

Fortidens pattedyr - palæontologisk set

ELLA HOCH

Geologisk Museum ved Københavns Universitet, Øster Voldgade 5-7, 1350 København K



Bison kopieret efter gravure i Montespan Hulen i de franske Pyrenæer (Breuil 1952)

I sidste istid begyndte mennesket at afbilde dyrene. Den klassiske Würm Istid eller i Nordeuropa Weichsel Istiden efter floden Weichsel (tysk) eller Wisla i Polen, var ikke én lang, kold tid, men et forløb af veksellende klimaforhold. Snart var det koldere, snart mindre koldt, og isen fra højt i Skandinavien bredte sig sydover og dækkede partier af Danmark to gange. I den mellemliggende, mildere tid var Danmark en del af mammutsteppen, der i et bredt bånd strakte sig fra Vesteuropa over Rusland og Sibirien til Alaska. Gennem den første kolde tid levede neandertalerne i Europa - tætte, stærke, boreale jægere med lang hjernekasse og stor hjerne. De forsvandt for omkring 35.000 år siden. Skeletterer fundet i jorden viser ændringer i kranieformen og kroppens proportioner mellem denne geologisk set ældre og en yngre type mennesker, der var mere gracile, med højt kranium og spids hage. Var det neandertalerne, der forandrede sig under ændrede klimavilkår? Eller var det en anden race, der indvandrede?

Den ny mennesketype i Europa er opkaldt efter Cro Magnon hulen i Dordogne, Frankrig, hvorfra den først blev beskrevet. Måske kom den til Europa fra Afrika over Mellemøsten, hvor fund af skeletter i form og tid svarer til en mulig udbredelsesfase. Cro Magnon menneskerne er vore nærmeste stamformer (eller er os selv). Det var dem, der skabte billederne i Europas klippehuler. Istidsmenneskets gengivelser af Europas pattedyr - mammut, bison, hest, uldhåret næsehorn, ren,

hulebjørn, urokse, huleløve, hyæne, ... - er nutidsmenneskets mulighed for i stilnede glimt af form, bevægelse og væsen at opleve dyr, der ikke eksisterer mere.

Senere tiders indelukkethed og munkelærdom forskød naturen. Med mennesket i centrum blev fabeldyrene til. Hos os var det skikkelser som helhesten, den trebenede hest uden hoved, der færdedes om natten nær kirkegården og varslede død for det menneske, der mødte den; varulven, et menneske forvandlet til ulv; og „importeret“ udefra, enhjørningen, dette farlige, hestelignende dyr med et langt, snoet horn i panden, klove og løvehale, der antoges at leve vildt i Afrika og Indien. Alle var de tankespindets afarter af pattedyr. Dog havde også fabeldyrene rod i virkeligheden - helhesten vel i den hest, der blev begravet levende på kirkegården før noget dødt menneske lagdes i den; varulven i menneskenes frygt og hemmelige beundring for ulvene, deres værste fjender i naturen; og enhjørningen i narhvalens stødtand, indført til Europa fra det fjerne Arktis uden sammenhæng med ophavsdyret og på grund af dens særegenhed tilskrevet et frygtindgydende væsen af lighed med det smukkeste, man kendte, hesten.

Med Renaissance, genfødslen af den klassiske Oldtids naturnære livssyn, der bredte sig over Europa fra Italien i 1400-tallet, ansprede intellektet til klar tænkning på godt og ondt. Man søgte den observer- og målbare virkelighed. Naturlige fænomener blev gen-

stand for rationelle forklaringer. Langsomt kom det også i Norden til en almen erkendelse af, at forsteninger er rester og spor i jorden af ældgamle, rigtige væsner. Fortidsdyrene afløste fabeldyrene.

Det indgår i det moderne verdensbillede, at tidligere tidsaldres organismer var anderledes end de nulevende. I industrikulturen bliver nysgerrigheden efter de uddøde væsner udnyttet kommercielt i produktion og salg af modeller og bøger om fortidsdyr af enhver tænkelig kvalitet. Forud for denne aktivitet går det videnskabelige og kunstneriske arbejde på at rekonstruere uddøde dyr og planter ud fra forsteninger. Det gælder for alle gengivelserne, at de er positive af vor viden: de gengiver det, vi ved, ligesom fotografiet gengiver det, lyset reflekteres fra. I denne artikel vil jeg ikke se „positivt“ på fortidsdyrene og vise dem som forsøgte rekonstruktioner, men jeg vil anskue dem palæontologisk: hvordan er vi nået til at kende dem, og hvordan er deres indbyrdes relationer gennem tiden? Emnet er stort, det er nødvendigt at nøjes med eksempler.

Siden livets begyndelse for over 3 milliarder år siden har organismerne været medaktører i Jordens kontinuerlige forandringer. Palæontologien - et ord af græsk afledning: *palaiós*, gammel; *onto-*, kombinationsform af *ón*, væsen; *lógos*, „læren om“ - er den gren af naturvidenskaben, der søger indsigt i livet forud for de nulevende arters. Gennem palæontologiske studier søger vi viden om fortidens dyr og planter, om deres form og funktion, deres levevis og deres indbyrdes slægtskab og udviklingshistorie. Vi søger også indsigt i organismernes og den uorganiske Jords stadige samspil, og forståelse af de naturlige miljøers ændringer gennem tiden.

Med fokusering på pattedyrene vil jeg forsøge at åbne nogle vinduer til palæontologiens verden med udsyn til fortiden gennem fossilerne og arven i det levende. De fremsatte meninger vil være mine, i betydningen dem, jeg foretrækker, blandt eventuelle andre. Under indtryk af ny viden må de revideres. Undervejs i teksten henviser jeg af pladshensyn kun til udvalgte arbejder, hvorfor jeg beder om tilgivelse for de mange udeladte skrifter og navne.

