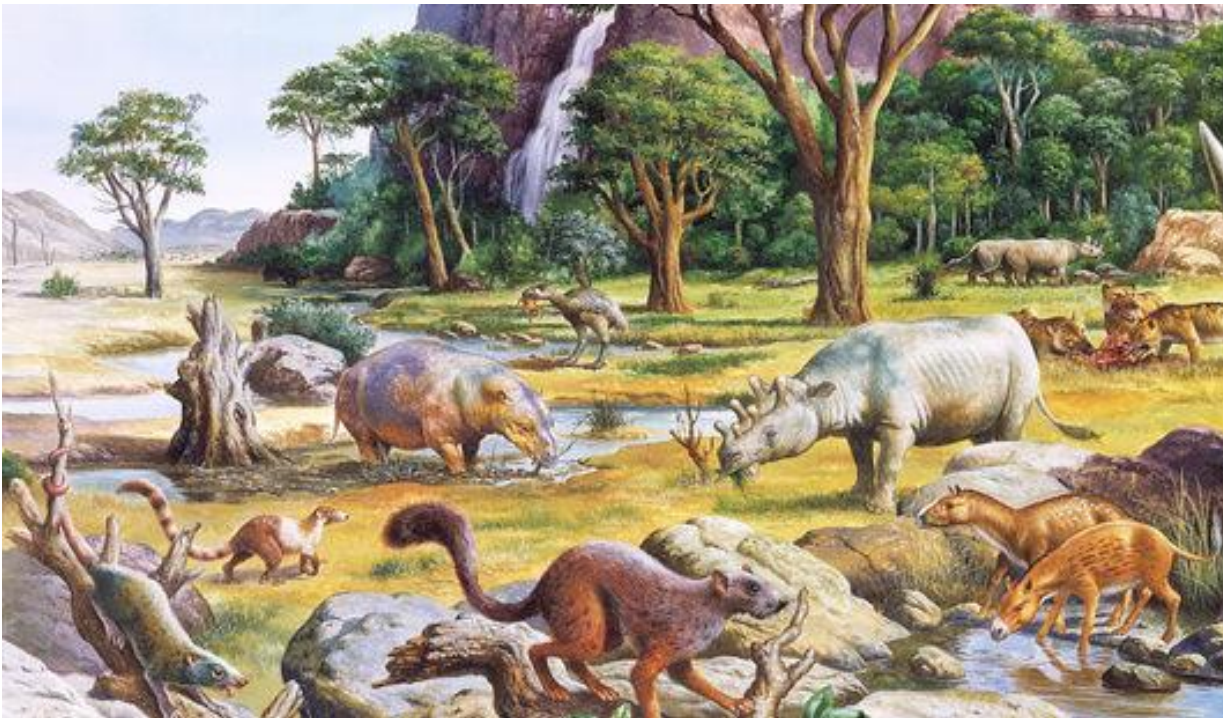


Zoogdieren uit het vroegste Eoceen (Wasatchiaan-M) van het Bighorn Basin, Wyoming



Maikel Lybaert

Academiejaar 2011–2012

*Scriptie voorgelegd tot het behalen van de graad
Van Master in de Geologie*

Promotor: Prof. Dr. J. Verniers
Co-promotor: Dr. T. Smith
Begeleider: Dr. P. Missiaen
Leescommissie: Prof. Dr. D. Van Rooij, Dr. P. Missiaen

Dankwoord

Voor de eigenlijke thesis zou ik toch even de tijd willen nemen om enkele mensen te bedanken. Ten eerste wil ik mijn thesisbegeleider Dr. Pieter Missiaen bedanken voor de begeleiding, hulp en advies bij mijn thesis en voor de tijd die hij toch heeft geïnvesteerd in het lezen en verbeteren van mijn thesis. Ten tweede zou ik mijn promotoren Prof. Dr. Jacques Verniers en Dr. Thierry Smith willen bedanken voor hun hulp en steun bij mijn thesis. Voorts wil ik Lucien, de technicus van de SEM van het KBIN, willen bedanken voor de hulp bij het nemen van de SEM-foto's. Daarbij rekenen we dan ook direct het KBIN zelf, omdat ik hun materiaal kon en mocht gebruiken om deze thesis te realiseren. Bovendien wil ik alle mensen bedanken die in Wyoming hebben mee geholpen aan het verzamelen van het staal, want zonder materiaal om op te werken is natuurlijk geen thesis mogelijk. Ook wil ik David Van Rooij bedanken, die optreedt als leescommissaris, voor de tijd die hij neemt om de thesis te lezen en te beoordelen. Ten slotte wil ik nog even een bedankje neerpennen voor mijn familie, kot- en klasgenoten voor de steun en de ontspanning die ze gaven het afgelopen jaar.

Inhoud

Dankwoord	a
Inhoud.....	I
Lijst van Figuren	III
Lijst van Tabellen.....	V
Zoogdieren uit het vroegste Eoceen (Wasatchiaan-M) van het Bighorn Basin, Wyoming	1
1. Inleiding	1
2. Clarkforkiaan, Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0?.....	7
3. Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum (PETM)	9
1. Atmosfeer.....	11
2. Geosfeer	11
3. Hydrosfeer.....	11
4. Biosfeer	12
5. Lithologie	20
6. Methode.....	30
1. Staalname	30
2. Zeven.....	31
3. Onderzoek van het materiaal.....	31
4. Discussie	32
7. Systematische paleontologie van de zoogdieren van WW-116	34
<i>Peradectes protinnominatus</i>	34
<i>Peradectes</i> sp. 2.....	37
<i>Mimoperadectes labrus</i>	38
<i>Peratherium innominatum</i>	40
<i>Macrocranion junnei</i>	42
<i>Leptacodon</i> sp. ?.....	48

<i>Wyonycteris chalice</i>	50
<i>Amphigyion straitae</i>	54
<i>Haplomylus zalmouti</i>	58
Cf. <i>Franimys actites?</i>	65
Cf. <i>Reithroparamys</i>	66
<i>Viverravus boweni</i>	70
<i>Miacis rosei?</i>	73
Onzekere determinaties	77
8. Discussie.....	78
1. Datering.....	79
2. Afmetingen	82
3. Aanvulling/Vergelijking Sand Creek Divide WW-80, WW-116, WW-186	87
4. Vergelijking Wasatchiaan-M van Sand Creek Divide met Polecat Bench.....	89
5. Vergelijking Sand Creek Divide Fauna en Red Hot Local Fauna	92
9. Besluit.....	95
1. Systematische paleontologie	95
2. Algemene besluiten.....	97
3. Toekomstig onderzoek	99
10. Bibliografie	101
11. Appendices	109
1. Appendix A.....	109

Lijst van Figuren

Figuur 1: Stratigrafische range van de geselecteerde taxa in de Polecat Bench-Sand Coulee stratigrafische sectie van het Clarkfork en Bighorn Basin, Wyoming.	3
Figuur 2: Klimatologische records en een driefasig model van de verschillende systemen van de Aarde gedurende het PETM	10
Figuur 3: Paleogeografische kaart die een mogelijke migratieroute weergeeft van <i>Teilhardina</i> gedurende het Vroegste Eoceen	16
Figuur 4: Samenvatting van gegevens over percent toename of afname in gemiddelde lichaamsgrootte voor verschillende soorten zoogdieren voor het PETM	17
Figuur 5: Stratigrafische weergave van grootte van tanden en lichaam voor het genus <i>Ectocion</i> tijdens het Clarkorkiaan en Vroeg-Wasatchiaan in het Bighorn en Clarkfork Bekken.	18
Figuur 6: Kaart van Bighorn Bekken, met de belangrijkste vindplaatsen van zoogdierenfossielen aangeduid op de kaart.....	21
Figuur 7: Koolstof-isotoopratio's van organisch materiaal in de sedimenten	24
Figuur 8: Afbeelding van de ontsluitingen aan Sand Creek Divide.	26
Figuur 9: Vergelijking van de records van koolstofisotoopverhoudingen in sedimentair organisch materiaal en tandglazuur van zoogdieren van Sand Creek Divide en van Polecat Bench.....	28
Figuur 10: Stratigrafische lokatie van fossiele vertebratenlokaliteiten in Sand Creek Divide.	29
Figuur 11: Structuur van kiezen.....	33
Figuur 12: <i>Peradectes protinnominatus</i> en <i>Peradectes sp. 2.</i>	39
Figuur 13: <i>Peratherium innominatum</i>	42
Figuur 14: <i>Macrocranion junnei</i>	44
Figuur 15: Distributie doorheen ruimte en tijd van de <i>Macrocranion</i> soorten in Noord-Amerika en Europa.....	46
Figuur 16: <i>Wyonycteris chalice</i>	53
Figuur 17: <i>Amphigyion straitae</i>	54
Figuur 18: Een overzicht waarin de afmetingen van <i>Amphigyion straitae</i> worden vergeleken met deze van <i>Prodiacodon tauricinerei</i>	57
Figuur 19: <i>Haplomyilus zalmouti</i>	60

Figuur 20: <i>Haplomylus zalmouti</i>	64
Figuur 21: Cf. <i>Reithroparamys</i>	67
Figuur 22: <i>Viverravus bowni</i>	74
Figuur 23: <i>Miacis rosei?</i>	76
Figuur 24: Interpretatie van de leeftijden van de diverse genera.....	80
Figuur 25: Plot van de grootte tegenover de tijd van het genus <i>Haplomylus</i> voor het Bighorn Basin in het noordwesten van Wyoming.....	85

Lijst van Tabellen

Tabel 1: Samenvatting van metingen uitgevoerd op tanden van <i>Haplomylus zalmouti</i> van WW-116.....	63
Tabel 2: Lijst van onbepaalde exemplaren	77
Tabel 3: Overzicht van de beschreven soorten in dit onderzoek.....	79
Tabel 4: Tabel waarin de afmetingen van verschillende genera worden vergeleken met de afmetingen uit het Clarkforkiaan en Wasatchiaan-0	83
Tabel 5: Samenvatting van de resultaten van Rose et al. (2012) voor de samples WW-80, WW-116 en WW-186.	88
Tabel 6: Vergelijkende tabel tussen de resultaten van Gingerich & Smith (2006) voor Polecat Bench en de resultaten voor Sand Creek Divide.....	90
Tabel 7: Vergelijkende tabel tussen de Red Hot Local Fauna uit Mississippi van Beard & Dawson (2009) en de Sand Creek Divide Fauna	92
Tabel 8: Volledige lijst van alle exemplaren	112

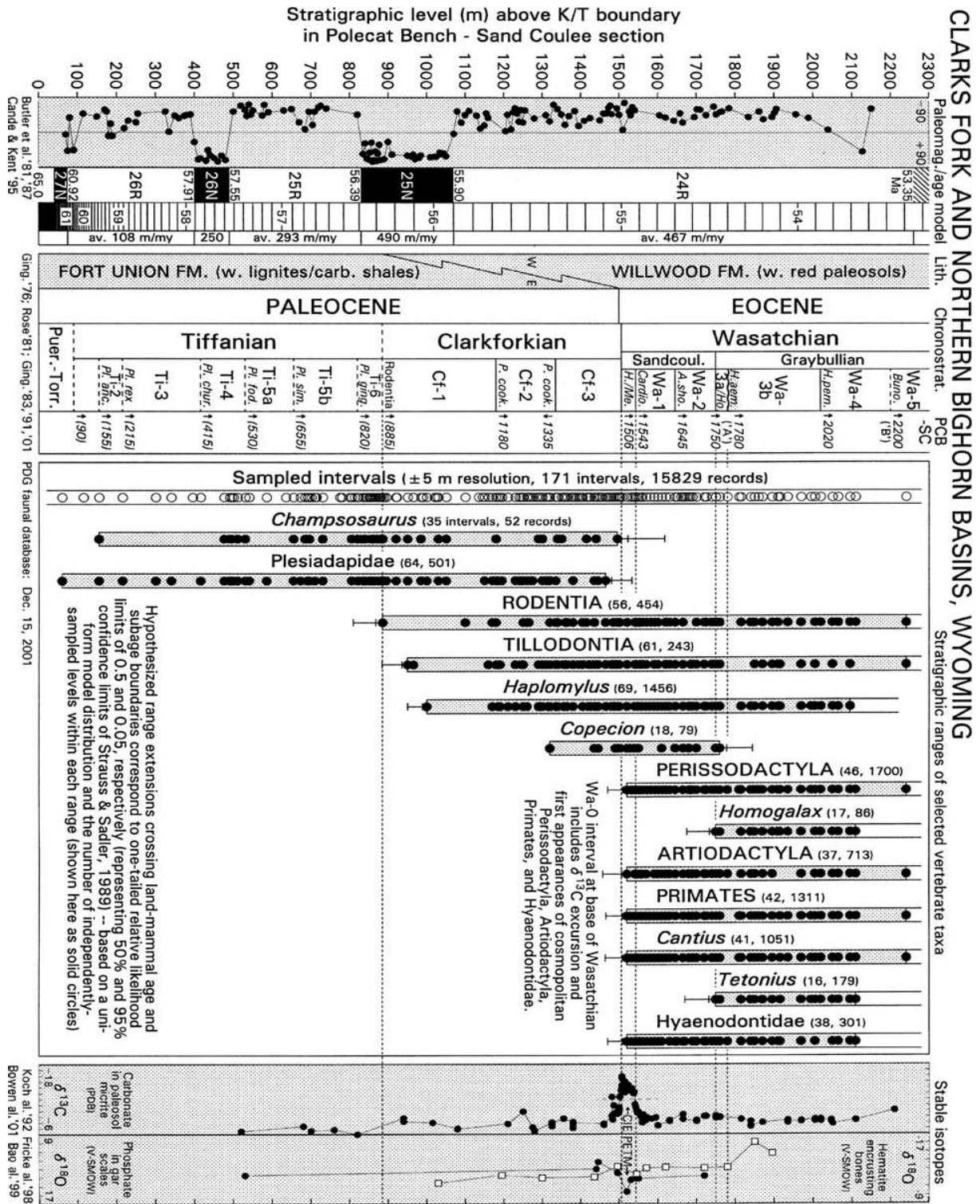
Zoogdieren uit het vroegste Eoceen (Wasatchiaan-M) van het Bighorn Basin, Wyoming

1. Inleiding

Sinds lang onderkennen wetenschappers het belang van de plotse en drastische overgang van de Noord-Amerikaanse zoogdierfaunas van het Clarkforkiaan en het vroegste Wasatchiaan. Het onderzoek op zoogdieren in Noord-Amerika begint in de 19^e eeuw waarbij verschillende zoogdiergroepen ontdekt en beschreven worden. De eerste grote stap in het onderzoek naar Noord-Amerikaanse zoogdieren vindt plaats tussen 1910 en 1913. In deze tijd organiseert het American Museum of National History een serie expedities naar het binnenland. De voornaamste publicaties omtrent deze expedities zijn gepubliceerd door Sinclair, Matthew en Granger. Belangrijkste verwezelijking van deze expedities is de systematische verzameling en beschrijving van een grote hoeveelheid materiaal en de ontdekking dat zoogdieren in het Eoceen fundamenteel verschillen van deze in het Paleoceen. Na afloop (en na vele jaren van verder onderzoek) werden er op basis van onderlinge verschillen drie faunas beschreven: respectievelijk de Tiffanian Fauna, de Clarkforkian Fauna en de Wasatchian Fauna. Voor dit onderzoek zijn voornamelijk de Clarkforkian Fauna, genoemd naar het Clark Forks Basin, en de Wasatchian Fauna, genoemd naar de Wasatch Range (bergketen in Utah), van belang. Beide faunas geven hun naam aan internationaal erkende biozones. Men spreekt van de North-American Land Mammal Ages (NALMA), respectievelijk de North American Late Paleocene Land-Mammal Age, waarvan de Clarkfork fauna het holotype is, en de Early Eocene Wasatchian Land-Mammal Age, waarvan de Wasatchian Fauna het holotype is (Rose, 1981; Gingerich, 1989; Gingerich & Smith, 2006).

Wat de inhoud van de zoogdierfaunas betreft zien we dat aan het einde van het Paleoceen een aantal primitievere groepen verdwijnen, en dat gedurende het Clarkforkiaan maar vooral het Wasatchiaan een groot deel van de moderne, nu nog aanwezige groepen, verschijnen. We zien bijvoorbeeld dat de Plesiadapidae verdwijnen aan het eind van het Clarkforkiaan. Bij het begin van het Clarkforkiaan zijn de voornaamste nieuwe groepen de Rodentia en de Tillodontia. De Wasatchian Fauna is dan weer de bakermat van vele belangrijke hedendaagse groepen. Onder meer de ordes van Artiodactyla, Perissodactyla en Primates kennen in deze tijd hun oorsprong (zie Figuur 1). Officieel werd het eerste voorkomen van *Hyracotherium*, de eerste vertegenwoordiger van de Perissodactyla of paardachtigen, als de grens tussen de

Paleocene en de Eocene fauna gekozen (Granger, 1914). Dit werd later betwist door vondsten van *Hyracotherium* in Baja California (Morris, 1966, 1968) en in Sand Coulee (Jepsen & Woodburne) waarvan men vermoedde dat ze een Laat-Paleoceen-ouderdom hadden. Dit bleek uiteindelijk onterecht omdat de monsters van Baja California bij een nieuwe datering een Eoceen-ouderdom kregen toegewezen (Novacek et al., 1991), en Gingerich (1989) toonde aan dat de resultaten van Sand Coulee foutief zijn. Een ander punt dat lang voor twist heeft gezorgd in de eerste drie kwart van de 20^e eeuw was of de Clarkfork Fauna wel degelijk verschilde van degene ervoor en/of erna. Dit kwam ondermeer door de eerder genoemde studie van *Hyracotherium* door Jepsen & Woodburne (1969) en door een studie van Wood (1967) die besloot dat de Clarkfork Fauna bestond uit een mengeling van elementen van zowel het Tiffaniaan als het Wasatchiaan. De gevolgen van deze twijfels waren niet gering. In het beste geval wou dit zeggen dat de evolutie veel gradueler ging dan toen werd gedacht, in het slechtste geval betekende dit dat men toen eigenlijk niet zoveel wist over de Paleoceen-Eoceen grens (Gingerich, 2003). In het heden, echter, is er niet langer twijfel dat de Clarkforkian Land-Mammal Fauna afzonderlijk mag gekozen worden van zowel Tiffanian Fauna als Wasatchian Fauna, zoals werd beschreven in Rose (1981) voor de Clarkforkian Fauna en in Gingerich (1989) voor de Wasatchian Fauna. Specifiek omdat de Clarkforkian Fauna Rodentia, Tillodontia, de condylarth *Haplomylus*, en de pantodont *Coryphodon* bevat welke nog niet voorkomen in het Tiffaniaan. Verder ontbreekt het aan Artiodactyla, Perissodactyla, Primates en Hyaenodontida welke allen moderne zoogdieren zijn en pas in het Wasatchiaan voorkomen (Rose, 1980; Gingerich, 1989). Het begin van de Clarkforkian Land-Mammal Age wordt nu vastgepind op het eerste voorkomen van de orde van de Rodentia, of knaagdieren, en het begin van de Wasatchian Land-Mammal Age blijft onveranderd op het eerste voorkomen van de Perissodactyla. Het voorgaande is weergegeven in Figuur 1. De opdeling van het Laat-Paleoceen en Vroeg-Eoceen is gegeven met daarbij het eerste en laatste voorkomen van enkele diagnostische zoogdiergroepen.



Figuur 1: Stratigrafische range van de geselecteerde taxa in de Polecat Bench-Sand Coulee stratigrafische sectie van het Clarkfork en Bighorn Basin, Wyoming. Deze worden getoond in de context van Paleomagnetische stratigrafie, geïnterpoleerde ouderdom, lithostratigrafie, chronostratigrafie en stabiele isotopen stratigrafie. Merk op dat het eerste verschijnen van Perissodactyla, Artiodactyla, Primates en Hyaenodontidae in de Wa-0 Fauna zone samenvalt met de koolstofisotoop-excursie (CIE) en de zuurstofisotoop-excursie die het Paleoceen-Eoceen Thermale Maximum (PETM) voorstelt. Bovendien kan men waarnemen dat er verscheidene groepen ontstaan en uitsterven bij zowel de Clarkforkiaan-grens als de Wasatchiaan-grens wat dus het bestaan van drie afzonderlijke faunas rechtvaardigt. Figuur en informatie uit Gingerich (2003), oorspronkelijk uit Gingerich (2000).

In recenter tijden geniet de overgang van de Clarkforkian Land-Mammal Fauna naar de Wasatchian Land-Mammal Fauna nog steeds veel aandacht maar om andere redenen. Zoals eerder vermeld benadert de overgang tussen de faunas de grens tussen het Paleoceen en het Eoceen. Deze periode in de geologische tijd krijgt aanzienlijke belangstelling daar er zowel significante isotopische, klimatologische als biologische events gebeuren die onderling gerelateerd zijn (Koch et al., 1992; Magioncalda et al., 2004; Wing et al., 2005; Yans et al., 2006; Sluijs et al., 2007; Zachos et al., 2008). Het is overigens met één van deze events, de CIE (Carbon Isotope Excursion), dat de Golden Spike voor het Eoceen is bepaald. De Global Standard Stratotype Section (GSSP) werd bepaald met behulp van deze isotoopexcursie op de Dababiya-groeve in de Nijlvallei in Egypte (Aubry et al., 2002). Het belangrijkste aspect van deze events is waarschijnlijk de abrupte opwarming van het klimaat aan de Paleoceen-Eoceen-grens, wat vermoedelijk hand in hand gaat met de biologische en isotopische events (Bowen et al., 2006). Het is daarom dat deze grens ondertussen goed gekend en uitvoerig onderzocht is. Ze staat bekend als het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum (PETM). Uiteraard doet een event die zo ingrijpend is voor het wereldbeeld vragen oprijzen, vooral in het huidige kader van een opwarmende wereld.

Hierbij komt dan de merkwaardige ontdekking dat zoogdieren tijdens Wa-M en Wa-0 lijden aan dwerggroei. Dit werd voor het eerst opgemerkt tijdens de expeditie van het American Museum of National History. Daar werden kleinere varianten van dezelfde soort aangetroffen, namelijk *Ectocion parvus* die kleiner is dan *Ectocion osbornianus*, de Clarkforkiaanse voorganger. Later werd dan aangetoond dat er een consistente neiging naar dwerggroei is en niet bij één of enkele soorten (Gingerich, 1989). Vanzelfsprekend was dit een aanleiding voor uitgebreid onderzoek naar de biologische reacties op een verandering van de fysische wereld. Deze grote verscheidenheid aan reacties kan men gaan opdelen in twee groepen: autochtoon en allochtoon. Met allochtone reacties wordt bedoeld dat genera of ordes van zoogdieren zich onder invloed van het klimaat (snel) gaan verspreiden, zelfs tot op intercontinentale schaal, voornamelijk over landbruggen op hoge latitude tussen Azië en Noord-Amerika, en tussen Noord-Amerika en Europa. Dit werd beschreven voor *Teilhardina*, een primitieve primate (Gingerich, 2006; Smith et al., 2006). Met de autochtone reacties worden dan de evolutieve veranderingen binnen populaties bedoeld zoals de episodes van dwerggroei die werden beschreven (Gingerich, 2003; Secord et al., 2012). Beide groepen van veranderingen worden nauwkeuriger besproken in verdere delen van deze thesis.

De evolutie van de zoogdieren tijdens de Paleoceen-Eoceen overgang is het beste gekend van het Bighorn Basin en het Clarks Fork Basin in het noordwesten van de staat Wyoming (Gingerich, 1989). In het Bighorn Basin treft men de meest complete en meest grondig onderzochte sectie aan van Noord-Amerika. Men vindt er een lange stratigrafische successie van fossielrijke formaties uit het Clarkforkiaan en Wasatchiaan. Daarom is dit bekken uitermate geschikt om de klimatologische en biologische evolutie over de Paleoceen-Eoceengrens te onderzoeken. Het is wel belangrijk dat men beseft dat het Bighorn Basin enkel een lokaal of regionaal beeld geeft over hoe zoogdieren evolueerden en reageerden op de verscheidene fysische en biologische veranderingen. Verder is, zoals gelijk welke fossiele vindplaats, het Bighorn Basin geen perfecte representatie van de aanwezige fauna tijdens de Paleoceen-Eoceengrens omdat er altijd een bias wordt geïntroduceerd door tafonomie, variabele monsternamen en laterale variatie van facies doorheen het bekken, zoals bijvoorbeeld microhabitats (Beard & Dawson, 2009). Belangrijk bij dit soort onderzoeken is dat de stratigrafische secties relatief dik en compleet zijn, zoals bij het Bighorn Basin. Kleine verschillen op stratigrafisch niveau hebben wel degelijk belang en moeten nauwkeurig onderzocht worden om een optimaal resultaat te bekomen. Daarom zijn vindplaatsen zoals deze beschreven in Gingerich & Smith (2006), waar men een successie van drie opeenvolgende lagen met zoogdierenfossielen verspreid over een relatief kort tijdsinterval onderzoekt, belangrijk. De bedoeling is om een zo groot mogelijke hoeveelheid materiaal verspreid over een zo klein mogelijk tijdsrange te vinden om een zo nauwkeurig mogelijk beeld te bekomen. Eveneens moet men ernaar streven om materiaal van zoveel mogelijk vindplaatsen te beschrijven om een meer regionaal of zelfs globaal beeld te krijgen. Een voorbeeld hiervan is de beschrijving van de Red Hot Local Fauna van de kustvlakte van de Golf van de Mississippi door Beard & Dawson (2009). In deze verhandeling wordt bijvoorbeeld de soort *Tuscahomys* (Dawson & Beard, 2007) vermeld. Deze soort behoort tot de Rodentia en geeft dus een uitbreiding van de kennis over deze orde naar andere delen van het Noord-Amerikaanse continent. De discussie bij vele van deze soorten blijft echter of men al of niet van een nieuwe soort mag spreken. Vaak zijn er slechts kleine verschillen tussen soorten van verschillende regio of zijn specimens slecht herkenbaar door bijvoorbeeld slijtage. De beslissing om een nieuwe soort te erkennen is dan arbitrair.

In deze context wordt hier een nieuw staal met een Wasatchiaan-M- of Wasatchiaan-0 ouderdom van Sand Creek Divide uit het Bighorn Basin onderzocht. Het doel is om alle soorten die aanwezig zijn in het staal te beschrijven volgens de standaard systematische paleontologie. In de eerste plaats beschrijven we deze soorten om de ouderdom van het staal vast te leggen op Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0 (of Clarkforkiaan). Bij de systematische paleontologie wordt rekening gehouden met eventuele evolutieve wijzigingen en de plaatsing van de specimens in openstaande debatten over bijvoorbeeld nieuwe soorten, zoals aangehaald in het voorbeeld van *Tuscahomys*. In de eerste plaats is deze thesis bedoeld als bevestiging of eventuele nuancering van eerder getrokken conclusies door andere auteurs. In de tweede plaats kan men eventuele eerste of laatste voorkomens van species of genera gaan verleggen in de geologische tijd of evolutieve trends ontdekken, indien daar voldoende reden toe is.

2. *Clarkforkiaan, Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0?*

De eerste en belangrijkste vraag die we ons hier gaan stellen is tot welke biozone ons genomen staal behoort. Op voorhand kunnen we stellen dat we te maken hebben met Clarkforkiaan, Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0 aan de hand van de stratigrafische positie van de stalen. De stalen bevinden zich in de Red 1-horizont die de grens tussen de Fort Union Formatie en de Willwood Formatie, tussen Paleoceen en Eoceen aangeeft en dus een Clarkforkiaan, Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0 leeftijd moet hebben (zie latere stukken voor nadere uitleg). Daarom zal hier eerst kort de historiek rond en het onderscheid tussen beide biostratigrafische secties besproken worden.

De Wa-0 zone werd belangrijk toen de CIE werd geïdentificeerd in de stratigrafische kolom van Polecat Bench en werd gecorreleerd met de CIE in oceanische sedimenten en het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum (Koch et al., 1992). Oorspronkelijk leek er een directe overeenkomst te bestaan tussen Wa-0 en de CIE en dus kon het bestaan van de Wa-0 fauna toegewezen worden aan de globale Paleoceen-Eoceen event (Gingerich & Smith, 2006 en de referenties daarin). Na nauwgezet onderzoek echter bleek dat het einde van het Clarkforkiaan niet samenviel met de aanzet van de CIE, maar dat het Clarkforkiaan zich nog iets heeft doorgezet tot tijdens de CIE. De aanzet van de CIE bevindt zich eerder in het Clarkforkiaan-3, de laatste periode van het Clarkforkiaan. Men deed een nauwkeurig onderzoek naar het overgangsstuk tussen beide biozones. Onder het Wasatchiaan-0 in Polecat Bench treft men traditioneel bruine paleosols aan met daarin fossielen van *Celtis*, maar de laag is voor de rest erg arm aan zoogdierenfossielen. Oorspronkelijk kende men nog geen naam toe aan dit interval door de onzekerheid of men met een Clarkforkiaanse fauna of een Wasatchiaanse fauna te maken had. Nu werd in 2000 een exemplaar van *Meniscotherium priscum* gevonden in het bovenste gedeelte van het overgangsstuk, een soort die verder in deze regio en periode niet aanwezig was (Gingerich & Smith, 2006). Men heeft dus nu een fossielarm interval met daarin zowel *Celtis* als *Meniscotherium*. Na het Cf-3 was er dus nood aan een nieuwe biozone. In recentere onderzoeken werd in het zuiden van het bekken *Meniscotherium* aangetroffen in dezelfde laag als een *Perissodactyla* (zie Gingerich & Smith, 2006 en de referenties daarin) wat een duidelijke indicatie voor een Wasatchiaan ouderdom is. Uiteindelijk werd dan besloten deze zone het Wasatchiaan-M te noemen, naar *Meniscotherium*.

Hier is het dus mede de bedoeling om zo nauwkeurig mogelijk te weten te komen of het staal zich al dan niet in het Wasatchiaan-0 of het Wasatchiaan-M bevindt opdat de resultaten uit Sand Creek Divide met deze uit Polecat Bench en andere lokaliteiten kunnen gecorreleerd worden. Op deze manier hoopt men de Wasatchiaan-M biozone duidelijk te herkennen in stratigrafische secties in het Bighorn Basin.

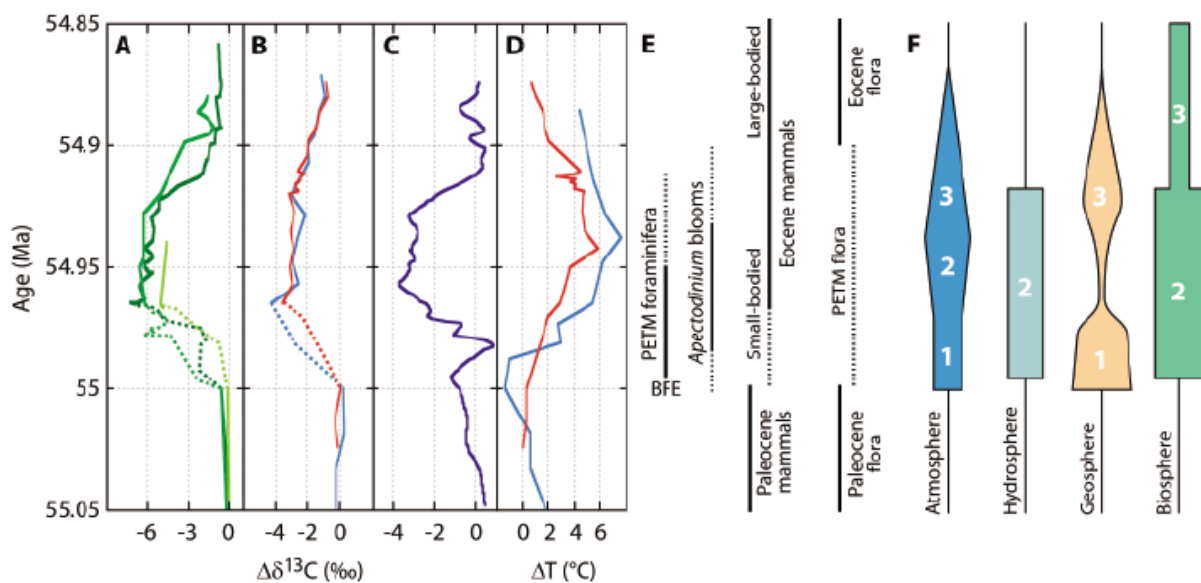
3. *Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum (PETM)*

Net zoals vandaag, werden omstreeks de Paleoceen-Eoceen grens catastrofale hoeveelheden CO₂ vrij gelaten in de atmosfeer en oceanen, de wereld in de richting van een abrupte, transiente hyperthermale event duwend. Transiente events zijn korte maar extreme excursies geassocieerd met grote impact op het milieu en de biosfeer (Bains et al., 1999). Tijdens de Paleoceen-Eoceen grens werd een hoeveelheid CO₂ in de atmosfeer en oceanen gelaten van dezelfde grootte-orde als deze die wordt verwacht in de 21^e eeuw. Dit leidde tot een significante opwarming van het klimaat, een biotische extinctie en migratie, en fundamentele veranderingen in de koolstof- en watercyclus op Aarde (Bowen et al, 2001). Als mogelijke bron van deze hoeveelheid CO₂ denkt men aan gashydraten uit de bodem. Gashydraten zijn moleculen van gas die zijn ingesloten in een raamwerk van H₂O-moleculen. Deze hydraten zijn enkel stabiel in bepaalde P-T-condities. Indien de gashydraten dan in warmere omstandigheden komen of als de druk vermindert splitsen ze in zijn afzonderlijke componenten. Het vrijgekomen methaan is een sterk broeikasgas en zal bovendien verder ontbinden in CO₂. De opwarming zou dan veroorzaakt zijn door de stapsgewijze uitstoting van methaan dat licht koolstof bevat als gevolg van de biologische oorsprong (CH₄ met $\delta^{13}\text{C} \sim -60\%$; Kvenvolden, 1988). Methaan is een veel beter broeikasgas dan CO₂ en zou dus mogelijk een betere verklaring bieden voor het plotselinge, en tijdelijke, karakter van de opwarming, aangezien deze op een veel kortere schaal plaatsvindt en in een veel grotere magnitude dan de normale klimaatvariatië die worden veroorzaakt door orbitale forcing. Bewijs zou hiervoor bestaan in de verhoogde bodemrespiratie die gepaard ging met de climax van de opwarming (Baines et al., 2003). Uit de isotopengegevens kunnen we opmaken dat de opwarming een stijging van 5-6°C in de diepzeetemperatuur in minder dan 10000 jaar bedroeg (Kennett & Stott, 1991; Zachos et al., 2005). De oppervlaktetemperaturen kunnen we afleiden uit de isotopen van plankton en deze zouden gestegen zijn met 8°C op hoge latitudes en kleinere wijzigingen naar de evenaar toe (Thomas & Shackleton, 1996).

De koolstof-isotopensamenstelling van carbonaatsedimenten uit het Laat-Paleoceen variëren merkbaar, met een plotselinge daling rond de Paleoceen-Eoceen-overgang (zie Figuur 1 en 2). Er was sprake van een negatieve koolstof excursie van ongeveer 3.0‰ in de mariene, atmosferische en terrestrische koolstofreservoirs (Kennett & Stott, 1991). Deze daling gaat gepaard met een relatief groot aantal extincties van benthische organismen (Kennett & Stott, 1991) en met veranderingen in de oceaancirculatie. Deze veranderingen zijn het eerst merkbaar in het oceanische koolstofreservoir, maar de kleinere reservoirs, de atmosfeer en het

land, volgen kort daarna. De terrestrische logs van CO₂ worden voornamelijk geleverd door paleosol-carbonaten en tandglazuur van tanden van zoogdieren. Als men de paleosol-carbonaten gebruikt om de CO₂-inhoud van de oude atmosfeer te bepalen (Cerling et al, 1991), moet men rekening houden met veranderingen in de isotopen zoals deze. De scherpe daling in de ¹³C/¹²C ratio in het Laat-Paleoceen levert een precieze correlatie van mariene en terrestrische resultaten en suggereert dat de opwarming in deze tijd misschien een cruciale rol heeft gespeeld in de evolutie van landzoogdieren (Koch et al, 1992).

Het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum toont ons dat CO₂ snelle veranderingen in de aardssystemen kan veroorzaken, zelfs in een globaal warme, ijsvrije Aarde. Een hele reeks veranderingen in atmosfeer, geosfeer, hydrosfeer en biosfeer kan beschreven worden. De laatste krijgt hier uiteraard de meeste aandacht, de andere worden enkel kort besproken.



Figuur 2: Klimatologische records en een driefasig model van de verschillende systemen van de Aarde gedurende het PETM (model en data van Bowen et al. (2004)). Hetgeen wat opvalt is de plotselinge en simultane daling in de $\Delta\delta^{13}\text{C}$ omstreeks 55Ma en de daaropvolgende terugkeer naar normale waarden kort daarna. In (d) zien we de overeenkomstige temperatuurstijging. In (e) zien we patronen van biologische veranderingen gedurende het PETM (Kennett & Stott, 1991). (f) betreft een synthese van globale veranderingen gelinked aan het PETM. Voor figuur: zie Bowen (2006).

1. Atmosfeer

Met behulp van oceanische oppervlaktewaters (zie Zachos et al., 2005 en de erin vermelde referenties) en terrestrische (bvb Wing et al., 2005) proxies, kunnen we zien dat er tijdens het PETM sprake was van een globale opwarming van de atmosfeer met respectievelijk 5-9°C. Vermoed wordt dat ongeveer 1500-4500 Gigaton koolstof in de atmosfeer werd vrijgelaten (Zachos et al., 2005). De exacte hoeveelheid is niet geweten. Weerpatronen werden ook beïnvloed door het PETM. Hier wordt bewijs voor geleverd door indicatoren van run-off door rivieren etc... langs de continentale rand (bvb Crouch et al., 2003) en isotopische logs die toegenomen vochtigheid in de noordelijke midlatitudes aantonen (Bowen et al., 2004, 2006).

2. Geosfeer

De geosfeer is belangrijk als bron van de koolstof. Het wordt aangenomen dat ondiepe sedimenten of de korst de voornaamste koolstofreservoirs en triggers vormen, doch dit is echter sterk betwist. Dickens et al. (1995) stelde als hypothese voor dat de bron methaanclathraat (ook: methaanhydraat) is, dat werd gedestabiliseerd door warmere oceaantemperaturen. Ook werd een alternatief voorgesteld door de vorming van thermogeen methaan gedurende de intrusie van plutonische gesteenten in de Noord-Atlantische zeebodem (Svensen et al., 2004). Tenslotte werd de koolstof mogelijks geleverd door wijdverspreide verbranding van veen en steenkool (Kurtz et al., 2003).

De tweede belangrijke rol van de geosfeer is bij het herstel van het klimaat na het Paleoceen-Eoceen-Thermaal-Maximum. Dit door verweringsfeedbacks die respectievelijk een vermeerderde begraving van marien carbonaat, bufferen en een herstelling van de koolstofcyclus na het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum bewerkstelligen (Sluijs et al., 2007; Zachos et al., 2007, 2008).

3. Hydrosfeer

De meest prominente verandering in de hydrosfeer veroorzaakt door de klimaatopwarming tijdens het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum is de wijziging van de oceaancirculatie. Het opwarming van het oppervlaktewater was sterker op hogere latitudes dan op lagere latitudes terwijl diepzeewater globaal 4-5°C steeg (Kennett & Stott, 1991; Zachos et al., 2005). Dit resulteert in een verminderde temperatuurgradient tussen de evenaar en de polen. Gevolg hiervan, samen met een mogelijke invloed van continentale run-off, is dat er in de noordelijke hemisfeer een waterlichaam vanuit de zuidelijke oceanen penetreert (Nunes &

Norris, 2006). Dit brengt dan weer warm water in de diepe noordelijk zeeën, wat de methaanclathraten destabiliseert en dan op zijn beurt een verdere greenhouse veroorzaakt (Bice & Marotzke, 2002).

