Plesiadapidae (Mammalia, Primates) and a Biostratigraphic Zonation of the Middle and Upper Paleocene. *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan* 24-13, 135-148.
- Janis, C.M. (1993) Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 467-500.
- Prothero, D.R. (1994) *The Eocene-Oligocene transition: Paradise lost*. Columbia University Press, New York.
- Rögl, F. (1999) *Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (Short Overview)*. *Geologica Carpathica* 50(4), 339-349.
- Sanmartin, I., H. Enghoff, F. Ronquist (2001) Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 345-390.
- Schulz, H.-M., G. Vakarcs, I. Magyar (2005) The birth of the Paratethys during the Early Oligocene: From Tethys to an ancient Black Sea analogue? *Global and Planetary Change* 49(3-4), 163-176.
- Seilacher, A. (1970) Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1970: 34-39.
- Stehlin, H.G. (1910) Remarques sur les faunules de Mammifères des couches eocenes et oligocenes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4 (9), 488-520.
- Vincent, P.M., M. Aubert, P. Boivin, J.M. Cantagrel, F. Lenat (1977) Découverte d'un volcanisme Paleocène en Auvergne: les maars de Menat et leurs annexes; étude géologique et géophysique. *Bulletin de la Société Géologique de France* 19, 1067-1070.



## PALEOGENE LAGERSTÄTTEN

Alles wat we weten over het leven in het verre verleden hebben we bij elkaar gepuzzeld uit verschillende kleine stukjes en beetje informatie die in de loop der tijd verzameld zijn. Als een detective zoeken we naar meer stukjes van de puzzel en leggen waar mogelijk verbanden. Het is alsof we kijken naar een film, maar dan niet de hele film van begin tot eind, maar slechts één beeldje per keer. De volgorde moeten we zelf zien te bepalen. Heel soms hebben we echter geluk en krijgen we een complete scène te zien. Dit soort vindplaatsen waar zoveel informatie bewaard is gebleven noemen we Lagerstätten. Dit is een van oorsprong Duitse term, maar bij gebrek aan goede vertaling wordt hij ook in andere talen gebruikt. Het is een samenstelling van de woorden *Lager* (opslag) en *Stätte* (plaats) en duidt op een afzetting met een buitengewone rijkdom en/of compleetheid van fossielen (Seilacher, 1970). Er worden twee soorten lagerstätten onderscheiden: *Konzentrat-Lagerstätten* en *Konservat-Lagerstätten*. *Konzentrat-Lagerstätten* zijn afzettingen met een hoge concentratie aan gedisarticuleerde organische harde delen, zoals een *bone bed*. In dit soort sites is er vaak sprake van een grote factor tijd, aangezien het lang kan duren eer een *bone bed* is opgebouwd. Als gevolg hiervan zijn dit soort vindplaatsen lang niet zo spectaculair als die van de tweede categorie, de *Konservat-Lagerstätten*. Dit zijn afzettingen waarbij de fossielen een uitzonderlijke staat van conservering hebben. Zo zijn er bijvoorbeeld fossielen zoogdieren waarbij de structuur van de vacht bewaard is gebleven, of vogelfossielen waarbij alle veren nog goed zichtbaar zijn. Er zijn zelfs fossielen van dieren zonder hard skelet zoals kwalen en fossielen van kevers waarbij de kleur van het dekschild bewaard is gebleven.

Als we de periode die in dit artikel centraal staat in ogenschouw nemen, dan kunnen in alledrie de tijdvakken – Paleoceen, Eoceen en Oligoceen – Lagerstätten herkend worden. De oudste van deze is de Paleocene vindplaats Menat, in het departement Puy-de-Dôme, in

de Auvergne. Het is een 'maar', een meer dat ontstaan is door vulkanische activiteit (Vincent *et al.* 1977). Door de fijne laminering van de sedimenten zijn indrukken van bladeren van de lokale vegetatie bewaard gebleven. Daarnaast is er ook een scala aan insecten gevonden. Doordat deze twee groepen samen gevonden zijn, werd het mogelijk de verspreiding van plantentypes te koppelen aan de evolutie van insectengroepen. Maar planten en insecten zijn niet de enige vondsten van deze site. Er was ook een zoogdier aanwezig: de naar de vindplaats genoemde *Menatherium*. De fijne sedimentlagen in Menat die ervoor zorgden dat planten en insecten bewaard bleven, zorgden ook voor afdrucken van het silhouet van *Menatherium*. Dit dier behoorde tot de plesiadapiforme proto-primaten. Het genus is inmiddels gesynonimiseerd met *Plesiadapis* (Gingerich, 1975), een genus dat ook in de Eocene vindplaats Messel teruggevonden is.