Forudsætninger

Efter begyndelsen i Trias, for over 200 millioner år siden, og frem mod Kvartær, som efter traditionen er hestens, elefantens og menneskets tid, var pattedyrene mangfoldigt udbredte. Dinosaurerne i Mesozoikum, Jordens Middelalder, synes at have holdt dem nede i små størrelser, men de små pattedyr var allestedsnærværende på landjorden. Meget af tiden var de talrige i både arter og individer end dinosaurerne (Archibald 1993). De fortsatte udviklingen med nærmest eksplosiv kraft på land, i havet og i luften gennem Kænozoikum, Jordens Nyere Tid, i en dinosaurfri verden. Vor mulighed for at kende de uddøde pattedyrs form, behov og adfærd er alene gennem fossilerne ved

detailleret sammenligning med nulevende dyr. Forskning er en uddybelse af dagligdags emner, og det siger sig selv, at man ved dybere indtrængen opdager hidtil upåagtede forhold, man må give ord for at kunne formidle dem. Palæontologien er en gammel videnskabsgren, og dens konvention er at benytte de klassiske sprog, græsk og latin, til navne på faglige begreber. Til sammenligning kan nævnes sedimentologien (læren om ler, sand, grus og sten, og de deraf dannede bjergarter), der som en ung disciplin overvejende benytter det moderne videnskabelige lingua franca, engelsk.

Her skal straks præsenteres begreberne fylogeni (eller phylogeni) og ontogeni, der betegner henholdsvis slægtens og individets udviklingshistorie (gr. *phylon*, race, stamme; gr. *-geneia*, *-geni*, oprindelse). Tales der, til eksempel, om hestens fylogenetiske udvikling, menes der udviklingshistorien fra hestens tidligste stamformer til den nutidige hest. Med hestens ontogenetiske udvikling menes udviklingshistorien fra det tidligste hestefoster til den samme hest som ældgammel, døende og død. Ontogenetisk udvikling kendes af enhver og har været kendt i enkeltheder hos mennesket og dets husdyr, siden mennesket blev menneske, og dyrene blev tæmmede. Fylogenetisk udvikling, derimod, har været alment og er stadig i visse sekteriske eller fundamentalistiske religiøse kredse et ukendt eller et kontroversielt begreb. Palæontologien, der anerkender de nævnte begreber, er primært en europæisk videnskabsgren og er dybt integreret i vesterlandsk kultur.

Ord som isbjørn, bogfinke, rødspætte og menneske er symbol, dels for det pågældende individ, dels for alle andre af samme slags eller art. Det næste trin under den ordning af begreberne, der er nødvendig for at meddele sig, hedder i naturhistorien slægten. Mens isbjørn, brun bjørn og grizzly bjørn er arter, er bjørn slægten. Det udtrykkes efter samme princip i den videnskabelige nomenklatur eller navngivning: slægten *Ursus* omfatter arterne *Ursus maritimus*, *Ursus arctos*, *Ursus horribilis* (med flere). I faglige tekster kursiveres slægtsnavnet og artsbetegnelsen (men ikke andre systematiske betegnelser, så som familienavnet, der er kendetegnede ved endelsen *-dae*). Det videnskabelige binominal-system (to-navns-system) blev indført af svenskeren Carl von Linné (1707-1778), for dyrenes vedkommende i 10. udgave af hans „*Systema naturae*“ (1758), hvori pattedyrene fik betegnelsen *Mammalia*. Princippet er nu formaliseret i et regelsæt om navngivning af dyr i en „*International Code of Zoological Nomenclature*“ (Ride et al. 1985). I de tilfælde, hvor dyr omtales ved slægtsnavnet alene, fokuseres der mere på den generelle form af dyret (svarende til bjørn i ovennævnte eksempel) end på artskarakteristika. (Princippet gælder også for planter.)

Under indtryk af Biblen var man længe låst fast i opfattelsen af mennesker, dyr og planter som stabile i formen. De var jo skabt af Gud og var derfor så rigtige, som de kunne blive. Den store, franske naturhi-