4. Biosfeer

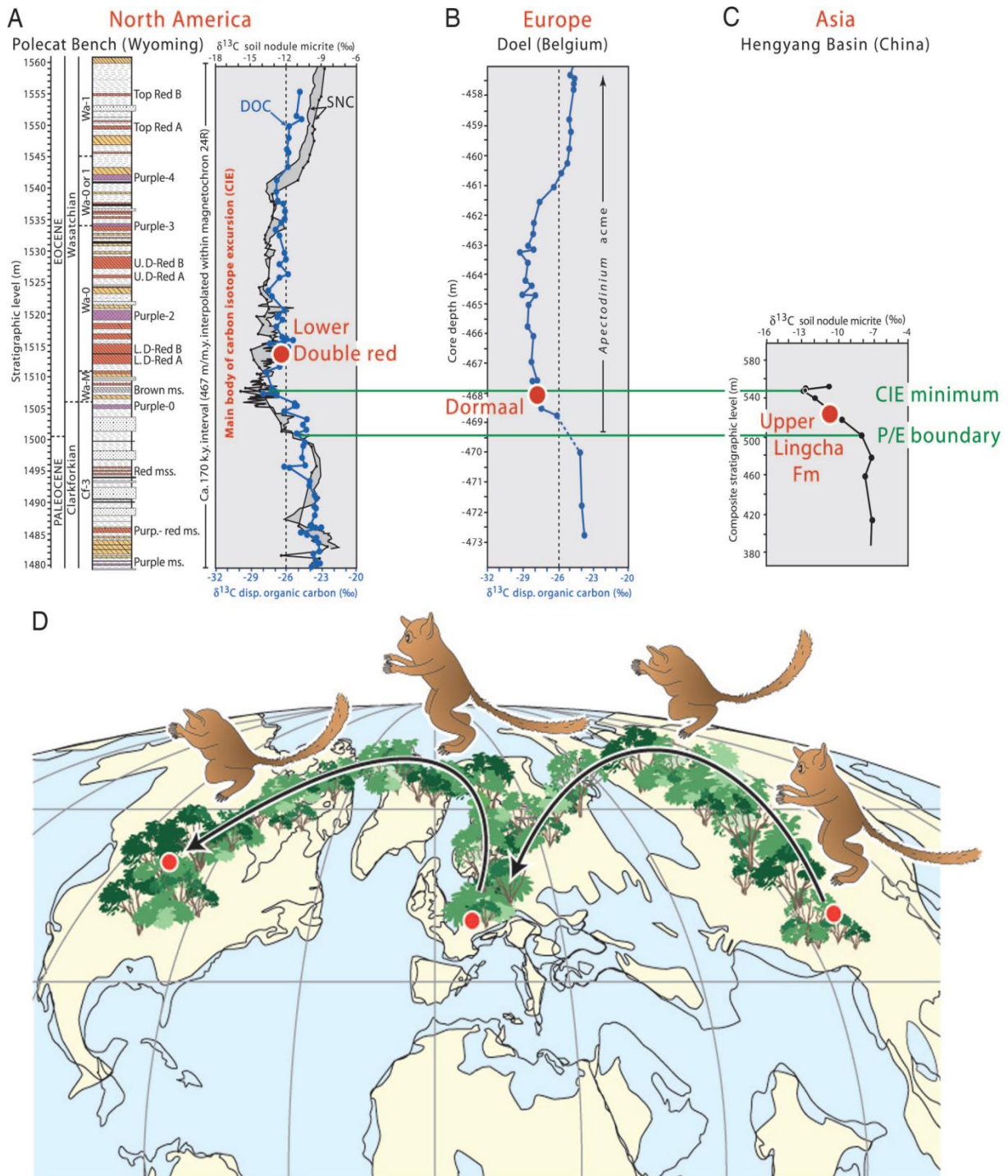
De biosfeer wordt hier afzonderlijk besproken omdat deze het onderzoeksveld is waarin hier wordt gewerkt. De meeste van de biotische veranderingen kunnen gegroepeerd worden binnen extinctions, migraties en evolutieve aanpassingen. De verspreiding van de verschillende groepen van zoogdieren werd geassocieerd met blijvende taxonomische veranderingen en dwerggroei aan het begin van het PETM (Clyde & Gingerich, 1998). We zien dat in de eerste 130 ka er een afname in lichaamsgrootte van ongeveer 30% plaatsvindt, die gevolgd wordt door een stijging van ongeveer 76% in de herstelfase van het PETM (zie Figuur 4) (Secord et al., 2012). In de flora's zien we dat planten in de gematigde streken hun verspreidingsgebied uitbreiden naar het noorden over enkele honderden tot duizenden kilometer en dat bepaalde soorten zich plotseling ook op andere continenten gaan verspreiden (Wing et al., 2005). In de mariene omgeving waren er ook verschillende reacties op het PETM waaronder de verdwijning van 30-50% van alle benthische foraminifera, wat de grootste extinctie is van de laatste 90 miljoen jaar (Thomas, 1998), en significante maar voorbijgaande veranderingen in de assemblages van andere groepen, waaronder globale dominantie van *Apectodinium* (Crouch et al., 2003) (Zie figuur 2), snelle verspreiding van planktonische foraminiferen (Kelly et al., 1998) en aanpassingen in de overlevingsstrategie van nannoplankton op de shelf en in de open oceaan (Bowen et al., 2006). Dit betreft dus eigenlijk een vermindering in diversiteit in de mariene fauna. In Kennett & Stott (1991) vinden we bijvoorbeeld dat tijdens de isotopische excursie de diversiteit daalde met 72%, van ongeveer 60 soorten benthische foraminifera naar 17 soorten en dit bij de soorten groter dan 150µm, de kleinere soorten en de planktonische soorten ondervonden geen last en werden zelfs meer abundant en divers. De bloei in planktonische soorten kan toegewezen worden aan de toename in de oppervlaktetemperatuur van het oceaانwater. Het feit dat enkel grotere benthische soorten worden getroffen duidt op lage zuurstof- en hoge nutriëntgehalten. Hierbij verdwenen volledige groepen benthische foraminiferen, waaronder de trochospirale en andere geschroefde vormen. Deze verdwenen echter niet allemaal definitief uit het fossielenbestand, maar het nam lange tijd in beslag om zich te herstellen van de global warming. Ongeveer 35% van de benthische soorten verdween voorgoed (Thomas, 1990).

In Bowen et al. (2001) en Smith et al., (2006) wordt de plotselinge verschijning en snelle verspreiding van de moderne zoogdieren op de noordelijke continenten besproken waarbij de tweede één geval in het bijzonder bespreekt, de snelle verspreiding van *Teilhardina*; een primitieve vertegenwoordiger van de primaten. De eerste is een synthese van verschillende artikels. De meeste moderne groepen van zoogdieren verschijnen op de holarctische continenten (Europa, Azië en Noord-Amerika) en sommige fylogenetische bewijzen lijken te wijzen op Azië als de regio van waar de groepen zijn verspreid (Gingerich, 1989; Beard, 1998) alhoewel er nog veel debat is rond deze hypothese. Voorbeelden hiervan zijn de uitgestorven familie Hyaenodontidae, die in Azië verschenen voor ze in Noord-Amerika worden aangetroffen, en de moderne ordes Primates, Artiodactyla en Perissodactyla die eerst verschenen in Azië kort na, op of kort voor de Paleoceen-Eoceen grens (Bowen et al., 2001). Deze groepen vervingen meer archaische groepen zoals Multituberculata, Plesiadapiformes en Condylarthra. In Noord-Amerika verschenen deze groepen binnen de 10ka na de Paleoceen-Eoceen grens, vastgesteld door middel van de koolstofisotoop-excursie (CIE), gedurende het korte global warming interval (Gingerich, 1989). Vergelijking van dezelfde excursie met fossiel materiaal in Europa toonde aan dat de Primates, Artiodactyla en Perissodactyla er later verschenen dan in Noord-Amerika. In Azië verschenen ze eerst in de 'Gashatan en Bumbanian Land Mammal Ages' (ALMA's) (Wang et al., 1998). Deze worden dus verondersteld ouder te zijn dan de Clarkforkian en Wasatchian Land Mammal Ages. Volgens Bowen et al. (2001) bleek dit te kloppen voor de familie Hyaenodontidae, die in Azië in het Paleoceen konden geplaatst worden, maar voor de andere groepen zijn de resultaten nog steeds ambigu. We kunnen dus vooral besluiten dat de verspreiding snel gebeurde en dat door de moeilijke correlatie over grote afstand het heel moeilijk is om het juiste oorspronggebied vast te stellen. Verder is het, zoals sommige auteurs beweren (bvb Beard & Dawson, 2009 en anderen) lang niet zeker dat er één oorspronggebied is voor alle of de meeste groepen (in geval van Beard Azië). Het is heel goed mogelijk dat verschillende groepen een verschillend continent van oorsprong kennen. De hedendaagse mening gaat meer uit van dit model (zoals bvb Missiaen et al., 2011).

In Smith et al. (2006) werd de verspreiding van de primate *Teilhardina* vanuit Azië naar alle holarctische continenten besproken. Hiervoor werd een nauwkeurige correlatie gemaakt van de 'Carbon Isotope Excursion' (CIE) tussen de verschillende continenten en werd dit dan gerelateerd aan de fossiele evidenties gevonden op deze continenten.

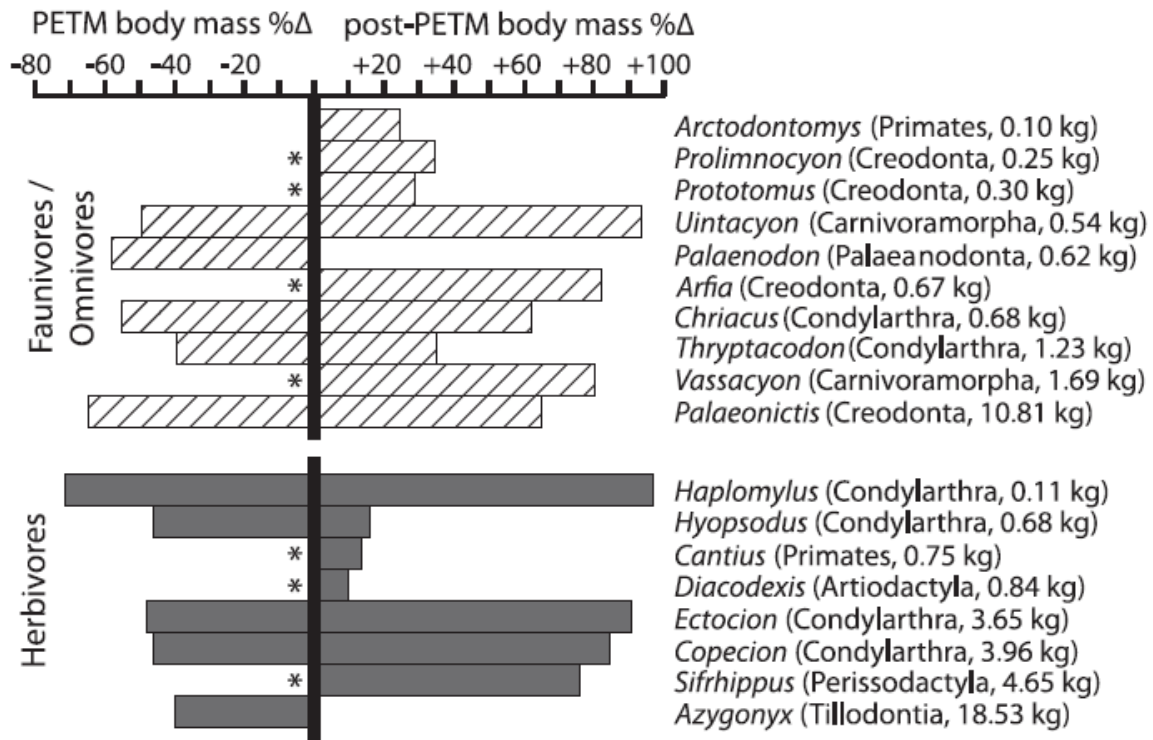
Moderne primaten (euprimates) verschijnen voor het eerst in de fossiele evidenties aan het begin van het Eoceen. Een genus, de omomyide *Teilhardina*, is de oudste primate in Azië (Ni et al., 2004; 2005) en Europa (Smith, 2000). In Noord-Amerika is het eerste voorkomen van *Teilhardina* simultaan met het eerste voorkomen van een andere primate, een adapoïde *Cantius* (Gingerich, 1986; 1993). In tegenstelling tot Bowen et al. (2001) worden hier vier hypothesen over de verspreiding van de Primates vernoemd, die men dan tracht te bevestigen of weerleggen: (1) primaten zijn afkomstig uit Azië en verspreidden zich via Europa en Groenland naar Noord-Amerika (Godinot, 1982); (2) primaten komen uit Noord-Amerika en migreerden via de Bering Straat naar Azië en via Groenland naar Europa (Sloan, 1970); (3) primaten kennen hun origine in Afrika of Azië en kwamen in Europa via Noord-Amerika (Gingerich, 1986; 1989) en (4) primaten komen uit Azië en migreerden zowel naar het westen als naar het oosten om respectievelijk Europa en Noord-Amerika te bereiken (Beard & Dawson, 1999). Resultaten van de datering en van het fossiel materiaal suggereert dat *Teilhardina asiatica* uit Azië als eerste verschijnt, de Europese *Teilhardina belgica* jonger is en tenslotte dat de Amerikaanse soorten *Teilhardina brandti* en *Teilhardina americana* de meest recente soorten zijn. Dit suggereert een dispersie van *Teilhardina* naar het westen van Azië naar Europa naar Noord-Amerika (figuur 3). Een andere mogelijke interpretatie is de verspreiding vanuit Azië naar zowel het westen als het oosten waarbij *Teilhardina* dan eerste de migratie naar Europa zou gemaakt hebben, om dan op een later tijdstip via de Oost-Siberische landbrug over te steken naar Noord-Amerika. Deze bevindingen zijn gebeurd op basis van tandmorfologie waarbij men er vanuit is gegaan dat een primitievere morfologie automatisch een grotere ouderdom betekent. Het is belangrijk te beseffen dat dit niet altijd het geval is. Verder toont een isotopenstratigrafie met hoge resolutie dat de volledige dispersie gebeurde in een interval niet meer dan ongeveer 25ka, wat dus relatief snel is. Opmerkelijk is dat men hier besluit dat Europa eerder werd gekoloniseerd dan Noord-Amerika, in tegenstelling tot Bowen et al. (2001). Dit geeft opnieuw het belang weer van nauwkeurig onderzoek naar de exacte tijd van eerste voorkomens van soorten of van evolutieve veranderingen zoals dwerggroei. Een alternatieve migratie-hypothese voor *Teilhardina* suggereert dat primaten mogelijks hun bakermat kennen op het Indische subcontinent en dat

hun snelle verspreiding werd veroorzaakt doordat de andere continenten bereikbaar werden na de collisie met de Aziatische tectonische plaat rond Paleoceen-Eoceen grens (Krause & Maas, 1990). Hiervoor zijn echter nog geen sluitende bewijzen gevonden. Bovendien heeft recent onderzoek in India en Pakistan aangewezen dat de betreffende zoogdiergroepen niet aanwezig zijn in India of later dan in andere regio's wat dus eigenlijk de omgekeerde hypothese suggereert: de invasie van het subcontinent India na de collisie (Rose et al., 2009).



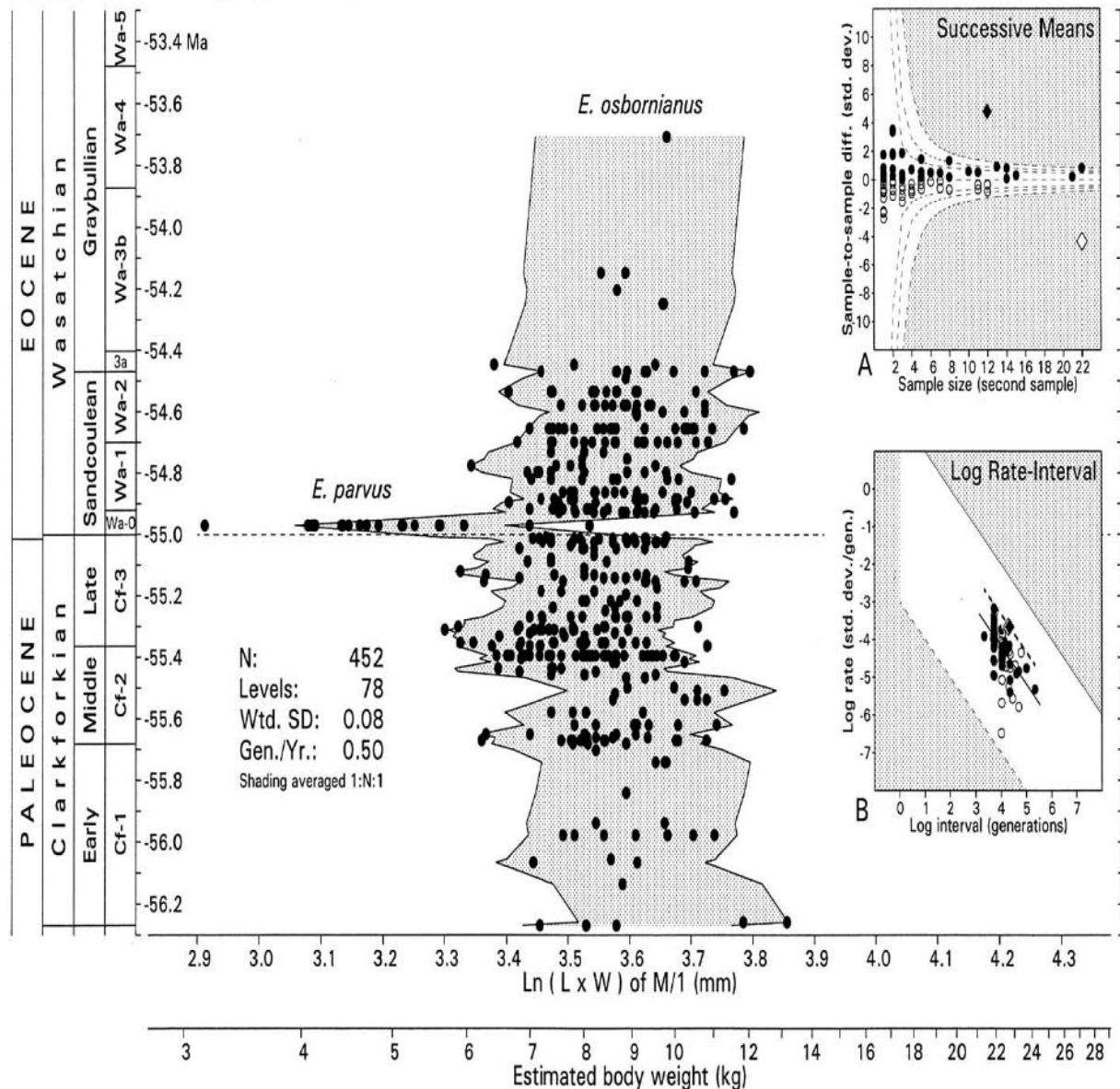
Figuur 3 (vorige blz): Paleogeografische kaart die een mogelijke migratieroute weergeeft van *Teilhardina* gedurende het Vroegste Eoceen (D). De chronologie van de migratie wordt bekomen door correlaties van de $\delta^{13}\text{C}$ -excursie in Noord-Amerika (A), Europa (B), en Azië (C). *T. brandti* en andere moderne moderne zoogdieren komen het eerst voor in the 'Lower Double Red' van Polecat Bench in Wyoming. Dit is gesitueerd boven de minimum waarde van de $\delta^{13}\text{C}$ -excursie. De 'Lower Double Red' heeft een geschatte leeftijd van 19-25ka boven de P/E-grens. dit is gebaseerd op carbonaatnodules in de bodem en op verspreid organisch koolstof (Magioncalda et al., 2004; Bowen et al., 2001; Bains et al., 2003). De gestelde hypothese is dat *Teilhardina* migreerde doorheen bossen die continue waren verspreid van Zuid-Azië, doorheen Europa tot in Noord-Amerika tijdens de eerste 25ka van het PETM. Figuur afkomstig uit Smith et al., 2006.

Zoals eerder vermeld was een van de meest opvallende geobserveerde verandering van de zoogdieren van het Vroegste Wasatchiaan ten opzichte van de andere faunas transiente dwerggroei (zie Figuur 4). Opmerkelijk is dat deze evolutie zowel carnivoren als herbivoren, en zowel endemische soorten als geïmmigreerde soorten trof (Secord et al., 2012). Deze dwerggroei kan niet worden verklaard enkel als een reactie op de hogere temperatuur, dus heeft het verhoogde CO_2 -gehalte waarschijnlijk ook een belangrijke rol gespeeld (Gingerich, 2003). De eerste keer dat werd opgemerkt dat de Wa-0 fauna anders was dan de voorgaande en volgende faunas was door het voorkomen van een klein en zeldzaam specimen, geïdentificeerd als *Ectocion parvus* (Granger, 1915). *Ectocion* is een van de meer algemene genera in het Clarkforkiaan en Wasatchiaan. Het is gekend als een lange lijn die weinig tot niet verandert doorheen de tijd, bestaande uit één enkele soort *Ectocion osbornianus* met een heel korte, gelijktijdige lijn van een kleinere soort: *Ectocion parvus*. Dit is weergegeven in Figuur 5. *Ectocion parvus* kan enkel onderscheiden worden van *Ectocion osbornianus* door zijn kleinere afmetingen. Het lichaamsgewicht van beide soorten wordt respectievelijk op 8 - 10kg, voor *Ectocion osbornianus*, en 4 - 5kg voor *Ectocion parvus* geschat (Figuur 4 en 5) wat dus een opmerkelijk verschil is (Gingerich, 2003). Er zijn twee mogelijke verklaringen voor dit verschijnsel. De eerste is dat *Ectocion osbornianus* ecologisch werd vervangen door een gelijktijdig levende kleinere soort *Ectocion parvus* voor een klein interval in het begin van het Wasatchiaan. Concreet betekent dit dat de kleinere soort migreerde vanuit een ander gebied en de grotere soort heeft verdrongen. De andere mogelijkheid is dat *Ectocion osbornianus* evolutionaire dwerggroei heeft ondergaan. Dit wil dan zeggen dat *Ectocion* is geëvolueerd in een kleinere soort onder invloed van de gewijzigde klimatologische omstandigheden en daarna opnieuw is geëvolueerd naar een grotere soort door het herstel van het klimaat (Gingerich, 2003).



Figuur 4: Samenvatting van gegevens over percent toename of afname in gemiddelde lichaamsgrootte voor verschillende soorten zoogdieren voor het PETM en de periode na het PETM. Zoals verwacht is er geen enkele soort die een toename vertoont tijdens het PETM en geen enkele soort die een afname vertoont na het PETM.

Een ander voorbeeld wordt gegeven door *Copecion brachypternus*, ook een lange stationaire lijn, die onderbroken wordt door een heel kort interval met een parallele lijn, of evolutionaire dwerggroei, van *Copecion davisi*. Net zoals bij *Ectocion* bestaat het enige onderscheid uit de verschillende afmetingen van beide soorten. Verder vertonen Perissodactyla ook ditzelfde patroon. Perissodactyla maken hun eerste opwachting in Noord-Amerika in Wa-0. De enige algemene soort van het Wa-0 is *Hyracotherium sandrae*, een kleine soort die maar over kort interval voorkomt. Er is sprake van een mogelijke tweede grotere soort, *Hyracotherium grangeri*, maar deze is veel zeldzamer dan *Hyracotherium sandrae*. Bovendien is er weinig bewijs dat deze soort effectief ook voorkomt in het Wa-0 (Strait, 2001). In ieder geval, we kunnen afleiden dat het patroon van het lichaamsgewicht van *Hyracotherium* van Wa-0 to Wa-2 gelijkaardig is aan dit van *Ectocion* en *Copecion* waarbij *H. sandrae* een opvallende outlier is omdat het lichaamsgewicht geschat wordt op amper 60% van de latere soorten, die eveneens langer voorkomen in de geologische tijd (Gingerich, 2003). Meer voorbeelden kunnen vermeld worden (zie bvb Gingerich, 1989), maar voorgaande gevallen geven voldoende weer dat ongewoon kleine lichaamsgrootte karakteristiek is voor de Wa-0-soorten van het CIE- en PETM-interval in het Vroegste Wasatchiaan (Gingerich, 2003).

BIGHORN-CLARKS FORK BASIN *ECTOCION*

Figuur 5: Stratigrafische weergave van grootte van tanden en lichaam voor het genus *Ectocion* tijdens het Clarkorkiaan en Vroeg-Wasatchiaan in het Bighorn en Clarkfork Bekken. Het grootste deel van de specimens horen bij de algemeen voorkomende soort *Ectocion osbornianus* met een lichaamsgewicht ~8-10kg, maar in het Wa-0, dat samenvalt met de CIE en het PETM, domineert de soort *Ectocion parvus* met een lichaamsgewicht van ~4-5kg. Verticale as is de tijd (geïnterpoleerd; zie Gingerich 2003). A toont dat de monsters van het Wa-0 interval (ruitjes) verschillen van de andere monsters, meer dan men van de onzekerheid mag verwachten. De stippellijnen stellen de zekerheidsintervallen voor. Figuur afkomstig uit Gingerich (2003).

De vraag die zich nu automatisch stelt is: hoe kunnen we verklaren dat een succesvolle Paleocene soort wordt vervangen door een soort met alle zelfde kenmerken, maar die amper 50-60% van het lichaamsgewicht heeft. De geobserveerde evolutionaire snelheid ligt binnen de grenzen van de evolutionaire verandering, dus de vervanging is niet door de evolutionaire snelheid gelimiteerd (zie figuur 5) (Gingerich, 2003). Het probleem is eerder om de drijvende

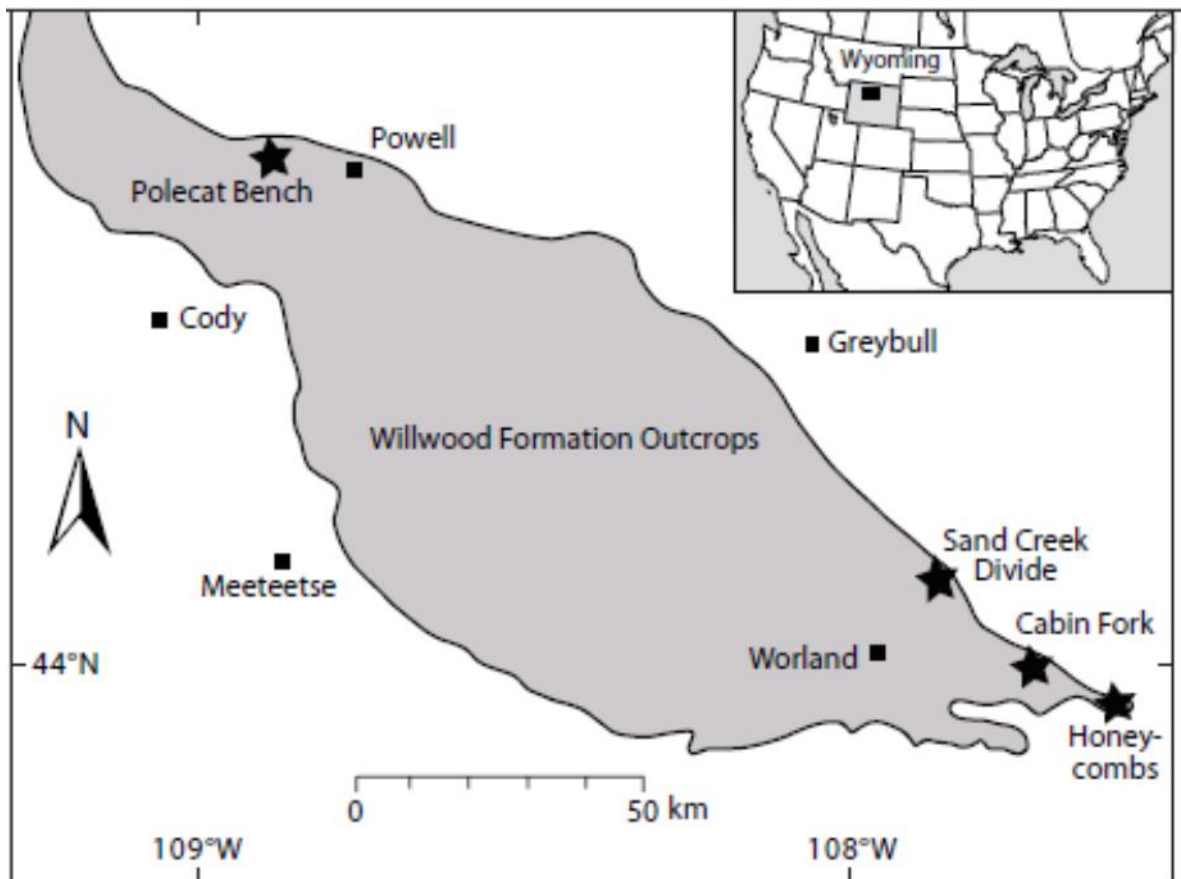
factor of factoren achter deze evolutie te identificeren. We weten dat het CIE-PETM-interval ongewoon is door zijn isotopisch licht koolstof, isotopisch zwaar zuurstof, hoge temperatuur en hoge gehalten in broeikasgassen (Koch et al., 1992; Fricke et al., 1998). Zowel hogere temperatuur als hoge CO₂-gehalten zijn mogelijke drijvingskrachten. Deze relatie wordt gegeven door de Regel van Bergmann (Bergmann, 1847; zie ook Ashton et al., 2000). De regel zegt dat de lichaamsgrootte toeneemt in koudere klimaten en, bijgevolg, afneemt in warmere klimaten. Koch (1986) onderzocht dit verder en vond dat in hedendaagse tijd een toename van 0.02 ln-units van de oppervlakte van de tanden gelijk staan aan een daling van de temperatuur met 1.0°C. wanneer we dan de tanden van bijvoorbeeld *Ectocion* beschouwen, die ongeveer -0.3 ln-units veranderen, dan komt dit overeen met een temperatuurstijging van 15°C terwijl deze geacht wordt amper 9°C te zijn (Fricke et al., 1998). Bijgevolg kan men dit niet enkel beschouwen als een simpele reactie volgens de Regel van Bergmann. Een andere factor moet meespelen zoals bijvoorbeeld het hoge CO₂-gehalte (Secord et al., 2012). Bijkomend gevolg op de dwerggroei door een hoog CO₂-gehalte is bijvoorbeeld de kwaliteit van het voedsel. Nieuwe experimenten (Gingerich, 2003 en de referenties daarin) tonen dat hoge pCO₂ voldoende zijn om fotosynthese te verhogen en dus koolstof te vermeerderen en stikstof te verminderen in plantweefsel. De extra koolstof wordt gebruikt om meer secundaire bestanddelen aan te maken, die de vertering van herbivoren tegenwerken. Bovendien zorgt een hoog CO₂-gehalte voor een reductie in bepaalde enzymen, waardoor het proteïnegehalte en de voedingswaarde vermindert. Het is aangetoond dat herbivore insecten wel degelijk trager gaan groeien als ze 'hoog-CO₂-bladeren' eten. Voor zoogdieren is dit nog niet aangetoond maar logischerwijze zou een analoge reactie moeten optreden. Deze factoren gecombineerd met de normale seizoenale temperatuurs-, regen- en orbitale effecten die de voortplantingscyclus beïnvloeden, zorgen er voor dat kleinere nakomelingen worden geproduceerd. Niet veel is geweten over de partiële druk van CO₂ gedurende het PETM of Wa-0-interval maar Royer et al. (2001) (in Gingerich, 2003) schatte het op 800ppmv gebaseerd op de stoma-index van *Ginkgo gardneri*. Bovendien is weinig geweten over de gevolgen van een aangepast 'CO₂-dieet' op herbivore zoogdieren maar het samengaan van de stijging in partiële druk van CO₂ tijdens het PETM en de voorbijgaande aard van de kleinere lichaamsgrootte wijst toch op een causale link tussen beide factoren (Gingerich, 2003). Als tegenwerping kan men aanvoeren dat ook de carnivoren leiden aan de dwerggroei en niet enkel herbivoren (Secord et al., 2012).

5. *Lithologie*

In deze sectie wordt de lithologie en geologie van de streek besproken en tegelijkertijd een link gelegd met stabiele isotopen om het verloop van het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum doorheen de lithologische opeenvolging te kunnen volgen. Bijkomend kunnen we weergeven op welk punt in de evolutie van het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum het onderzochte staal gesitueerd is. Op deze manier kunnen de resultaten beter worden geïnterpreteerd of gekoppeld worden aan de opwarming van het klimaat.

Het Bighorn Basin is een relatief groot structureel bekken in het noordwesten van Wyoming in de Verenigde Staten. Het is ongeveer 160km in doorsnee en het wordt begrensd door de Absaroka Range in het westen, het Bighorn Massief in het oosten, de Beartooth Mountains in het noordwesten, de Pryor Mountains in het noorden en de Owl Creek Mountains en Bridger Mountains in het zuiden. Deze bergen zijn gevormd vanaf het Laat-Krijt tot tijdens het Eoceen, als gevolg van de Laramide orogenese. Een bijkomend gevolg is dat het bekken is opgevuld met sedimenten afkomstig van de erosie van de bergketens (Rose, 1981). Ondanks de grote sedimentaanvoer werd het bekken niet snel volledig opgevuld. Dit kwam door de snelle subsidentie die werd veroorzaakt door de stuwkracht van de Pacifische plaat tegen het Noord-Amerikaanse continent en dus de sedimentatie compenseerde (Van Houten, 1944; Love, 1960). De opvulling bestaat uit circa 5000m aan sedimentaire gesteenten (Van Houten, 1944; Love, 1960). De ouderdomsrange omvat het Cambrium tot en met het Mioceen, dus het bekken lag voor de aanvang van de Laramide orogenese reeds onder zeeniveau bij hoge zeespiegelstand. De oudere sedimenten zijn een significante bron van petroleum, meer bepaald de Tensleep Formatie met een Pennsylvaniaan ouderdom, de Madison kalksteen uit het Mississippiaan en de Frontier zandsteen uit het Krijt. Overigens kunnen er uraniumerts en andere economisch belangrijke ontginningen aangetroffen worden in het noorden van het bekken (Weldon, 1972). Het grootste deel van het terrein ligt nu op een hoogte tussen 1000m en 2000m, met in de omringende bergen hoogtes tot 4000m. De oorsprong van de Tertiaire sedimenten is zowel de oudere Paleozoïsche sedimenten als de kristallijne en metamorfe gesteenten die ontsluiten in de omringende bergen (Rose et al., 1981).

De afwatering in het bekken geschiedt langs het noorden via de Bighorn River, welke zijn naam verleent aan het bekken en de bergen. De Bighorn River komt binnen in het bekken via het zuiden door een opening tussen de Owl Creek Mountains en de Bridger Mountains. Daarvoor heet de rivier nog de Wind River. De regio is semi-aride en ontvangt amper 15-25cm regen per jaar. Fossielen worden vooral aangetroffen in het oosten, waar bijvoorbeeld in de Cloverly Formatie (Krijt) veel dinosaurusfossielen te vinden zijn (Weldon, 1972). De meeste vindplaatsen van fossielen worden gevormd door de afwateringen van de rivieren. Er ontstaan talrijke Quartaire erosie-oppervlakken en rivierterrassen die zich enkele tientallen meters boven de bodem van het bekken bevinden, zoals bijvoorbeeld Polecat Bench en Sand Creek Divide. Deze terrassen trunceren gesteenten uit het Krijt (Van Houten, 1944; Rose, 1981).



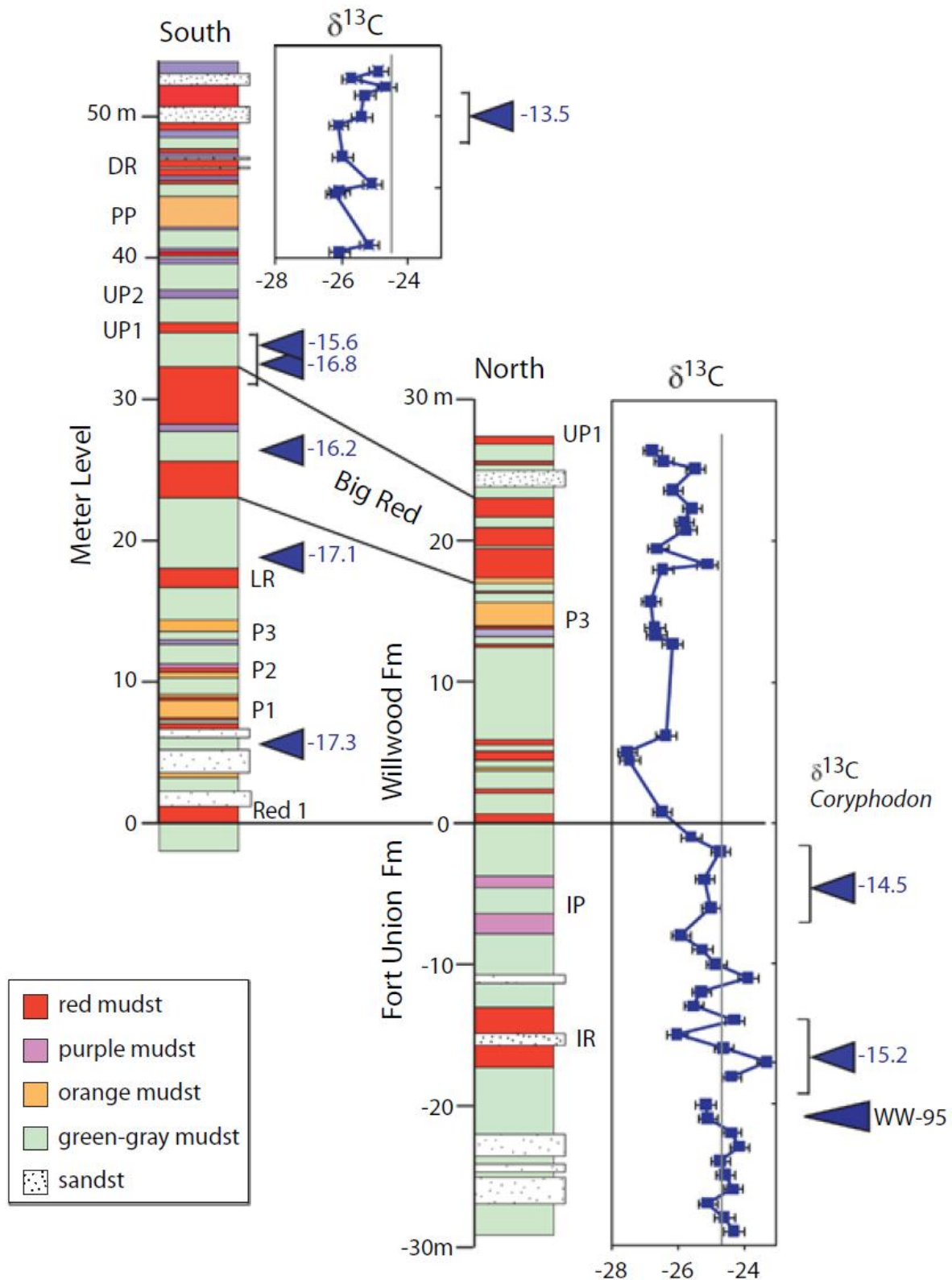
Figuur 6: Kaart van Bighorn Bekken, met de belangrijkste vindplaatsen van zoogdierenfossielen aangeduid op de kaart. Ook de omlijning van het gebied waar de Willwood Formatie ontsluit is aangeduid. Oorspronkelijke kaart afkomstig uit Abdul Aziz et al., 2008.