Eén van de bekendste Lagerstätten is de groeve Messel. Deze Eocene vindplaats bij Messel, ten zuidoosten van Frankfurt, werd sinds 1859 ontgonnen voor bruinkool en olieschalie. Al in 1900 werd het belang van de aldaar gevonden fossiele resten erkend. In 1995 bereikte de groeve de status van UNESCO World Heritage Site. De conservering van de fossielen uit Messel is zo goed dat vacht-afdrucken, maaginhoud en in het geval



*Darwinius masillae*, oftewel *Ida*

JENS L. FRANZEN, PHILIP D. GINGERICH, JÖRG HABESSETZER, JÖRN H. HURUM, WIGHART VON KOENIGSMALD, B. HOLLY SMITH

van de kevers zelfs de kleur behouden is gebleven. De vindplaats lag zo'n 47 miljoen jaar geleden aan een meer. Langs de oevers graasden oerhoefdierjes van het genus *Hyracotherium*, waren kleine springmuisachtige *Leptictidiums* op zoek naar een maaltje en in de bomen leefden de voorlopers van de lemuren. Het grootste zoogdier dat rondliep was *Hyrachyus minimus*, een oertapir. Het was zeker geen vredig paradijs, want er waren meerdere rovers actief. Op het land was de geduchte vijand *Gastornis*, een grote loopvogel met een enorme snavel, die welhaast zeker een vleeseter was, hoewel daar door sommigen aan getwijfeld wordt. In het water lagen krokodillen op de loer, maar het grootste gevaar bevond zich onder de bodem van het meer. Door vulkanische activiteit hoopten zich hier grote hoeveelheden CO<sub>2</sub> op. Doordat de aarde door deze zelfde vulkanische activiteit in beweging was, kon het gas op gezette tijden in bellen naar boven komen. Kleine belletjes kunnen niet zoveel kwaad, maar soms kwamen echter grote bellen naar boven, waardoor alles wat zich op, in, boven en bij het meer bevond bedwemd raakte en doodging. De dieren die afzonken naar de bodem kwamen daar in een stilstaande anoxische laag modder terecht. Aangezien ontbindingsprocessen zuurstof nodig hebben, worden deze bij afwezigheid daarvan vrijwel stilgelegd. De dieren, maar ook de planten, worden zo zonder dat zij verder afgebroken worden bedekt met een fijne



Reconstructie van *Plesiadapis*

NOBU TAMURA



laag klei en zelfs de silhouetten van de zoogdieren, met hun vacht nog zichtbaar, kunnen nu worden teruggevonden in de bijzondere vindplaats Messel. Nog regelmatig worden er vondsten gedaan in deze vindplaats. Soms worden er ook stukken herontdekt, stukken die eerder al opgegraven zijn, maar waarvan later pas het belang onderkend wordt. Zo ging het met een stuk dat al in 1983 in de groeve werd opgegraven. Het stuk met zijn tegenstuk werden verkocht en pas in 2007 met elkaar herenigd. Toen bleek dat het

fossiel dat erin zat een nieuwe primatensoort te zijn. Deze werd beschreven als *Darwinius masillae*, maar staat inmiddels beter bekend onder de koosnaam Ida. Over de taxonomie van *Darwinius* is aardig wat controverse ontstaan, maar dit mag niet afdoen aan de schoonheid van het stuk, dat voor 95% compleet is (Franzen *et al.*, 2009).