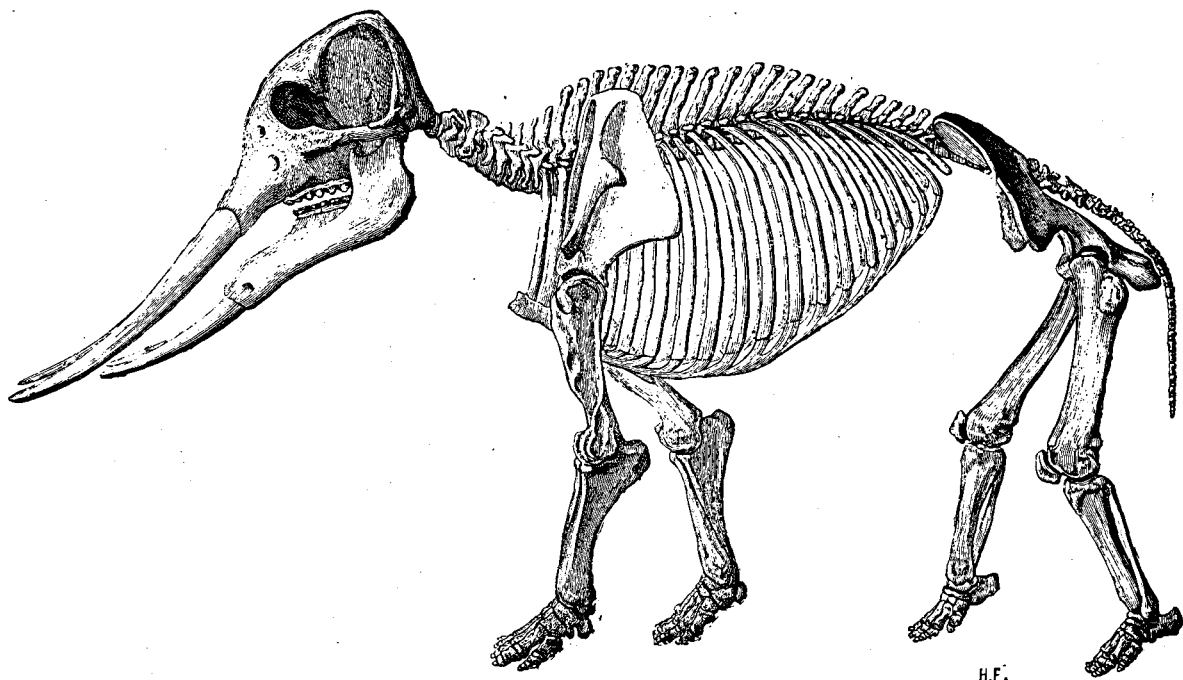


Fig. 1. Skelet af *Gomphotherium angustidens* fra Mellem Miocæn. Det fossile skelet blev fundet af palæontologen Laurillard i 1851 ved Simorre i Gers i det sydvestlige Frankrig. Størrelse: som en mellemstor, lavbenet elefant. Efter Gaudry (1878). - De lange rækker af lavkronede kindtænder og det relativt lange kranium med fire stødtænder (forstørrede fortænder), to foroven og to foruden, karakteriserer det elefantagtige dyr som en tidlig mastodont (gomphotheroid mastodont). Proboscidea, den systematiske orden, der indeholder mastodonter, elefanter, mammuter o.a., opstod i Afrika i Tidlig Tertiær. Gomphothererne kom til Eurasien (Europa-Asien) ved Miocæns begyndelse. De er stamformer for nutidens elefanter. Skelettet står i Galerie de Paléontologie, Jardin des Plantes, Paris.

storiker Georges Louis Leclerc de Buffon (1707-1788), der ræsonnerede rationelt på et omfattende grundlag af observationer og erfaring, og som brød med Biblens skabelsesberetning og dens korte tidsspannd for Jordens eksistens, hævdede stadig artens uforanderlighed i sin „Époques de la Nature“ (1778). Heri redegjorde han - som den første - for, at Jorden har gennemløbet en udvikling, dvs har en historie, som han opdelte og beskrev i seks epoker. Han fastslog samtidig, at flere arter af organismer, der levede engang, ikke eksisterer mere. En efterfølger af Buffon ved Muséum national d'histoire naturelle i Paris (på Buffons tid: le Cabinet du Roi; navneændringen fandt sted i 1793, Bezombes 1994), Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829), fremsatte ideer om lineær transformation, en gradvis ændring af formen af dyr eller plante gennem tiden som følge af ydre påvirkninger; artsbegrebet accepterede han ikke. Lamarcks teori blev i nogen grad undertrykt af kollegaen Georges Cuvier (1769-1832), hos hvem der ikke rådede tvivl om artens eksistens og formmæssige stabilitet eller om, at arten kan uddø. - Ved Københavns Universitet oversatte professor i naturhistorie Gregers Wad Cuviers „Tableau élémentaire“ (1798) i 1801-03, og han benyttede værker af både Cuvier og Lamarck i undervisningen (Spärck 1962).

Med Charles Darwins og Alfred Russell Wallaces samarbejdede præsentation i Londons Linnean Society i 1858 af deres opfattelser af evolution (Darwin & Wallace 1858; om deres brevveksling, se Gardiner 1995), og ikke mindst med Darwins velskrevne, populariserende bog om emnet, „On the Origin of Species“ året efter (Darwin 1859; flere reviderede udgaver indtil 1872), begyndte en bred indarbejdelse af forestil-

lingen om organismernes fylogenetiske udvikling. Begge ideer havde baggrund i omfattende felterfaring, Darwins under næsten fem års jordomrejse i H.M.S. „Beagle“ (Darwin 1845), og Wallaces på mangeårige ekspeditioner på Amazon Floden og i Det malayiske Arkipelag (Sunda Øerne-Malaya-Ny Guinea; Wallace 1869). Darwin udnyttede også sine erfaringer fra avl af tamdyr. Det nye på det tidspunkt i England var mindre påstanden om evolution eller udvikling end den opfattelse, at udviklingen ikke er styret (eventuelt af Gud), men alene er en følge af naturlig selektion eller udvælgelse.

Buffons seks epoker er nu erstattet af en tidsskala inddelt i æraer (som Kænozoikum), perioder (som Tertiær), etager (som Paleocæn) og diverse underenheder med lokale navne. Paleocæn i Vesteuropa udgøres af Danien (ældst) og Thanetien. I Nordamerika underinddeles etagerne på basis af landpattedyr-fossiler i de såkaldte NALMAS (og i Sydamerika i SAL-

MA's), „North American Land Mammal Ages“ (f.ex. Lillegraven & McKenna 1986; Archibald et al. 1987; Archibald & Lofgren 1990; Clyde et al. 1994; om baggrunden for NALMAS og et skema over de kænozoiske NALMAS, se MacFadden 1992). Traditionelt har Paleocæn/Eocæn-grænsen i det indre Nordamerika været regnet fra den tidligste forekomst af Perissodactyla, Artiodactyla og egentlige Primates, henholdsvis uparrettåede hovdyr, parrettåede hovdyr og primater (halvaber, aber m.m.) (Gingerich 1989). Landpattedyr-aldre er også opstillet for Europa (Russell et al. 1982; Savage & Russell 1983, s. 5: for Europa, Nord- og Sydamerika og Afrika; Schmidt-Kittler 1987).