In het Bighorn-bekken zijn voor dit onderzoek de twee voornaamste formaties die van Fort Union en die van Willwood. De Fort Union Formatie is de laatste laag van het Paleoceen en is direct onder de laag gelegen waaruit de onderzochte specimens afkomstig zijn. Het meest recente deel van de Fort Union Formatie wordt gekenmerkt door een afwisseling tussen groengrijze en paarse mudstone (Rose et al., 2012). De Willwood Formatie is dus de allereerste formatie uit het Eoceen. De verspreiding van de Willwood Formatie is weergegeven in Figuur 6

De Formatie van Willwood ligt conform op de Fort Union Formatie in het centrum van het bekken. Verder naar de rand van het bekken gaat dit over in een angulair contact, eerst nog met de Fort Union Formatie en verder aan de rand, langs de fronten van de Absaroka en Beartooth Mountains, met sedimenten van het Boven-Krijt (Neasham & Vondra, 1972). In het centraal gedeelte van het bekken is het moeilijk om de grens tussen beide formaties vast te leggen, maar zowel in Neasham & Vondra (1972) als in Rose et al. (2012) wordt de grens bepaald op het eerste voorkomen van rode lagen (zie figuur 7), net als in de oorspronkelijke publicatie van de Willwood Formatie door Van Houten (1944). De dikte van de formatie wordt geschat op 750m (Van Houten, 1944). Echter, recentere studies hebben aangewezen dat de dikte lateraal niet uniform is maar van het oosten naar het westen vermindert met ongeveer 300m (Neasham & Vondra, 1972). Zowel de Fort Union als de Willwood Formatie zijn fluviale stratigrafische eenheden en bestaan uit een wijde variatie aan sedimenten, doch kunnen twee belangrijke facies onderscheiden worden (Rose et al., 2012). In de westelijke marge van de afzettingen treffen we conglomeraten aan. Deze conglomeraten zijn hoofdzakelijk opgebouwd uit of graniet-, graniet-gneiss- en kwartsiet enerzijds of uit carbonaat en zandsteen (Neasham & Vondra, 1972). In het centrum van het bekken vinden we een afwisseling van mudstone, waarop matig tot sterk ontwikkelde paleosols zijn gevormd, en heterolithische afzettingen bestaande uit groengrijze mudrocks. Deze mudrocks vertonen zwakke paleosol-formatie, geulvorming en dunne zandlaagjes. De sterkst ontwikkelde paleosols zijn gevormd door het jaarlijkse overstroomingen van rivieren in overstromingsvlaktes. Het grootste onderscheid tussen de Fort Union Formatie en de Willwood Formatie is de kleur van de paleosols, waarbij de Fort Union Formatie voornamelijk grijze en groene paleosols heeft en de Willwood Formatie voornamelijk rode, oranje en paarse paleosols (Rose et al., 2012). De heterolithische afzettingen zijn vermoedelijk ontstaan als oude avulsieve afzettingen op de overstromingsvlakte (Kraus & Gwinn, 1997). Dit betekent dat de bedding van de hoofdkanalen van de rivieren zich periodisch hebben verplaatst doorheen de tijd, zoals

tegenwoordig te observeren is in deltas en op vloedvlaktes van gletsjers. Dit proces vindt plaats door het doorbreken van de oeverwal (crevassing) waarbij zowel fijnkorrelige gesteente als zandsteen wordt afgezet op de overstromingsvlakte. De sedimenten worden getransporteerd langs de crevasse-kanalen en veroorzaken de geulafzettingen in de lithologie. Een belangrijke opmerking bij deze afzettingen is dat alhoewel ze een deel zijn van de heterolitische gesteente-intervals, ze kunnen ingesneden zijn in de onderliggende paleosols (Rose et al., 2012). Dit zorgt voor moeilijkheden bij de relatieve datering van lagen en kan ervoor zorgen dat recenter materiaal op gelijke stratigrafische hoogte ligt als ouder materiaal. Bij de staalname is het dus belangrijk dat men weet in welke lithologie monsters worden genomen opdat geen contaminatie met recenter materiaal voorkomt. Indien men zich dus lateraal verplaatst moet men zich er ten allen tijde van bewust zijn of de lithologie varieert of niet.

De tijdsspanne die gemiddeld wordt vertegenwoordigd door de paleosols is, ondanks de variatie in pedogenetische ontwikkeling, vrij uniform en is minstens enkele duizenden jaar (Birkeland, 1999; Kraus, 1999). De avulsie-afzettingen daarentegen hebben weinig bodenvorming ondergaan en zijn dus sneller geaccumuleerd. Deze afzettingen hebben een ouderdomsrange van ongeveer enkele honderden jaar (Smith et al., 1989). Bijgevolg gaat men best zoeken voor fossiele assemblages tussen de paleosols in. Dit is omdat er een korte tijdsspanne wordt omvat door een relatief grote dikte aan sedimenten waardoor materiaal van verschillende ouderdom merkbaar op een andere stratigrafische hoogte terecht komt. Voor ons doel is dit uiteraard uitermate geschikt omdat het toelaat een nauwkeurige chronologie op te stellen van de evolutie van verschillende kenmerken van de tanden, zoals bijvoorbeeld grootte. Een meer praktische reden om voor de kanaalafzettingen te opteren is simpelweg het feit dat in kanaalafzettingen vaak concentraties aan fossielen voorkomen wat dus zowel een voordeel is bij het vinden van een lokaliteit als bij het samplen. Meestal gebeurt het dus dat men aan de oppervlakte een hoeveelheid fossielen vindt en over het algemeen komt dit dan overeen met de kanaalafzettingen.

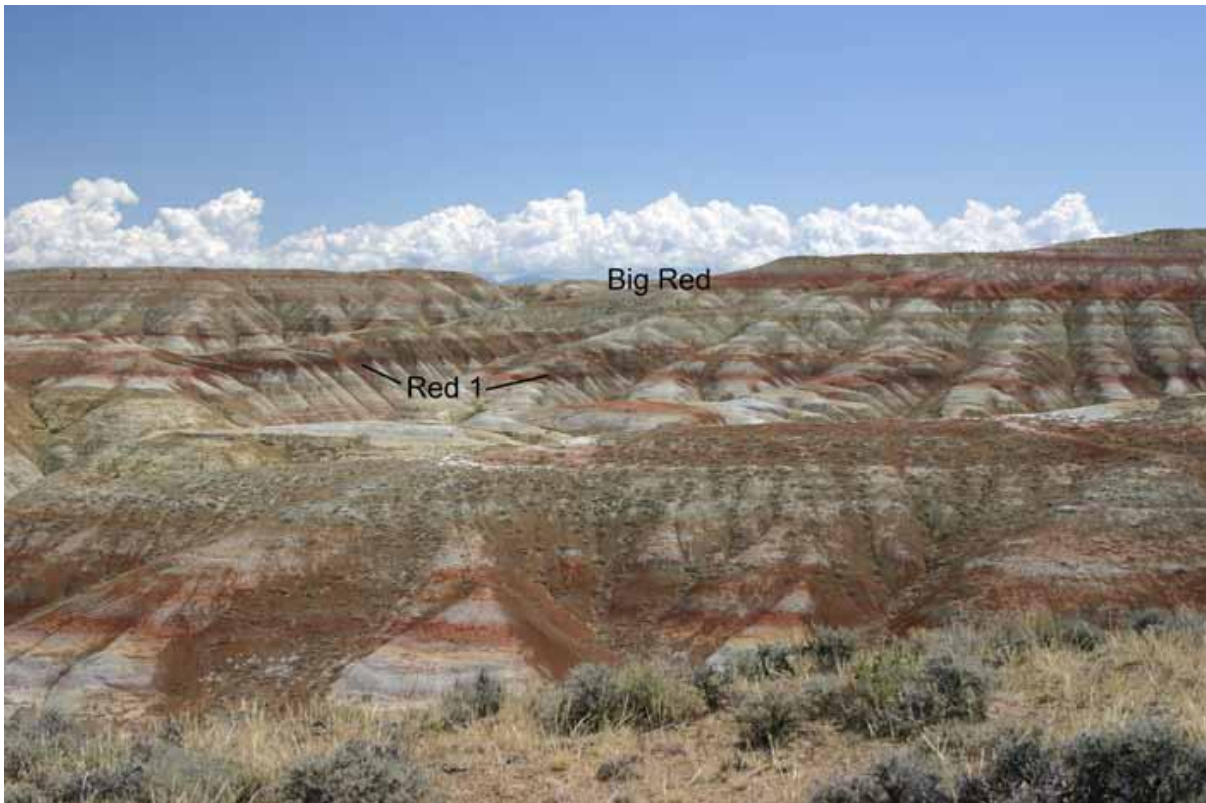


Figuur 7: Koolstof-isotoopratijs van organisch materiaal in de sedimenten (blauwe symbolen plus blauwe lijn) en van het tandglazuur van zoogdiertanden (blauwe driehoeken) geplot ten opzichte van de stratigrafische sectie in de Sand Creek Divide. (Isotopische data door Paul Koch and Ross Secord). De lithologische sectie bestaat uit rode, paarse en oranje paleosols dat verticaal variëren met avulsie-afzettingen (groen-grijze mudstone en zandsteen). Het nulniveau is geplaatst aan de basis van de laagste continue rode paleosol (Red 1) en is tevens de grens tussen de Fort Union Formatie en de Willwood Formatie. Correlaties tussen zowel de noordelijke en zuidelijke sectie van de Sand Creek Divide als met andere vindplaatsen in het bekken gebeurt met behulp van Red 1- en de Big Red-paleosol. Van beneden naar boven: IR = Intermittent red

paleosol; IP = Intermittent Purple Paleosol; P1 = Purple 1 paleosol; P2 = Purple 2 paleosol; P3 = Purple 3 Paleosol; LR = Little Red Paleosol; UP1 = Upper Purple 1 Paleosol; UP2 = Upper Purple 2 Paleosol; PP = Puffy Purple Paleosol; DR = Double Red Paleosols. Figuur uit Rose et al., 2012.

De bovenste 15m van de Fort Union Formatie wordt gekenmerkt door een geleidelijke laterale transformatie van grijze paleosols naar rode en paarse paleosols (IR = Intermittent Red en IP = Intermittent purple in figuur 7). Deze grijze kleur tesamen met het ontbreken van carbonaatsnodules wijst op slechte drainage van de bodem. Als consequentie duidt de transformatie naar meer gekleurde horizonten op een verbetering in drainage (Rose et al., 2012). De eerste carbonaatsnodules worden gemeld in Red 1 (zie Figuur 7 en 8), de basis van de Willwood Formatie (Kraus & Riggins, 2007). Een opmerkelijke verandering vindt dus plaats aan het begin van het PETM, te zien aan het veranderen van kleur en het verschijnen van de nodules. Het kan wijzen op een droger klimaat of op een meer seizoenaal karakter van het klimaat. In figuur 7 zijn vier afzonderlijke paleosols weergegeven boven Red1 die lateraal kunnen gevolgd worden en dus kunnen gebruikt worden voor correlatie van de Sand Creek Divide met Polecat Bench. De horizonten zijn: Purple 1 (P1), Purple 2 (P2), Purple 3 (P3), en Little Red (LR). Men dient wel rekening te houden met het feit dat de kleur lateraal kan variëren tussen paars en rood (Rose et al., 2012).

Men kan aan de hand van deze lithologie zich dan ook gaan proberen voorstellen hoe het paleomilieu in de streek er moet uitgezien hebben. Vermoedelijk bestond de regio als een deltavlakte met talrijke rivierarmen op een lage hoogte. Het milieu was warm, vochtig en bosrijk. Bovendien waren er als gevolg van het veelvuldig verplaatsen van rivierbeddingen veel ondiepe meren, die overblijfselen waren van de oudere beddingen. Het klimaat was warm gematigd tot subtropisch, met sterke seizoenaliteit, zoals wordt gereflecteerd in de bodem door de gekleurde banden (Rose, 1981). Een hedendaagse analogie bestaat waarschijnlijk uit de delta's in het zuidoosten van Azië. Gezien de gunstige klimaatcondities is het niet moeilijk om zich voor te stellen waarom het Bighorn Bekken zo een rijke fossiel fauna bevat net zoals Azië vandaag een rijke fauna tentoon spreidt met talrijke soorten zoogdieren, vogels, vissen, reptielen en amfibieën.

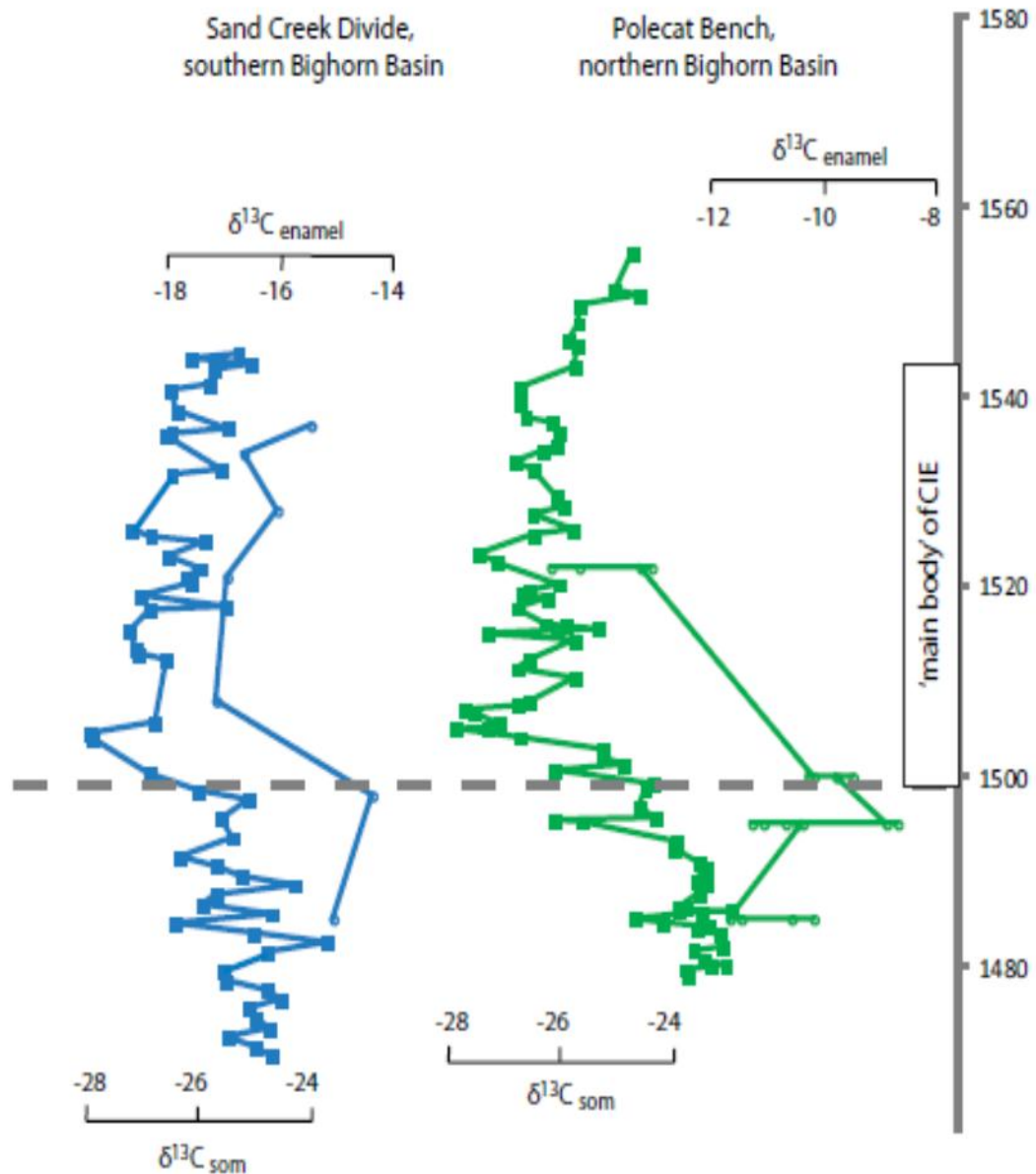


Figuur 8: Afbeelding van de ontsluitingen aan Sand Creek Divide. De twee meest belangrijke referentielagen voor het PETM, Red 1 en Big Red, zijn aangeduid. De hier besproken stalen zijn afkomstig uit Red 1. Afbeelding afkomstig uit Rose et al. (2012).

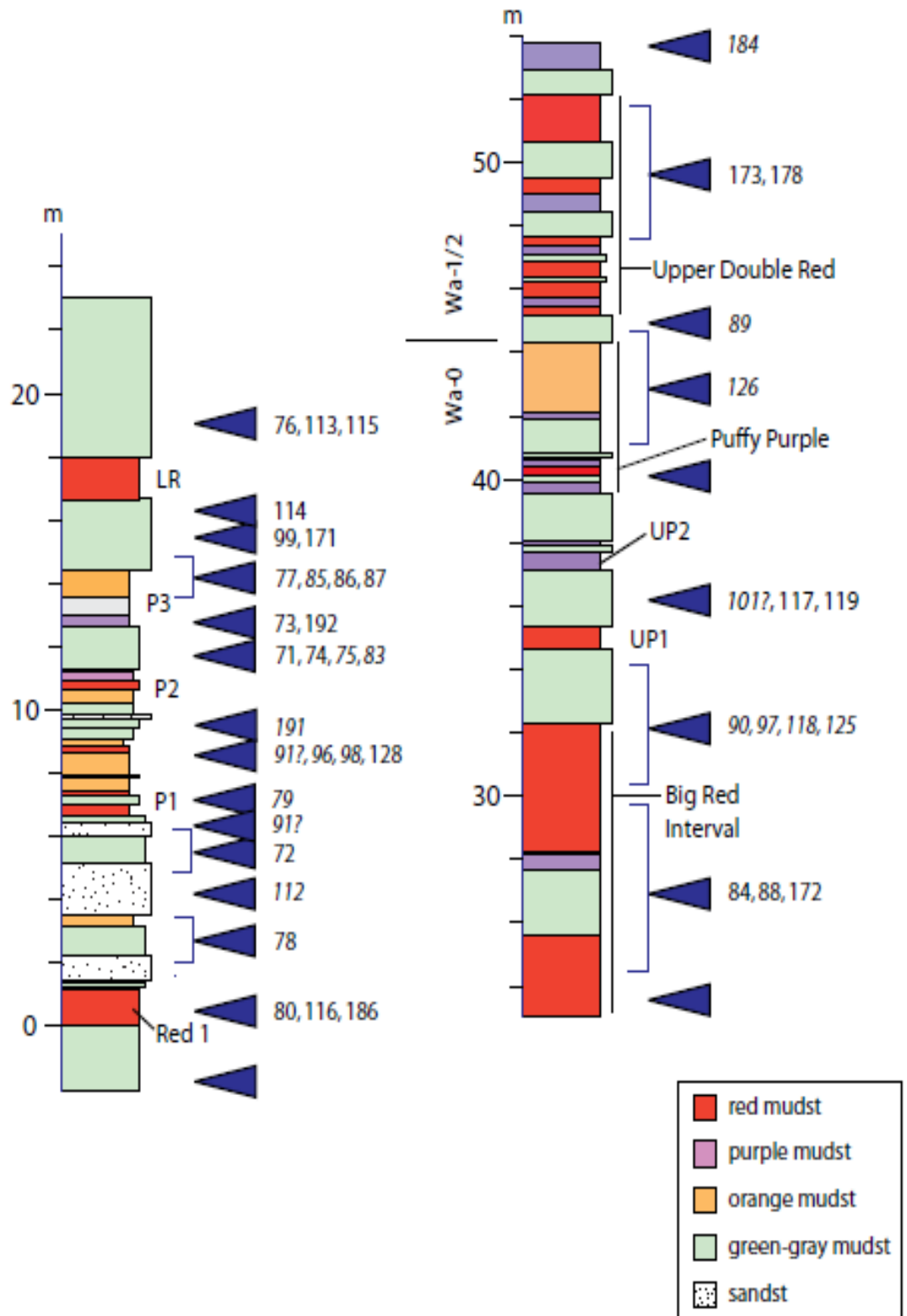
Nu we de algemene lithologie beschreven hebben kunnen we de verticale evolutie van de C-isotoopverhoudingen nader bekijken, daarmee kunnen we dus verschillende datalogs correleren in de tijd. Dit is dus in essentie nodig om de evolutie van het klimaat doorheen de tijd te bestuderen. De plaats van het PETM en de Paleoceen-Eoceen-grens in de stratigrafische kolom kan hier mee bepaald worden. Isotoopratio's van koolstof worden gemeten in carbonaatsnodules, verspreid organisch materiaal en in het tandglazuur van zoogdiertanden. Men prefereert de nodules omdat deze veel minder complex zijn dan het glazuur van zoogdiertanden en bovendien krijgt men een beter resultaat doordat de nodules veel frequenter voorkomen. De resultaten van Rose et al. (2012) voor de Sand Creek Divide werden geplot ten opzichte van de stratigrafische kolom en worden weergegeven in Figuur 7. We zien dat $\delta^{13}\text{C}$ in de Fort Union Formatie gemiddeld relatief constant blijft rond een waarde van -24.5% , maar dat de fluctuaties wel groter worden. Daarop volgt bij de grens tussen de Fort Union en de Willwood Formatie een daling naar meer negatieve waarden, tot ongeveer -28% . Dit is dezelfde daling die men waarneemt in andere onderzoeken, zoals weergegeven in Figuren 2 en 3. Dit komt dus overeen met het PETM en de aanvang van het Eoceen. Het is door de simultane isotopenexcursie ontdekt in verschillende onderzoeken in verschillende delen van de wereld dat men van het klimaatsevent heeft ontdekt. De isotopenexcursie is

uitermate nuttig om verschillende lokaliteiten met elkaar te correleren. Dit is gebeurd met de resultaten van Rose et al. (2012) voor Sand Creek Divide met Polecat Bench en de rest van het bekken. In Figuur 9, waar de resultaten zijn gecorreleerd met deze van Magioncalda et al. (2004) zien we daar een voorbeeld van. Voorts zien we dat de ratio opnieuw stijgt na de Big Red horizont tot een normale gemiddelde waarde (Rose et al., 2004). Vanzelfsprekend wordt dit dan in overeenstemming gebracht met het einde van het PETM. Bovendien is het feit dat het begin van het PETM samenvalt met de basis van de Willwood Formatie geen toeval. Het is logisch dat een plotselinge klimaatopwarming meer uitgesproken seizoenaliteit of droogte veroorzaakt, wat zorgt voor de meer rood gekleurde lagen in de Willwood Formatie (Rose et al., 2012).

Dit alles gecombineerd levert Figuur 10. In deze figuur zien we de stratigrafische kolom met daarbij alle lokaliteiten uit het bekken aangeduid met blauwe driehoeken. Het doel van deze thesis is niet om al deze lagen te gaan beschrijven, voor een volledige beschrijving kan men zich richten tot Rose et al. (2012).



Figuur 9: Vergelijking van de records van koolstofisotoopverhoudingen in sedimentair organisch materiaal en tandglazuur van zoogdieren van Sand Creek Divide (blauw) en van Polecat Bench (groen). De resultaten voor Polecat Bench zijn afkomstig uit Magioncalda et al. (2004) en Secord et al. (2010). De as met meter-schaal rechts in de figuur geeft de hoogte weer ten opzichte van de K/T-grens in Polecat Bench. De horizontale lijn geeft het begin weer van de ongeveer 40m dikke gesteentemassa die de isotoopexcursie omvat, eveneens in Polecat Bench (Magioncalda et al., 2004). De correlatie tussen beide lokaties is gemaakt met het begin van de PETM (Red 1) als referentielaag. Figuur is afkomstig uit Rose et al. (2012).



Figuur 10: Stratigrafische lokatie van fossiele vertebratenlokaliteiten in Sand Creek Divide. Haakjes duiden op een interval, vraagtekens op de onzekerheid. De meeste lagen van Sand Creek Divide kunnen gecorreleerd worden aan deze uit Polecat Bench, alhoewel de stratigrafische dikte kan wijzigen. Het materiaal voor deze thesis is afkomstig uit WW-116, te vinden in de Red 1- horizont. Figuur afkomstig uit Rose et al. (2012).

6. *Method*

1. **Staalname**

De stalen hier besproken zijn afkomstig uit WW-116 (Zie Figuur 10). Deze laag is een gele mudstone met een dikte van ongeveer 1m die ligt geïntercaleerd in de Red 1, net zoals WW-80. De coördinaten van de ontsluiting zijn 44.15356°N noorderbreedte en 107.86556°W westerlengte. Op de kaart is dit gelegen in de nabijheid van Sand Creek Divide (Zie Figuur 6). Uit voorgaande informatie en figuren kunnen we dan afleiden dat deze laag kan gecorreleerd worden met Cf-3, Wa-M of eventueel Wa-0.

De lokaliteiten werden gevonden en nauwkeurig geïntercaleerd door middel van surface prospecting en mapping. In de praktijk bestaat dit uit het nauwkeurig zoeken op de oppervlakte naar fossielen. Alle plaatsen waar fossielen zijn gevonden worden dan aangeduid op een zo nauwkeurig mogelijke kaart. Eens dat dit is afgerond kan men dan lokaties uitkiezen waar men meer uitvoerig monsters wil nemen. Uiteraard zijn dit dan de lokaties waar meer specimens werden aangetroffen aan de oppervlakte. Verdere stalen worden niet aan de oppervlakte genomen, maar de meest oppervlakkige sedimenten worden afgegraven. Dit is om te voorkomen dat een contaminatie ontstaat door bijmenging van fossielen die zijn naar beneden gerold of gevallen uit lagen in een hogere stratigrafische positie. In dit geval werden de stalen genomen op 7 juli 2008. In totaal werden 12 zakken sediment verzameld uit lokaliteit WW-116, zoals eerder vermeld. Gemiddeld gesproken past er 25kg sediment in één zak. Dit geeft een benaderend gewicht van 300kg sedimenten. Dit is enkel geldig voor wanneer men een screen washing uitvoert, dit is echter niet algemeen gebruikelijk in studies in het Bighorn Basin. Uiteindelijk heeft dit een totaal van 131 specimens opgeleverd. Van deze 131 konden er 41 niet tot op familie-niveau gedetermineerd worden en nog een ander deel niet tot op genus- of soortniveau. Dit zijn nog 3 specimens die enkel tot de familie konden gedetermineerd worden en nog eens 15 specimens waarvan de determinatie niet geheel zeker is. Samengevat betekent dit dan een totaal van 72 specimens op een totaal van 131 die men kon determineren. Dit is een percentage van 54%, een gemiddelde die men kan gebruiken als parameter voor de bewaringskwaliteit van een laag, alhoewel het niet enkel van de bewaring afhangt maar ook bijvoorbeeld van de onderzoeker zelf. De bewaringskwaliteit is vooral afhankelijk van het afzettingsregime (snelstromend, traagstromend), de lithologie van het sediment (grofkorrelig, fijnkorrelig, venig,...) en de begravings- en/of metamorfe geschiedenis. Het Bighorn Basin scoort op al deze punten goed. De afzettingen zijn gevormd

in deltaïsche omstandigheden (zie hoofdstuk lithologie) en alhoewel de sedimenten begraven zijn geweest hebben ze nooit echt hoge drukken ervaren door gebergtevormingen. Bij de sedimenten onder de Fort Union Formatie is dit wel het geval. Deze werden beïnvloed door de Laramide Orogenese en werden ook dieper begraven (Weldon, 1972). Dit is de reden waarom de oudere sedimenten in het bekken petroleum en erts bevatten.

2. Zeven

Bij het verzamelen wordt al meteen een zeping, of screen washing, uitgevoerd. Dit wordt op het veld zelf nog uitgevoerd om praktische redenen, om het transport te vergemakkelijken. Het is vanzelfsprekend niet evident om honderden kilogram sediment te transporteren naar het labo. Zeker in het geval dat de stalen moeten vervoerd worden per vliegtuig zijn er evidente beperkingen. Alle stalen werden gezeefd op verschillende, toenemend fijnere maaswijdten van 5 en 2 mm met als kleinste fractie 1mm. Dit betekent dat alles kleiner dan 1mm in theorie werd verwijderd en alles groter werd meegenomen en later verder onderzocht.

De latere verwerking gebeurt door middel van het handmatig uitpikken en sorteren van het fossiel materiaal door een ervaren laborant met kennis van zaken. Fossiel materiaal wordt opgedeeld in zoogdiertanden, postcraniale beenderen zoals bijvoorbeeld vingerkootjes, vissenbeenderen en –schubben en reptielenbeenderen- en osteodermen. Andere categorieën zijn in dit geval overbodig daar er geen andersoortig materiaal is gevonden. Zowel het vis- als reptielmateriaal bestaat waarschijnlijk volledig uit schubben, dit dient echter geverifieerd te worden. Vermoedelijk zijn de vissenschubben afkomstig van *Lepisosteus*, een vaak voorkomende soort in het Vroeg-Eoceen. De reptielenschubben zijn niet diagnostisch voor de soort en worden daarom niet verder behandeld.

3. Onderzoek van het materiaal

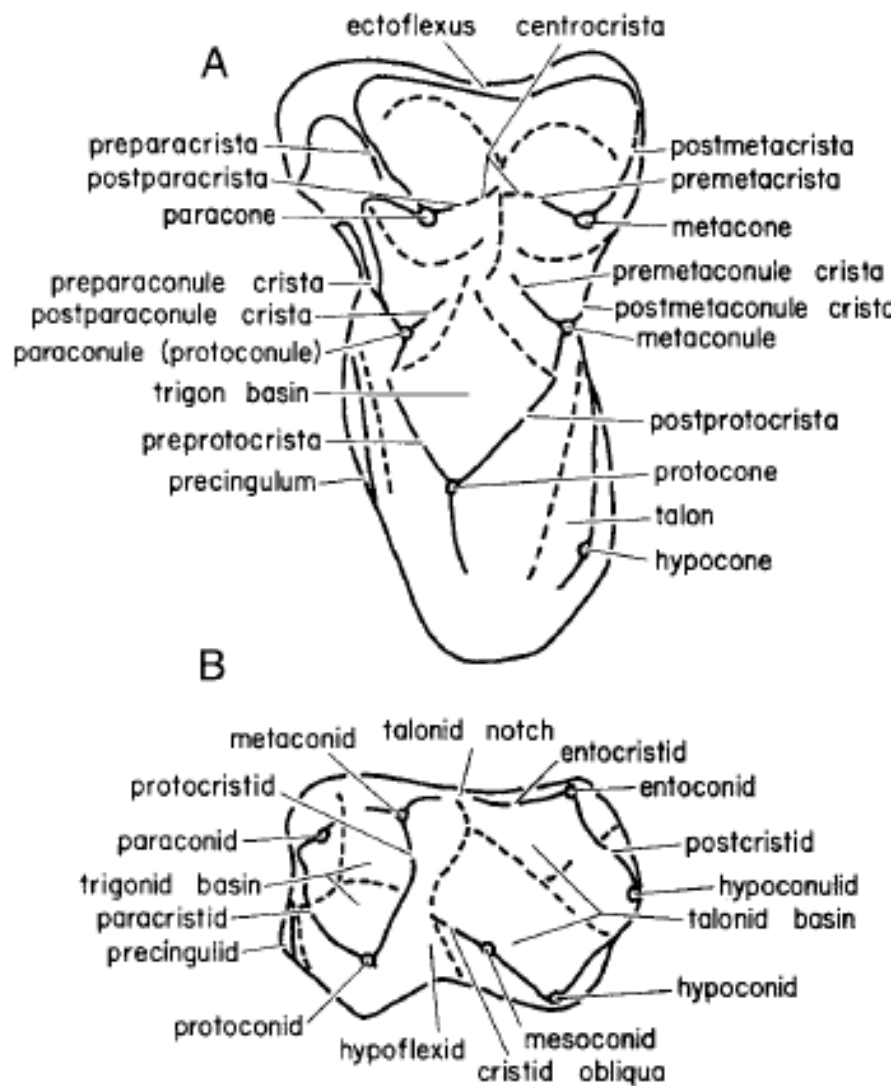
Na dit voorbereidend werk komt het eigenlijke onderzoek aan bod. Het eigenlijke werk bestaat eruit om alle fossiel materiaal te identificeren tot op soortniveau, indien mogelijk. De manier waarop dit gebeurt is door vergelijking van de specimens met foto's uit oudere publicaties, vergelijking met afgietsels en originelen van referentiemateriaal en door de beschrijvingen van andere auteurs. Nadat de identificatie van het materiaal is afgerond wordt materiaal van goede kwaliteit, of materiaal met een specifieke waarde voor het onderzoek (bvb een nieuwe soort), geselecteerd om foto's van te nemen met de Standaard Elektronen Microscop. Standaard worden bij onderste tanden een oclusale, labiale en linguale foto

genomen en bij de bovenste tanden een occlusaal en een labiaal beeld. Deze foto's zijn bedoeld, niet enkel als illustratief materiaal, maar ook voor latere vergelijking met nieuwer materiaal. Alle soorten worden beschreven volgens een de standaard, klassieke systematische paleontologie. Hierbij wordt het holotype, type lokaliteit, ouderdom en verspreiding, een lijst met vermelde specimens, beschrijving van materiaal en een discussie-onderdeel opgenomen. De discussie is bedoeld om te beschrijven wat het belang is van het fossiel voor de datering van de sedimenten of voor de fylogenie of evolutie van de orde of het genus. De beschrijving gebeurt volgens de standaardnomenclatuur zoals deze gebruikt wordt in basishandleidingen die worden onderwezen op universiteiten en andere onderwijsinstellingen (Zie Figuur 11). Alle specimens worden eveneens gemeten. Indien er voldoende specimens van een bepaalde soort zijn worden deze afmetingen in een tabel gezet waarbij statistische parameters zijn toegevoegd zoals range, gemiddelde, standaardafwijking,... Bij frequent voorkomende genera kan dan de afmeting tegenover de tijd worden geplot om evolutieve trends weer te geven.

Niet alle specimens zijn te determineren tot op species-niveau door slechte bewaring of afslijting. Vaak is het in dat geval nog mogelijk om iets te zeggen over het genus of over de orde waartoe het specimen behoort. In dat geval worden de specimens niet uitvoerig besproken maar worden ze vermeld in de lijst met de beschrijving en nummering van alle specimens.

4. Discussie

Ten slotte komt er een stuk discussie aan te pas. Hierin worden alle bevindingen weergegeven waaronder evolutieve trends, tijdsrange-aanpassingen, etc... De bedoeling is om in de discussie een zo duidelijk mogelijk overzicht te bekomen van het onderzocht materiaal en de betekenis van het materiaal. Hieronder wordt een lijst met alle gevonden fossiel materiaal omvat plus de stratigrafische distributie van het gevonden materiaal. Ook is er ruimte voor kadering in eventuele debatten bestaande door de verschillende mening van auteurs omtrent bepaalde fossielen, met andere woorden of bepaalde soorten wel of niet als nieuwe soort worden beschouwd. Indien er fossielen worden gevonden van soorten die momenteel nog onder debat staan zal dan worden vermeld welke conclusie hier wordt gevolgd of tegengesproken en waarom.



Figuur 11: Structuur van kiezen. De Anterieure kant is naar links gericht. A = Links boven; B = Links onder. Oorspronkelijke figuur van Bown & Kraus (1979).

7. *Systematische paleontologie van de zoogdieren van WW-116*

AFKORTINGEN INSTITUTEN

AMNH:	American Museum of Natural History, New York, New York
CM:	Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania
UCMP:	University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California
UM:	University of Michigan Museum of Paleontology, Ann Arbor, Michigan
YPM-Pu:	Princeton University Collection, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut

Orde MARSUPIALIA Familie PERADECTIDAE

Peradectes Matthew & Granger, 1921

Peradectes protinnominatus McKenna, 1960

Figuur 12 (A – I)

Holotype: UCMP 44077, een geassocieerde maxilla van rechtse M¹ tot M³.

Type lokaliteit: Alheit Pocket in de Four Mile Creek regio. Uit de Wasatchian Land-Mammal Age uit het Vroeg-Eoceen van het Sand Wash Basin in Colorado.

Leeftijd en distributie: *Peradectes protinnominatus* komt voor in de Early Wasatchian Land-Mammal Age, in het Vroeg Eoceen van de Four Mile Creek regio in Colorado. In het Bighorn Basin in Wyoming kent de soort een tijdsrange van het Clarkforkiaan tot en met het vroeg Wasatchiaan dus Laat-Paleoceen en Vroeg-Eoceen.

Beschreven specimens: KBIN 48 (RM¹; 1.43 x 1.98 mm), KBIN 49 (RM³; 1.55 x 1.98), KBIN 50 (LM²; 1.82 x 1.94), KBIN 51 (RM₄; 1.52 x 0.85), KBIN 52 (RM¹; - x 1.84), KBIN 53 (RM¹; - x 1.75), KBIN 99 (LM_x(fragment); - x -).

Beschrijving: de bovenste kiezen zijn typisch voor *Peradectes protinnominatus* zowel in vorm als in grootte. Ze bezitten de drie stytaire cuspen, waarvan B en D meest prominent, op de labiale zijde en de cingula aan de anterieure en posterieure kant. Opvallend is de metaconus die lijkt uit te steken als men kijkt uit labiaal zicht en daarachter ziet men dan ook de grote protoconus. De paraconus is iets kleiner en er is een kleine maar toch duidelijke

metaconule aanwezig die in labiaal zicht verborgen is achter de metaconus. De hypoconus ligt maar iets meer labiaal dan de protoconus waardoor de linguale kant een geblokt uitzicht krijgt, behalve bij M^3 omdat deze korter en breder is dan de andere tanden. Aan de paraconus zien we ook telkens een precingulum. Wanneer we de drie bovenste kiezen afzonderlijk beschouwen zien we dat in occlusaal zicht de vorm van de ectoflexus van M^1 een meer golvend patroon vertoont. Bij M^2 zien we dan weer een schuin recht vlak aan de labiale kant. Voorts zien we bij M^3 dat de ectoflexus dieper is ingesneden. Tot slot zien we bij alledrie de tanden andere lengte-breedte-verhoudingen. M^2 is relatief veel langer dan de andere twee tandposities en M^3 daarentegen is relatief kort met daar tegenover wel de grootste breedte.

De onderste kiezen worden gekenmerkt door hun hoge kroon. Hiervoor is vooral de trigonide verantwoordelijk. De protoconidus is de grootste cusp en significant groter dan de metaconidus. De protoconidus staat anterior geïmponeerd ten opzichte van de metaconidus. Er is een heel duidelijke paraconidus aanwezig die naar de linguale kant wijst. Onderaan de paraconidus is er een precingulum dat niet altijd even opvallend is. In de bodem van het trigonide bekken kunnen we een kenmerkende gebogen T-vorm herkennen. De talonide en trigonide hebben bij benadering dezelfde afmetingen, behalve bij M_4 waar de talonide gereduceerd is. Een crista is aanwezig maar lijkt de hypoconidus niet volledig met het begin van de trigonide te verbinden. M_4 is gekenmerkt door een hypoflexid die wordt veroorzaakt door een iets schuinere crista obliqua. Bij M_1 (enkel beschikbaar voor *Peradectes* sp.2), en vermoedelijk ook M_2 , zien we deze eigenschap niet. De entoconidus ligt meer anterior dan de hypoconidus. De hypoconulidus leunt nauw aan bij de entoconidus en ligt posterior ten opzichte van zowel hypoconidus als entoconidus. De hypoconulidus staat minder ver naar de achterkant van de tand als bij andere marsupialia, wat typerend is voor *Peradectes protinnominatus*. Voor M_4 is het zo dat de hypoconulidus meer naar achter staat en verder af staat van de entoconidus. Dit is doordat de talonide gereduceerd en vervormd is bij M_4 .

Ten slotte vermelden we kort KBIN 99, waarvan de determinatie niet geheel zeker is maar het fossiel vertoont sterke gelijkenissen met *Peradectes* waardoor we het hier toch opnemen

Discussie: *Peradectes* is een genus dat vaak voorkomt in het Clarkforkiaan en Wasatchiaan van Noord-Amerika. Toch is de soortenvariabiliteit niet altijd even goed gedocumenteerd, zoals vermeld in Gingerich & Smith (2006). In het Clarkforkiaan wordt tot nu toe één soort beschreven, *Peradectes chesteri*, die vrij goed is gekend voor het Bighorn Basin (Rose, 1981). In het Wasatchiaan (vanaf Wa-0) is er eveneens één soort goed gekend, *Peradectes protinnominatus*, maar dan voornamelijk uit Colorado (McKenna, 1960). In de lokaliteiten die werden beschreven voor het Wasatchiaan-M is *Peradectes protinnominatus*, de meest voorkomende soort, beschreven en daarbij nog twee andere soorten, *Peradectes* sp. 1 en *Peradectes* sp. 2 respectievelijk. Deze soorten verschillen voornamelijk in afmetingen van elkaar. Daar bovenop komt recenter werk van Rose et al. (2012) waarin melding wordt gemaakt van een reeks *Peradectes* fossielen die men wegens onzekerheid Cf. *Peradectes protinnominatus* heeft genoemd. Er wordt echter wel vermeld dat dit waarschijnlijk niet het geval is en dat het een nieuwe soort betreft. Om dit te staven kijken we eerst naar de stratigrafische positie waarin de fossielen zijn gevonden. De Peradectidae in Rose et al. (2012) zijn verzameld uit WW-74, een laag die zich een 11-tal meter boven WW-116 bevindt en bovendien hoger dan het eerste verschijnen van *Teilhardina*, waardoor deze een Wa-0 ouderdom heeft. Bovendien zijn de specimens beschreven in Rose et al. (2012) kleiner dan hier terwijl ze door hun Wa-0 ouderdom iets groter zouden moeten zijn. We kunnen dus met enige zekerheid zeggen dat de specimens in Rose et al. (2012) niet *Peradectes protinnominatus* zijn, maar een kleinere soort. Zoals later nog vermeld wordt in het discussiegedeelte hebben de *Peradectes* specimens in Gingerich & Smith (2006) iets grotere afmetingen dan die van *Peradectes protinnominatus* uit het Clarkforkiaan en het Wasatchiaan-0, waardoor deze waarschijnlijk ook een andere soort zijn. De specimens hier beschreven liggen wel meer in de lijn van de verwachtingen waardoor we ze wel betitelen als *Peradectes protinnominatus*. Om op te sommen: in Rose et al. (2012) en in Gingerich & Smith (2006) worden respectievelijk soorten beschreven die kleiner en groter zijn dan *Peradectes protinnominatus*. Bovendien worden er in Gingerich & Smith (2006) ook een opdeling gemaakt in 3 groepen gebaseerd op afmetingen, waarvan hier ook één groep wordt gevonden, *Peradectes* sp. 2. Hier hebben we dus zowel *Peradectes Protinnominatus* (zoals beschreven in de oorspronkelijke publicatie, niet als in Gingerich & Smith (2006) of in Rose et al. (2012), en *Peradectes* sp. 2 (dus wel zoals in Gingerich & Smith (2006)).