Aan de andere kant van de wereld, in Australië, vinden we de vindplaats Riversleigh. Deze vindplaats is eveneens

een UNESCO World Heritage Site. Het bijzondere van deze vindplaats is dat hij niet één kijkje in het verleden geeft, maar meerdere. De site is namelijk een aansluiting van vindplaatsen, waarbij de oudste van laat-oligocene ouderdom is. Vervolgens stamt een groot deel van de vindplaatsen uit het Mioceen, maar ook pliocene, pleistocene en holocene lagen zijn vertegenwoordigd. Dit maakt dat deze plaats een uniek beeld geeft van de opeenvolging van fauna en vegetatie over een periode van bijna 25 miljoen jaar. Voor dit verhaal zijn de sedimenten van Riversleigh site D van belang, omdat deze van (laat-) oligocene ouderdom zijn. De vindplaats was in die tijd een meer, waarin de resten van dode dieren bewaard zijn gebleven. Langs dit meer lag een moerassig gebied waarna een dicht bos volgde. Het overgrote deel van de vertebraten die in site D gevonden zijn, zijn geassocieerd met het meer en zijn aquatisch, zoals krokodillen en schildpadden. Maar ook dieren die naar het water kwamen om te drinken of te jagen zijn vertegenwoordigd. Zo zijn er relatief veel resten van grote loopvogels gevonden. Dit zijn overigens geen loopvogels van het type emoe, dat nu ook nog in Australië te vinden is, maar loopvogels behorende tot de familie Dromornithidae, onderdeel van de Anseriforme, waartoe onze huidige eenden en ganzen behoren. Onder de prooidieren bevonden zich ratkangoeroes, primitieve kangoeroes en de palorchestide *Ngapakaldia*. Palorchestiden zijn uitgestorven quadrupedale buideldieren met een vergrote mobiele bovenlip. Ze worden ook wel buideltapir genoemd, hoewel ze met echte tapirs niets te maken hebben. Onder de roofdieren bevond zich *Nimbacinus dicksoni*, een voorouder van de buidelwolf en *Wakaleo cf oldfieldi*, een vroege buidelleeuw. In de lucht vlogen insectenetende vleermuizen. In deze vindplaats zijn voornamelijk de grotere dieren bewaard gebleven. Kleinere dieren bevonden zich waarschijnlijk in het bos, maar doordat het moeras voor hen een barrière vormde, zijn ze nooit in het meer beland (Archer, *et al.*, 2000).

De drie bovengenoemde vindplaatsen zijn alle de overblijfselen van een habitat met dichte bebouwing, warme temperaturen en een hoge vochtigheidsgraad. Dit zijn zeker geen optimale condities voor fossilisatie. De vindplaatsen zijn echter gevormd onder bijzondere omstandigheden. In het geval van Messel was dit een vulkanisch meer, bij Riversleigh een niet-vulkanisch meer. In alle drie de gevallen resulteerde dit in een anoxische meerbodem waar het ontbindingsproces sterk vertraagd en fossilisatie mogelijk werd. Het is dankzij deze omstandigheden dat we ons toch een beeld kunnen vormen van deze periode en omgeving.



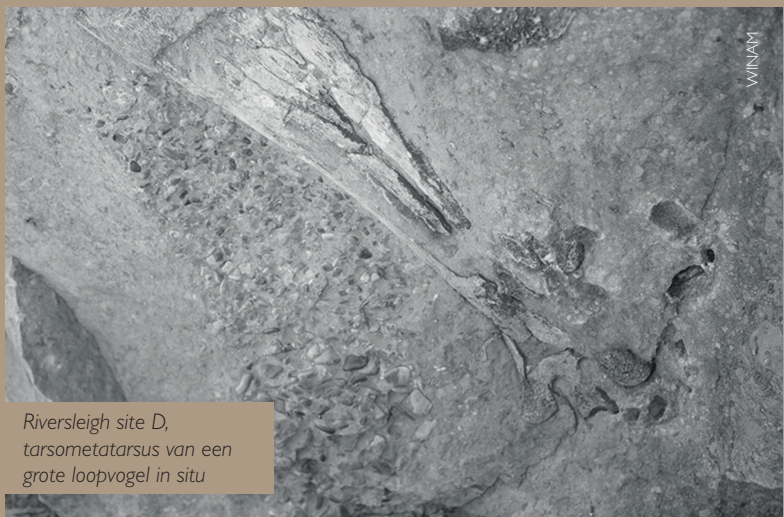
NATASJA DEN OUDEN

De groeve Messel nu



HUYGENS

Riversleigh site D



WINAM

Riversleigh site D, tarsometatarsus van een grote loopvogel in situ