I denne artikel følges de engelske regler for brugen af versaler i tidsbetegnelserne i nomenform; som eksempel, Tidlig Tertiær, også benævnt Palæogen (65-23,3 Ma, millioner år), der omfatter etagerne Paleocæn (65-56,5 Ma), Eocæn (56,5-35,4 Ma) og Oligocæn (35,4-23,3Ma); og Sen Tertiær eller Neogen (23,3-1,64 Ma), der omfatter Miocæn (23,3-5,2 Ma) og Pliocæn (5,2-1,64 Ma). Kænozoikum omfatter perioderne Tertiær (65-1,64 Ma) og Kvartær (1,64 Ma-nu). Før Kænozoikum var Mesozoikum med perioderne Trias (245-208 Ma), Jura (208-145,6 Ma) og Kridt (145,6-65 Ma). (Skriver man „sen Tertiær“, tænker man på et mindre klart afgrænset tidsrum i den senere del af Tertiær.) Der findes flere moderne udgaver af Jordens tidsskala baseret på forskellige undersøgelser, men stort set stemmer de overens. Her benyttes den geologiske tidsskala udarbejdet af W.B. Harland og medarbejdere ved Cambridge University i England i 1990, der også oplyser om forskellige metoder til bestemmelse af geologisk alder.

I Europa plejede man at regne Kvartær for hestens, elefantens og menneskets tid svarende til et par millioner år. Heraf var - og er - Holocæn tiden fra sidste istid til nu (omkring 10.000 år). Pleistocæn indeholdt de kendte europæiske istider og mellemistider. Med nutidens viden om Kænozoikums klimasvingninger, der strækker sig langt ud over den traditionelle Pleistocæn, har man fastsat etagens længde efter andre kriterier (1,64 Ma-10.000 år).

Tidsdimensionen er uomgængelig i palæontologien, som i geologien i øvrigt, men den synes at kunne være en barriere for indlevelsen i fagets virkelighed. Navne på rekonstruerede fortidsdyr kan læres udenad, ligesom deres størrelser, formodede levemåder og postulerede slægtskabsforhold; men ikke alle opfatter fortidsdyrene som levende væsner i deres tid og som parter i det pågældende udviklingsstadium af Jorden. Fra den miocæne *Gomphotherium* (Fig. 1), en stamform for elefanterne, til den nulevende *Loxodonta*, den afrikanske elefant, skete der ikke kun en ændring af en forholdsvis lavbenet proboscide (medlem af elefanternes orden) med to lange fortænder i både under- og overkæbe til den forholdsvis højbenede elefant med stødtænder alene i overkæben; men hele naturen ændredes - og formen af dyrene integreret heri - i takt med den fremadskridende tid.

Organismernes udseende og øvrige egenskaber er af særlig interesse anskuet som konsekvenser af deres slægtskab, tid og sted, dvs af samtlige de naturlige faktorer, der bestemte deres eksistens.

Arten i palæontologien

En art - nulevende eller uddød - er kendetegnet ved, at dens medlemmer ligner hinanden eller viser indbyrdes lighed inden for visse variationsintervaller. Hos kronhjorten, *Cervus elaphus*, for eksempel, er hannen større end hunnen og har gevir gennem en tid af året. Bimodal (to-mådig eller to-toppet) variation er ganske almindelig blandt pattedyrene; en anden betegnelse er kønsdimorfi (køns-to-formighed) som udtryk for, at han og hun af samme art er forskellige. Men også inden for de arter, hvis han og hun er så ens, at de vanskeligt kan skelnes fra hinanden på andet end kønsdelene, er der variationer betinget af genetiske udsving, alder, ernæringstilstand, hormonale forstyrrelser, læsioner eller sygdomme. Et blik ud over menneskene i en by vil vise, hvor store forskelle der kan være imellem artsfæller. At alle nutidens mennesker, uafhængigt af hudfarve, størrelse eller andre karakterer, regnes for at tilhøre én art, *Homo sapiens*, er en følge af den biologiske artsdefinition: en art omfatter alle indbyrdes fertile (frugtbare) individer, hvis afkom er fertilt. Tamhunden (Fig. 2), der findes i de mest bizarre former og størrelser opnået ved avl, er også én art, *Canis familiaris*, hvilket forklarer de ulykkelige tilfælde af intens tiltrækning imellem en gravhund og en rottweiler eller tilsvarende „umuligheder“.

Det, at varieteter eller racer, hvis ellers størrelsen af individerne tillader det, kan formere sig indbyrdes, mens arter er adskilt ved en barriere af ufrugtbarhed (enten ved første krydsning eller i hybriderne), blev brugt imod Darwins og Wallaces teorier om evolution som en følge af naturlig selektion af 1800-tallets engelske „nytte-creationister“ (jvf. „utilitarian creationism“, Cronin 1991). Disse så en guddommelig skabelse med et formål eller en hensigt bag hver arts eksistens. Creationisternes spørgsmål lød: Hvordan kan én art blive til en anden art eller blive til to, dvs hvordan kan der opstå en ufrugtbarheds-barriere under evolutionen, når ufrugtbarhed umuligt kan fremkomme ved naturlig selektion? Spørgsmålet optog begge videnskabsmænd. Darwins undersøgelser (om begges arbejder og forskellene mellem deres tanker, se Cronin 1991) førte ham til en erkendelse af, at artsgrænsen slet ikke er skarp i alle tilfælde, og at steriliseringsbarrieren ikke er selekteret frem, men kan være f.ex. en tilfældig følge af anden selektion (Darwin henviser til organismernes følsomhed over for giftstoffer, der kan være arts-karakteristisk uden at have været bestemmende for arternes udvikling). Forklaringen harmonerer med nutidens opfattelse af, at arter kan opstå ved isolation: hvis en delmængde individer af en art isoleres fra resten, hvilket sker på mange måder i naturen, vil de to enheder under forskellige selektionspres kunne udvikles til to arter.