Hier beschreven staan enkel specimens die beantwoorden aan *Peradectes protinnominatus*. Hieronder echter staat nog één extra specimen beschreven dat andere afmetingen heeft en dus tot één van beide andere soorten behoort. Om het onderscheid te maken met andere marsupialia kunnen we bijvoorbeeld kijken naar de hypoconulidus die nauwer tegen de entoconidus ligt, en zich minder linguaal bevindt en minder posterieur uitsteekt dan bijvoorbeeld *Peratherium* of *Mimoperadectes* (Rose, 1981).

Peradectes sp. 2 Gingerich & Smith, 2006

Figuur 12 (J – L)

Beschreven specimens: KBIN 54 (RM₂; 1.71 x 1.04 mm).

Beschrijving en discussie: Dit specimen heeft identiek dezelfde morfologische kenmerken als gebruikelijk is voor *Peradectes protinnominatus*. Men kan wel opmerken dat de tanden meer robuust en meer rechthoekig zijn zoals te zien is op de figuur. Bovendien, zoals in de discussie hierboven vermeld, heeft *Peradectes* sp. 2 grotere afmetingen. We voegen hier één specimen van de soort toe aan de vier die reeds werden beschreven door Gingerich & Smith (2006), wat het totaal op 5 specimens brengt in het Wasatchiaan-M. We vergelijken de afmetingen van de M₂ even met een specimen van *Peradectes protinnominatus* uit Gingerich & Smith (2006). Hier meten we afmetingen van 1.71 x 1.04 mm; voor *Peradectes protinnominatus* werd 1.65 x 0.96 mm gemeten. Dit is een toename van 5% in de lengte en van 12% in de breedte. Men ziet dat de afmetingen niet bijzonder veel toenemen, maar de verhoudingen veranderen wel dus er is wel degelijk een verschil. Of het hier echt een andere soort betreft is voorlopig nog onzeker en er zijn dus nog meer metingen nodig op een groter aantal specimens voor een definitieve conclusie kan getrokken worden. Daarna kan dan eventueel een naam toegekend worden. Hier wordt het bestaan van een afzonderlijke soort in ieder geval ondersteund. Dit is omdat alhoewel de afmetingen niet bijzonder veel uit elkaar liggen, de specimens zich toch duidelijk in twee groepen lijken op te splitsen. Indien er sprake is van een andere soort dan is deze voorlopig enkel gekend vanuit het Wasatchiaan-M.

Dit samen met wat voorgaand besproken werd bij *Peradectes protinnominatus* geeft weer dat de soortenvariabiliteit waarschijnlijk onderschat wordt en dat de groep veel meer soorten telt dan oorspronkelijk gedacht. Zeker als men ook in gedachten neemt dat de Peradectidae ook nog andere genera kent zoals *Mimoperadectes*, ook een groep die nog niet zo goed is gekend. We mogen dus besluiten dat er zowel voor het Wasatchiaan-M als voor de latere Wasatchiaan-biozones meerdere soorten bestaan. Om samen te vatten; ondanks de

oorspronkelijk eenvoudige structuur en evolutie van de Peradectidae is er nu sinds recenter onderzoek veel onduidelijkheid over de precieze indeling van de familie. Verder onderzoek is dan ook nodig om meer duidelijkheid te scheppen.

Mimoperadectes Bown & Rose, 1979

Mimoperadectes labrus Bown & Rose, 1979

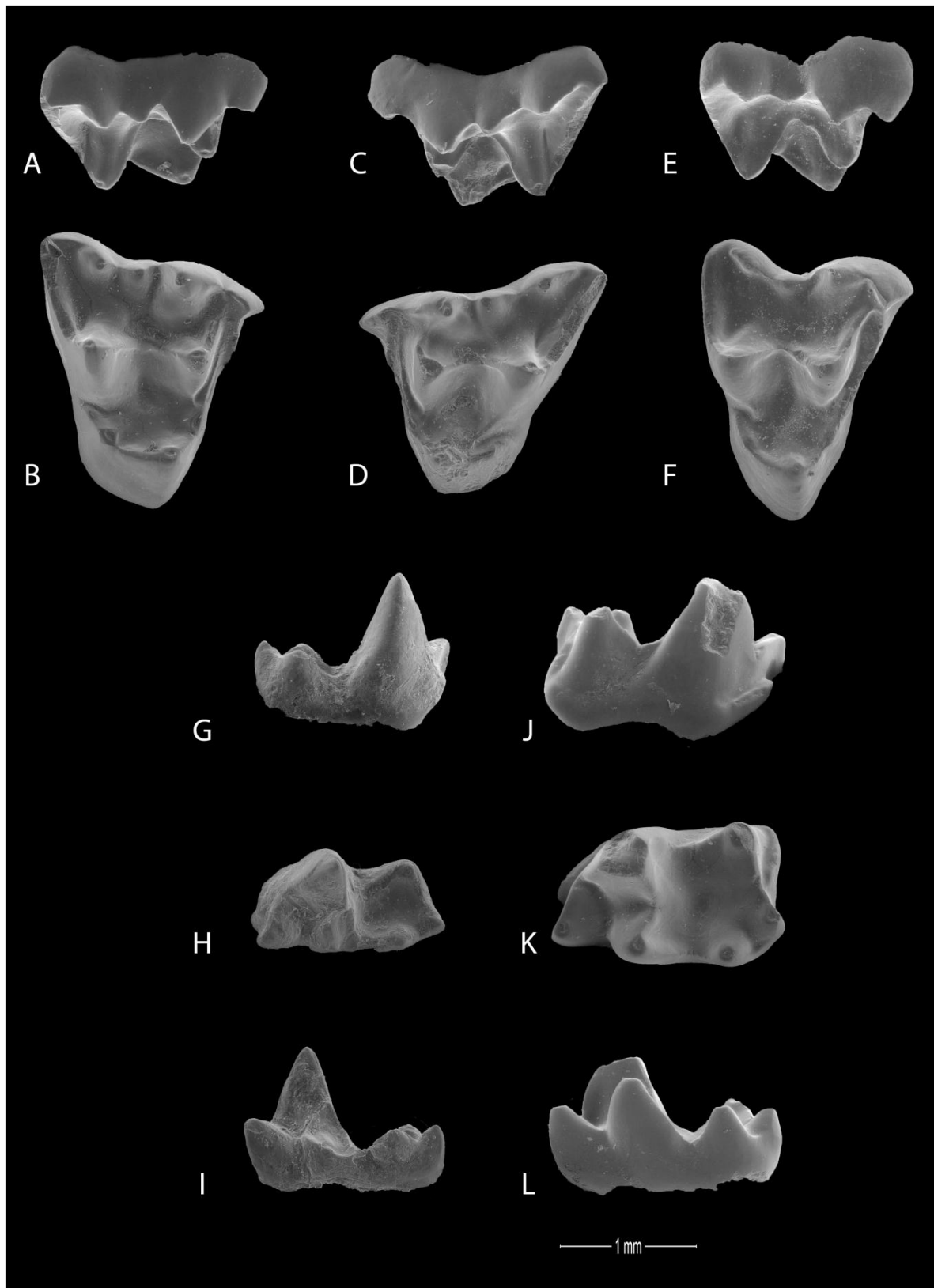
Holotype: UM 66144, een links en een rechts kaakbeen die aan elkaar geassocieerd zijn met bijhorende linkse en rechtse tanden.

Type lokaliteit: lokaliteit SC-69 van de Universiteit van Michigan (UM). Het bevindt zich op het zuidwestelijk eind van Polecat Bench en behoort tot de Early Wasatchian Land-Mammal Age (Wa-0) van het Vroeg Eoceen in het Bighorn Basin in Wyoming.

Leeftijd en distributie: *Mimoperadectes labrus* wordt beschreven in strata van zowel het laatste deel van het Clarkforkiaan tot in de Early Wasatchian Land-Mammal Ages dus van het Laat-Paleoceen tot het Vroeg-Eoceen. Geografisch gezien zijn ze zowel aangetroffen in Colorado als in Wyoming.

Beschreven specimens: KBIN 68 (RM₁₋₂; - x 1.81 mm)

Beschrijving: Het eerste dat opvalt aan deze tand is zijn afmetingen. De breedte is ongeveer het dubbele van de kiezen beschreven bij *Peradectes*. De lengte is niet exact te bepalen doordat de paraconidus is afgebroken maar is eveneens veel groter dan *Peradectes*. Deze afmetingen zijn consistent met wat we mogen verwachten van *Mimoperadectes*. De kroon is relatief hoog. De protoconidus is de grootste cusp en is aanzienlijk groter dan de metaconidus. De trigonide en talonide hebben bij benadering dezelfde afmetingen. De cuspen op de talonide zijn allen ongeveer even groot, behalve de hypoconulidus die iets kleiner is. Net zoals bij *Peradectes* staat deze weinig naar de posterieure kant en steekt deze ook weinig uit. Door het ontbreken van de paraconidus en dus de correcte lengte is het moeilijk te bepalen of we te maken hebben met M₁ of M₂.



Figuur 12: A – I: *Peradectes protinnominatus* en J – L: *Peradectes sp. 2* van WW-116 uit Sand Creek Divide. A – B: *Peradectes protinnominatus* rechtse M^1 (KBIN 48) in labiaal en occlusaal zicht. C – D: Linkse M^2 (KBIN 50) in labiaal en occlusaal zicht. E – F: Rechtse M^3 (KBIN 49) in labiaal en occlusaal zicht. G – I: Rechtse M^4 (KBIN 51) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. J – L: *Peradectes sp. 2* rechtse M^2 (KBIN 54) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Discussie: de tanden hebben alle algemene kenmerken van de Peradectidae en lijkt dus qua algemene kenmerken op *Peradectes*, zoals eerder beschreven. De bovenste kiezen zijn meer rectodont dan dilambdodont en hebben relatief kleine conules. De onderste kiezen hebben als belangrijkste verschil met *Peradectes* dat de paraconidus groter is en zelfs even groot of groter dan de metaconidus. De posterieure zijde lijkt heel erg op *Peradectes* en het onderscheid is bijna onmogelijk te maken. De meest eenvoudige manier ze te onderscheiden is doordat *Mimoperadectes* aanzienlijk groter is dan *Peradectes*. De specimens die hier werden beschreven zijn volledig consistent met de morfologie die werd beschreven in eerdere publicaties. In dit geval zijn ook de afmetingen consistent bij wat we van de soort verwachten. *Mimoperadectes labrus* is vooral gekend uit het Wasatchiaan. Toch zijn er meldingen uit het Clarkforkiaan (Rose, 1981) die echter niet sluitend zijn (Gingerich & Smith, 2006). Uit het Wasatchiaan-M was de soort eveneens reeds gekend (Gingerich & Smith, 2006). Verder onderzoek zal moeten uitwijzen of het eerste voorkomen zich wel of niet in het Clarkforkiaan bevindt.

Familie HERPETOTHERIIDAE

Peratherium Aymard, 1846

Peratherium innominatum Simpson, 1928

Figuur 13

Holotype: AMNH 11493, links kaakbeen met M₁₋₄.

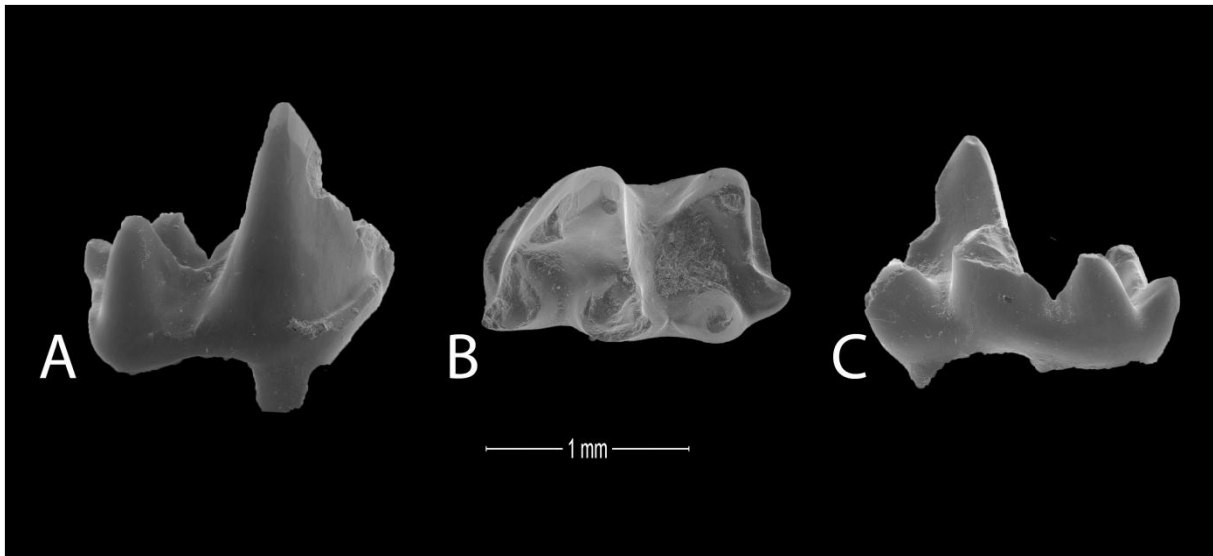
Type lokaliteit: Millersville in het zuidwesten van Wyoming. Het behoort tot de Early Bridgerian Land-Mammal Age, uit het Vroeg- tot Midden-Eoceen van het Bridger Basin.

Leeftijd en distributie: *Peratherium innominatum* is gekend vanaf het vroegste deel van het Wasatchiaan tot aan het einde van de Duchesnian Land-Mammal Ages en dit in het volledige binnenland van het Westelijk gedeelte van Noord-Amerika (Krishtalka & Stucky, 1983; Gingerich & Smith, 2006). Dat betekent dat *Peratherium innominatum* voorkomt gedurende het hele Eoceen. De periode waarin de soort het meest voorkomt en zijn maximale verspreiding kent is echter het Wasatchiaan. Het genus *Peratherium* komt reeds voor in het Tiffaniaan en Clarkforkiaan.

Beschreven specimens: KBIN 63 (RM₁; 1.57 x 0.87 mm), KBIN 64 (RM₁₋₂; - x -).

Beschrijving: De onderste kies hier beschreven is klein met kleinere afmetingen dan *Peradectes*. Dit is consistent met afmetingen van eerder beschreven voorbeelden van *Peratherium*. De trigonide is overeenkomstig met *Peratherium* en is groter dan de talonide. Op de trigonide zien we een grote protoconidus die anterieur gepositioneerd staat ten opzichte van een metaconidus die kleiner is. Dit kunnen we hier echter niet met zekerheid zeggen aangezien deze cusp is afgebroken in dit exemplaar. We kunnen wel reeds zien dat de basis alvast kleiner is. We zien een paraconidus die linguaal gepositioneerd is en uit occlusaal zicht scherp en puntig lijkt. In vergelijking met de andere cuspen op het trigonide is de paraconidus eerder klein. Naast de paraconidus zien we onderaan een richel of precingulum. Op de talonide zien we het typerende kenmerk voor *Peratherium*, de entoconidus die op kleine afstand van de metaconidus staat. Deze entoconidus staat anterieur ten opzichte van de hypoconidus. Vanuit de hypoconidus loopt een korte crista obliqua en daarnaast is een onopvallende hypoflexid. De hypoconulidus is kleiner dan de andere talonide cuspen en is posterieur gericht, overeenkomstig met de algemene kenmerken. Ten slotte zien we het postcingulum naast de hypoconulidus.

Discussie: Specimens hier beschreven zijn volledig gelijkaardig in vorm en grootte aan deze beschreven in andere publicaties. *Peratherium innominatum* is een soort die een heel lang voorkomen kent en ook wijd verspreid is. De tijdsrange loopt vanaf het Tiffaniaan tot in het laatste stuk van het Eoceen (Duchesnian Land Mammal Ages). De beschrijvingen uit het Tiffaniaan zijn echter met enige onzekerheid omringd en moeten met een korreltje zout worden genomen. Men is voor die beschrijvingen niet zeker of het wel degelijk *Peratherium innominatum* betreft, het genus is echter wel zeker. Het Wasatchiaan is de periode waarin de soort zijn maximale verspreiding kent. Bijgevolg is de soort volledig onbruikbaar om aan biostratigrafie te doen ondanks het frequente voorkomen.



Figuur 13: A – C: *Peratherium innominatum* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – C: Rechtse M₁ (KBIN 63) in respectievelijk labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Orde LIPOTYPHLA
 Suborde ERINACEOMORPHA
 Familie AMPHILEMURIDAE

Macrocranion Weitzel, 1949

Macrocranion junnei Smith et al., 2002

Figuur 14

Holotype: UM 93378 (links kaakbeen met P⁴ – M³)

Type lokaliteit: University of Michigan locality SC-67, Early Wasatchian Land-Mammal Age (Wa-0), noorden van het Bighorn Basin, Wyoming.

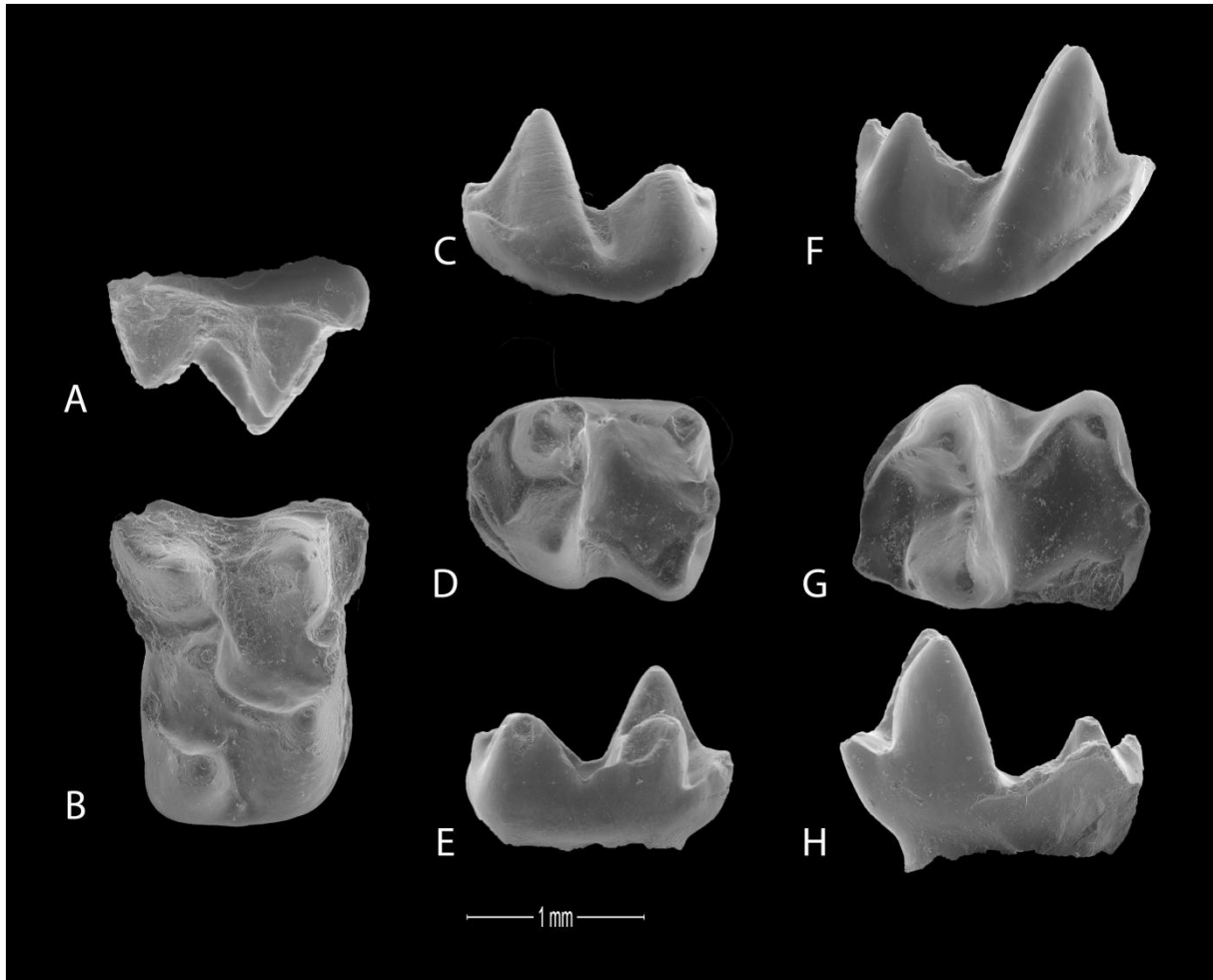
Leeftijd en distributie: *Macrocranion junnei* is gekend van de Early Wasatchian Land-Mammal Age (Wa-0). In Gingerich & Smith (2006) werd één specimen gevonden waarvan men vermoedde dat het een vertegenwoordiger van *Macrocranion junnei* was, waardoor de tijdsrange van de soort zou kunnen worden uitgebreid naar Wa-M.

Beschreven specimens: KBIN 55 (RM²; 1.57 x 1.96 mm), KBIN 56 (RM²; 1.67 x 1.38), KBIN 57 (LM¹; 1.57 x 1.31), KBIN 59 (RM¹; 1.77 x 1.45), KBIN 83 (P³⁻⁴(fragment); - x -).

Beschrijving: hier omvat zijn 4 kiezen, waarvan één bovenaan. De bovenste kies is van de positie M^2 . Deze tand is doorgaans kleiner in de anteroposterieure richting, waardoor het wel makkelijker wordt om te onderscheiden van zijn burens. De breedte daarentegen is nagenoeg gelijk. Eveneens is de ectoflexus relatief diep, dieper dan deze van M^1 . Als gevolg gaan de para- en metastylaire lobes of cingula meer labiaal uitsteken. De cuspen zijn goed zichtbare afzonderlijke conische cuspen. De best herkenbare van deze cuspen is de hypoconus omdat deze volledig afgescheiden staat van de protoconus. Ze staat op een posterolinguale plaats ten opzichte van de protoconus. Door die positionering ten opzichte van de protoconus maar vooral ten opzichte van de metaconulus ontstaat eveneens een kleine hypoflexus. Van de overige cuspen is de paraconus de grootste. Deze is iets hoger dan de metaconus. Tussen de protoconus, metaconus en paraconus staan een relatief grote paraconule en metaconule. Deze 5 cuspen zijn onderling verbonden met cristae waardoor een patroon ontstaat dat zich tweemaal vertakt naar de labiale kant.

M_1 is gekenmerkt doordat de kroon niet zo hoog is. De trigonide is niet zo veel hoger dan de talonide en de paraconidus is laag. De trigonide en talonide verschillen weinig in afmetingen maar de talonide is een weinig langer en breder. De paraconidus vormt een richel die ongeveer loodrecht staat op de linguale kant van de tand. De metaconidus staat posterieur ten opzichte van de protoconidus. De hypoconulidus is onopvallend en steekt niet posterieur uit. De positie van de hypoconulidus is ongeveer in het midden van de entoconidus en hypoconidus. De hypoconidus en entoconidus hebben ongeveer dezelfde hoogte. In het midden van de tand bevindt zich een hypocrista die beide delen van de tand verbindt. M_2 is analoog aan M_1 maar de kroon is meer vierkant in occlusaal zicht. De trigonide is breder doordat protoconidus en metaconidus verder uit elkaar staan. Hierdoor hebben trigonide en talonide dezelfde grootte. Over het algemeen gesproken is M_2 groter dan M_1 .

In deze assemblage is eveneens een gefragmenteerde afgesletten P^3 of P^4 aanwezig. De kenmerken zijn echter te veel verdwenen waardoor men niet met zekerheid kan zeggen dat men met *Macrocranion* te maken heeft. Daarom is het ook niet noodzakelijk deze uitvoerig te bespreken.



Figuur 14: A – H: *Macrocranion junnei* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – B: *Macrocranion junnei* rechtse M² (KBIN 55) in labiaal en occlusaal zicht. C – E: Linkse M₁ (KBIN 57) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. F – H: Rechtse M₂ (KBIN 56) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

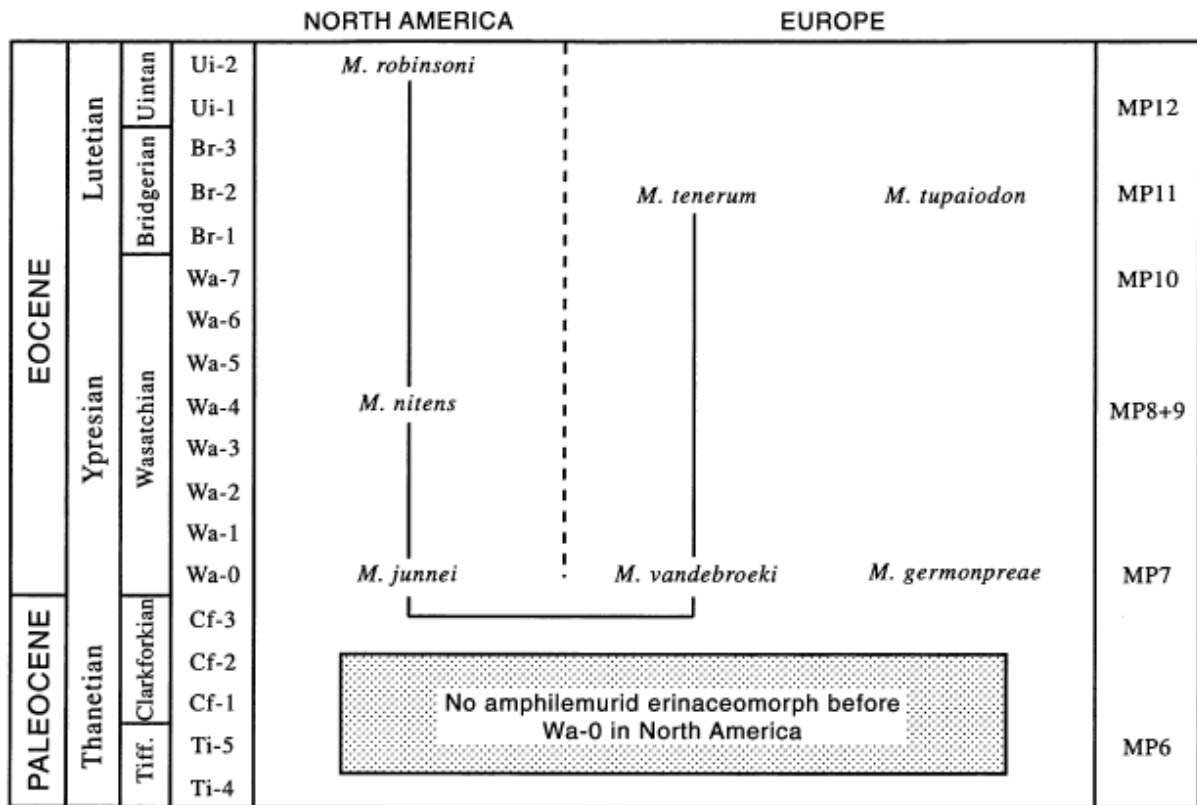
Discussie: *Macrocranion junnei* is een kleine soort van *Macrocranion* die gelijkaardig is in vorm en grootte aan de Europese soort *Macrocranion vandebroeki* (Smith et al., 2002). Men kan ze van elkaar onderscheiden doordat de metaconidus op de onderste kiezen meer posterieur geplaatst is dan bij *Macrocranion vandebroeki* (Smith et al., 2002). De eenvoudigste manier om de soort te onderscheiden van de latere Noord-Amerikaanse soorten is door de andere afmetingen. *Macrocranion junnei* is kleiner dan zijn nakomelingen, *Macrocranion nitens* en *Macrocranion robinsoni*, en heeft een gewijzigde lengte-breedte-verhouding, doordat de tanden relatief korter zijn. Dus hebben ze een relatief breder uiterlijk. Dit is vooral te merken bij M² die korter is dan bij de latere Noord-Amerikaanse soorten, waardoor de lengte/breedte ratio voor deze soort hoger ligt. Bij de bovenste kiezen zien we ook dat de ectoflexus dieper insnijdt. De afmetingen van de specimens zijn consistent met deze uit Smith et al. (2002) maar de variabiliteit lijkt relatief groot. Zo is M² hier kleiner dan

in de originele publicatie, maar het verschil blijft beperkt tot ongeveer 5%. waarschijnlijk ligt dit dus binnen de normale minima en maxima.

Voorheen was de algemeen geldende mening dat *Macrocranium vandebroeki* de voorouder was van zowel de Noord-Amerikaanse vertegenwoordigers als de Europese tak van het genus. *Macrocranium junnei* zou dan aan het begin van het Wasatchiaan-0 geëmigreerd zijn naar het Noord-Amerikaanse vasteland. Dit was de conclusie dat werd getrokken omdat *Macrocranium vandebroeki* terug kon gebracht worden tot een leeftijd omstreeks of kort na de Paleoceen-Eoceen overgang (Smith et al., 2002). *Macrocranium junnei* is dan verder geëvolueerd in *Macrocranium nitens* en *Macrocranium robinsoni*. *Macrocranium vandebroeki* bleef op het Europese vasteland om daar het leven te schenken aan *Macrocranium tenerum* (Smith et al., 2002). In Gingerich & Smith (2006) werd er echter één specimen gevonden waarvan men dacht dat het misschien *Macrocranium junnei* kon zijn maar dit kon niet met zekerheid bevestigd worden. Dit zou dan de oudste gevonden vertegenwoordiger van *Macrocranium* zijn in Noord-Amerika en het eerste voorkomen verplaatsen tot in het Wasatchiaan-M. deze bevindingen kunnen we nu bevestigen door het vinden en beschrijven van 5 additionele specimens. We plaatsen dus met relatieve zekerheid het eerste voorkomen in het Wasatchiaan-M kort na de Paleoceen-Eoceen-grens. Dit brengt een ander licht op het debat waar *Macrocranium* vandaan komt aangezien de specimens van *Macrocranium vandebroeki* in Dormaal en die van *Macrocranium junnei* in het Bighorn Basin dezelfde leeftijd blijken te hebben.

Drie hypothesen kunnen naar voor gebracht worden: (1) De eerste hypothese gaat uit van het oorspronkelijke model waarbij *Macrocranium junnei* afstamt van *Macrocranium vandebroeki* en is geëmigreerd naar Noord-Amerika. (2) De tweede hypothese stelt het omgekeerde en zegt dat *Macrocranium vandebroeki* jonger is. (3) De derde hypothese stelt een gemeenschappelijke voorouder die reeds voorkwam in zowel Europa als Noord-Amerika.

De eerste hypothese is die van het oorspronkelijke model van Smith et al. (2002) en stelt dat *Macrocranium vandebroeki* de voorouder is van zowel Amerikaanse als Europese vertegenwoordigers. *Adunator lehmani* werd gebruikt als outgroup. Dit was plausibel omdat de specimens van *Macrocranium vandebroeki* de oudst gekende specimens van het genus waren. Dit werd onder meer gestaafd met een cladistische analyse. Het volledige model is weergegeven in Figuur 15.



Figuur 15: Distributie doorheen ruimte en tijd van de *Macrocranion* soorten in Noord-Amerika en Europa. De lijnen verbinden soorten die een nauwe verwantschap vertonen. Dit is het model dat uitgaat van *Macrocranion vandebroecki* als gemeenschappelijke voorouder met als bakermat Europa. Figuur overgenomen uit Smith et al. (2002).

Gezien de nieuwe resultaten moet men echter rekening houden met andere mogelijkheden. Men heeft nu niet meer noodzakelijk de zekerheid dat *Macrocranion vandebroecki* ouder is. Bovendien komen er ook primitieve Erinaceomorpha voor in Noord-Amerika gedurende het Paleoceen (Zie onder meer Rigby et al., 1980 en Simpson, 1935). Het is dus eveneens plausibel om uit te gaan van een Noord-Amerikaanse voorouder die is geëvolueerd in *Macrocranion junnei* en dat deze is gemigreerd naar Europa om het ontstaan te geven aan *Macrocranion vandebroecki* in plaats van omgekeerd. Hierbij zou *Macrocranion vandebroecki* een evolutie zijn terug naar meer primitieve kenmerken. Dit gaat echter in tegen de cladistische analyse uitgevoerd door Smith et al. (2002). Dit is dus niet erg waarschijnlijk.

Tot slot is er nog de derde hypothese dat er een gemeenschappelijke voorouder kan bestaan die tot nu toe niet is gekend en tot *Adunator* of een andere primitieve Erinaceomorpha-groep behoort. Deze soort zou zich dan reeds voor de aanvang van het Eoceen in Noord-Amerika en Europa hebben verspreid en dan op elk continent een andere evolutie hebben ondergaan. De precieze herkomst is dan niet te bepalen. Dit zou dan betekenen dat deze gemeenschappelijke voorouder gedurende een bepaalde geologische periode in staat moet geweest zijn om heen en weer te migreren tussen Noord-Amerika en Europa. Hier zijn echter geen bewijzen voor gevonden in andere taxa en het is bovendien een wel erg onwaarschijnlijke mogelijkheid dus deze hypothese is hier enkel ter volledigheid opgenomen. We blijven dus één van vorige hypothesen ondersteunen.

Men zou in verder onderzoek moeten trachten om bewijzen voor één van de mogelijke hypothesen te vinden. Voorlopig lijken beide hypothesen even plausibel. Hier wordt de eerste gevolgd omdat het moeilijk is om heel nauwkeurige correlaties uit te voeren over zo een grote afstand. Bovendien is volgens Smith et al. (2006) Dormaal ook ouder dan de start van het Wasatchiaan-0, dus Wasatchiaan-M. Bovendien slepen we als argument aan dat er relatief veel specimens van Erinaceomorpha op verscheidene lokaties worden aangetroffen zowel in Noord-Amerika als in Europa. Voor de volledigheid moeten we zeggen dat zelfs als dit staal effectief ouder is dit niet noodzakelijk betekent dat *Macrocranion junnei* de voorouder is, het is mogelijk en zelfs waarschijnlijk dat oudere specimens in Europa gewoonweg niet zijn gevonden. Het enige wat men hier absoluut zeker kan zeggen is dat het eerste voorkomen van *Macrocranion junnei* in het Wasatchiaan-M ligt, niet in het Wasatchiaan-0. Als besluit blijven we dan bij de oude hypothese, maar we plaatsen de migratie reeds in het Wasatchiaan-M in plaats van het Wasatchiaan-0.

Suborde SORICOMORPHA
Familie NYCTITHERIIDAE

Leptacodon Matthew & Granger, 1921

Leptacodon sp. ?

Leeftijd en distributie: *Leptacodon* komt voor vanaf de Tiffanian Land-Mammal Age doorheen de Clarkforkian Land-Mammal Age tot in de Wasatchian Land-Mammal Age, dus Laat-Paleoceen en Vroeg-Eoceen, van het Westen van Noord-Amerika. Er is ook een voorkomen gemeld in het laagste Ypresiaan (vroeg Eoceen) in Europa. In het Wasatchiaan-M enkel gekend uit het Bighorn Basin in Gingerich & Smith (2006) en misschien ook uit de Red Hot Local Fauna van Beard & Dawson (2009) (zie verder).

Beschreven specimens: KBIN 88 (M_x(fragment); - x -).

Beschrijving: Hier zien we een halve onderkies die relatief groot is voor het genus. Enkel de trigonide is aanwezig en deze heeft alle kenmerken die normaal gesproken aanwezig zijn bij *Leptacodon*. De voornaamste kenmerken hiervan zijn een metaconidus en protoconidus die bijna even groot zijn, maar de protoconidus is toch net groter. De metaconidus staat iets posterieur ten opzichte van de protoconidus. De paraconidus staat niet ver naar voor geschoven en staat weinig labiaal ten opzichte van de metaconidus. Achteraan de tand, net voor de breuk zien we nog net de crista obliqua die ongeveer in het midden tussen metaconidus en protoconidus de trigonid raakt. Het trigonid bekken heeft in occlusaal zicht een soort T-vorm. Naast de paraconidus zien we een relatief brede richel. Echter, doordat de talonide ontbreekt hebben we te weinig bewijzen om tot het soortniveau te determineren.

Discussie: Er is hier één gefragmenteerd specimen aanwezig waarvan de affiniteit niet geheel duidelijk is. De meest voor de hand liggende soorten zijn *Leptacodon packi*, *Leptacodon rosei*, *Leptacodon krausae* of *Leptacodon donkroni*. Doordat we reeds vermoeden dat de leeftijd behoort tot het Wasatchiaan-M worden *Leptacodon packi* en *Leptacodon rosei* minder waarschijnlijk. De afmetingen zijn ongeveer gelijk aan de afmetingen van de *Leptacodon*-soort omschreven in Gingerich & Smith (2006) waardoor we vermoeden dat het dezelfde soort is. Deze afmetingen zijn kleiner dan die van *Leptacodon packi* dus die soort kunnen we uitsluiten. We kunnen eveneens stellen dat de kies niet van *Leptacodon donkroni* (Rose et al., 2012) is aangezien die soort veel kleiner is dan dit specimen. *Leptacodon donkroni* bevindt zich qua afmeting dicht tegen de minimumwaarde van het genus terwijl het

specimen hier besproken eerder naar de maximumwaarde toe leunt. De afmetingen komen dus het beste overeen met *Leptacodon rosei* en *Leptacodon krausae*. Hier kunnen we echter niet verder gaan dan het genusniveau en besluiten of het één van beide soorten of een nieuwe soort is, en zo ja, met welke van voorgaande ze het meeste affiniteit vertoont.

Voorts is er nog vermelding van verschillende soorten van het genus *Plagioctenodon* in de Red Hot Local Fauna in Mississippi, beschreven door Beard & Dawson (2009). Dit genus wordt vaak verward met *Leptacodon*, enkele van de soorten hebben zelfs dezelfde soortnaam als sommige *Leptacodon* (zoals bijvoorbeeld *Plagioctenodon krausae*). Daar worden beide genera onderscheiden op basis van de morfologie van de voorkiezen, die meer molariform zouden zijn in *Plagioctenodon*, en werden de specimens daar beschreven allen in *Plagioctenodon* ondergebracht. Daar werd besloten dat *Leptacodon dormaalensis* en *Leptacodon krausae* voortaan tot *Plagioctenodon* behoren. In vroegere publicaties zoals Smith (1996) werden beide samen onder de noemer *Leptacodon* gebracht. Dit draagt allemaal bij aan de onzekerheid omtrent het genus in het Wasatchiaan. Hier ziet men geen noodzaak om het genus in twee groepen op te delen en wordt gekozen om Smith (1996) te volgen en noemen we het specimen *Leptacodon*.

Leptacodon/Plagiocenodon is een genus waarvan men niet exact weet hoeveel en welke soorten er bestaan. Er is tevens veel onzekerheid hoeveel van deze soorten aanwezig zijn tijdens de Paleoceen-Eoceen transitie en welke bij *Leptacodon* respectievelijk *Plagioctenodon* behoren. Bovendien is het genus in het Wasatchiaan-M enkel gekend uit de lokaliteit SC-434 Gar Scale Channel uit Gingerich & Smith (2006). Hierdoor weet men niet goed of *Leptacodon* in het Wasatchiaan meer affiniteit vertoont met de vertegenwoordigers uit het voorafgaande Clarkforkiaan of deze uit het daaropvolgende Wasatchiaan. Door het gebrek aan specimens die goed bewaard zijn wordt hier geen bijdrage geleverd aan de kennis over het genus. Er zijn dus nog mogelijkheden voor toekomstig onderzoek op dit genus. Ten eerste kan men proberen duidelijkheid te scheppen in de systematiek van *Leptacodon*. Ten tweede, indien mogelijk, proberen meer specimens in het Wasatchiaan-M te vinden.

Wyonycteris Gingerich, 1987*Wyonycteris chalice* Gingerich, 1987

Figuur 16

Holotype: UM 76910, rechts kaakbeen met tandposities P₄ tot en met M₂.

Type lokaliteit: lokaliteit SC-29 van de University of Michigan. De lokaliteit behoort tot de late Clarkforkian Land-Mammal Age (Cf-3) van het Laat-Paleoceen. Ze bevindt zich in het Clarks Fork Basin in het noordwesten van Wyoming.

Leeftijd en distributie: *Wyonycteris chalice* is in de originele publicatie beschreven met een tijdsrange die gaat van het Laat-Clarkforkiaan tot het Vroeg-Eoceen. Later werd echter aangetoond dat de datering van het de strata waarin het holotype zich bevond niet juist was en dat de soort enkel in het Clarkforkiaan voorkwam. De verspreiding van de soort is beperkt tot het noordwesten van Wyoming.

Beschreven specimens: KBIN 61 (LM₁; 1.04 x 0.80 mm), KBIN 62 (RM¹⁻²; 1.10 x -).

Beschrijving: *Wyonycteris chalice* is hier vertegenwoordigd door twee specimens, respectievelijk een M₁ en een M¹ of M².

M₁ is een kleine tand waarvan trigonide en talonide allebei even lang zijn. Beide delen van de tand hebben een gedrongen uiterlijk. De trigonide doordat de paraconidus dicht tegen de andere cuspen staat, de talonide door de opvallende crista obliqua die helemaal doorgaat tot aan de basis van de metaconidus. De tand in zijn geheel staat enigszins schuin ingeplant in het kaakbeen. De cuspen zijn scherp en hebben steile wanden waardoor de tand een golvend uitzicht krijgt in occlusaal zicht. De metaconidus en protoconidus staan nagenoeg naast elkaar. De paraconidus is groot, niet veel kleiner dan metaconidus en protoconidus, en staat dicht tegen de metaconidus aan geleund. Een precingulid is zichtbaar maar niet opvallend groot. De drie cuspen omlijsten een bekken dat een enigszins driehoekige vorm heeft. Zowel entoconidus als hypoconidus staan relatief dicht tegen het trigonide. Naast de crista aan de hypoflexid is een klein platform. Kenmerkend voor de soort is de relatief kleine hypoconulidus dicht tegen de entoconidus staat en naar de posterieure kant wijst.

M¹ is ook klein en heeft als kenmerk een naar voor uitstekende parastylaire lobe waar een cusp opstaat. Aan de voor- en achterkant van de tand, bij de conules bevinden zich richels. Aan de labiale kant vindt men een labiaal cingulum. De paraconus is de hoogste cusp en is eveneens scherper dan de andere cuspen. De paraconulus en metaconulus zijn goed ontwikkeld evenals de bijhorende crista. Aan de linguale kant van de kies vindt men aan de posterieure kant een relatief kleine hypoconus en aan de andere kant vindt men een periconus. De premetaconulecrista loopt van de metaconulus tot het linguaal oppervlak van de metaconus in plaats van in het trigon bekken zoals het doet bij de meeste insectivoren. Hierdoor is het trigon bekken een continue V- of W-vorm (Gingerich, 1987). Deze typisch dilambdodonte vorm wordt gevormd aan de labiale kant, tussen parastyle, paraconus, mesostyle, metaconus en metastyl. Het onderscheid tussen M¹ en M² is enkel te maken doordat de kies meer symmetrisch is. Om dit te controleren is echter de labiale kant van de kies eveneens nodig, wat niet het geval is bij dit specimen. Daarom is het niet mogelijk te zeggen welke tandpositie dit is.

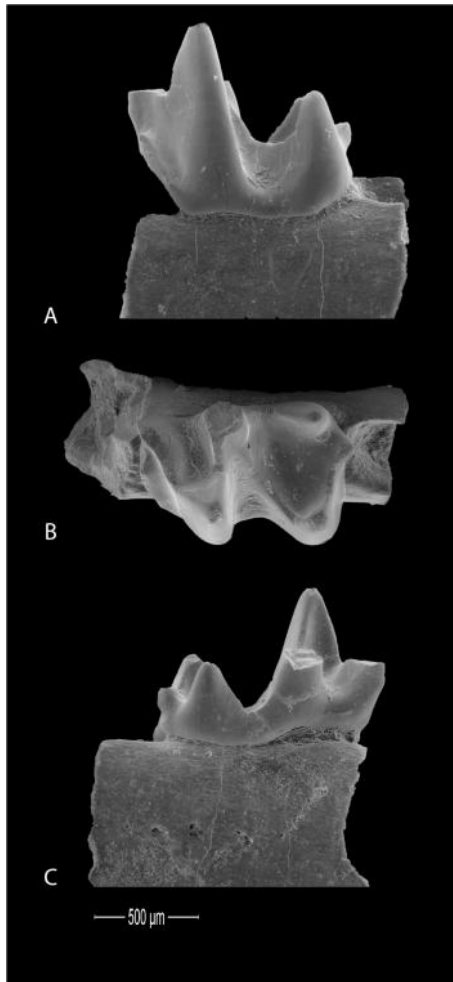
Als we de metingen bekijken en die vergelijken met de afmetingen van het origineel materiaal van het holotype zien we dat de tanden in feite ongeveer 20% kleiner zijn. De lengte van de tand onderaan is 20% kleiner, de breedte daarentegen 17%. De tand bovenaan is moeilijker te beoordelen aangezien we niet exact weten welke tandpositie het is en omdat we enkel de lengte kennen. Als we vergelijken met de lengte van M¹ uit Gingerich (1987) zien we een verschil van 27%.

Discussie: De onderste kiezen van *Wyonycteris chalice* lijken in veel opzichten op die van *Leptacodon donkroni*, beschreven door Rose et al. (2012). Dit komt doordat ze gelijkaardige afmetingen hebben maar ook doordat ze beiden cuspen hebben die scherp zijn en sterk afgeijnd ten opzichte van de andere cuspen. De beste manier om de onderste tanden van elkaar te onderscheiden is doordat bij *Wyonycteris chalice* de hypoconulidus dicht bij de entoconidus staat in tegenstelling tot bij *Leptacodon* waar deze ongeveer in het midden staat. Aan de bovenkant zijn de verschillen veel duidelijker te zien, voornamelijk aan de hand van de W-vorm van het trigon bekken. De soort *Leptacodon donkroni* komt eveneens voor in het Wasatchiaan-M maar is veel kleiner dan de *Leptacodon* soorten beschreven door Gingerich & Smith (2006). Ondanks de gelijkenissen kunnen we deze specimens duidelijk bij *Wyonycteris* plaatsen en niet bij *Leptacodon donkroni*, dat meer affiniteit vertoont met de typische *Leptacodon* soorten.

Dit is belangrijk omdat *Wyonycteris*, en dus *Wyonycteris chalice* bij uitbreiding, voorheen enkel gekend was in het Clarkforkiaan. Vroeger werd het genus omschreven als een primitieve Chiroptera of vleermuis (Gingerich, 1987) en had een tijdsrange die eveneens het Vroeg-Eoceen omvatte. Beide werden aangepast. Nu worden ze bij de Nyctitheriidae ingedeeld en het laatste voorkomen werd op Clarkforkiaan vastgepind (Gingerich, 1989). Dit kunnen we nu dus opnieuw plaatsen op het Vroeg-Eoceen, Wasatchiaan-M. Als bijkomend discussiepunt nemen we de afmetingen. Deze werden in de oorspronkelijk publicatie (Gingerich, 1987) in het holotype gemeten op 1.3 mm lengte en 0.9 mm breedte voor de tandpositie M₁. Hier hebben we voor dezelfde tandpositie een lengte van 1.04 en een breedte van 0.80. Dit is uiterekend respectievelijk 20% en 17% kleiner. Dit is toch wel een significant verschil. De vraag is nu; kan dit veroorzaakt zijn door het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum of is het verschil te groot en is dit een nieuwe kleinere soort? Er zijn voor beide theorieën argumenten te vinden. Het is zo dat er in het Wasatchiaan eerder dergelijke afnames in afmetingen zijn voorgekomen en het is ook zo dat deze specimens bijna identiek zijn aan die van het holotype en die uit andere onderzoeken. Deze verklaring lijkt dus wel erg plausibel. Niettegenstaande blijft de keuze om voor een nieuwe soort te kiezen of niet in dit geval arbitrair omdat er wel degelijk een groot verschil is. Indien voor een nieuwe soort wordt gekozen kunnen we *Wyonycteris chalice* niet tot in het Wasatchiaan-M plaatsen. Hier wordt geopteerd om door de sterke gelijkenissen dit specimen als *Wyonycteris chalice* te klasseren en breiden we het voorkomen uit naar het Wasatchiaan-M.

Als slotnoot bij *Wyonycteris* bekijken we nog *Wyonycterys primitivus*. Dit is een nieuwe soort gedefinieerd door Beard & Dawson in 2009. Ze komt voor in Mississippi in de Tusahoma Formatie en komt enkel voor in het Wasatchiaan-M. De soort heeft als voornaamste kenmerk (bovenop enkele andere morfologische verschillen) dat ze de grootste vertegenwoordiger van het genus is tot nu toe. Hiermee kunnen we dus direct uitsluiten dat het dezelfde soort betreft maar het toont wel aan dat er niet één maar op zijn minst twee soorten voorkomen in het Wasatchiaan-M. Merkwaardig is hier wel dat ondanks het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum zowel de kleinste als de grootste vertegenwoordiger van het genus voorkomen. Mogelijk is dat een andere omgevingsfactor in Mississippi er voor heeft gezorgd dat het genus daar naar grotere soorten is geëvolueerd, alhoewel hier geen bewijzen voor gevonden kunnen worden. Men moet echter rekening houden met het feit dat bijvoorbeeld in Rose et al. (2012) de Red Hot Fauna als jonger dan Wasatchiaan-M wordt beschouwd waardoor dit dan minder merkwaardig is en juist logisch wordt. Dit werd ook vermeld bij het afmetingen-gedeelte van

de discussie bij de bespreking van *Haplomylus* en bij de vergelijking van de specimens hier besproken met de Red Hot Fauna.



Figuur 16: A – C: *Wyonycteris chalice* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – C: *Wyonycteris chalice* linkse M_1 (KBIN 61) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Orde LEPTICTIDA
Familie LEPTICTIDAE

Amphigyion Gingerich & Smith, 2006

Amphigyion straitae Gingerich & Smith, 2006

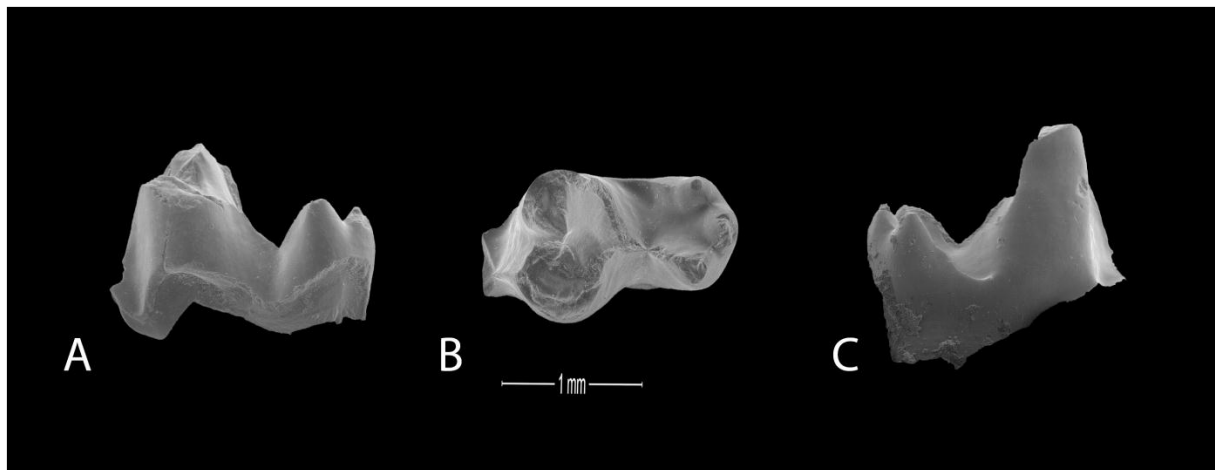
Figuur 17

Holotype: UM 113445 (Linkse P₄; 2.42 x 0.99 mm).

Type lokaliteit: SC-434 Gar Scale Channel wash site. De lokaliteit is gelegen in de NE ¼ SW ¼ NE ¼ sectie 10, Township 55 North, Range 100 West, Park County, Wyoming (44.763350°N noorderbreedte, 108.880560°W westerlengte).

Leeftijd en distributie: *Amphigyion straitae* is enkel gekend van de type lokaliteit en uit dit staal. Dit betekent dus een Wa-M ouderdom. De verspreiding omvat voorlopig enkel vondsten in het Bighorn Basin, respectievelijk Polecat Bench en Sand Creek Divide.

Beschreven specimens: KBIN 65 (LP₄; 1.91 x 1.11 mm; opmerking: lengte is kleiner doordat het voorste stuk van de tand is afgebroken, geschatte totale lengte is 2.40), KBIN 66 (RM₁₋₂; 1.83 x 1.28 mm), KBIN 67 (LM_x (fragment); - x -), KBIN 82 (LM_x(fragment); - x -), KBIN 87 (RM_x(fragment); - x -); KBIN 90 (P₄(fragment) ; - x -).



Figuur 17: A – C: *Amphigyion straitae* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – C: *Amphigyion straitae* P₄ (KBIN 65) in respectievelijk labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Beschrijving: Hier zijn in totaal 6 specimens aanwezig waarvan de bewaring relatief slecht is. Één P_4 is relatief goed bewaard maar er is echter een stuk vanaf gebroken (zie Figuur). De andere specimens zijn ofwel sterk gefragmenteerd ofwel hebben ze geleden aan slijtage. Als gevolg hiervan zijn er twee specimens waarvan de determinatie niet volledig zeker is.

P_4 is sterk molariform met een hoge kroon maar is te onderscheiden van de kiezen doordat de tand een uitgerokken uiterlijk heeft door de lange trigonide en de lange talonide. De lange trigonide wordt veroorzaakt door de paraconidus waardoor de tand bijna symmetrisch lijkt rond de protoconidus en de metaconidus. De paraconidus wordt eveneens begrensd door twee kleine cuspen, één aan de labiale zijde en één aan de linguale zijde. Dit is het stuk dat in het specimen hier ontbreekt. De grootste cuspen op de tand zijn de metaconidus en de protoconidus. Ze hebben ongeveer dezelfde grootte en een conische vorm. De protoconidus staat iets naar de anterieure kant verschoven ten opzichte van de metaconidus. De protoconidus en paraconidus staan ietwat naar buiten gericht en worden met elkaar verbonden door een relatief hoge richel. De hypoconidus en entoconidus staan ongeveer op dezelfde hoogte aan weerszijden van de tand. Tussenin, iets naar de achterkant verschoven, bevindt zich een hypoconulidus die zich op dezelfde afstand bevindt van de beide andere talonide cuspen. Entoconidus, hypoconidus en hypoconulidus hebben allen dezelfde afmetingen. De hypoconidus wordt gekenmerkt doordat deze verbonden is met de metaconidus en protoconidus door een richel van tandglazuur. Een ander opvallend kenmerk is een kleine cusp op de linguale kant van de talonide, die aan de anterieure kant van de entoconidus is geplaatst.

De onderste kiezen worden allemaal gekenmerkt door een hele hoge kroon. De voornaamste oorzaak hiervan is de trigonide waarop twee hele hoge conische cuspen staan, de metaconidus en de protoconidus. Beide cuspen hebben ongeveer dezelfde hoogte. Daar dicht tegenaan staat een paraconidus die eveneens hoog is maar toch een stuk kleiner dan de andere twee cuspen. De paraconidus staat naar de linguale zijde gericht. Onder deze paraconidus, maar aan de labiale kant, is er een richel. Bij M_1 en M_2 zijn de trigonide en de talonide ongeveer even lang maar de talonide is minder breed.

Als eindnoot bij de beschrijving worden de twee onzekere determinaties vermeld. Het betreft een molair fragment waarvan alle details zijn afgesleten maar waarvan de algemene vorm wel deze van *Amphigyion straitae* is. Het andere specimen is vermoedelijk een P₄ maar zowel de posterieure als de anterieure kant ontbreekt waardoor men dus niet met zekerheid mag stellen dat het *Amphigyion straitae* is.

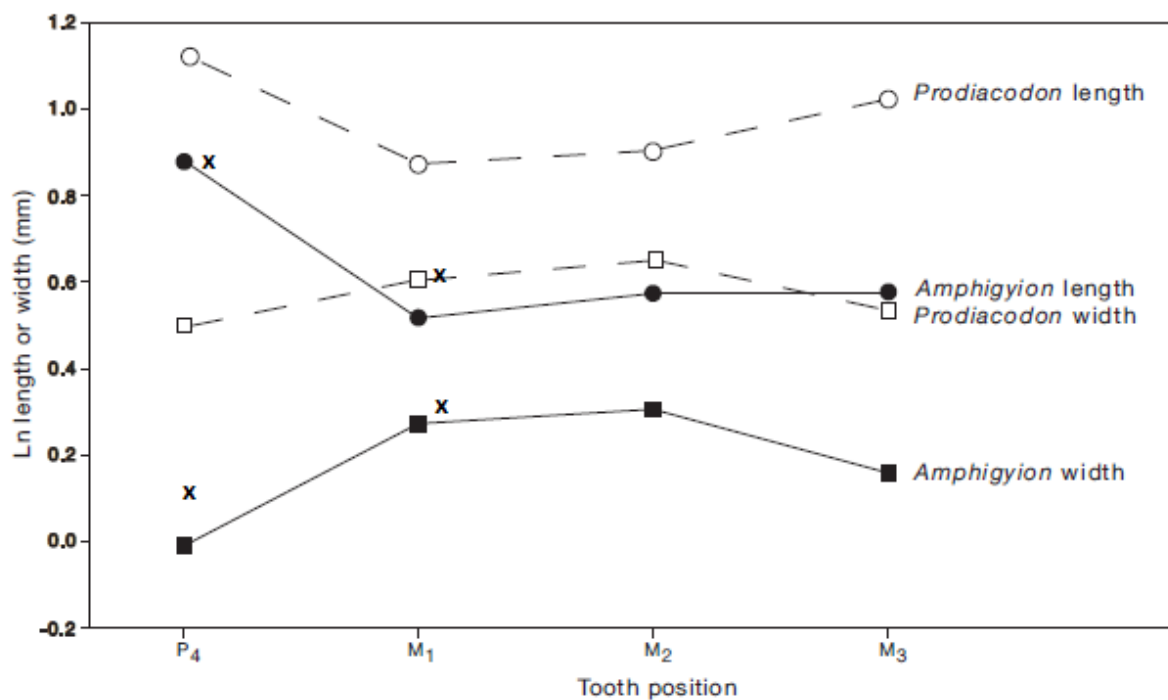
Discussie: *Amphigyion straitae* is een kleine protozalambdodonte Leptictide en lijkt het meest op de Palaeoryctidae (Gingerich & Smith, 2006). Zowel P⁴ als P₄ zijn gemolariseerd. Ze bezitten de lange trigonide en talonide die kenmerkend zijn voor de Leptictidae. Ze verschillen echter van andere Leptictidae doordat ze hoger gekroond zijn.

Net zoals P₄ worden de onderste kiezen gekenmerkt door een hoge kroon. Men kan ze onderscheiden van deze van *Palaeoryctes* doordat ze meer quadratisch zijn. De proporties verhouden zich echter wel zoals die van *Palaeoryctes*. Een ander kenmerk waarop men het onderscheid kan maken met andere Leptictidae is doordat het trigonide anteroposterieur is ingekort, en bijgevolg dus een relatief gezien langere talonide. Op deze trigonide treft men een enigszins gereduceerde paraconidus aan. De hypoconidus is dan weer groter dan bij andere Leptictidae. Als we naar de talonide kijken zien we een hypoconulidus die zich ongeveer tussenin de hypoconidus en de entoconidus en op gelijke afstand van beide bevindt. Voorts is het talonide breder dan men ziet bij Palaeoryctidae (Gingerich & Smith, 2006).

De eenvoudigste manier om *Amphigyion* te onderscheiden van andere Leptictidae is door de kleine afmetingen en ook door de protozalambdodonte morfologie van de kiezen (Gingerich & Smith, 2006). De afmetingen worden geëvalueerd bij het onderdeel afmetingen in de discussie. De bevindingen zijn dat de specimens hier nagenoeg even groot zijn als deze beschreven in het originele werk op *Amphigyion straitae* door Gingerich & Smith (2006). Dit moet echter met een korreltje zout worden genomen doordat hier maar weinig specimens aanwezig zijn.

Deze soort is voorts enkel gekend uit het Wasatchiaan-M. Het voorkomen van deze soort in dit staal kan dus een aanwijzing zijn voor het Wasatchiaan-M. Verder kunnen we zien dat de afmeting van P₄ gelijkaardig is aan de afmetingen van de specimens uit Gingerich & Smith (2006). We kunnen hier dus de stelling ondersteunen die daar werd geformuleerd dat tanden van *Amphigyion straitae* consistent 22-30% korter en 28-31% smaller zijn dan tanden van *Prodiacodon tauricinerei* (Figuur 18), een andere vertegenwoordiger van de Leptictidae die nauw verwant is met *Amphigyion straitae*. De figuur is aangepast om weer te geven waar

exact de specimens die hier beschreven zich bevinden. We zien enkel een afwijking bij de breedte van P_4 , die hier 1.11 is en bij Gingerich & Smith (2006) maar 1.04. Deze laatste waarde is echter een gemiddelde en de range (gebaseerd op maar drie specimens) gaat tot 1.09. Het verschil lijkt nu al veel minder beduidend en dus is dit specimen binnen de range van de soort. Deze vergelijking tussen *Amphigyion straitae* en *Prodiacodon tauricinerei* is enkel toegevoegd als bevestiging van de stelling door Gingerich & Smith (2006), die de oorspronkelijke publicatie van de soort heeft geschreven. Dit is dus geen nieuwe informatie, enkel als bevestiging van eerdere resultaten en stellingen over de soort.



Figuur 18: Een overzicht waarin de afmetingen van *Amphigyion straitae* worden vergeleken met deze van *Prodiacodon tauricinerei* (Jepsen, 1930) voor de tandposities P_4 - M_3 . Hier werden 2 metingen van tanden toegevoegd aan de figuur weergegeven door kruisjes. Te zien is dat op één meting na alles consistent is met voorgaande metingen. De stelling die we hier ondersteunen is dat *Amphigyion straitae* consistent kleiner is dan *Prodiacodon tauricinerei*, en andere Leptictidae. Figuur aangepast uit Gingerich & Smith (2006).

Orde CONDYLRARTHRA
 Familie HYOPSODONTIDAE
 Subfamilie HYOPSODONTINAE

Haplomylus Matthew, 1915

Haplomylus zalmouti Gingerich & Smith, 2006

Figuur 19 & 20

Holotype: UM 113416 (Links kaakbeen met tandposities P₄-M₁; 1.60 x 1.46; 2.12 x 1.63 mm)

Type lokaliteit: SC-434 Gar Scale Channel wash site. De lokaliteit is gelegen in de NE ¼ SW ¼ NE ¼ sectie 10, Township 55 North, Range 100 West, Park County, Wyoming (44.763350°N noorderbreedte, 108.880560°W westerlengte).

Leeftijd en Distributie: *Haplomylus zalmouti* is voorts enkel gekend van de type lokaliteit. Dit komt dus overeen met een Wa-M leeftijd. De verspreiding beperkt zich voorlopig enkel tot vondsten in Wyoming (Polecat Bench en Sand Creek Divide).

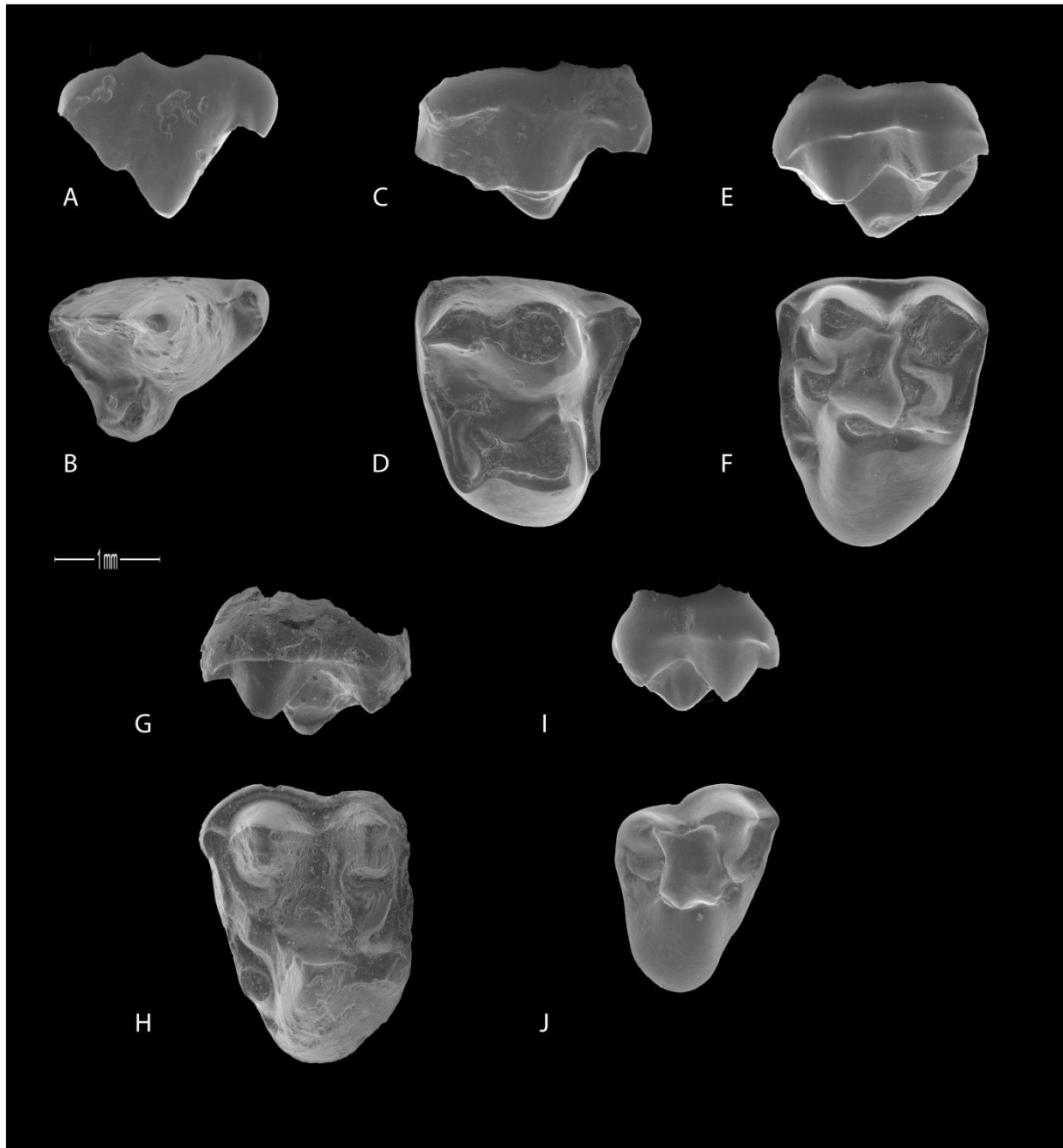
Beschreven specimens: KBIN 1 (RM₃; 1.96 x – mm), KBIN 2 (RM₁; 1.98 x 1.57), KBIN 3 (LM₂; 2.01 x 1.55), KBIN 4 (LM₁; – x 1.21), KBIN 5 (LM₁₋₂; 2.01 x 1.57), KBIN 6 (RM₂; – x 1.86), KBIN 7 (LM²; 1.91 x 2.82), KBIN 8 (LM²; 2.15 x –), KBIN 9 (RM²; 2.27 x 2.97), KBIN 10 (RM₁; 2.08 x 1.60), KBIN 11 (LM²; 2.03 x 2.82), KBIN 12 (RP⁴; 2.20 x 2.35), KBIN 13 (RM₁; 2.08 x 1.57), KBIN 14 (RM³; 1.57 x 2.03), KBIN 15 (LM₂; 2.01 x 1.82), KBIN 16 (RP³; 2.13 x 1.57), KBIN 17 (LM¹; 2.06 x 2.58), KBIN 18 (RP₄; 2.30 x 1.21), KBIN 19 (LM₃; 2.06 x 1.36), KBIN 20 (P₂; 1.84 x 0.85), KBIN 21 (LM³; 1.57 x 2.06), KBIN 22 & KBIN 23 (M_x; – x –), KBIN 24 (M₁₋₂; – x 1.52), KBIN 25 (RP⁴; 1.96 x 1.96), KBIN 26 (RM₃; 2.18 x 1.55), KBIN 27 (RM³; 1.36 x 1.77), KBIN 28 (LM₂; 2.18 x 1.74), KBIN 29 (RM³; 1.55 x –), KBIN 30 & KBIN 31 (M_x; – x –), KBIN 32 (M₁₋₂; – x 1.52), KBIN 33 (LM²; 2.00 x 2.91), KBIN 34 (LP³; 2.20 x 1.55), KBIN 35 (LP₄; 2.40 x 1.31), KBIN 36 (LP³; 2.15 x 1.45), KBIN 37 (RP₄; – x 1.21), KBIN 38 (RP₄; – x 1.21), KBIN 39 (LM²; – x 2.94), KBIN 40 (RP⁴; 1.94 x –), KBIN 41 (RP₃; 2.94 x 1.12), KBIN 42 (P₂; 1.7 x 0.85), KBIN 43 (M₂; – x –), KBIN 60 (P³; – x –) KBIN 78 (LP³; 1.94 x 1.36).

Beschrijving: Het staal bevat 45 specimens, die allemaal uit losse, afzonderlijke tanden bestaan. Zo goed als alle tandposities zijn vertegenwoordigd. Al deze tanden zijn, zoals eerder vermeld, volledig analoog aan deze van andere *Haplomylus*-soorten op hun kleinere afmetingen na.

De bovenste tanden omvatten drie exemplaren van P³. P³ is gekenmerkt door een smalle kroon die uitgerokken is in de anteroposterieure richting. Ze bezitten eveneens een grote labiale cusp met aan de ene zijde twee onopvallende cuspen en aan de andere zijde een meer opvallende apart staande cusp. Overigens staat er een alleenstaande protoconus aan de linguale kant. P⁴ heeft een kroon die ten opzichte van de andere tandposities korter en breed is, een bijna vierkante vorm, zoals ook te zien is aan de afmetingen. De twee voornaamste cuspen zijn de protoconus en paraconus, maar ook de metaconus heeft relatief grote afmetingen. Aan de posterieure kant wordt P⁴ gekenmerkt door de duidelijk zichtbare aanwezigheid van een cingulum met een kleine paraconule. De bovenste kiezen bezitten allen de drie belangrijkste cuspen, de metaconus, paraconus en protoconus. Daar tussenin vindt men een paraconule en een metaconule die weliswaar kleiner zijn, maar toch goed zichtbaar. Er zijn twee cingula aanwezig. Aan de anterieure kant is een labiaal basaal cingulum en er is een goed ontwikkeld basaal cingulum aan de posterieure kant dat naar voren buigt vanaf de protoconus. M³ is sterk gereduceerd ten opzichte van de andere kiezen. Hierbij staan de belangrijkste cuspen dicht op elkaar en zijn de conules sterk geslonken. Ook de cingula zijn sterk gereduceerd. M³ heeft ook de eigenschap dat de afmetingen een grotere variabiliteit vertonen (in deze stalen 1.35-1.58 x 1.76-2.06 mm, in Gingerich & Smith (2006) 1.45-1.92 x 1.98-2.67 mm alhoewel de grotere exemplaren zeldzaam zijn: gemiddelde 1.59 x 2.19 mm).

De onderste kiezen zijn, net als de bovenste kiezen, massief en hoog gekroond. De kroon van M₁ heeft een grote protoconidus en metaconidus. Deze zijn verbonden via een vierkante paracristide met de paraconidus, die veel kleiner is. De trigonide is korter én smaller dan de talonide. De entoconidus en hypoconidus staan relatief ver uit elkaar en vormen de hoeken van de talonide. Tussenin treffen we een kleine hypoconulidus aan, aan het posterieure eind van de tand. Wanneer we de andere kiezen bekijken zien we dat deze geen paraconidus bezitten maar dat de paracristide de rand vormt. We zien dat M₂ de grootste is van de drie kiezen en dat M₃ gereduceerd is in grootte, vooral doordat de breedte kleiner is. Opvallend is ook dat de hypoconulidus groter wordt van M₁ naar M₃, in feite het tegengestelde als wat er gebeurt met de paraconidus en paracristide. P₄ is versmald en uitgerokken in de lengte en sterk gemolariseerd. De tand vormt dus een extensie van de kenmerken van M₁; de hypoconulidus

is nog kleiner, de paraconidus heeft een belangrijkere rol en staat ver naar de posterieure kant wat de grotere lengte van de tand veroorzaakt. Trigonide en talonide zijn ongeveer even breed, maar de trigonide neemt een groter deel van de lengte in beslag door de vooruitgeschoven paraconidus: ongeveer 2/3 van de tand. Ten slotte wordt P_2 gekenmerkt door een grote paraconidus met kleinere afzonderlijke proto- en metaconidus. Beide staan afzonderlijk van de paraconidus maar de metaconidus heeft grotere afmetingen.



Figuur 19: A – J: *Haplomylus zalmouti* uit WW-116 van Sand Creek divide. A – B: *Haplomylus zalmouti* rechtse P^3 (KBIN 16) in labiaal en occlusaal zicht. C – D: Rechtse P^4 (KBIN 12) in labiaal en occlusaal zicht. E – F: Linkse M^1 (KBIN 17) in labiaal en occlusaal zicht. G – H: Linkse M^2 (KBIN 11) in labiaal en occlusaal zicht. I – J: Rechtse M^3 (KBIN 14) in labiaal en occlusaal zicht.

KBIN 60 is een P³ waarvan een stuk is afgebroken waardoor de afmetingen niet te bepalen zijn en waardoor deze dan ook niet zijn opgenomen in de tabel. De determinatie is echter wel relatief zeker.

Ten slotte is er nog KBIN 78, waarvan wordt vermoedt dat dit een LP³ betreft. De bewaring is echter niet goed waardoor dit niet met zekerheid kan gezegd worden. De afmetingen en algemene vorm echter zijn wel consistent met deze van *Haplomylus zalmouti* waardoor dit specimens hier wel is opgenomen. De metingen zijn niet opgenomen in de tabel met waarden.

Discussie: In Gingerich & Smith (2006) werd bevonden dat *Haplomylus zalmouti* de kleinste vertegenwoordiger was van het genus en dat deze twee successies van groeiende afmetingen van elkaar scheidt. De eerste successie was tijdens het Clarkforkiaan, de tweede tijdens het Wasatchiaan. *Haplomylus zalmouti* is dan de opvolger van *Haplomylus simpsoni* en de voorloper van *Haplomylus speirianus*. De algemene morfologie is volledig identiek aan die van *Haplomylus simpsoni* en *Haplomylus speirianus*. Men kan het onderscheid maken tussen *Haplomylus zalmouti* en een andere kleine soort uit het Wasatchiaan, *Haplomylus meridionalis*, doordat *Haplomylus meridionalis* uitgesproken cuspen bezit die labiolinguaal verder van elkaar verwijderd staan. Een ander kenmerk is dat *Haplomylus meridionalis* een kleinere kroon heeft (Beard & Dawson, 2009).

Haplomylus wordt omschreven als een kleine condylarth, onder meer verwant met *Apheliscus* en *Hyopsodus*. *Hyopsodus* heeft zijn naam verleend aan de familie. *Haplomylus* wordt gekenmerkt door grotere P₄ en P⁴ die bovendien meer molariform zijn dan die van *Apheliscus* (Gingerich & Smith, 2006).

Het vinden van deze soort in dit staal conform met het samenvallen van het PETM met Red 1, aangezien *Haplomylus zalmouti* de kleinste vertegenwoordiger is van het genus en dit dus als dwerggroei kan beschouwd worden.

Wanneer we kijken naar de afmetingen van de tanden, weergegeven in Tabel 1, zien we dat de afmetingen over het algemeen goed overeen komen met die gemeten in Gingerich & Smith (2006). We zien wel dat de M³- en M₃-posities, alsook de voorkiezen, afwijken maar niet consistent groter of kleiner. Hieruit mogen we dus waarschijnlijk besluiten dat de afmetingen nog steeds niet buiten de normale, natuurlijke, marge liggen. Het is ook zo dat de voorkiezen en derde kiezen een grotere variabiliteit vertonen. Een andere reden om de afwijkingen als natuurlijke variabiliteit te beschouwen is dat de standaardafwijkingen allemaal relatief lage

waarden hebben. Ten slotte moet er opgemerkt worden dat KBIN 41 relatief grote afmetingen heeft. Deze P_3 is groter dan de daarop volgende P_4 . De morfologie is echter overeenstemmend met deze van *Haplomylus zalmouti*. De mogelijkheden zijn dat het hier ofwel een uitzonderlijk groot exemplaar betreft dat dan dicht tegen de maximumwaarde van de range aan afmetingen is gelegen, ofwel betreft het hier een contaminatie van de meer recente soort *Haplomylus speirianus*. Beide verklaringen lijken even waarschijnlijk. Deze algemene opmerkingen over de afmetingen en over KBIN 41 worden nog uitvoerig besproken in het afmetingen gedeelte in de discussie.

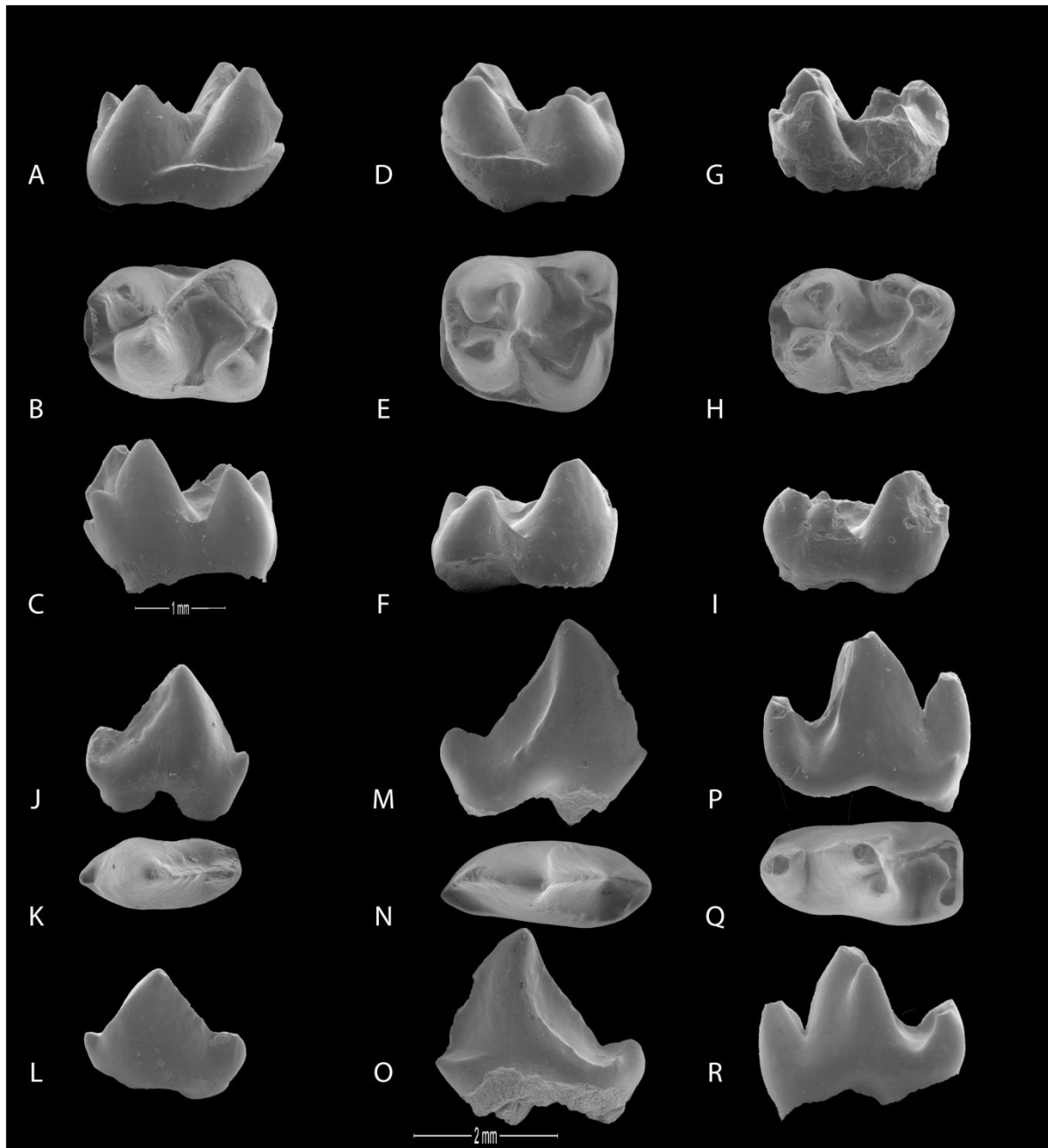
Haplomylus?

Beschreven specimens: KBIN 91 (M^x ; - x -), 97 (M_x ; - x -), 103 (P^2 ; - x -), 105 (M_x ; - x -), 109 (P_{1-2} ; 1.45 x 0.73 mm), 110 (P_3 ; 1.24 x 1.09), 121 (M^x ; - x -).