Fig. 2. Tamhund, *Canis familiaris*, fra Papua New Guinea. Den ligner den australske dingo, men er mindre. Ny Guineas hunde gør ikke, men de hylér i kor („Ny Guineas syngende hunde“). - Oprindelige tamhunde er afledt fra ulve i forskellige geografiske varianter (underarter), såsom *Canis lupus lupus* i de nordlige egne, og *C. lupus arabs* og *C. lupus pallipes*, henholdsvis den arabiske og den indiske ulv, i sydligere egne (Clutton-Brock 1981). Hundens intelligens er indstillet på socialt liv af lighed med ulvens, der i mange henseender harmonerer med menneskets. Ved avl kan man fremme visse egenskaber og undertrykke andre. Racehunde fremavlet efter ønsker om ændret snude-, øre- eller benlængde eller andre ydre træk kan have forringede sanser og forstand. - Den normale hund, som vist på billedet, er et eksempel på de avancerede pattedyr. Det ses af bl.a. benenes form: hunde går på tærne med mellemhånd og -fod stående næsten lodret som en forlængelse af benene (jvf. senere). Pels og store, bevægelige ydre ører hører til pattedyrenes særkender. (Fot. EH)



Artsdefinitionen og artsidentifikationen volder stadig kvaler (jvf. Williams 1995). Hos de levende dyr kan man - under de rette omstændigheder - se sig til svaret på, om individer er af samme art svarende til ovennævnte artsdefinition. Langt vanskeligere er det, når det drejer sig om uddøde dyr: hvordan erkendes arten på fossiler? Andrew B. Smith gennemgår i „Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns“ (1994) de forskellige anerkendte varianter af den biologiske artsdefinition. Han slutter med at konkludere, at for fossilerens vedkommende gives der ingen andre karakterer at vurdere arten på end de morfologiske, dvs de formmæssige. Dette gør fossilerens form til emnet for videnskabelige tolkninger. I mammutens tilfælde er der ingen tvivl om artsforskelligheden fra andre elefantagtige dyr. De frosne mammutlig fra istiden i Sibirien giver mulighed for at studere hele skeletter med bevarede tænder, muskulatur, hud, pels, ører, snabel, tarmsystem, maveindhold etc. Arten mammut er videnskabeligt betegnet ved *Mammuthus primigenius* (et grundigt værk om mammutten er af Lister & Bahn 1994; se også Vereshchagin 1974; om mammutten i Danmark, se Aaris-Sørensen 1988 og Aaris-Sørensen et al. 1990). Men inden for vertebratpalæontologien, den del af palæontologien, der beskæftiger sig med hvirveldyrene, herunder pattedyrene, er fossilerne i de fleste tilfælde langt mere fragmentariske, og der kendes langt færre stykker fra samme slags dyr at analysere formen på. Særligt iøjnefaldende er vanskelighederne i tilfælde, hvor de foreliggende fossiler repræsenterer usammenlignelige dele af dyret, såsom partier af kraniet, af bækkenet og af en fod.

Men trods sådanne vanskeligheder under analysen

af et fossil kan man alligevel vælge at beskrive det som en ny art. Begrundelsen er, at hvis man ikke giver fossilet en videnskabelig betegnelse med tilhørende beskrivelse af dets formmæssige egenskaber, hvormed det refereres til det zoologiske/botaniske (inklusive palæontologiske) system, suppleret med fundets geologiske baggrund (geologisk alder og miljø), eksisterer det så godt som ikke i den videnskabelige verden: man kan vanskeligt tale om noget uden navn og kendt identitet. Om nødvendigt, kan en palæontologisk art siden revideres, f.ex. hvis der bliver fundet yderligere oplysende stykker af samme slags dyr. Et kranium beskrevet som én art og dele af et kropsskelet beskrevet som en anden art, der ved fund af et komplet skelet viser sig at tilhøre samme art, får det videnskabelige navn, hvorunder arten først blev beskrevet (sammenlign f.ex. Hoch 1980 med Peters 1983). Det sker også, at neontologiske arter (arter af nulevende dyr og planter) må revideres.

Den intraspecificke variation, dvs variationen af individerne inden for én art, kan afstedkomme fejl-tolkninger, ikke mindst hvor det drejer sig om fossiler. Bred intraspecific variation ses f.ex. hos visse arter af dybhavsfisk, hvor hunnen er stor og tyk, og hannen er som et lille appendix på hende; eller hos bier, hvor der er dronning, droner og arbejdere inden for samme art. Hvis man finder lignende dyr som spredte fossiler, kan det føre til opstillingen af to eller flere arter for hver sande art, indtil man erkender den intraspecificke variationsbredde. Overtallige arter kan revideres ved en sammenlægning af flere arter til én. I andre tilfælde, hvor det formenes, at den indeholdte formvariation overstiger intraspecific variation, kan der ske opsplitting af én art til flere. Sådanne afgørel-

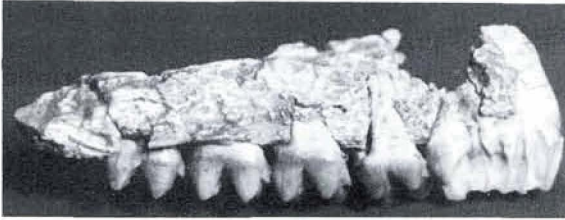


Fig. 3. Type (palæontologisk type, typefossil). Del af højre overkæbe, set fra ydersiden, med en præmolar (forkindtand) og fire molarer (egentlige kindtænder) af *Watutia novae-guineae* gen. et sp. nov. (ny slægt og art) beskrevet af Flannery, Hoch & Aplin 1989. Størrelse: x 1,3. - *W. novae-guineae* er en uddød kænguru-art fra Ny Guineas Pliocæn opstillet på øvre og nedre kindtandsrækker. Fire molarer er det karakteristiske antal for pungdyr. Primitivt har pungdyr 3 præmolarer og 4 molarer, placentaler 4 præmolarer og 3 molarer pr kæbehalvdel. Mængden af tænder reduceres i flere udviklingslinier. (Fot. EH)