Beschrijving: KBIN 91 en 97 zijn te sterk gefragmenteerd om zeker te kunnen zeggen dat het *Haplomylus* betreft. KBIN 103 is afgebroken waardoor we eveneens geen determinatie kunnen maken. KBIN 105 is in twee stukken gebroken en is bovendien te sterk afgesleten en van KBIN 121 bezitten we enkel de linguale kant van de tand. Twee exemplaren die enigszins het vermelden waard zijn zijn KBIN 109 en KBIN 110. KBIN 109 is volledig intact maar P_1 of P_2 heeft vaak geen specifieke diagnostische kenmerken waardoor we niet kunnen zeggen tot welke soort deze behoort. *Haplomylus* heeft een P_1 die hier erg op lijkt, evenals enkele andere soorten. Aan de hand van de grootte van de tand is het zeker mogelijk dat het een P_1 van *Haplomylus zalmouti* is. Om het absoluut zeker te weten zouden we de tand in zijn context (bvb in kaakbeen) moeten vinden. KBIN 110 heeft de juiste basisvorm en afmetingen voor *Haplomylus* maar men kiest hier voorzichtigheidshalve geen uitspraak te doen omdat de tand te sterk beschadigd is.

Tandpositie	N	Range	\bar{x}	s
Bovenste tanden				
p ³ L	3	2,12 - 2,30	2,16	0,03
B	3	1,45 - 1,57	1,52	0,05
p ⁴ L	3	1,94 - 2,20	2,03	0,12
B	2	1,96 - 2,34	2,15	0,19
M ¹ L	1	2,06	--	--
B	1	2,58	--	--
M ² L	5	1,91 - 2,27	2,07	0,13
B	5	2,82 - 2,97	2,89	0,06
M ³ L	4	1,36 - 1,57	1,51	0,09
B	3	1,77 - 2,06	1,95	0,13
Onderste tanden				
P ₂ L	2	1,70 - 1,84	1,77	0,07
B	2	0,85	0,85	0,00
P ₃ L	1	2,93	--	--
B	1	1,12	--	--
P ₄ L	2	2,30 - 2,37	2,34	0,04
B	4	1,21 - 1,31	1,23	0,04
M ₁ L	4	1,98 - 2,08	2,04	0,04
B	7	1,21 - 1,70	1,51	0,13
M ₂ L	3	2,00 - 2,18	2,07	0,08
B	4	1,55 - 1,86	1,74	0,12
M ₃ L	3	1,96 - 2,18	2,07	0,09
B	2	1,36 - 1,55	1,45	0,10

Tabel 1: Samenvatting van metingen uitgevoerd op tanden van *Haplomylus zalmouti* van WW-116. De afzonderlijke metingen zijn toegevoegd in de hoofdttekst. Afkortingen: L = Lengte, B = Breedte, N = Aantal metingen, \bar{x} = Gemiddelde en s = Standaardafwijking.



Figuur 20: A – R: *Haplomylus zalmouti* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – C: *Haplomylus zalmouti* rechtse M₁ (KBIN 13) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. D – F: Linkse M₂ (KBIN 15) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. G – I Linkse M₃ (KBIN 19) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. J – L: Linkse P₂ (KBIN 20) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. M – O: Rechtse P₃ (KBIN 41) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. P – R: Rechtse P₄ (KBIN 18) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Orde RODENTIA
Familie ISCHYROMIDAE
Subfamilie PARAMYINAE

Franimys Wood, 1962

Cf. Franimys actites? Beard & Dawson (2009).

Leeftijd en distributie: Het genus *Franimys* is gekend als *Franimys amherstensis* in het Paleoceen en Eoceen van Wyoming. *Franimys actites* komt voor in het Wasatchiaan-M (bovenste stuk van de Tuscaloosa Formation) van Mississippi in de Red Hot Local Fauna van Beard & Dawson (2009).

Beschreven specimens: KBIN 70 (LM_x; - x -).

Beschrijving: Het specimen hier beschreven is slechts de posterieure kant van een onderste kies. De tand heeft kleine geïsoleerde cuspen. De metaconidus is groot en een mesoconidus is duidelijk aanwezig en uitgerokken in de lengte en staat aan de linguale kant op de ectolophidus. Door de onvolledigheid van het specimen kunnen we de exacte afmetingen niet weten maar we kunnen wel zien dat de tanden kleiner zijn dan andere gekende soorten van *Franimys*, op *Franimys actites* na.

Discussie: het is hier niet mogelijk tot de soort te identificeren zonder een meer compleet exemplaar voorhanden te hebben. Het enige wat kan opgemerkt worden is dat dit specimen meer gelijkenissen vertoont met de afgietsels van *Franimys amherstensis* en *Franimys actites* dan met deze van *Reithroparamys*, *Paramys*, *Microparamys* en andere Rodentia. Men ziet bijvoorbeeld de uitgerokken mesoconidus die een meer ronde vorm heeft bij de andere genera. Bovendien staat de mesoconidus op een net iets andere plaats, verder af van de rand van de tand. Hierdoor kunnen we met enige (maar niet absolute) zekerheid zeggen dat we hier met *Franimys* te maken hebben.

In Beard & Dawson (2009) wordt een nieuwe soort *Franimys actites* genoemd op basis van één specimen, een kies onderaan. Deze komt voor in de Red Hot Local Fauna van het Wasatchiaan-M (-0) in Mississippi. Één van de voornaamste kenmerken van de soort is dat ze kleiner is dan andere soorten *Franimys*. Dit is dus consistent met wat hier werd gevonden. Oppervlakkig lijken de tanden ook op elkaar. Het is dus zeker mogelijk dat beide specimens

tot eenzelfde soort behoren maar gezien de slechte bewaring kan dit niet bevestigd worden, maar ze moeten op zijn minst een nauwe verwantschap hebben.

Voorheen was *Franimys* in Wyoming enkel gekend van de Wasatchiaan-periodes na het Wasatchiaan-M (Wood, 1962) en van het Clarkforkiaan (Rose, 1981). Tussenin was voor de soort *Franimys amherstensis* nog geen materiaal gekend, een hiaat dat nu misschien is opgevuld als het inderdaad *Franimys amherstensis* betreft. In het andere geval, dat het *Franimys actites* is, kunnen we de tijdsverpreiding niet aanpassen. Maar we kunnen dan wel aantonen dat de soort effectief een afzonderlijke soort is en niet enkel in de buurt van de Golf van Mexico voorkomt, maar ook in het noordwesten van Amerika. Het enige wat we hierover zeker kunnen zeggen is dat het waarschijnlijk *Franimys* is, welk van beide soorten weten we niet zeker. We besluiten echter op Cf *Franimys actites* door de gelijkaardige afmetingen. Men kan mogelijk nieuwe studies doen in verband met *Franimys* om het genus beter te leren kennen.

Subfamilie REITHROPARAMYINAE

Reithroparamys Matthew, 1920

Cf. *Reithroparamys* Gingerich & Smith, 2006

Figuur 21

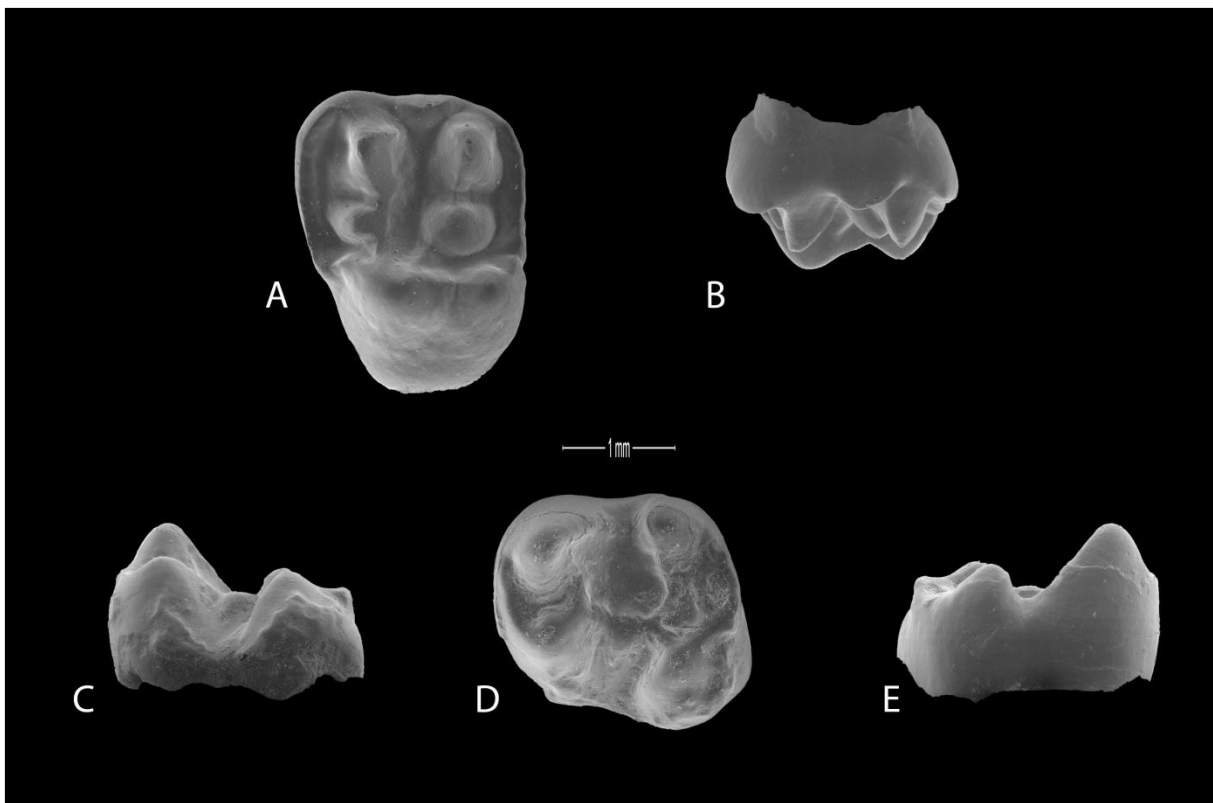
Holotype: UM 111776 (een links kaakbeen met tandposities M₁₋₂; 2.16 x 1.99; 2.18 x 2.08 mm).

Type lokaliteit: SC-434 Gar Scale Channel wash site. De lokaliteit is gelegen in de NE ¼ SW ¼ NE ¼ sectie 10, Township 55 North, Range 100 West, Park County, Wyoming (44.763350°N noorderbreedte, 108.880560°W westerlengte).

Leeftijd en distributie: Cf. *Reithroparamys* is niet gekend uit de Clarkforkian Land-Mammal Fauna. Dit geldt ook voor veel andere Rodentia waaronder bijvoorbeeld *Tuscahomys*. Het eerste voorkomen van de soort is in het Wasatchiaan-M en ze komt ook voor in het Wasatchiaan-0 en waarschijnlijk ook in de latere strata van het Wasatchiaan. Voorts zijn er ook specimens gekend van Rodentia gelijkaardig aan deze van Cf. *Reithroparamys* uit de Dormaal Fauna in België, die trouwens eenzelfde ouderdom heeft.

Beschreven specimens: KBIN 44 (LM²; 2.06 x 2.70), KBIN 45 (LM₂; 2.37 x 2.13), KBIN 46 (LM¹ of RM¹; 2.13 x 2.42), KBIN 47 (RM²; 2.12 x 2.91).

Beschrijving: De bovenste tanden worden vertegenwoordigd door 3 geïsoleerde tanden, respectievelijk door één M^1 en twee M^2 . De kroon is relatief hoog in vergelijking met knaagdieren van dezelfde tijd en is vierkant. De protoconus is de grootste cusp, met daarnaast een hypoconus die merkbaar kleiner is. De para- en metaconus zijn relatief groot en hebben dezelfde afmetingen. De paraconule en metaconule zijn goed ontwikkeld en eveneens ongeveer gelijk in grootte. Zowel paraconus en metaconus als paraconule en metaconule hebben een enigszins conische vorm waarbij paraconus en metaconus scherper zijn. Ook kan men opmerken dat de paraconule en metaconule verschoven zijn naar de anterieure kant ten opzichte van de paraconus en metaconus. Verder zijn er prominente basale cingula aan zowel de anterieure als de posterieure kant wat een kenmerkend labiaal zicht oplevert. Vooral het anterieure cingulum is goed ontwikkeld en steekt anterieur uit ten opzichte van de rest van de tand. Een kleine, maar goed zichtbare, cusp is aanwezig in de mesostyle positie. Het onderscheid tussen M^1 en M^2 is moeilijk te maken. De meest opvallende verschillen zijn de grotere afmetingen van M^2 en het meer brede uiterlijk van de tand.



Figuur 21: A – E: Cf. *Reithroparamys* uit WW-116) van Sand Creek Divide. A – B: Cf. *Reithroparamys* linkse M^2 (KBIN 44) in labiaal en occlusaal zicht. C – E: Linkse M_1 (KBIN 45) in respectievelijk labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

In de onderkant van tandapparaat treffen we in dit staal slechts één tand aan, een M_1 . De onderste kiezen zijn net als hun bovenste tegenhangers hoog gekroond, in vergelijking met andere knaagdieren uit het Wasatchiaan, en quadratisch maar hier is de lengte groter dan de breedte zoals gewoonlijk is bij de onderste kiezen. De metaconidus is de grootste cusp en is toch aanzienlijk groter dan de protoconidus. Ze bevindt zich iets verschoven naar de anterieure zijde ten opzichte van de protoconidus. De entoconidus en de hypoconidus hebben dezelfde afmetingen en bevinden zich op dezelfde hoogte. Er tussen, ongeveer in het midden, bevindt zich een hypoconulidus die kleiner is dan de andere cuspen maar toch een significante grootte heeft en in lateraal zicht posterieur uitsteekt. De trigonide en talonide hebben dezelfde lengte maar de talonide is breder. Op de scheiding tussen trigonide en talonide zien we nog een cusp, een mesoconidus. Het belangrijkste kenmerk aan de onderste kiezen is het complexe patroon van richels van tandglazuur. Het verbindt de meta- en protoconidus via de mesoconidus met de andere cuspen. Deze zijn onderling verbonden door het uiteinde van de richels dat vertakt aan de posterieure kant van de mesoconidus. Hierdoor krijgt men een soort van ruitvormig patroon.

Discussie: De makkelijkste manier om *Cf. Reithroparamys* te onderscheiden van zijn tijdgenoten uit de Rodentia is door zijn kleinere grootte, goed gevormde trigonide bij de onderste kiezen en door de complexe bouw van de kiezen in het algemeen. Het belangrijkste van de vernoemde kenmerken hierbij is de richel die de entoconidus en mesoconidus verbindt (Gingerich & Smith, 2006).

De genera die zich het dichtste bij *Reithroparamys* bevinden zijn *Acritoparamys* en *Lophiparamys*. *Cf. Reithroparamys* verschilt van *Acritoparamys* doordat ze een meer uitgesproken mesoconidus hebben en door de meer ronde vorm van de hypoconulidus. De soort verschilt van latere vertegenwoordigers van *Reithroparamys* door hun primitievere trigonide en hun meer complexe richels van glazuur op de onderste kiezen. Ze vertonen eveneens gelijkenis met de soort *Lophiparamys* maar de laatste soort heeft complexere plooien (Gingerich & Smith, 2006). Er is ook nog sprake van soorten gedefinieerd door Beard & Dawson (2007, 2009), respectievelijk *Tuscahomys* en *Franimys*. We kunnen hier door de sterke gelijkenissen met volledige zekerheid zeggen dat de specimina van dezelfde soort zijn die beschreven wordt als *Cf. Reithroparamys* in Gingerich & Smith (2006) en er is geen twijfel dat de specimina niet tot het genus *Acritoparamys*, dat vaak met *Reithroparamys* wordt verward, behoren. Dit zien we voornamelijk aan de mesoconidus en de hypoconulidus, zoals hierboven beschreven.

We vinden hier dan ook geen bewijzen die de erkenning van het genus *Tuscahomys* ondersteunt. We kunnen aan de hand van deze specimens het vanzelfsprekend ook niet uitsluiten. De voornaamste verschillen zien we bij de bovenste tanden waar we zien dat de tanden van *Tuscahomys* een veel korter uiterlijk hebben. Dit komt voornamelijk door het precingulum dat minder ver doorgaat naar de linguale kant en direct na de paraconus verdwijnt. Bovendien lijkt er meer ruimte te zijn tussen de protoconus en metaconus. Een gemeenschappelijk kenmerk tussen beide soorten is wel dat tussen de protoconus en metaconus mesostyls aanwezig zijn, een kenmerk dat de andere Rodentia niet altijd hebben. Dit kan misschien wel een indicatie zijn dat deze genera nauwer verwant zijn met elkaar dan met andere genera. Interessant zou zijn om eventueel een cladistische analyse uit te voeren om de verwantschappen van de verschillende Rodentia te bestuderen. Op die manier kan men nieuwe genera zoals *Tuscahomys* beter plaatsen in de fylogenie van de Rodentia.

Deze specimens behoren eveneens niet tot het genus *Franimys* omdat de tanden aan de posterieure kant veel complexer zijn dan die van *Franimys*. Dit komt door de richels van tandglazuur die de cuspen achteraan met elkaar verbinden. Bovenaan zien we twee mesostylaire cuspen aan de labiale kant die de tanden van *Franimys* niet hebben. Maar zoals eerder vermeld is het genus wel aanwezig als één specimen, hierboven beschreven, alhoewel onduidelijk blijft met welke soort men te maken heeft.

Wat de leeftijd betreft kunnen we stellen dat alles overeenkomstig is met een Wasatchiaan-M ouderdom aangezien *Reithroparamys* niet voorkomt in het Clarkforkiaan. Bovendien zijn de afmetingen gelijkaardig aan deze van tanden uit andere Wasatchiaan-M strata. In jongere biozones wordt *Reithroparamys* wel aangetroffen, maar die specimens hebben dan een andere morfologie en grootte. Alle specimens hebben afmetingen die conform zijn met de soort en zijn ook morfologisch volledig identiek aan deze beschreven in eerder werk (Gingerich & Smith, 2006).

RODENTIA?

Beschreven specimens: 96 (M_x; - x -), 104 (M_x; - x -).

Beschrijving: het betreft hier twee onderkiezen en één bovenkies die een typisch primitief knaagdier-uiterlijk hebben maar teveel zijn gefragmenteerd of afgesleten om een oordeel te kunnen vellen. KBIN 96 is amper een kwart van de tand waarbij we een stuk van het precingulum hebben samen met de protoconus. Aan de hand van dit kunnen we *Tuscahomys* uitsluiten omdat het precingulum duidelijk nog verder doorloopt waar het stuk is afgebroken. Gezien de andere resultaten zou het logisch zijn dat dit overeenkomt met *Reithroparamys*. Van KBIN 104 is de tand zodanig afgesleten dat niet meer kan gecontroleerd worden of er een complex patroon van richels aanwezig was achteraan. Aan de hand van de afmetingen kunnen we echter wel *Franimys* en *Microparamys* uitsluiten.

Orde CARNIVORA
Familie VIVERRAVIDAE

Viverravus Marsh, 1872

Viverravus bowni Gingerich, 1987

Figuur 22

Holotype: AMNH 16112 (gedeelten van de onderkaken en fragmenten van de bovenste kaken met tanden inbegrepen).

Type lokaliteit: Het holotype is afkomstig uit de Sand Coulee banken in het Clarks Fork Basin in Wyoming. De exacte positie is ongeveer 5km ten zuidoosten van de monding van de Pat O'Hara Creek meer bepaald van de 'intermediate beds, 3mi'. De Sand Coulee strata hebben een leeftijd van het vroegste Wasatchiaan. Volgens Polly (1997) heeft onderzoek van de University of Michigan uitgewezen dat dit een ouderdom van Wa-1 betreft.

Leeftijd en distributie: *Viverravus bowni* is zeldzaam in het Clarkforkiaan en komt regelmatig voor in het eerste deel van het Wasatchiaan in het Clarks Fork Basin. McKenna (1960) maakt melding van de soort in de Wasatchiaanse Four Mile Fauna. In Bown (1979) wordt de soort eveneens beschreven in het Bighorn Basin, alhoewel daar de determinatie niet helemaal zeker is en sommige specimens uit die collectie kunnen misschien toegeschreven worden aan een nieuwe kleinere soort (Rose, 1981). Samengevat geeft dit een tijdsrange gaande van het Laat-Clarkforkiaan (Cf-3) tot en met het Laat-Wasatchiaan (Wa-6).

Beschreven specimens: KBIN 73 (P₄; geschatte waarde 2.90 – 3.00 x 1.40), KBIN 74 (P₃; 2.80 x 1.10).

Beschrijving: P₃ wordt gekenmerkt door de protoconidus die anterieur is gepositioneerd. Hier nog voor vinden we een kleine cusp. Aan de posterieure zijde treffen we nog twee accessorische cuspen aan. In dit specimens echter is het posterieure gedeelte afgebroken en ontbreekt de laatste cusp. De anterieure cusp staat licht naar de linguale kant gebogen.

P₄ heeft eveneens een protoconidus die anterieur staat, maar de accessorische cuspen zijn aanzienlijk groter dan deze bij P₃. De anterieure cusp is normaal gesproken de kleinste, maar dit is hier dus niet te zien door dat het voorste stuk van de tand is afgebroken. Kenmerkend is de kleine ‘knoop’ die zich bevindt tussen de anterieure cusp en de basis van de hoofdcusp. Aan de linguale zijde bevindt zich een relatief klein cingulum. Bij de cuspen achteraan bevinden zich normaal gesproken ook ‘knopen’ maar die zijn hier niet te zien omdat het posterieure gedeelte grotendeels is afgebroken. Deze knopen bevinden zich tussen de grootste cusp en de eerste posterieure cusp en dan nog een tussen de eerste posterieure cusp en de tweede posterieure cusp. Een labiaal cingulum is eveneens aanwezig, maar dit is niet altijd het geval of niet altijd even uitgesproken.

Discussie: *Viverravus* is een genus van carnivoren die relatief veel soortenvariatie kennen. Ze komen veel voor zowel door ruimte als door tijd. *Viverravus bowni* heeft als belangrijkste kenmerk voorkiezen die hoog zijn. Ze hebben eveneens een samengedrukt uiterlijk doordat ze relatief kort zijn, analoog aan de Miacinae. Verder lijken ze heel erg op andere Viverravidae. Het meest eenvoudige onderscheid tussen de verschillende leden van het genus kan gemaakt worden aan de hand van de grootte. *Viverravus acutus* is ongeveer 16-17% groter dan *Viverravus bowni* alhoewel hier weinig zekerheid omtrent is (Gingerich, 1987; Polly, 1997). Polly (1997) heeft dezelfde data anders geïnterpreteerd en beide soorten

onder één noemer gebracht (*Viverravus bowni*). Deze beslissing werd gemaakt doordat de verschillen werden toegewezen aan seksueel dimorfisme, het verschil in morfologie en afmetingen tussen vrouwelijke en mannelijke exemplaren van eenzelfde soort. Dit fenomeen komt vaak voor bij Carnivora, daarom is het dus aannemelijk dat dit ook hier het geval is. In Polly (1997) werd aangetoond dat een range van 17% overeenkomt met wat men bij andere Carnivora waarneemt.

Hier meten we voor P₄ een geschatte lengte van ongeveer 3.00 mm en een breedte van 1.40. Dit is vooral in de lengte ongeveer de minimumafmeting van *Viverravus acutus*. Als we de samenvoeging van Polly (1997) volgen gecombineerd met de gemiddelde kleinere afstanden mag dit ons zeker niet verbazen. Voor de P₃ hebben we dezelfde waarnemingen, namelijk dat de afmetingen (2.80 x 1.10) overeenkomen met de minimumwaarden van *Viverravus acutus*. Als besluit opperen we de hypothese dat beide specimens afkomstig zijn van mannelijke vertegenwoordigers van *Viverravus bowni*, overeenkomstig met de besluiten door Polly (1997). De relatief kleine afmetingen schrijven we toe aan de Wasatchiaan-M leeftijd, of aan een meetbias veroorzaakt doordat verschillende onderzoekers op een verschillende manier meten.

Verder komen in dezelfde tijdsperiode ook nog *Viverravus rosei* en *Viverravus laytoni* voor. Het verschil met *Viverravus rosei* is het feit dat *Viverravus bowni* groter is. In vergelijking met *Viverravus laytoni* en *Viverravus politus* is de soort dan weer kleiner. Ten slotte verschilt de soort nog van *Viverravus politus* doordat P₃ en P³ ten opzichte van de andere tandposities relatief groter zijn (Polly, 1997).

Ten slotte besluiten we hier dan men bij de determinatie wel altijd rekening moet houden met het seksueel dimorfisme dat gangbaar is bij de Carnivora. Net zoals hedendaagse Carnivora vertoont *Viverravus bowni* een aanzienlijke variabiliteit door dit fenomeen (Polly, 1997).

Familie MIACIDAE Cope, 1880

Miacis Cope, 1872*Miacis rosei?* Heinrich, Strait & Houde, 2008

Figuur 21

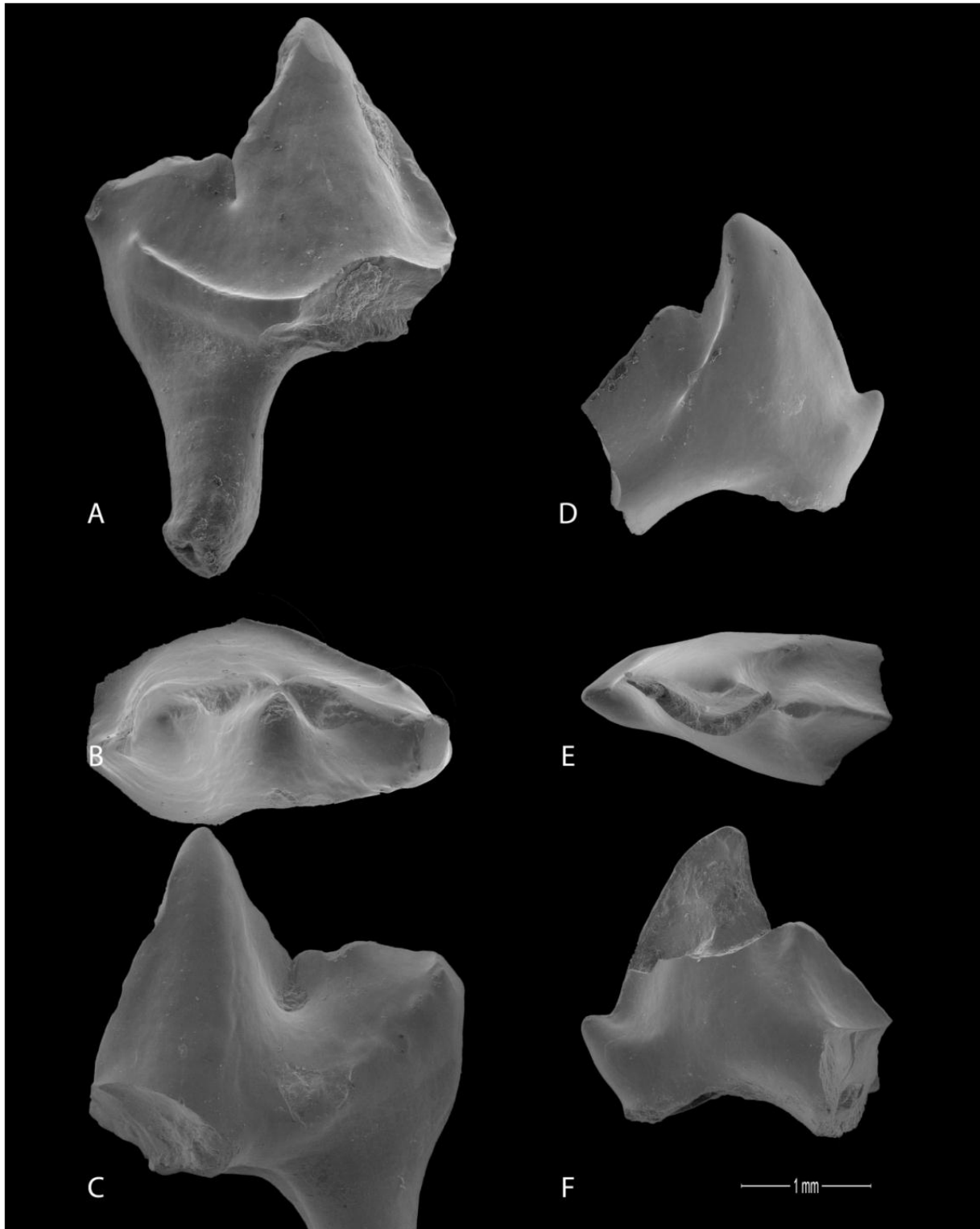
Holotype: UCMP 216045 (Linkse M¹)

Type lokaliteit: UCMP lokaliteit V99574. Deze ontsluiting is Nessa's Niche genaamd en heeft een noordoostelijke richting. De ontsluiting is een onderdeel van de Castle Gardens lokatie. Het specimen bevindt zich in sectie 23, Township 46 Noord, Range 90 West in de Washakie County, Wyoming. Deze lokaliteit heeft een Wa-0 ouderdom.

Leeftijd en distributie: *Miacis rosei* is enkel gekend van het holotype en uit Rose (2012) in laag WW-84. Beide komen overeen met een Wa-0 ouderdom, alhoewel dat de exacte stratigrafische hoogte in Wa-0 kan verschillen. De geografische verspreiding is voorlopig beperkt tot de Castle Gardens lokatie en de Sand Creek Divide. Beide lokaties behoren tot het Bighorn Basin in Wyoming en beide liggen in het zuidoosten van het bekken. Castle Gardens ligt echter verder naar het zuidoosten bij de Honeycombs (zie Figuur 6).

Beschreven specimens: KBIN 58 (RM³; 1.45 x 2.37).

Beschrijving: de tand is iets afgesleten maar de hoofdkenmerken zijn echter wel nog te herkennen. We zien een relatief lage kroon waarvan de paraconus groter is dan de metaconus. Geen van beide cuspen is echt scherp en de paraconus staat labiaal ten opzichte van de metaconus. Voor de paraconus zien we labiaal preparacingulum. Aan de metaconus is geen cingulum te zien. Aan de anterieure kant van de tand zien we tussen de protoconus en de paraconus een precingulum dat smaller wordt en uiteindelijk stopt tegen het labiaal cingulum. Kenmerkend aan de tand is dat aan de linguale zijde geen afzonderlijk postcingulum en dus ook geen afzonderlijke hypoconus aanwezig is. Aan de posterieure kant zien we voorts wel nog een aanwijzing voor een kleine metaconule cusp zoals overeenkomstig is met de soort. Aan de linguale kant zien we enkel de protoconus, maar doordat de tand is afgesleten is het niet onmogelijk dat er zich een kleine hypoconus of andere cusp bevindt op de flanken van de protoconus.



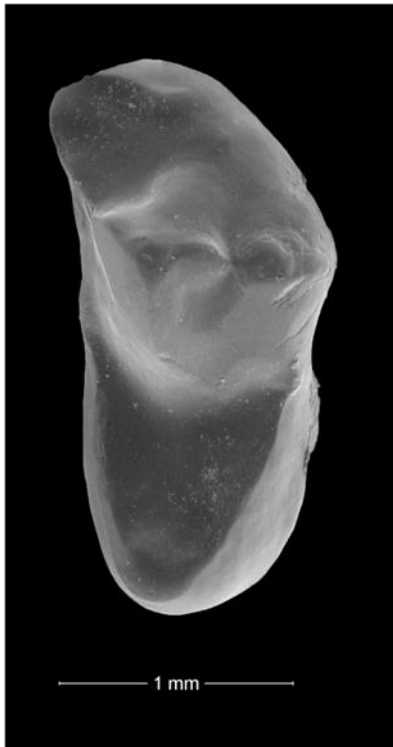
Figuur 22: A – F: *Viverravus boweni* uit WW-116 van Sand Creek Divide. A – C: rechtse P₄ (KBIN 73) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht. D – F: Rechtse P₃ (KBIN 74) in labiaal, occlusaal en linguaal zicht.

Discussie: Gezien de morfologie is dit bijna zeker een lid van de Miacidae. Het voornaamste onderscheid tussen de Miacidae wordt gemaakt op basis van de grootte. Op basis van de kleine afmetingen hier kunnen we de suggestie maken dat dit tot *Miacis rosei* behoort. *Miacis rosei* is de kleinste vertegenwoordiger van het genus, op één na. In Beard & Dawson (2009) is een nieuwe kleinere soort beschreven, *Miacis igniculus*, maar hier is echter amper één specimen van gekend, een P₄. De grootte van de M³ die hier is beschreven is ongeveer 1.45 x 2.37. *Miacis rosei* daarentegen heeft gewoonlijk afmetingen van rond de 2.5 x 3.3mm. Dit betekent dat *Miacis rosei* ongeveer 35% groter is dan dit specimen. Dit is toch een opmerkelijk verschil. De algemene vorm komt wel overeen met deze van *Miacis rosei*.

Om te vergelijken met *Miacis igniculus* is moeilijker gezien deze soort nauwelijks gekend is. Het holotype (en enigste gekende fossiel van de soort) is een onderste voorkies met afmetingen van 2.25 x 1.20 mm (Beard & Dawson, 2009), wat dus beter overeenkomt met dit specimen. Men kan dus wel degelijk overwegen of het eenzelfde soort betreft. Het blijft wel moeilijk om afmetingen van verschillende tandposities met elkaar te vergelijken. De waarden liggen echter dicht genoeg tegen elkaar om het mogelijk te maken. Als tegenargument kunnen we aanvoeren dat de geografische afstand tussen beide specimens relatief groot is. *Miacis igniculus* is enkel gekend uit Mississippi en dit specimen komt uit Sand Creek Divide in Wyoming. Dit is echter niet noodzakelijk een belemmering. We zagen eerder andere soorten die een wijde verspreiding kennen

Wat de eerste mogelijkheid betreft is er een significant verschil tussen de afmetingen van het specimen hier en deze van *Miacis rosei*. *Miacis rosei* is ongeveer 30% kleiner dan *Miacis deutschi* en *Miacis winkleri* terwijl deze tand amper half zo groot is als *Miacis deutschi* en *Miacis winkleri*. Feit blijft echter dat het hier een M³ betreft in plaats van M¹ eerder gevonden bij *Miacis rosei* en het dus aannemelijk is dat deze kleinere afmetingen heeft. Bovendien is *Miacis* een carnivoor, waarbij vaak seksueel dimorfisme voorkomt, waardoor dit exemplaar van een vrouwelijk dier kan afkomstig zijn en het holotype van mannelijke dieren. Ten slotte is er dan nog de Wasatchiaan-M ouderdom. Het is bovendien mogelijk, als men rekening houdt met voorgaande argumenten, dat *Miacis igniculus* eveneens tot *Miacis rosei* behoort. Deze mogelijkheid wordt ook besproken in Beard & Dawson (2009). Daar wordt echter gesteld dat de tanden van *Miacis rosei* op de P₄-positie ongeveer 40% groter moet zijn (geëxtrapoleerde waarden). Er wordt daarin echter geen rekening gehouden met seksueel dimorfisme, noch met het feit dat Wasatchiaan-M specimen gemiddeld kleiner zijn dan die van Wasatchiaan-0.

Als samenvatting kunnen we zeggen dat de verwantschap op zijn minst onzeker is. Zowel *Miacis igniculus* als *Miacis rosei* zijn goed mogelijk. Hier wordt echter gesteld dat de bewijzen meer ten gunste van *Miacis rosei* pleiten. Dit is echter onder voorbehoud, vandaar het vraagteken bij de naamgeving. In dit geval kunnen we eventueel het eerste voorkomen van de soort verplaatsen van het Wasatchiaan-0 naar het Wasatchiaan-M. Deze conclusies blijven voorlopig ook onder voorbehoud.



Figuur 23: *Miacis rosei*? Uit WW-116 van Sand Creek Divide. *Miacis rosei* rechtse M³ (KBIN 58) in occlusaal zicht.

ONZEKERE DETERMINATIES

Hierbij is een tabel gevoegd waar alle specimens zijn inbegrepen waar geen determinatie mogelijk was, zelfs niet tot op het familie-niveau. Deze zijn louter ter volledigheid bijgevoegd en er wordt dan ook niet verder over uitgeweid (Zie Tabel 2).

Nummer	tandpositie	Nummer	tandpositie
KBIN 69	M _x (fragment)	KBIN 107	M _x (fragment)
KBIN 71	M _x (fragment)	KBIN 108	P ₁
KBIN 72	P ₂	KBIN 111	indet
KBIN 75	M _x (fragment)	KBIN 112	P ^x (fragment)
KBIN 76	M _x (fragment)	KBIN 113	M ^x (fragment)
KBIN 77	M _x (fragment)	KBIN 114	M _x (fragment)
KBIN 79	P _x (fragment)	KBIN 115	P ₁ ?
KBIN 80	P _x (fragment)	KBIN 116	P _x (fragment)
KBIN 81	M _x (fragment)	KBIN 117	P ₂
KBIN 84	P ³ (fragment)	KBIN 118	P ³ (fragment)
KBIN 85	M _x (fragment)	KBIN 119	P ₂
KBIN 86	M _x (fragment)	KBIN 120	M ^x (fragment)
KBIN 89	p ³	KBIN 122	C(fragment)
KBIN 92	P ₂	KBIN 123	C-P ₁ ?
KBIN 93	p ³	KBIN 124	C
KBIN 94	M _x (fragment)	KBIN 125	C
KBIN 95	P ² (fragment)	KBIN 126	C
KBIN 98	M _x (fragment)	KBIN 127	C
KBIN 100	P _x (fragment)	KBIN 128	C
KBIN 101	M _x (fragment)	KBIN 129	C
KBIN 102	M _x (fragment)	KBIN 130	C
KBIN 106	M ^x (fragment)	KBIN 131	C

Tabel 2: Lijst van specimens waarvan een determinatie niet mogelijk is. De indet betekent dat er ook geen gissing over de juiste tandpositie mogelijk is.

8. *Discussie*

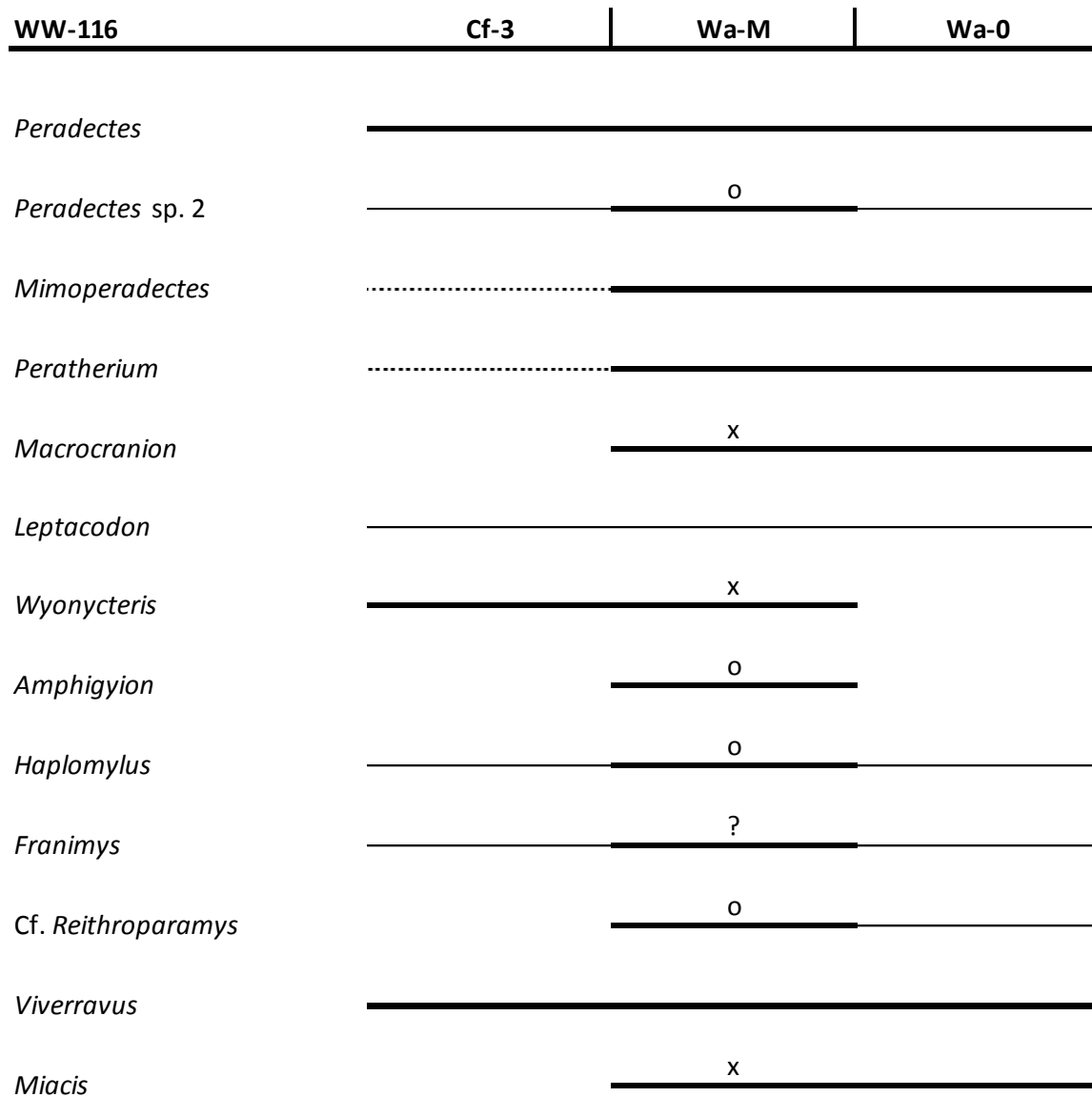
Het staal werd genomen op de Sand Creek Divide lokatie samen met een hele reeks andere stalen om een zo volledig mogelijke sectie te maken vanaf het Laat-Clarkforkiaan doorheen het Wa-M en het Wa-0 tot in het Wa-1 (misschien Wa-2) (Rose et al., 2012). Men dient op te merken dat de andere stalen uit de sectie (op één na) allen afkomstig zijn uit surface prospecting. Dit betekent dat de ontsluiting niet afgegraven is maar dat fossielen verzameld zijn die zich op de oppervlakte bevonden, hierdoor is het moeilijk de resultaten te vergelijken omdat er contaminatie en een collector bias kan optreden. Het staal hier is dus een onderdeel van de hele stratigrafische sectie, meer bepaald vanuit horizont WW-116. Deze horizont bevindt zich in de Red 1-laag, die de aanzet van de Willwood Formatie aangeeft. Vermoed werd dus dat de leeftijd vroeg in het Wasatchiaan zou gelegen zijn. De resultaten hierboven beschreven leverden een resultaat van 131 specimens uit 12 zakken sediment op. 12 zakken sediment werden geschat op een benaderend gewicht van 300kg sediment. We kunnen dus schatten dat voor de laag de dichtheid aan fossiele zoogdiertanden ongeveer 1 specimen per 2.29kg aan sediment betreft. Dit is een relatief groot gemiddelde en zeker geen slechte opbrengst. Na het zorgvuldig onderzoeken en bestuderen van het sample bekwamen we een resultaat van in totaal 13 soorten. Deze resultaten zijn samengevat in Tabel 3.