ser er empirisk og subjektivt begrundede, da ingen kender den naturlige overgrænse for intraspecifik variation. En så ekstrem kønsdimorfi som hos de nævnte dybhavsfisk forekommer ikke hos nulevende pattedyr, men vi har ingen mulighed for at vide, hvordan det forholdt sig hos for længst uddøde arter. - Lad dette tjene som eksempel på den systematikken iboende usikkerhed, der også begrundes, at palæontologer viger tilbage for at angive „antal fossile arter“ på forskellige tidspunkter af Jordens historie. Som altid i videnskaben må man imidlertid arbejde videre med „den bedst mulige sandhed“ som eneste fremkommelige vej til dybere forståelse.

Med arten som den basale enhed (men hyppigt erstattet med højere systematiske enheder) opbygges stamtræer, der afbilder udviklingshistorien i overensstemmelse med vort evolutionære natursyn. Ud fra de formmæssige karakterer (og andre karakterer, hvor sådanne haves) tegner kladisterne såkaldte kladogrammer, der illustrerer en begrundet antagelse om beslægtetheden af de undersøgte organismer. (Kladister er tilhængerne af en særlig systematisk skole, se f.ex. Bonde 1987; en uddybende fagbog er af Eldredge & Cracraft 1980; andre eksempler er Tassy 1990 og Wible 1991.) Et kladogram kan omfatte både fossile og nutidige taxa (ental taxon, en systematisk enhed, såsom art, slægt, familie), og det oplyser intet om deres geologiske alder. Et stamtræ afbilder derimod organismernes beslægtethed i forhold til tiden. Som forudsætning for opbygningen af dendrogrammer (kladogrammer og stamtræer) analyseres fossilernes eller organismernes form (og eventuelt andre karakterer), og der sammenlignes med andre fossiler og organismer af antaget nærmere eller fjernere slægtskab med henblik på at udpege primitive versus specialiserede eller avancerede træk (den metodologiske baggrund herfor er den traditionelle sammenlignende anatomi).

Primitiv versus specialiseret kan illustreres ved føl-

gende eksempler: Hånden hos mennesket er primitiv, hvad angår fingerantallet 5, der svarer til grundantallet hos de post-devone tetrapoder (padder, krybdyr, fugle og pattedyr fra tiden efter Devon). Hos primaterne (halvaber, aber, mennesker og stamformerne fra Kridt til nu) kan tommelfingeren bevæges imod de andre fingre i et simpelt tang-greb, hvilket følgelig også er en primitiv karakter hos mennesket. Men hånden hos mennesket er specialiseret eller avanceret, hvad angår dens præcisionsgreb. Hestens forfod er ekstremt specialiseret til løb på spidsen af den midterste finger. Et fingerantal på 5 fortæller intet andet end, at der er tale om et hvirveldyr, der udviklingsmæssigt står over paddestadiet i Sen Devon. Specialiserede karakterer, såsom håndens præcisionsgreb og forfodens monodactyli (gr. *mónos*, en enkelt; gr. *dáktylos*, finger eller tå), giver mere nøjagtige oplysninger om slægtskab end primitive karakterer, i de nævnte tilfælde med henholdsvis menneske og hest. Hinanden lignende specialiseringer kan forekomme i forskellige udviklingslinier; et senere omtalt eksempel vil være hesten, *Equus*, i Nordamerika og litopternen *Thoatherium* i Sydamerika; i sådanne tilfælde tales om udviklingsmæssig parallelisme eller konvergens. Et fingerantal på 5 er specialiseret i forhold til de tidligste (sent devone) padders fingerantal på 6 (*Tulerpeton*, Lebedev & Clack 1993) til 8 (*Acanthostega*, Coates & Clack 1990). Tilstanden primitiv/specialiseret er, som det ses, relativ. Det er de relativt avancerede karakterer, der benyttes til placeringen af taxa såvel i kladogrammet som i stamtræet.

Den evolutionære arbejdsmetode fører til opbygningen af stamtræer ud fra brede overvejelser om beslægtethed. Den kladistiske arbejdsmetode med hensyn til opbygningen af kladogrammer adskiller sig herfra ved at være en stringent matematisk metode, der imidlertid - og det er dens alvorlige svaghed - er baseret på subjektiv afgørelse af karakterers avancerethed. Arbejdsprocessen er, at objekternes (fossilernes, organismernes) karakterer analyseres af systematikeren, hvad angår tilstanden primitiv/avanceret, hvorefter resultaterne fra analyser af hvert objekt udgør „billedet“ af objektet. En regnemæssig sammenligning af „billederne“ foretages (manuelt eller ved hjælp af et computerprogram), og objekterne tildeles taxonomisk rang efter grad af avancerethed. I tilfælde af flere valgmuligheder vælges altid den simplest mulige efter parsimoni- (eller påholdenheds-) princippet.

Eftersom det er individer inden for en art - og ikke slægter, familier eller højere systematiske enheder -, der formerer sig og giver ophav til de efterfølgende generationer, må en stamform principielt altid være en art. Gennem Jordens historie er arter uddøde, som det skete med mammutten, eller har udviklet sig til andre arter. I relativt stabile miljøer, som på dybe havbunde, synes arter at eksistere gennem længere tid end i mere økologisk urolige miljøer, som på land under Pleistocæns istider og mellemistider. I tilknytning til udvikling skal der kort fokuseres på begreberne mono-

fyli og parafyli. En art og alle dens efterkommere siges tilsammen at udgøre en monofyletisk gruppe. En art og nogle af dens efterkommere, eller en række arter, der ligner hinanden i forskellige henseender og af den grund er blevet klassificeret sammen i én systematisk enhed, uden at man egentlig ved, om de har samme stamform, og uden at samtlige deres meget nære slægtninge er inkluderet i gruppen, kaldes en parafyletisk gruppe (gr. *para-*, [flere betydninger], næsten). Kun monofyletiske grupper har interesse for den fylogenetiske systematik, dvs den systematik, der udtrykker organismernes indbyrdes beslægtethed (illustreret i kladogrammer eller stamtræer), eftersom de er de eneste, der er egentlige og hele fyletiske enheder.

I den praktiske verden - uden for teoriernes beskyttede rum - er det imidlertid uhyre vanskeligt at sikre sig, at man har at gøre med udelukkende monofyletiske grupper. En årsag er, at det kan være svært at skelne specialiserede karakterer fra primitive, især for fossillernes vedkommende, der sjældent er perfekte skeletter og endnu sjældnere viser træk af organismernes bløddele. Og det kan være umuligt at afgøre, hvilke (antaget) specialiserede karakterer blandt flere, der har den bærende sandhedsværdi for tolkninger om slægtskab. En organisme har en uendelighed af karakterer, der ikke altid er skarpt afgrænsede fra hinanden og éntydigt definérbare; og karaktererne ændrer sig under den fylogenetiske udvikling hver for sig afhængigt af og i forhold til de øvrige karakterers udvikling. Hver art er kendetegnet ved en mosaik af relativt avancerede og relativt primitive karakterer. Paralleludvikling af karakterer i forskellige udviklingslinier er også en fejlkilde.

Nogle systematikere forsynder sig imod de nødvendige forbehold; brugen af parsimoni-princippet på i forvejen mangelfuldt materiale fjerner yderligere resultaterne fra virkeligheden. Kladismen groede ud af en arbejds metode, som den tyske entomolog Willy Hennig (1913-1976) fulgte under systematiseringen af nulevende insekter. Men, som hans landsmand, Jens Lorenz Franzen (1995) udtrykker det: „Hennig ville have været meget ulykkelig, dersom han havde set den metode, der var ment til slægtskabsanalyse af levende arter, blive anvendt på fossiler og ofte under brug af meget simple strukturer“. På et omfattende, velbevaret fossilmateriale indsamlet inden for så snævre geologiske tids- og stedsmæssige rammer, at der er en sandsynlighed for nærmere slægtskab imellem de repræsenterede organismer, er kladistisk analyse derimod udmærket som arbejds metode under forsøg på tolkning af de fylogenetiske relationer (se f.ex. Archibald 1993).

Den palæontologiske art har en håndgribelig realitet i typefossilet (Fig. 3), som er det fossil - udvalgt af forskeren, der opstiller eller definerer arten -, der eksemplificerer artens egenskaber, samt i de øvrige fossiler, der henføres til arten (se f.ex. Flannery et al. 1989). Til forskel fra arten er de højere taxa altid konventioner om slægtskab, der i praksis afgøres ud fra

grader af lighed. Slægten kan opfattes som udtryk for vor antagelse om arternes fylogenetiske samhørighed, familien for slægternes fylogenetiske samhørighed, ordenen for familiernes fylogenetiske samhørighed.

Megen forskning på de nulevende dyrs og planter indbyrdes slægtskab sker i disse år inden for molekylærbiologiens område. Resultaterne kan være interessante supplementter til de makro-morfologiske konklusioner. De har også interesse for palæontologien, bl.a. i de tilfælde, hvor fossile arter kan relateres til nulevende arter. Der er stor opmærksomhed på muligheder for anvendelse af fossilt organisk stof i molekylærbiologiske undersøgelser. Mens biosystematikken baseret på organismernes form erfaringsmæssigt er mangelfuld, rider molekylærfylogeni (systematik baseret på molekylærbiologi) imidlertid stadig på en bølge af begejstring og tro hos mange på, at med den åbnes dørene til sandheden. Heldigvis er en sund skepsis begyndt at udmønte sig i kritiske undersøgelser (f.ex. Philippe & Douzery 1994). Evolution foregår ved ændringer af generne, og kroppens ændringer følger genernes ændringer. Den ovennævnte kompleksitet med hensyn til kroppens karakterer er en genspejling af den genetiske kompleksitet.

Pattedyr-ordnernes indbyrdes beslægtethed er fortsat uafklaret og er et aktuelt forskningsemne. Et alsidigt begrundet, tentativt fylogenetisk stamtræ over hovedgrupperne af uddøde og nulevende pattedyr er publiceret af M.J. Novacek (1992, 1993).

Sprede kig på pattedyrenes historie

Det 1207 sider store værk „Mammal Species of the World“ (Wilson & Reeder 1993), Verdens arter af pattedyr, angiver mængden af kendte, nulevende eller nyligt uddøde eller udryddede arter af pattedyr til 4629. Dertil skal føjes stor muntjak (en hjortart) og Vu Quang oxen, *Pseudoryx nghetinhensis*, der blev opdaget i bjergskovene i det nordlige Vietnam ved grænsen til Laos for kort tid siden (Baagøe 1993; Dung et al. 1993); og en hidtil ukendt trækænguru, en bjergrotte og en flagermus fundet i skovene på Carstenz Mountains i Irian Jaya, det vestlige Ny Guinea i 1994 (Flannery 1995). Dette er set fra videnskabens synspunkt. De lokale mennesker har selvsagt længe kendt til bemeldte dyr, og der eksisterer givetvis flere pattedyrarter, især småformer, der endnu ikke er videnskabeligt beskrevet - og måske aldrig vil blive det, hvis de hastigt fremadskridende miljø-ødelæggelser fortsætter. Nutiden er atypisk i Jordens historie ved at være domineret af én større art, mennesket, der i ekstrem grad decimerer antallet af de såkaldte vilde dyr. I „Leaving Eden. To protect and manage the Earth“ ækvivalerer Euan Nisbet (1991) situationen gennem dette århundrede med de mest markante episoder af uddøen i Jordens historie, som den i seneste Kridt (der begrunder grænse- dragningen Kridt/Tertiær). Som et eksempel på omfanget af menneskeforvoldt uddøen nævner Nisbet, at