Fylogenie	n
MARSUPIALIA	
PERADECTIDAE	
<i>Peradectes protinnominatus</i>	7
<i>Peradectes sp. 2</i>	1
<i>Mimoperadectes labrus</i>	1
HERPETOTHERIIDAE	
<i>Peratherium innominatum</i>	2
LIPOTYPHILA	
ERINACEOMORPHA	
AMPHILEMURIDAE	
<i>Macrocranion junnei</i>	5
SORICOMORPHA	
NYCTITHERIIDAE	
<i>Leptacodon sp.</i>	1
<i>Wyonycteris chalice</i>	2
LEPTICTIDA	
LEPTICTIDAE	
<i>Amphigyion straitae</i>	6
CONDYLARTHRA	
HYOPSODONTIDAE	
<i>Haplomytus zalmouti</i>	45
RODENTIA	
ISCHYROMIDAE	
<i>Cf. Franimys amherstensis</i>	1
<i>Cf. Reithroparamys</i>	4
CARNIVORA	
VIVERRAVIDAE	
<i>Viverravus bowni</i>	2
MIACIDAE	
<i>Miacis rosei</i>	1

Tabel 3: Overzicht van de beschreven soorten in dit onderzoek. Enkel deze specimens die met enige zekerheid tot op soortniveau konden gedetermineerd worden zijn hier inbegrepen. Rechts zien we het aantal specimens dat werd gevonden per soort, links de fylogenetische affiniteit met respectievelijk telkens orde, familie en genus plus soort.

1. Datering

Het eerste doel van deze thesis is om het bestudeerde staal te gaan dateren. We doen dit zoals eerder vermeld met biostratigrafische methodes, door de zoogdierfossielen in het staal te determineren. In Figuur 24 zien we een opsomming van de 12 genera die werden aangetroffen in dit staal.



Figuur 24: Interpretatie van de leeftijden van de diverse genera. Er zijn drie verschillende types lijnen aanwezig in de figuur. De dikke lijnen geven het voorkomen van de beschreven soort weer (bij *Peradectes* stelt de bovenste lijn *Peradectes protinnominatus* voor, de onderste *Peradectes* sp.2 zoals aangegeven). De dunne lijnen geven de verspreiding van het genus waartoe de soort behoort weer. Er zijn stippellijnen aangebracht wanneer men niet zeker is dat het genus/soort effectief voorkomt in die periode. Verder zien we dan nog kruisjes en bolletjes in de figuur. De kruisjes geven aan wanneer we het eerste of laatste voorkomen van de soort kunnen verplaatsen. De bolletjes duiden soorten aan die indicatief zijn voor het Wasatchiaan-M. Ten slotte vermelden we nog het vraagteken. Dit is omdat *Franimys* enkel indicatief is voor Wasatchiaan-M wanneer het effectief *Franimys actites* is. Dit is echter niet zeker.

In de figuur zien we twee verschillende types lijnen. De dikke lijnen geven het voorkomen van de beschreven soort weer (bij *Peradectes* stelt de bovenste lijn *Peradectes protinnominatus* voor, de onderste *Peradectes* sp.2 zoals aangegeven). De dunne lijnen geven de verspreiding van het genus waartoe de soort behoort weer. Er zijn stippellijnen aangebracht wanneer men niet zeker is dat het genus/soort effectief voorkomt in die periode. Verder zien we dan nog kruisjes en bolletjes in de figuur. De kruisjes geven aan wanneer we het eerste of laatste voorkomen van de soort kunnen verplaatsen. De bolletjes duiden soorten aan die indicatief zijn voor het Wasatchiaan-M. Ten slotte vermelden we nog het vraagteken. Dit is omdat *Franimys* enkel indicatief is voor Wasatchiaan-M wanneer het effectief *Franimys actites* is. Dit is echter niet zeker. Daarop moeten we ook nog toevoegen dat de Wa-M leeftijd van *Franimys actites* ook niet zeker is (zie later)

We zien in de figuur dat er twee genera indicatief zijn voor het Wasatchiaan, respectievelijk *Macrocranium* en *Reithroparamys*. *Mimoperadectes* en *Peratherium* zijn mogelijk ook indicatief voor het Wasatchiaan, maar er zijn meldingen in het Clarkforkiaan die echter niet algemeen aanvaard zijn. Hierbij komt één soort, *Wyonycteris chalice*, die vroeger enkel gekend was tot in het Clarkforkiaan. Dit is nu echter ook niet meer het geval door deze vondst met daarbij ook nog de vondst van de soort *Wyonycteris primitivus* in het Wasatchiaan-M (Beard & Dawson, 2009). Tot slot zijn er nog *Leptacodon*, *Viverravus boweni* en *Peradectes protinnominatus* die van geen belang zijn bij de datering. De meeste soorten komen voor van het begin van het Wasatchiaan tot Wasatchiaan-0 en verder. De algemene tendens plus de stratigrafische positie van het staal suggereren dus een vroeg-Wasatchiaan ouderdom. Dit betekent waarschijnlijk dat men het voorkomen van *Wyonycteris chalice* mag uitbreiden tot het Wasatchiaan.

Er zijn twee soorten die kenmerkend zijn voor het Wasatchiaan-M. Dit zijn respectievelijk *Amphigyion straitae* en *Haplomylus zalmouti*. Men mag hier eventueel nog *Peradectes* sp. 2 en Cf. *Reithroparamys* bij rekenen als die ooit als volwaardige soorten worden erkend. *Franimys* duiden we aan met een vraagteken omdat deze enkel indicatief zijn voor het Wasatchiaan-M indien dit specimen *Franimys actites* is, in het andere geval geeft het fossiel geen indicatie voor de leeftijd. Bovendien ontbeert de laag vertegenwoordigers van de ordes Artiodactyla en Primates die beiden kenmerkend zijn voor het Wasatchiaan-0. *Miacis rosei* is voorheen pas gekend vanaf het Wasatchiaan-0, dit mogen we dan ook verplaatsen tenzij dit de soort *Miacis igniculus* (Beard & Dawson, 2009) zou blijken te zijn. Als we echter deze resultaten vergelijken met deze van Gingerich & Smith (2006) voor het Wasatchiaan-M zien

we toch dat de assemblage opvallend gelijkaardig is. Op *Wyonycteris*, *Franimys* en *Miacis* na komen alle genera ook voor in Gingerich & Smith (2006). Één aspect dat ontbreekt in deze assemblage is het voorkomen van *Meniscotherium*, het genus waarop de definitie van het Wasatchiaan-M is gebaseerd. Dit hoeft echter geen obstructie te zijn om het staal te plaatsen in het Wasatchiaan-M. Het is namelijk zo dat in de assemblage geen specimens aanwezig zijn die groter zijn dan 3 à 4mm terwijl dat *Meniscotherium* relatief groot is (5 à 7mm). We kunnen dus met enige zekerheid dit staal tot het Wasatchiaan-M rekenen.

Bijkomend gevolg is dan, om samen te vatten, dat we het eerste voorkomen van *Miacis rosei* op Wasatchiaan-M kunnen plaatsen in plaats van Wasatchiaan-0. Daar bovenop mogen we nu met zekerheid *Macrocranium junnei* eveneens tot in het Wasatchiaan-M plaatsen. En ten slotte dat het laatste voorkomen van *Wyonycteris chalice* in het Wasatchiaan-M ligt.

2. Afmetingen

We kunnen nu verder de afmetingen van de specimens in dit staal vergelijken met afmetingen uit het Wasatchiaan-0, het Wasatchiaan-M en het Clarkforkiaan om te controleren in hoeverre dit overeen komt en in hoeverre deze specimens kleiner zijn dan deze uit het Clarkorkiaan. Dit derde aspect klopt volgens de resultaten in Tabel 4 in ieder geval wel voor *Haplomylus* en *Wyonycteris*. Voor *Peradectes* klopt dit echter niet. Dit is waarschijnlijk het gevolg doordat het resultaat voor het Clarkforkiaan afkomstig is uit Gingerich & Smith (2006), waarin een laag beschreven wordt die zich net onder het Wasatchiaan-M bevindt. Dit wil dus zeggen dat de specimens op die horizont reeds aangetast zijn door het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum. *Wyonycteris chalice* is ongeveer 20% kleiner dan zijn voorgangers (afmetingen afkomstig uit Gingerich, 1987). Dit past dus perfect in het plaatje van dwerggroei tijdens het Wasatchiaan-M. Het enige alternatief is dat het hier een nieuwe soort betreft, dit lijkt echter niet erg waarschijnlijk gezien de sterk overeenkomstige kenmerken van de specimens voor en na de Paleoceen-Eoceen overgang. *Haplomylus zalmouti* is zoals reeds beschreven werd in Gingerich & Smith (2006) een stuk kleiner dan zijn voorganger *Haplomylus simpsoni* en dan zijn opvolger *Haplomylus speirianus*. In dit geval is dit ook van toepassing zoals te zien is in Tabel 4. Bovendien is *Haplomylus zalmouti* de afscheiding tussen twee reeksen van *Haplomylus*-soorten die toenemen in grootte, dus met andere woorden het begin van de tweede reeks (Figuur 25).

Soort/Genus	Clarkforkiaan		Wasatchiaan-M		Wasatchiaan-0		Eigen meting	
	L	B	L	B	L	B	L	B
<i>Peradectes</i>								
M ₃	1,58	0,91	1,65	0,96	1,6	1	1,52	0,85
<i>Peratherium</i>								
M _{onder}			1,62	0,89	1,88	1,07	1,57	0,87
<i>Macrocranium</i>								
M ²			1,5	2,15	1,5	2,25	1,57	1,96
<i>Wyonycteris</i>								
M ^{boven}	1,3						1,1	
<i>Amphigyion</i>								
P ₄			2,42	0,99-1,09			2,4*	1,1
<i>Haplomylus</i>								
P ³			2,39-2,50	1,72-1,86			2,16	1,52
P ⁴	2,34	2,74	1,94-2,15	2,01-2,27			2,08	2,15
M ¹			2,12	2,4			2,06	2,58
M ²	2,94	3,67	2,04-2,22	2,83-2,99			2,07	2,88
M ³			1,45-1,92	1,98-2,67			1,51	1,95
P ₂			1,95	0,88			1,84	0,85
P ₃			2,29	1,15			2,93	1,12
P ₄	3,33	1,83	2,6	1,40-1,46			2,34	1,25
M ₁	2,78	2,23	1,92-2,12	1,38-1,69		1,55	2,04	1,51
M ₂	2,96	2,62	2,00-2,14	1,76-1,86	2,20	1,80	2,07	1,74
M ₃	2,83	2,15	1,87-2,13	1,41-1,47			2,07	1,45
<i>Reithroparamys</i>								
M ²			2,17	2,74			2,07	2,70

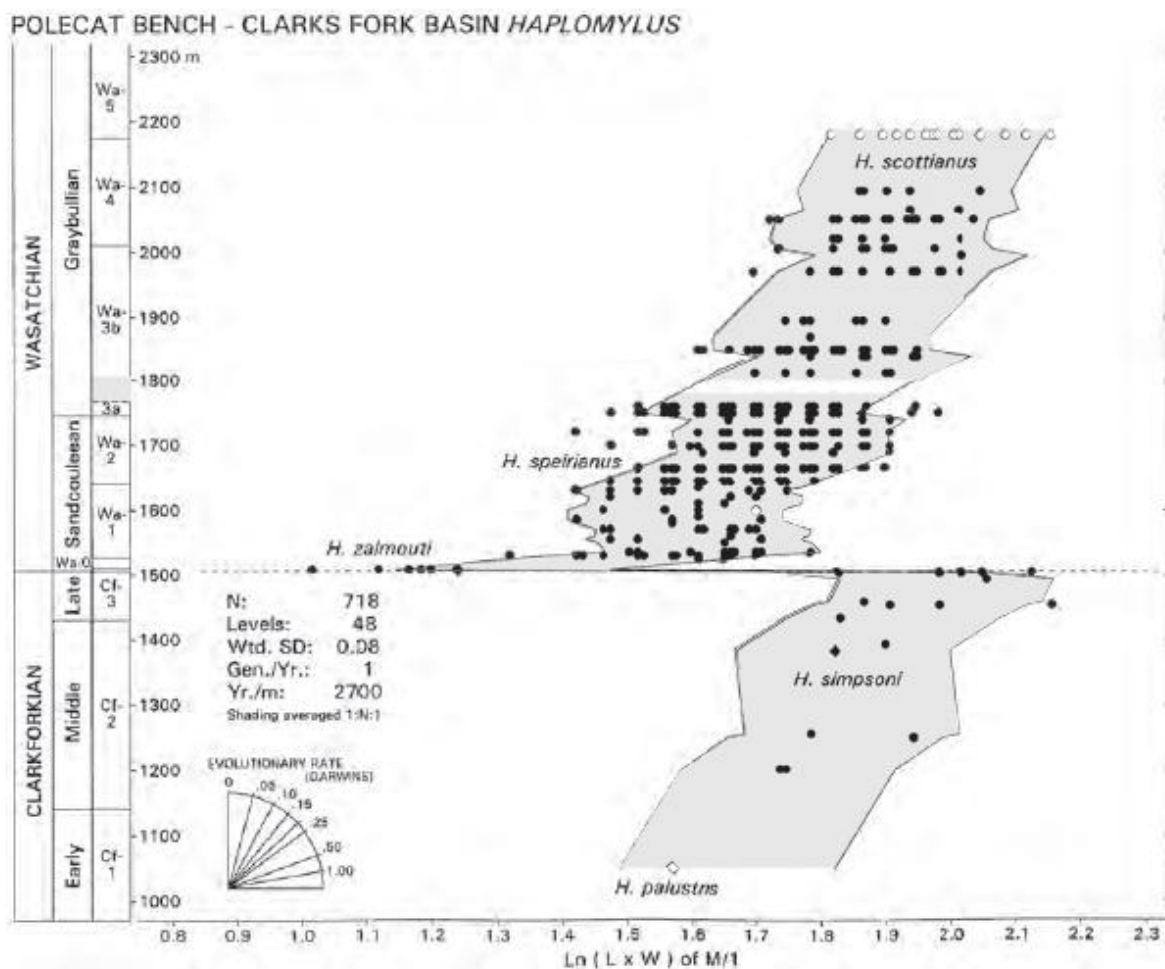
Tabel 4: Tabel waarin de afmetingen van verscheidene genera worden vergeleken met de afmetingen uit het Clarkforkiaan (Rose, 1981; Gingerich, 1987 (Wyonycteris); Gingerich & Smith, 2006) , Wasatchiaan-0 (Gingerich, 1989) en de afmetingen uit Gingerich & Smith (2006) voor het Wasatchiaan-M.

We vergelijken dan ook eens met specimens uit het Wasatchiaan-0. Voor *Peratherium* en *Macrocranium* lijkt dit te kloppen. Voor *Haplomylus* werden waarden genomen van *Haplomylus meridionalis*, een kleinere soort *Haplomylus* beschreven door Beard & Dawson (2009) waarvan men niet zeker wist of de leeftijd Wasatchiaan-M of Wasatchiaan-0 is (zie verder). Hiervoor werd gekozen omdat er in het Wasatchiaan-0 weinig tot geen *Haplomylus* werd gevonden. Voordat *Haplomylus meridionalis* werd beschreven was de eerstvolgende vertegenwoordiger *Haplomylus speirianus* die een Wa-1 ouderdom heeft. Dit lijkt desondanks ook te kloppen wat dus een argument is om *Haplomylus meridionalis* eerder een leeftijd te

geven die Wa-0 is dan Wa-M. Ten slotte zien we dan dat dit helemaal niet klopt voor *Peradectes*. De Wasatchiaan-0 en Clarkforkiaan specimens zijn effectief groter dan deze in dit staal, zoals verwacht, maar die specimens die eerder door Gingerich & Smith (2006) werden beschreven zijn dan weer de grootste. Dit is in tegenspraak met de verwachtingen. Een mogelijke verklaring is dat er meer soorten van *Peradectes* bestaan dan gedacht. Deze opmerking werd ook reeds gemaakt in Gingerich & Smith (2006) en aan de hand van deze resultaten kunnen we dit enkel bevestigen. Toekomstig onderzoek zal uitsluitsel moeten geven over de exacte opdeling van het genus (zie ook het stuk over *Peradectes*).

Gezien de frequentie waarop *Haplomylus* voorkomt zowel in dit staal als in eerder werk handelend over het Wasatchiaan-M is het noodzakelijk om toch eens de afmetingen onderling te vergelijken. We beginnen dus met deze soort om Wasatchiaan-M afmetingen onderling te vergelijken. Eerst kijken we naar de bovenste kiezen. Daarbij zien we dat de afmetingen allemaal weinig verschillen, minder dan 0.10 (= minder dan 4%). Wat daarbij wel opvalt is dat de gemiddeldes uit deze verhandeling consistent kleiner zijn, op één waarde na (die voor M¹). Men dient hier dan wel rekening mee te houden dat deze waarde is gebaseerd op één specimen en dus dichterbij de maximumwaarden kan liggen (hier is dit niet te checken omdat er maar één exemplaar is gekend van M¹ in het Wasatchiaan-M. Bij de onderste kiezen hebben we min of meer dezelfde waarnemingen, behalve voor de derde kies die groter is. Als we kijken naar de vierde voorkiezen zien we dat dit onderaan ook klopt maar bovenaan zijn de afmetingen nagenoeg gelijk. Voor P₂ zien we dat de waarden kleiner zijn voor dit staal, meer significant dan voor de kiezen. Ten slotte kijken we naar de derde voorkiezen die merkwaardige resultaten opleveren. We zien bovenaan dat de afmetingen hier gemeten significant kleiner zijn. Onderaan daarentegen is het omgekeerde het geval, namelijk dat de lengte bijna 30% langer is, dit lijkt op een meetfout maar als we echter zien op de foto bij het stukje van *Haplomylus zalmouti* zien we effectief dat deze enigszins groot is. De algemene tendens die we hieruit kunnen distilleren (met enige voorzichtigheid) is dus dat de afmetingen gelijk of kleiner zijn voor specimens uit dit staal in vergelijking met eerder werk over het Wasatchiaan-M uit het Bighorn Basin. Het verschil is groter en/of onregelmatiger voor de voorkiezen en de achterste kiezen dan voor de eerste twee kiezen. Dit is hoogst waarschijnlijk doordat er veel meer variatie in de afmetingen is op voorkiezen dan op kiezen (dit nemen we waar zowel hier, in mindere mate, als in Gingerich & Smith, 2006). Hierbij komt dan nog dat ondanks het grote aantal specimens die beschreven zijn, deze aantallen steeds nog laag zijn om een vergelijking zonder relatief grote fout uit te voeren. Maar gezien het feit dat de

tandposities die het meeste voorkomen gemiddeld op lagere waarden uitkomen mogen we aannemen dat ze een relatief weinig kleiner zijn (1 à 3 %). De conclusie die hier wordt getrokken is dat het onderzochte staal zich qua leeftijd dicht tegen dat uit Gingerich & Smith (2006) bevindt maar toch net ouder is en zich dicht tegen het begin van het Wasatchiaan-M, en dus het begin van de nieuwe reeks van stijgende afmetingen positioneert (zie Figuur 24). Zoals zeer nadrukkelijk vermeld moet men wel de nodige voorzichtigheid aan de dag leggen gezien de onzekerheden. Dit is mogelijk een hypothese om in verder onderzoek uit te diepen/controleren, hier kan men ze enkel stellen maar nog niet bewijzen door de onzekerheid.



Figuur 25: Plot van de grootte tegenover de tijd van het genus *Haplomylus* voor het Bighorn Basin in het noordwesten van Wyoming. De abscissa geeft de grootte van M_1 weer en bij uitbreiding dus de lichaamsgrootte. Het ordinaat is het stratigrafisch niveau. De belangrijkste dingen om te zien in deze figuur zijn; ten eerste de twee reeksen van stijgende lichaamsgrootte, onderbroken door het PETM. Ten tweede de soort *Haplomylus zalmouti* die zich bevindt op deze onderbreking en dus de kleinste vertegenwoordiger van het genus is. De figuur is overgenomen uit Gingerich & Smith (2006), waarin de originele beschrijving van *Haplomylus zalmouti* staat.

De P3 die extreem hoge waarden lijkt te hebben in vergelijking met de andere tandposities hebben we reeds eerder besproken in het resultatengedeelte. Daarin werd geopperd dat deze tand ofwel een uitzonderlijk groot exemplaar is die zich bovenaan in de maximumrange van de tandpositie bevindt. Dit is mogelijk gezien de grote variabiliteit in voorkiezen met daarbij de notie dat we amper één tand voor die positie hebben. Een andere verklaring is dat het een contaminatie betreft uit een bovenliggende laag, dus van *Haplomylus speirianus* (of *Haplomylus meridionalis*). Deze soort ligt in afmetingen ongeveer halverwege tussen *Haplomylus zalmouti* en *Haplomylus simpsoni*, dus volgens de figuur ter hoogte van *Haplomylus speirianus*. *Haplomylus simpsoni* is ongeveer 30% groter dan *Haplomylus zalmouti*. Het specimen van P3 dat hier is beschreven is ongeveer 25% groter dan hetgeen beschreven in Gingerich & Smith (2006). De contaminatie-verklaring lijkt mogelijk. Het is beschreven in Rose et al. (2012) dat de lagen van Sand Creek Divide geen *Haplomylus* meer bevat tot aan de stratigrafische hoogte WW-89. In die laag vinden we eveneens kleine exemplaren van *Haplomylus* maar die toch nog groter zijn dan die van *Haplomylus zalmouti*. Een soort als deze werd beschreven in Beard & Dawson (2009) als *Haplomylus meridionalis* en bevindt zich qua grootte aan het kleine eind van de afmetingen van *Haplomylus speirianus*. Nog hoger werd dan *Haplomylus speirianus* gevonden op de grens met Wasatchiaan-2 (Rose et al., 2012). De verklaring die men hier dan kan geven is dat *Haplomylus meridionalis* in Beard & Dawson (2009) jonger zijn dan die van *Haplomylus zalmouti* en zich intermediair bevinden tussen *Haplomylus zalmouti* en *Haplomylus speirianus*. Volgens Rose et al. (2012) is de exacte leeftijd van *Haplomylus meridionalis* waarschijnlijk omtrent het begin van Wasatchiaan-1 te vinden. In het licht van het probleem dat we hier hebben met specimen KBIN 41 is het mogelijk dat het één van beide jongere soorten betreft ware het niet dat deze soorten zich stratigrafisch op zijn minst 45m hoger bevinden dan Red 1 (zie WW-89 in Figuur 10). Bovendien zijn er op de plaats waar WW-116 is genomen geen 45m aan bovenliggende sedimenten. De meest plausibele verklaring is en blijft dus; een uitzonderlijk groot exemplaar van *Haplomylus zalmouti*. De resultaten hier tesamen met deze reeds beschreven in Rose et al. (2012) ondersteunen verder de conclusies eerder getrokken door Gingerich & Smith (2006) maar ook het bestaan van de soort *Haplomylus meridionalis*, die een logische schakel is in de evolutie van *Haplomylus zalmouti* naar *Haplomylus speirianus*. Ideaal gezien zou men moeten trachten om *Haplomylus* te vinden in het Wasatchiaan-0 interval, desnoods op een andere lokatie, om het hiaat op te vullen.

De andere genera zijn veel moeilijker te beoordelen. Dit is voornamelijk door het beperkte aantal aan specimens dat is gevonden. Als voorbeeld nemen we *Peratherium* waarvan de resultaten in Tabel 4 lijken aan te tonen dat de specimens kleiner zijn, wat we misschien mogen verwachten gezien het voorgaande. In de realiteit echter kunnen we zulke uitspraken onmogelijk maken daar er in deze verhandeling amper één exemplaar aanwezig is dat kon gemeten worden. Niettegenstaande hebben we wel dezelfde observatie bij *Peradectes* (zowel bij *Peradectes protinnominatus* als bij *Peradectes* sp. 2) en bij *Reithroparamys* (vergelijkingen van deze 4 soorten, en van *Amphigyion* met resultaten uit Gingerich & Smith (2006)). Bij *Amphigyion* en *Macrocranium* (vergelijking met waarden van Gingerich et al., 2002) is hier geen bewijs voor omdat telkens de lengte of de breedte groter is dan bij de oudere waarden. Gemiddeld gesproken mogen we dus zeggen dat de specimens hier kleiner tot even groot zijn als deze van andere verhandelingen over het Wasatchiaan-M. Ten slotte vermelden we in dit stuk nog *Miacis rosei* dat noch voorouders in het Clarkforkiaan, noch beschrijvingen in het Wasatchiaan-M kent en dit dus de eerste beschrijving is van de soort in het Wasatchiaan-M. Een bespreking vindt men in het discussiegedeelte bij de soortbeschrijving in het systematische paleontologiegedeelte.

3. Aanvulling/Vergelijking Sand Creek Divide WW-80, WW-116, WW-186

Zoals te zien is in Figuur 10 is dit staal afkomstig uit WW-116 (Red 1) van de Sand Creek Divide lokatie. Deze stratigrafische sectie werd reeds onderzocht en gepubliceerd in Rose et al. (2012). In deze publicatie werden drie stalen genomen op dezelfde horizont als dit staal; WW-80, WW-186 en WW-116. Het lijkt dus niet meer dan gepast dat we deze resultaten eens naast die van Rose et al. (2012) leggen en de inhoud vergelijken. Een belangrijke opmerking die we op voorhand moeten maken is dat de manier van verzamelen van fossielen op een andere manier is gebeurd dan bij dit staal. Hier werd screen washing toegepast, het afgraven van de eerste decimeters sediment (om contaminatie te voorkomen) en daarna het zeven van grote hoeveelheden sediment. In Rose et al. (2012) werd meer de Amerikaanse manier van werken toegepast van surface prospecting, het langzaam en nauwkeurig bekijken van de sedimentoppervlakte voor fossielen. Dit is een minder arbeidsintensieve methode, maar het gevaar voor contaminatie en collection bias is wel groter.

De resultaten voor de Red 1-horizont werden samengevat in Tabel 5. Op het einde van de tabel werden die soorten vermeld die ook hier werden gevonden.

	WW-80	WW-116	WW-186	Dit staal
<i>Ectoganus bighornensis</i>			x	
<i>Esthonyx spatularius*</i>	x	x		
<i>Uintacyon gingerichi</i>	x	x		
<i>Haplomylus zalmouti</i>	x	x		x
<i>Diacodexis ilicis</i>	x			
<i>Tuscahomys major</i>		x		

Tabel 5: Samenvatting van de resultaten van Rose et al. (2012) voor de samples WW-80, WW-116 en WW-186. Een kruisje betekent dat de soort aanwezig is in het staal. Rechts staat weergegeven of de soort tevens in dit staal aanwezig is.

Op het eerste zicht lijkt er weinig overeenkomst te zijn tussen beide faunas. Men moet hier echter wel de verschillende verzamelmethodes in rekening brengen. *Ectoganus*, *Esthonyx* en *Uintacyon* zijn fossielen die afmetingen hebben van respectievelijk >10mm, 5-10mm en 5mm. Dit mag ons ook niet verbazen omdat dit enigszins logisch is door de manier van verzamelen. Het is eenvoudiger om grotere specimens te vinden dan kleine. Bovendien zien we wanneer we naar het staal dat hier werd onderzocht kijken dat er geen enkel specimen is gevonden groter dan 3mm (met het gemiddelde tussen 1 en 2mm), waardoor we zien dat er duidelijk een collection bias is. Wat de kleinere soorten betreft komt *Haplomylus zalmouti* hier heel frequent voor, en deze soort is dan ook gevonden bij het onderzoek van Rose et al. 2012. Wat de andere twee soorten betreft is er telkens maar één specimen gevonden, waarvan voor *Tuscahomys major* volgens het verslag een moeilijk herkenbaar, gefragmenteerd specimen. Aangezien de soort erg op *Reithroparamys* lijkt is het dus niet ondenkbaar dat het om dezelfde soort gaat. Het ontbreken van de andere soorten hier beschreven is op zich ook niet verwonderlijk. Deze soorten zijn in dit staal vertegenwoordigd door maar enkele specimen, en de soorten zijn bovendien klein. Het is dus niet realistisch te verwachten dat deze bij de surface prospecting worden gevonden. Ten slotte maken we hier nog twee eindopmerkingen. Ten eerste dat bij surface prospecting het gevaar voor contaminatie altijd groot is, wat mede de verschillen kan verklaren. Ten tweede dat een specimen van *Esthonyx spatularius* eigenlijk gevonden is bij de screen washing van dit staal, maar werd opgemerkt bij de zeping op 5mm waarna het overhandigd is aan Kenneth Rose. Deze soort komt dus eigenlijk ook voor in dit staal.

4. Vergelijking Wasatchiaan-M van Sand Creek Divide met Polecat Bench

We vervolgen nu door de vergelijking te maken met de Wasatchiaan-M fauna van de Gar Scale Channel uit Polecat Bench beschreven in Gingerich & Smith (2006), dit werd eerder reeds kort besproken bij de datering van het staal. We vergelijken met deze fauna; ten eerste omdat beide faunas bij benadering eenzelfde leeftijd hebben en; ten tweede omdat Polecat Bench eveneens een belangrijke vindplaats van fossielen is in het Bighorn Basin. De exacte lokatie van Polecat Bench staat aangegeven in Figuur 6. Sand Creek Divide bevindt zich in het zuiden van het bekken, terwijl Polecat Bench aan de noordelijke kant van het bekken is gelegen. Om deze redenen kan het dus interessant zijn om beide faunas te vergelijken. Resultaten van beide onderzoeken zijn samen gebracht in Tabel 6.

Het eerste wat opvalt is dat er meer genera aanwezig zijn in de studie van Gingerich & Smith (2006) dan in deze studie. In Gingerich & Smith (2006) zijn er 19 soorten verdeeld over 17 genera (3 soorten *Peradectes*). Hier zijn 13 soorten aanwezig verdeeld over 12 genera (2 soorten *Peradectes*). Dit verklaart dus al voor een stuk waarom enkele soorten hier niet aanwezig zijn. Van de 13 soorten die hier werden beschreven zijn er 10 ook in Gingerich & Smith (2006) beschreven. Deze soorten zijn; *Peradectes protinnominatus*, *Peradectes* sp. 2, *Mimoperadectes labrus*, *Peratherium innominatum*, *Macrocranium junnei*, *Leptacodon* sp., *Amphigyion straitae*, *Haplomylus zalmouti*, Cf. *Reithroparamys* en *Viverravus boweni*. Van deze soorten zijn *Haplomylus zalmouti*, *Reithroparamys*, *Amphigyion straitae* en mogelijk ook *Peradectes* sp. 2 indicatief voor het Wasatchiaan-M. Dit geeft een extra argument om te besluiten dat beide stalen dezelfde leeftijd hebben. Bij *Peradectes protinnominatus* moeten we wel enige voorzichtigheid aan de dag leggen, zoals reeds werd beschreven in het systematische paleontologie-gedeelte. Het is namelijk zo dat niet exact geweten is hoeveel soorten *Peradectes* er bestaan. De specimens in Gingerich & Smith (2006) beschreven als *Peradectes protinnominatus* zijn groter dan die uit het Clarkforkiaan, en dus ook groter dan de specimens hier, waardoor men moet overwegen die specimens in een andere soort te plaatsen. Vooralsnog, tot er uitsluitel is, plaatsen we ze echter onder eenzelfde noemer. Of dit nu wel of niet het geval is, 10 op 13 soorten is een significante overeenkomst waardoor we met zekerheid kunnen besluiten dat deze stalen allebei uit hetzelfde tijdsvak afkomstig zijn (nl. Wasatchiaan-M).

	Polecat Bench	Sand Creek Divide
<i>Ectyopodus</i>	x	
<i>Peradectes</i>	x	x
<i>Mimoperadectes</i>	x	x
<i>Peratherium</i>	x	x
<i>Macrocranion</i>	x*	x
<i>Leptacodon</i>	x*	x*
<i>Wyonycteris</i>		x
<i>Amphigyion</i>	x	x
<i>Niptomomys</i>	x	
<i>Phenacolemur</i>	x	
<i>Haplomylus</i>	x	x
<i>Meniscotherium</i>	x	
<i>Paramys</i>	x	
<i>Microparamys</i>	x	
<i>Franimys</i>		x*
<i>Cf. Reithroparamys</i>	x	x
<i>Viverravus</i>	x	x
<i>Didymictis</i>	x	
<i>Miacis</i>		x

Tabel 6: Vergelijkende tabel tussen de resultaten van Gingerich & Smith (2006) voor Polecat Bench en de resultaten die hier werden verzameld voor Sand Creek Divide. Er is een sterretje aangebracht bij deze specimens waarvan de determinatie tot soort of genera niet geheel zeker is. Zo is bijvoorbeeld voor *Leptacodon* het niet mogelijk te zeggen welke soort het betreft en voor *Franimys* is ook het genus niet absoluut zeker.

We gaan toch eens de overige soorten overlopen om een verklaring te proberen bedenken waarom deze niet in respectievelijk Sand Creek Divide of Polecat Bench zijn gevonden. We beginnen met deze uit Polecat Bench. *Ectyopodus* is een kleine Multituberculata. Dit is een orde van primitieve zoogdieren die reeds afstammen uit het Mesozoïcum en in het Eoceen niet frequent meer voorkomt. De soort wordt ook maar vertegenwoordigd door één specimen in de Gar Scale Channel. Dat de soort hier niet wordt aangetroffen is dus niet zo verwonderlijk. *Niptomomys* en *Phenacolemur* zijn genera die frequenter voorkomen dan *Ectyopodus* maar komen in de Wasatchiaan-M fauna van Polecat Bench niet frequent voor; voor beide genera één specimen. Opnieuw is het dus niet vreemd dat deze genera niet werden aangetroffen in Sand Creek Divide, zeker als je beschouwt dat het staal uit Polecat Bench meer soorten telt. *Meniscotherium* is een genus van enigszins grote zoogdieren (ca. 6mm lengte voor de tanden). Zoals reeds vermeld zijn in het WW-116 staal geen specimen aanwezig die groter zijn dan 4mm. Waarschijnlijk komt dit door een soort tafonomische selectie of door een verschillende verzamelmethode. In ieder geval verklaart het waarom geen *Meniscotherium* wordt aangetroffen. Ten slotte halen we voor *Paramys*, *Microparamys* en *Didymictis* dezelfde argumenten aan als voor *Niptomomys* en *Phenacolemur*. Bovendien is *Didymictis* een relatief grote carnivoor waardoor de tafonomische selectie/collection bias weer een rol gaat spelen.

Als we dan de omgekeerde richting bekijken komen enkel *Wyonycteris*, *Franimys* en *Miacis* niet voor in het staal van Polecat Bench. Deze genera worden in dit staal vertegenwoordigd door respectievelijk twee, één en één specimen. Dezelfde verklaringen als aangehaald in de vorige alinea zijn hier dus van toepassing.

5. Vergelijking Sand Creek Divide Fauna en Red Hot Local Fauna

In dit stuk nemen we nog even de tijd om de Sand Creek Divide Fauna die hier werd beschreven te vergelijken met de Red Hot Local Fauna beschreven in Beard & Dawson (2009). Deze fauna is afkomstig uit Mississippi. Er wordt in die studie besloten dat de Red Hot Local Fauna een Wasatchiaan-M ouderdom heeft. Men doet dit op basis van de kleinere afmetingen van de soorten in die fauna. Daarom is het mogelijk nuttig om hier de vergelijking ook eens te maken. Resultaten zijn samengevoegd in Tabel 7. Enkel de genera die hier werden beschreven zijn weergegeven omdat de Red Hot Local Fauna veel meer genera telt. Dit zou dus de overzichtelijkheid van de tabel niet bevorderen. Alle andere genera die in Beard & Dawson worden besproken komen in dit staal dus niet voor.

	Red Hot Local Fauna	Sand Creek Divide
<i>Peradectes</i>		x
<i>Mimoperadectes</i>	x	x
<i>Peratherium</i>	x	x
<i>Macrocranion</i>		x
<i>Plagioctenodon/Leptacodon</i>	x	x
<i>Wyonycteris</i>	x	x
<i>Amphigyion</i>		x
<i>Haplomylus</i>	x	x
<i>Franimys</i>	x	x
<i>Reithroparamys</i>		x
<i>Viverravus</i>	x	x
<i>Miacis</i>	x	x
...	x	

Tabel 7: Vergelijkende tabel tussen de Red Hot Local Fauna uit Mississippi van Beard & Dawson (2009) en de Sand Creek Divide Fauna die in deze thesis wordt beschreven. De drie puntjes onderaan staan voor de overige genera die beschreven staan in Beard & Dawson (2009), omdat die collectie erg uitgebreid is en veel meer genera telt dan deze collectie. Enkel de genusnaam staat weergegeven omdat de soortnaam meestal niet overeenkomt tussen beide collecties, dit is te verklaren door het geografische verschil.

Als eerste opmerking melden we dat er geen soortnamen vermeld staan in de tabel omdat deze meestal verschillen tussen beide collecties. Dit is te verklaren door de geografische afstand tussen beide lokaties waardoor de soorten enigszins verschillen. In sommige gevallen echter, zoals voor Cf. *Franimys actites* komt dit wel overeen. We zien opnieuw, zoals in het vorige hoofdstuk, dat de meeste genera die in dit staal voorkomen eveneens voorkomen in de Red Hot Local Fauna. Concreet komen 8 van de 12 genera hier beschreven ook voor in Mississippi (*Plagioctenodon/Leptacodon* hangt af of men wel of niet het onderscheid wordt gemaakt, aangezien er hier geen bewijzen zijn voor het onderscheid worden ze samen beschouwd) . Dit is zeker al een argument dat pleit voor een gelijkaardige ouderdom. De genera die daar niet voorkomen zijn respectievelijk: *Peradectes*, *Macrocranion*, *Amphigyion* en *Reithroparamys*. Vooral het ontbreken van *Amphigyion* en *Reithroparamys* is opmerkelijk gezien het feit dat deze soorten kenmerkend zijn voor het Wasatchiaan-M. Als tegenargument kunnen we wel stellen dat *Amphigyion* niet vaak voorkomt (tot nog toe 2 studies) en dat *Tuscahomys* wel aanwezig is, een genus kenmerkend voor het vroeg-Wasatchiaan.

Om de stelling over de Wasatchiaan-M leeftijd beter te controleren gaan we de afmetingen onderling vergelijken. Dit is vooral omdat de beslissing voor Wasatchiaan-M door Beard & Dawson (2009) voornamelijk op de kleinere afmetingen wordt gebaseerd. We overlopen de genera. We beginnen bij *Mimoperadectes*. In de Red Hot Local Fauna vinden we de soort *Mimoperadectes sowasheensis*, die als voornaamste diagnostische kenmerk heeft dat ze kleiner is dan de soort *Mimoperadectes labrus*. Dit lijkt dus te kloppen met de stelling. Voor *Peratherium* zijn de afmetingen ook significant kleiner dan de afmetingen hier. Het betreft echter andere soorten. In Beard & Dawson (2009) is het *Peratherium macgrewi*, een soort die ook buiten het Wasatchiaan-M voorkomt. In vergelijking met de specimens van *Peratherium macgrewi* zijn de verschillen eerder klein (Beard & Dawson, 2009). Daarna komen we bij het genus *Wyonycteris*. In deze thesis worden specimens beschreven die vermoedelijk *Wyonycteris chalice* zijn en ongeveer 30% kleiner zijn dan zijn Clarkforkiaanse voorgangers. In Beard & Dawson wordt *Wyonycteris primitivus* beschreven die juist groter zijn dan de Clarkforkiaanse soorten. Wanneer we dan naar het genus *Haplomylus* kijken, een genus dat uitermate handig is voor dit doel door de twee trends van stijgende lichaamsgrootte (zie: *Haplomylus*), dan zien we dat de specimens van *Haplomylus meridionalis* groter zijn dan deze van *Haplomylus zalmouti*. De afmetingen van *Haplomylus meridionalis* bevinden zich ongeveer aan het minimumeind van de range van *Haplomylus speirianus* terwijl *Haplomylus zalmouti* ongeveer 25-30% kleiner is. Dit wijst er op dat de leeftijd van de Red Hot Local

Fauna zich waarschijnlijk eerder in het begin van het Wasatchiaan-0 bevindt, misschien het einde van Wasatchiaan-M. Hierbij is *Haplomylus meridionalis* dan waarschijnlijk de evolutieve schakel tussen *Haplomylus zalmouti* en *Haplomylus speirianus*. Dit resultaat geeft samen met die van *Wyonycteris* toch eerder een indicatie dat de Red Hot Local Fauna tot het Wasatchiaan-0 behoort en niet tot het Wasatchiaan-M, ondanks het feit dat er gelijkenissen zijn tussen beide faunas. Voor de volledigheid vermelden we nog even *Franimys actites* die bij benadering dezelfde afmetingen hebben in beide faunas, maar er zijn te weinig specimens voorhanden om een verregaande vergelijking te maken. Ten slotte zijn er nog de genera van de Carnivora, waarbij het eveneens moeilijk is een vergelijking te maken door het gebrek aan specimens en door het seksueel dimorfisme dat vergelijkingen altijd moeilijk maakt. Dit staat eveneens beschreven in het stukje over *Miacis rosei*? We besluiten hier dus op een vermoedelijke Wasatchiaan-0 ouderdom voor de Red Hot Local Fauna. Toch benadrukken we de noodzaak van verder onderzoek om dit te bevestigen of te weerleggen.

9. *Besluit*

In het besluit vatten we eerst bondig de discussie-gedeeltes van de systematische paleontologie samen waarna daarna meer de focus wordt gelegd op de algemene besluiten.

1. Systematische paleontologie

Bij het genus *Peradectes* werd een bijdrage geleverd aan de kennis van de soortenvariabiliteit, die nog niet goed is gekend. De bevindingen uit Gingerich & Smith (2006) van een morfologisch aan *Peradectes protinnominatus* gelijkende soort die groter is, werden hier bevestigd. Daarentegen werd wel getwijfeld aan het feit of de specimens die in Gingerich & Smith (2006) als *Peradectes protinnominatus* wel degelijk van die soort zijn omdat die specimens groter zijn dan die van vertegenwoordigers uit het Clarkforkiaan en het Wasatchiaan-0. Er werd besloten dat de meeste specimens hier behoren tot *Peradectes protinnominatus*, zoals in de originele publicatie, en één specimen tot een grotere soort *Peradectes* sp. 2, zoals in Gingerich & Smith (2006). We zien hier tussen beide soorten een toename van 5% in de lengte en 12% in de breedte. Voor de specimens uit Gingerich & Smith (2006) wordt dan voorgesteld dat die eveneens tot een andere soort behoren. Ook behoren de kleinere specimens beschreven in Rose et al. (2012) uit het Wa-0 waarschijnlijk tot een afzonderlijke soort.

Voor het genus *Macrocranium* vonden we hier vertegenwoordigers van de soort *Macrocranium junnei*. Hierdoor kunnen we met zekerheid zeggen dat de soort in het Wasatchiaan-M voorkomt. Omdat deze leeftijd even oud is als deze van de directe Europese voorouder *Macrocranium vandebroecki* uit Dormaal hebben we de verschillende mogelijkheden rond de afstamming en migratie opnieuw geëvalueerd. Omdat de cladistische analyse van Smith et al. (2002) heeft uitgewezen dat *Macrocranium vandebroecki* een primitievere morfologie heeft en beide soorten een gelijkaardige leeftijd hebben, bleven we bij het oude model waarbij *Macrocranium* uit Europa is gemigreerd naar Noord-Amerika. Dit is ook omdat het mogelijk is dat er nog oudere vertegenwoordigers bestaan in Europa die nog gevonden moeten worden. Wat we dan wel kunnen toevoegen is dat de migratie naar Noord-Amerika in het Wasatchiaan-M moet gebeurd zijn in plaats van het Wasatchiaan-0, zoals oorspronkelijk werd gedacht.

Er werd één specimen van het genus *Leptacodon* gevonden. De evolutie van deze soort staat nog onder debat omdat men niet zeker weet hoeveel soorten er bestaan. Bovendien bestaat het actuele debat of *Plagioctenodon* wel of niet hetzelfde genus is. Hier werd besloten dat de soort niet exact kan bepaald worden op *Leptacodon rosei* of *Leptacodon krausae*. In het debat over *Plagioctenodon* kunnen we hier niks bijbrengen omdat het onderscheid op de voorkiezen wordt gemaakt en hier enkel een kies werd beschreven.

Verder konden we het laatste voorkomen van *Wyonycteris chalice* uitbreiden naar het Wasatchiaan-M. Als bijkomende discussie worden de afmetingen aangevoerd. De specimens hier zijn ongeveer 20% kleiner dan die gekend uit het Clarkforkiaan. Dit is meest waarschijnlijk een gevolg van het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum. Toch is de keuze om voor deze verklaring te kiezen onzeker omdat de grootte significant verschilt en men dus kan opteren om een nieuwe soort te definiëren. Als slotnoot werd hier *Wyonycteris primitivus* vermeld, een soort van dezelfde ouderdom (alhoewel dit nog onder debat is en de ouderdom mogelijk Wa-0 is) die de grootste vertegenwoordiger van het genus is. Dit is een mooi voorbeeld van de complexiteit van de zoogdierevolutie in het Eoceen omdat in het Wasatchiaan zowel de grootste als de kleinste vertegenwoordigers van *Wyonycteris* voorkomen.

Bij het onderzoek van *Haplomylus* werd een groot exemplaar van P₃ besproken. Dit exemplaar werd omschreven als een uitzonderlijk exemplaar, in plaats van de alternatieve hypothese die stelt dat het een contaminatie is van een hogere laag. In dat geval zou het specimens afkomstig moeten zijn van een stratigrafische positie die 45m hoger is gelegen, terwijl op de lokatie van bemonstering geen hogere strata meer aanwezig waren. Wel werd het artikel van Rose et al. (2012) en van Beard & Dawson (2009) nauwkeurig bestudeerd en werd gevonden dat tussen *Haplomylus zalmouti* en *Haplomylus speirianus* er specimens aanwezig zijn die iets kleiner zijn dan *Haplomylus speirianus*, zoals beschreven in Beard & Dawson (2009). Vermoedelijk wil dit zeggen dat er een logische tussenschakel tussen beide soorten is onder de vorm van *Haplomylus meridionalis* uit Beard & Dawson (2009). Daaropvolgend werd wel geopperd dat verder onderzoek nodig is om dit te kunnen bevestigen. Ook werd de tendens van twee reeksen van toenemende lichaamsafmetingen gescheiden onderbroken door *Haplomylus zalmouti*, de kleinste soort, bevestigd.

Het genus *Franimys* werd hier gevonden. In het geval dat het de soort *Franimys amherstensis* is, is dit de eerste melding in het Wasatchiaan-M. In het geval dit *Franimys actites* betreft, is dit een bevestiging van het bestaan van de soort en een verbreding van het geografisch voorkomen van de soort. Hier werd gesteld door de gelijkaardige afmetingen dat het waarschijnlijker is dat het specimen tot *Franimys actites* behoort, vandaar Cf. *Franimys actites*.

Er werden ook vertegenwoordigers van het genus *Viverravus* gevonden. Hier werd besloten deze te plaatsen bij *Viverravus bowni* als mannelijke vertegenwoordigers die dicht tegen de minimumafmetingen liggen van *Viverravus acutus*, die volgens de stelling van Polly (1997) onder één noemer zijn gebracht met *Viverravus bowni*, waarbij *Viverravus bowni* de vrouwelijke specimens van de soort zijn. Voorts werd bij de Carnivora één specimen van een *Miacis*-soort gevonden. Dit specimen is veel kleiner dan de gewoonlijke specimens van *Miacis*, op *Miacis igniculus* na. Door het geografische afstand werd geopteerd om dit specimen bij *Miacis rosei* te plaatsen, de voorheen kleinste soort van het genus. De 30% verschil wordt dan toegeschreven aan de dwerggroei door het PETM en seksueel dimorfisme dat gangbaar is bij de Carnivora. Indien dit inderdaad het geval is mag men het eerste voorkomen van *Miacis rosei* verplaatsen naar Wasatchiaan-M.

Tot slot vermelden we nog de soorten *Amphigyion straitae* en Cf. *Reithroparamys* waarvoor niks nieuws kon ontdekt worden, maar die enkel in Wasatchiaan-M zijn gekend. Ook voor *Mimoperadectes labrus* en *Peratherium innominatum* zijn er geen nieuwe bevindingen. Deze soorten zijn met zekerheid gekend vanaf het Wasatchiaan-M maar er zijn ook al meldingen geweest dat de soorten misschien in het Clarkforkiaan voorkomen.

2. Algemene besluiten

Dit staal is onderdeel van de Sand Creek Divide stratigrafische sectie en dus van de Sand Creek Divide Fauna. Na het onderzoeken verkregen we een totaal van 13 soorten in 12 genera. Aan de hand van biostratigrafische methodes werden deze soorten gebruikt om het staal nauwkeuriger te gaan dateren. We zien dat 5 van deze soorten indicatief zijn voor het Wasatchiaan namelijk *Peradectes* sp. 2, *Macrocranion junnei*, *Amphigyion straitae*, *Haplomylus zalmouti* en *Reithroparamys*. Hierbij komen dan nog *Mimoperadectes labrus* en *Peratherium innominatum* die onder voorbehoud ook kenmerkend zijn voor het Wasatchiaan. Van deze in totaal 8 soorten zijn er 3 (*Peradectes* sp. 2, *Amphigyion straitae* en *Haplomylus zalmouti*) die voorts enkel uit het Wasatchiaan-M zijn gekend. Door deze feiten, samen met

de sterke gelijkenissen met eerder beschreven Wasatchiaan-M faunas kunnen we concluderen dat dit staal een tot die tijdsperiode behoort. Als gevolg hiervan kunnen het laatste voorkomen van *Wyonycteris chalice* en het eerste voorkomen van *Miacis rosei* verplaatsen naar het Wasatchiaan-M. Ook het eerste voorkomen van *Macrocranion junnei* verplaatsen we naar het Wasatchiaan-M.

Als tweede punt werden dan nog de afmetingen vergeleken met andere studies. We konden eerst vrij makkelijk waarnemen dat gemiddeld gesproken deze specimens, zoals verwacht, kleinere afmetingen hebben dan deze uit het Clarkforkiaan. De dwerggroei beschreven voor het begin van het Eoceen is hier dus ook te zien. Dezelfde waarneming kon gemaakt worden na vergelijking met afmetingen uit het Wasatchiaan-O. Na vergelijking van de Wasatchiaan-M fauna uit Gingerich & Smith (2006) konden we verder afleiden dat gemiddeld gesproken de specimens eveneens een weinig kleiner zijn. Dit klopt voor *Peradectes*, *Peratherium* en *Reithroparamys* en in mindere mate ook voor *Macrocranion*. Voorts deden we een nauwkeuriger onderzoek naar de afmetingen van *Haplomylus zalmouti*. Hierin ontdekten we meer variabiliteit maar de algemene trend van iets kleinere specimens kon wel bevestigd worden. Dit werd hier geïnterpreteerd als een gevolg van een iets grotere ouderdom dan het staal van Gingerich & Smith (2006), dus iets dichter tegen het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum. We leggen hierbij wel de nodige voorzichtigheid aan de dag omdat de verschillen klein zijn en het gevaar voor meetfouten, zoals observer bias, altijd bestaat. Bovendien zijn er niet altijd genoeg specimens aanwezig om voldoende zekerheid te bekomen.

We vergeleken de resultaten uit deze thesis met deze van Rose et al. (2012) en zagen de gelijkenissen; *Haplomylus zalmouti* en *Esthonyx spatularius*. We zagen ook verschillen die we echter konden toewijzen aan tafonomische selectie, contaminatie en aan het verschil in verzamelen van fossielen. De vergelijking van de resultaten gaf mooi weer dat surface prospecting en screen washing heel andere resultaten kan opleveren. Dit is door het gevaar op contaminatie en de selectieve verzameling van fossielen; nl. dat kleinere fossielen zijn ondervertegenwoordigd bij surface prospecting.

We vergeleken de studie van het Wasatchiaan-M in Polecat Bench met dit onderzoek uit Sand Creek Divide. Door de sterke gelijkenissen kregen we bevestiging van de de Wasatchiaan-M ouderdom doordat elke frequent voorkomende soort in beide stalen werd aangetroffen, op *Meniscotherium* na. Dit ontbreken wijten we aan tafonomische selectie omdat hier geen specimens groter dan 3mm werden aangetroffen.

Ten slotte vergeleken we met de Red Hot Local Fauna uit Mississippi beschreven door Beard & Dawson (2009). Ondanks enkele gelijkenissen in de aanwezige genera konden we op basis van afmetingen toch besluiten dat de oorspronkelijke hypothese dat die verzameling een Wasatchiaan-M ouderdom heeft tegenspreken. Dit betekent dat de Red Hot Local Fauna waarschijnlijk eerder tot het Wasatchiaan-0 behoort.

3. Toekomstig onderzoek

Het onderzoek omtrent het Paleoceen-Eoceen Thermaal Maximum in het algemeen, en dit op zoogdieren van die periode in het bijzonder is zeker niet afgelopen. Er zijn nog veel dingen niet geweten, veel dingen die men nog niet helemaal begrijpt. Zeker in het huidige kader van global warming is het belangrijk om meer te weten te komen. Alhoewel het lijkt dat men reeds veel weet over de zoogdieren tijdens de Paleoceen-Eoceen transitie zijn er nog veel meer zaken te ontdekken. We zien vooral dat voor het Wasatchiaan-M er nog hiaten zijn op te vullen of dingen op te helderen. Specifiek in deze thesis zien we bijvoorbeeld de genera *Leptacodon* en *Peradectes* die relatief vaak voorkomen maar waarvan men niet weet hoe ze juist zijn ingedeeld, hoeveel soorten er zijn, welke soorten er zijn, etc... Bij *Haplomytus* is er nog een hiaat dat dient opgevuld te worden tussen Wa-M en Wa-2. Is *Haplomytus meridionalis* effectief de missende tussenschakel, of eerder een zijtak? Ook bij de Rodentia is er nog onderzoek nodig. Specifiek uit deze thesis zien we dat *Franimys* nog interessante resultaten kan opleveren. Ook in het onderzoek naar nieuwe soorten als *Tuscahomys* en *Franimys actites* kunnen nog zaken worden onderzocht. Wat is hun juiste affiniteit met andere knaagdieren, hun affiniteit met de Rodentia in het Bighorn Basin, zijn ze nauw verwant met *Reithroparamys* of niet. Ontdekkingen als *Wyonycteris*, *Macrocranion* en *Miacis* in het Wasatchiaan-M geeft ook nieuwe onderzoeksmogelijkheden aangezien deze genera niet eerder waren gekend in het Wasatchiaan-M. Bovendien blijken deze soorten een grotere soortenvariabiliteit te hebben dan oorspronkelijk gedacht. Voor *Wyonycteris* bestaan in het Wasatchiaan-M tot nu toe twee soorten; *Wyonycteris chalice* en *Wyonycteris primitivus*, voor *Miacis* bestaan dan weer *Miacis rosei*, *Miacis igniculus*, etc... Deze voornoemde voorbeelden geven allen goed weer dat bijvoorbeeld de Red Hot Local Fauna nog onder debat staat, vooral door enkele nieuwe genera en soorten, maar ook doordat de ouderdom nog lang niet zeker is (zie de vergelijking tussen Sand Creek Divide en Red Hot Local Fauna). Het onderzoek van *Macrocranion* werpt dan weer een nieuw licht op migratiepatronen tijdens het Paleoceen-Eoceen. Als slotbemerking kunnen we hier zeker zeggen dat verder onderzoek nodig blijft in

de nabije toekomst omdat nieuwe zaken die mogelijk nieuwe informatie geven over global warming zullen blijven ontdekt worden.

10. Bibliografie

- Abdul Aziz, H., Hilgen, F.J., van Luijk, G.M., Sluijs, A., Kraus, M.J., Pares, M.J., & Gingerich, P.D. 2008. Astronomical climate control on paleosol stacking patterns in the upper Paleocene lower Eocene Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *Geology* **36**: 531-534.
- Ashton, K.G., Tracy, M.C., & de Queiroz, A. 2000. Is Bergmann's Rule valid for mammals. *American Naturalist*, **156**: 390–415.
- Aubry, M.P., Ouda, J.A., Van Couvering, J.R., Ali, J.R., Berggren, W.A. Brinkhuis, H., Gingerich, P.D., Heilmann-Clausen, C., Hooker, J.J., Kent, D.V., Knox, R.W.O., Laga, P., Molina, E., Schmitz, B., Steurbaut, E. & Ward, D.J. 2002. Proposal: global standard stratotypesection and point (GSSP) at the Dababiya section (Egypt) for the base of the Eocene Series. *International Subcommission on Paleogene Stratigraphy, Internal Report*. 1-58.
- Bains, S., Corfield, R.M. & Norris, R.D. 1999. Mechanisms of climate warming at the end of the Paleocen. *Science*, **285**: 724-727.
- Bains, S., Norris, R.D., Corfield, R.M., Bowen, G.J., Gingerich, P.D. & Koch, P.L. 2003. Marine-terrestrial linkages at the Paleocene-Eocene boundary. In: Wing, S.L., Gingerich, P.D., Thomas, E. & Schmitz, B. (eds.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. *Geological Society of America, Special Papers*, **369**: 1-9.
- Beard, K. C. 1998. East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution. Pp. 5-39 in Dawn of the Age of Mammals in Asia (K. C. Beard and M. R. Dawson, eds.). *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **No. 34**.
- Beard, K. C. and M. R. Dawson. 1999. Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary: paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications. *Bulletin de la Société Géologique de France* **170**: 697-706.
- Beard, K. C., and Dawson, M. R. 2009. Early Wasatchian mammals of the Red Hot local fauna, uppermost Tusahoma Formation, Lauderdale County, Mississippi. *Annals of Carnegie Museum* **78**: 193-243.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, **1**: 595-798.

- Bice, K.L. & Marotzke, J. 2002. Could changing ocean circulation have destabilized methane hydrate at the Paleocene/Eocene boundary?. *Paleoceanography*, **17(2)**: 1018, doi:10.1029/2001PA000678.
- Birkeland, P.W. (1999), *Soils and Geomorphology*, 3rd. Ed., Oxford University Press, N.Y., 430 pp.
- Bowen, G.J., Koch, P.L., Gingerich, P.D., Norris, R.D., Bains, S. & Corfield, R.M. 2001. Refined isotope stratigraphy across the continental Paleocene-Eocene boundary on Polecat Bench in the northern Bighorn Basin. *In*: Gingerich, P.D. (ed.), *Paleocene-Eocene Stratigraphy and Biotic Change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming. University of Michigan Papers on Paleontology*, **33**: 73-88
- Bowen, G.J., Beerling, D.J., Koch, P.L., Zachos, J.C. & Quattlebaum, T. 2004. A humid climate state during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Nature*, **432**: 495-499.
- Bowen, G.J., Bralower, T.J., Delaney, M.L., Dickens, G.R., Kelly, D.C., Koch, P.L., Kump, L.R., Meng, J., Sloan, L.C., Thomas, E., Wing, S.L. & Zachos, J.C. 2006. Eocene hyperthermal event offers insight into greenhouse warming. *EOS, Transactions of the American Geophysical Union*, **87**: 165-169.
- Bown, T.M. 1979. Geology and mammalian paleontology of the Sand Creek Facies, lower Willwood Formation (Lower Eocene), Washakie County, Wyoming. *Geol. Surv. Wyo. Mem.* **2**:1-151.
- Bown, T.M. & Kraus, M.J. 1979. Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae; pp. 172-181 *in*: Lillegraven, J.A., Kielan-Jaworowska, Z. & Clemens, W.A (eds.). *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History. University of California Press, Berkeley.*
- Bown, T.M. & Rose, K.D. 1979. *Mimoperadectes*, a new marsupial, and *Worlandia*, a new dermopteran, from the lower part of the Willwood Formation (Early-Eocene), Bighorn Basin, Wyoming. *Contributions from the museum of Paleontology, University of Michigan*, **25**: 89-104.
- Cerling, T.E., Solomon, D.K., Quade, J.A. & Bowman, J.R. 1991. On the isotopic composition of carbon in soil carbon dioxide, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **55**: 3403-3406
- Clyde, W.C. & Gingerich, P.D. 1998. Mammalian community response to the latest Paleocene thermal maximum: An isotaphonomic study in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Geology*, **26**: 1011-1014.

- Crouch, E.M., Dickens, G.R., Brinkhuis, H., Aubry, M-P., Hollis, C.J., Rogers, K.M. & Visscher, H. 2003. The *Apectodinium* acme and terrestrial discharge during the Paleocene-Eocene thermal maximum: new palynological, geochemical and calcareous nannoplankton observations at Tawanui, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **194 (4)**: 387-403.
- Dawson, M. R., and Beard, K. C. 2007. Rodents of the family Cylindrodontidae (Mammalia) from the earliest Eocene of the Tuscaloosa Formation, Mississippi. *Annals of Carnegie Museum* **76**: 135-144.
- Dickens, G.R., O'Neil, J.R., Rea, D.K. & Owen, R.M. 1995. Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene. *Paleoceanography*, **10(6)**: 965-971.
- Fricke, H.C., Clyde, W.C., O'Neil, J.R. & Gingerich, P.D. 1998. Evidence for rapid climate change in North America during the latest Paleocene thermal maximum: Oxygen isotope compositions of biogenic phosphate from the Bighorn Basin (Wyoming). *Earth and Planetary Science Letters*, **160**: 193-208.
- Gingerich, P.D. 1986. Early Eocene *Cantius torresi*-oldest primate of modern aspect from North America. *Nature*, **320**: 319-321.
- Gingerich, P.D. 1987. Early Eocene bats (Mammalia, Chiroptera) and other vertebrates in freshwater limestones of the Willwood Formation, Clarks Fork Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **27**: 275-320.
- 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. 2003. Mammalian responses to climate change at the Paleocene-Eocene boundary: Polecat Bench record in the northern Bighorn Basin, Wyoming. In: Wing, S.L., Gingerich, P.D., Schmitz, B. & Thomas, E (eds.). Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. *Geological Society of America, Special Papers*, **369**: 463-478.
- Gingerich, P.D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 246-253.

- Gingerich, P.D. & Smith, T. 2006. Paleocene-Eocene land mammals from three new latest Clarkforkian and earliest Wasatchian wash sites at Polecat Bench in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **31**: 245-303.
- Godinot, M. 1982. Aspects nouveaux des échanges entre les faunes mammaliennes d'Europe et d'Amérique du Nord à la base de l'éocène. *Geobios*, **15(1)**, 403-412.
- Granger, W. 1914. On the names of lower Eocene faunal horizons of Wyoming and New Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **33**: 201-207.
- Granger, W. 1915. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas, Part III: Order Condylarthra, families Phenacodontidae and Meniscotheriidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **34**: 329-361.
- Jepsen, G.L. 1930. New vertebrate fossils from the Lower Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **69**: 117-131.
- Jepsen, G.L. & Woodburne, M.O. 1969. Paleocene hyracothere from Polecat Bench Formation, Wyoming. *Science*, **164**: 543-547.
- Kelly, D.C., Bralower, T.J. & Zachos, J.C. 1998. Evolutionary consequences of the latest Paleocene thermal maximum for tropical planktonic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **141(1-2)**: 139-161.
- Kennet, J.P. & Stott, L.D. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*, **353**: 225-229.
- Koch, P.L. 1986. Clinal geographic variation in mammals: Implications for the study of chronoclines. *Paleobiology*, **12**: 269-281.
- Koch, P.L., Zachos, J.C. & Gingerich, P.D. 1992. Correlation between isotope records in marine and continental carbon reservoirs near the Paleocene-Eocene boundary. *Nature*, **358**: 319-322.
- Kraus, M.J. & Gwinn, B. 1997. Facies and facies architecture of Paleogene floodplain deposits, Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Sedimentary geology*, **114**: 33-54.
- Kraus, M.J. & Riggins, S. 2007. Transient drying during Paleocene-Eocene Thermal Maximum (PETM): Analysis of paleosols in the Bighorn Basin, Wyoming. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**: 444-461.

- Krause, D.W. & Maas, M.C. 1990. The biogeographic origins of late Paleocene-early Eocene mammalian immigrants to the Western Interior of North America. *In: Dawn of the Age of Mammals in the Northern Part of the Rocky Mountain Interior, North America* (Bown, T.M. & Rose, K.D., eds.). *Geological Society of America Special Papers*, **243**: 71-105.
- Krishtalka, L. & Stucky, R.K. 1983. Revision of the Wind River Faunas, Early Eocene of central Wyoming. Part 3. Marsupialia. *Annals of Carnegie Museum*, **52**: 205-227.
- Kurtz, A.C., Kump, L.R., Arthur, M.A., Zachos, J.C. & Paytan, A. 2003. Early Cenozoic decoupling of the global carbon and sulfur cycles. *Paleoceanography*, **18(4)**: 1090
- Kvenvolden, K.A. 1988. Methane hydrate: a major reservoir of carbon in the shallow geosphere?. *Chemical Geology*, **71**: 41-51.
- Love, J.D. 1960. Cenozoic sedimentation and crustal movement in Wyoming. *American Journal of Science*, **258(A)**: 204-214.
- Magioncalda, R., Dupuis, C., Smith, T., Steurbaut, E. & Gingerich, P.D. 2004. Paleocene-Eocene carbon isotope excursion in organic carbon and pedogenic carbon: direct comparison in a continental stratigraphic section. *Geology*, **32**: 553-556.
- Matthew, W.D. 1915a. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part I – Order Ferae (Carnivora). Suborder Creodonta. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **34**: 4-103.
- Matthew, W.D. 1915b. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part IV – Entelonychia, Primates, Insectivora (part). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **34**: 429-483.
- McKenna, M.C. 1960. Fossil Mammalia from the early Wasatchian Four Mile Fauna, Eocene of northwest Colorado. *University of California Publications in Geological Sciences*, **37**: 1-130.
- Morris, W.J. 1966. Fossil mammals from Baja California: new evidence on early Tertiary migrations. *Science*, **153**: 1376-1378.
- Morris, W.J. 1968. A new early Tertiary perissodactyl, *Hyracotherium seekinsi*, from Baja California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, **151**: 1-11.
- Neasham, J.W. & Vonda, C.F. 1972. Stratigraphy and Petrology of the Lower Eocene Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *Bulletin of the Geological Society of America*, **83**: 2167-2180.

- Ni, X., Hu, Y., Wang, Y. & Li, C. 2004. A euprimate skull from the early Eocene of China. *Nature*, **427**: 65-68.
- Ni, X., Hu, Y., Wang, Y. & Li, C. 2005. A clue to the Asian origin of Euprimates. *Anthropological Science*, **113**: 3-9.
- Novacek, M.J., Ferrusquía-Villafranca, I., Flynn, J.J., Wyss, A.R. & Norell, M.A. 1991. Wasatchian (early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, Mexico: The Lomas las Tetras de Cabra fauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **208**: 1-88.
- Nunes, F. & Norris, R.D. 2006. Abrupt reversal in ocean overturning during the Palaeocene/Eocene warm period. *Nature*, **439**: 60-63.
- Rigby, J.K. 1980. Swain Quarry of the Fort Union Formation, middle Paleocene (Torrejonian), Carbon County, Wyoming: Geologic setting and mammalian fauna. *Evolutionary Monographs*, **3**: 1-179.
- Rose, K.D. 1981. The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *University of Michigan Papers on Paleontology*, **26**: 1-197.
- Rose, K.D., Chew, A.E., Dunn, R.H., Kraus, M.J., Fricke, H.C. & Zack, S.P. 2012. Earliest Eocene Mammalian Fauna From The Paleocene-Eocene Thermal Maximum at Sand Creek Divide, Southern Bighorn Basin, Wyoming. *Papers on Paleontology*, **36**.
- Royer, D.L., Wing, S.L., Beerling, D.J., Jolley, D.W., Koch, P.L., Hickey, L.J. & Berner R.A. 2001. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the Tertiary. *Science*, **292**: 2310-2313.
- Secord, R., Gingerich, P.D., Lohmann, K.C. & MacLeod, K.G. 2010. Continental warming preceding the Palaeocene-Eocene thermal maximum. *Nature*, **467**: 955-958.
- Secord, R., Bloch, J.I., Chester, S.G.B., Boyer, D.M., Wood, A.R., Wing, S.L., Kraus, M.J., McInerney, F.A. & Krigbaum, J. 2012. Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science*, **335**: 959-962.
- Simpson, G.G. 1935. New mammals from the Fort Union of Montana. *Proceedings of the United States National Museum*, **83**
- Sluijs, A., Brinkhuis, H., Schouten, S., Bohaty, S.M., John, S.M., Zachos, J.C., Reichart, G.J., Sinninghe Damste, J.S., Crouch, E.M. & Dickens, G.R. 2007. Environmental precursors to rapid light carbon injection at the Palaeocene/Eocene boundary. *Nature*, **450(7173)**: 1218-1221.

- Smith, T. 1996. *Leptacodon dormaalensis* (Mammalia, Lipotyphla), un Nyctithère primitive de la transition Paléocène-Éocène de Belgique. *Belgian Journal of Zoology*, **126**: 153-167.
- Smith, T. 2000. Mammals from the Paleocene-Eocene transition in Belgium (Tienen Formation, MP7): palaeobiogeographical and biostratigraphical implications. *Geologiska Föreningens I Stockholm Förhandlingar* **122**: 148–149.
- Smith, T., Bloch, J.I., Strait, S.G. & Gingerich, P.D. 2002. New species of *Macrocranium* (Mammalia, Lipotyphla) from the earliest Eocene of North America and its biogeographic implications. *Contributions from the museum of Paleontology, University of Michigan*, **30**: 373-384.
- Smith, T., Rose, K.D. & Gingerich, P.D. 2006. Rapid Asia-Europe-North America dispersal of the earliest Eocene primate *Teilhardina*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**: 11223-11227.
- Strait, S.G. 2001. New Wa-0 mammalian fauna from Castle Gardens in the southeastern Bighorn Basin. In: Gingerich, P.D. (ed.) Paleocene-Eocene stratigraphy and biotic change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming. *University of Michigan Papers on Paleontology*, **33**: 127-143.
- Svensen, H., Planke, S., Malthes-Sørensen, A., Jamtveit, B., Myklebust, R., Rasmussen Eidem, T. & Rey, S.S. 2004. Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. *Nature*, **429**: 542-545.
- Thomas, E. 1990. In Barker, P.F. et al. (eds.). Proceedings of the ODP, scientific results. *Ocean Drilling Program College Station Texas*, **113**: 571-594
- Thomas, E. 1998. The biogeography of the late Paleocene benthic foraminiferal extinction. In: Aubry et al. (eds.). Late Paleocene-Early Eocene Biotic and Climatic Events in the Marine and Terrestrial Records. *Columbia University Press, New York*, 214-243.
- Thomas, E. & Shackleton, N.J. 1996. In: Knox, R.O., Corfield, R.M. & Dunay, R.E. (eds.). Correlation of the Early Paleogene in Northwest Europe. *Geological Society, London*, **247**: 481-496.
- Van Houten, F.B. 1944. Stratigraphy of the Willwood and Tatman Formations in northwestern Wyoming. *Geological Society of America Bulletin*, **55**: 165-210.
- Wang, Y., Hu, Y., Chow, M. & Li., C. 1998. In: Beard, K.C. & Dawson, M.R. (eds.). Dawn of the Age of Mammals in Asia. *Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, PA*, 89-123.

- Weldon, J.P. 1972. The Big Horn Basin *In: Geologic Atlas of the Rocky Mountain Region, Denver. Rocky Mountain Association of Geologists, 270-272.*
- Wing, S.L., Harrington, G.J. Smith, F.A., Bloch, J.I., Boyer, D.M. & Freeman, K.H. 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science, 310: 993-996.*
- Wood, A.E. 1962. The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Transactions of the American Philosophical Society, 52: 3-261.*
- Yans, H., Strait, S.G. Smith, T., Dupuis, C., Steurbaut, E. & Gingerich, P.D. 2006. High-resolution carbon isotope stratigraphy and mammalian faunal change at the Paleocene-Eocene boundary in the Honeycombs area of the southern Bighorn Basin, Wyoming. *American Journal of Science, 306: 712-735.*
- Zachos, J.C., Röhl, U., Schellenberg, S.A., Sluijs, A., Hodell, D.A., Kelly, D.C., Thomas, E., Nicolo, M., Raffi, I., Lourens, L.J., McCarren, H. & Kroon, D. 2005. Rapid Acidification of the Ocean During the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science, 308: 1611-1615.*
- Zachos, J.C., Dickens, G.R. & Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature, 451(7176): 279-283.*

*11. Appendices***1. Appendix A****Volledige lijst van specimens**

Nummer	Soort	Tandpositie
KBIN 1	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₃
KBIN 2	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₁
KBIN 3	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₂
KBIN 4	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₁
KBIN 5	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₁₋₂
KBIN 6	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₂
KBIN 7	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ²
KBIN 8	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ²
KBIN 9	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ²
KBIN 10	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₁
KBIN 11	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ²
KBIN 12	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ⁴
KBIN 13	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₁
KBIN 14	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ³
KBIN 15	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₂
KBIN 16	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ³
KBIN 17	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ¹
KBIN 18	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ₄
KBIN 19	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₃
KBIN 20	<i>Haplomylus zalmouti</i>	P ₂
KBIN 21	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ³
KBIN 22	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M _x
KBIN 23	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M _x
KBIN 24	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M ₁₋₂
KBIN 25	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ⁴
KBIN 26	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ₃
KBIN 27	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ³
KBIN 28	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ₂
KBIN 29	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RM ³
KBIN 30	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M _x
KBIN 31	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M _x

KBIN 32	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M ₁₋₂
KBIN 33	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ²
KBIN 34	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LP ³
KBIN 35	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LP ₄
KBIN 36	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LP ³
KBIN 37	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ₄
KBIN 38	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ₄
KBIN 39	<i>Haplomylus zalmouti</i>	LM ²
KBIN 40	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ⁴
KBIN 41	<i>Haplomylus zalmouti</i>	RP ₃
KBIN 42	<i>Haplomylus zalmouti</i>	P ₂
KBIN 43	<i>Haplomylus zalmouti</i>	M ₂
KBIN 44	<i>Cf. Reithroparamys</i>	LM ²
KBIN 45	<i>Cf. Reithroparamys</i>	LM ₂
KBIN 46	<i>Cf. Reithroparamys</i>	RM ¹
KBIN 47	<i>Cf. Reithroparamys</i>	RM ²
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 48	<i>protinnominatus</i>	RM ¹
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 49	<i>protinnominatus</i>	RM ³
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 50	<i>protinnominatus</i>	LM ²
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 51	<i>protinnominatus</i>	RM ₄
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 52	<i>protinnominatus</i>	RM ¹
	<i>Peradectes</i>	
KBIN 53	<i>protinnominatus</i>	RM ¹
KBIN 54	<i>Peradectes</i> sp.2	RM ₂
KBIN 55	<i>Macrocranion junnei</i>	RM ²
KBIN 56	<i>Macrocranion junnei</i>	RM ₂
KBIN 57	<i>Macrocranion junnei</i>	LM ₁
KBIN 58	<i>Miacis rosei?</i>	RM ³
KBIN 59	<i>Macrocranion junnei</i>	RM ₁
KBIN 60	<i>Haplomylus zalmouti?</i>	P ³
KBIN 61	<i>Wyonicteris chalice</i>	LM ₁
KBIN 62	<i>Wyonicteris chalice</i>	RM ¹⁻²
KBIN 63	<i>Peratherium innominatum</i>	RM ₁
KBIN 64	<i>Peratherium innominatum</i>	RM ₁₋₂
KBIN 65	<i>Amphigyion straitae</i>	LP ₄
KBIN 66	<i>Amphigyion straitae</i>	RM ₁₋₂
KBIN 67	<i>Amphigyion straitae</i>	LM _x

KBIN 68	<i>Mimoperadectes labrus</i>	RM ₁₋₂
KBIN 69	<i>Carnivora</i>	M _x (fragment)
KBIN 70	<i>Cf. Franimys amherstensis?</i>	LM _x
KBIN 71	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 72	<i>indet</i>	P ₂
KBIN 73	<i>Viverravus boweni</i>	P ₄
KBIN 74	<i>Viverravus boweni</i>	P ₃
KBIN 75	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 76	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 77	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 78	<i>Haplomylus zalmouti?</i>	LP ³
KBIN 79	<i>indet</i>	P _x (fragment)
KBIN 80	<i>indet</i>	P _x (fragment)
KBIN 81	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 82	<i>Amphigyion straitae</i>	LM _x
KBIN 83	<i>Macrocranion junnei</i>	P ³⁻⁴ (fragment)
KBIN 84	<i>indet</i>	P ³ (fragment)
KBIN 85	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 86	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 87	<i>Amphigyion straitae?</i>	RM _x
KBIN 88	<i>Leptacodon sp.</i>	M _x (fragment)
KBIN 89	<i>indet</i>	p ³
KBIN 90	<i>Amphigyion straitae?</i>	P ₄ (fragment)
KBIN 91	<i>Haplomylus?</i>	M ^x
KBIN 92	<i>indet</i>	P ₂
KBIN 93	<i>indet</i>	p ³
KBIN 94	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 95	<i>indet</i>	P ² (fragment)
KBIN 96	<i>Ischyromyidae?</i>	M _x
KBIN 97	<i>haplomylus?</i>	M _x
KBIN 98	<i>indet</i> <i>Peradectes</i>	M _x (fragment)
KBIN 99	<i>protinnominatus?</i>	LM _x (fragment)
KBIN 100	<i>indet</i>	P _x (fragment)
KBIN 101	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 102	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 103	<i>Haplomylus?</i>	p ²
KBIN 104	<i>Rodentia?</i>	M _x
KBIN 105	<i>Haplomylus?</i>	M _x

KBIN 106	<i>indet</i>	M ^x (fragment)
KBIN 107	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 108	<i>indet</i>	P ₁
KBIN 109	<i>Haplomylus?</i>	P ₁₋₂
KBIN 110	<i>Haplomylus?</i>	P ₃
KBIN 111	<i>indet</i>	indet
KBIN 112	<i>indet</i>	P ^x (fragment)
KBIN 113	<i>indet</i>	M ^x (fragment)
KBIN 114	<i>indet</i>	M _x (fragment)
KBIN 115	<i>indet</i>	P ₁ ?
KBIN 116	<i>indet</i>	P _x (fragment)
KBIN 117	<i>indet</i>	P ₂
KBIN 118	<i>indet</i>	P ³ (fragment)
KBIN 119	<i>indet</i>	P ₂
KBIN 120	<i>indet</i>	M ^x (fragment)
KBIN 121	<i>haplomylus?</i>	M ^x
KBIN 122	<i>indet</i>	C(fragment)
KBIN 123	<i>indet</i>	C-P ₁ ?
KBIN 124	<i>indet</i>	C
KBIN 125	<i>indet</i>	C
KBIN 126	<i>indet</i>	C
KBIN 127	<i>indet</i>	C
KBIN 128	<i>indet</i>	C
KBIN 129	<i>indet</i>	C
KBIN 130	<i>indet</i>	C
KBIN 131	<i>indet</i>	C

Tabel 8: Volledige lijst waarin alle specimen staan gecatalogeerd. In de linkse kolom staat het nummer, in de middenste de soort en de rechtse kolom bevat informatie over de tandpositie.