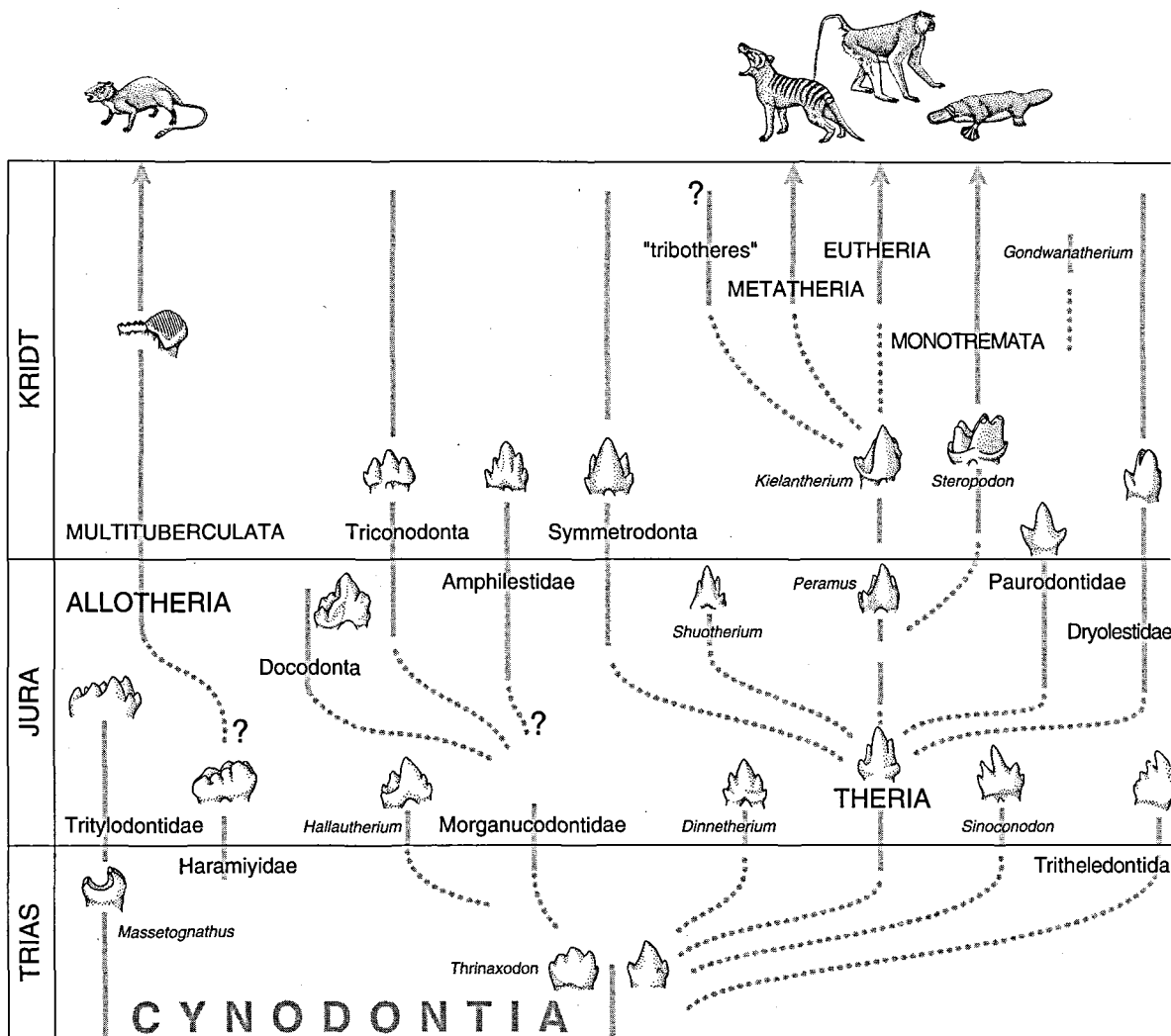


Fig. 4. Stamtræ over Mesozoikums pattedyr. Omarbejdet efter Jenkins (1990) og Kielan-Jaworowska (1992). - De mesozoiske pattedyr-taxa er hver symboliseret ved formen af en kindtandskrone. Tænder er i mange tilfælde det eneste velbevarede, der kendes ved opstillingen af ny arter af disse små, fragile og meget gamle dyr. Fra stamgruppen Cynodontia inden for Therapsida, „de pattedyr-lignende krybdyr“, er afledt eller tre udviklingsgrene. Den ene uddøde i Jura, de øvrige fortsatte ind i Kænozoikum i form af multituberculater, monotremer, pungdyr (Metatheria) og placental pattedyr (Eutheria). De fire grupper er her repræsenteret symbolsk ved henholdsvis *Nemegtbaatar* (jordlevende multituberculat fra Sen Kridt i Nemegt Ørkenen, Mongoliet; efter Kielan-Jaworowska & Gambaryan 1994), *Ornithorhynchus* (næbdyr, Australien), *Thylacinus* (pungulv, uddød, Australien) og *Cercopithecus* (marekat, Primates, Afrika). Allotheria og Theria har samme systematiske rang (underklasse) inden for klassen Mammalia. Theria i Jura kaldes traditionelt Pantotheria. Diagnostisk for pattedyr er, bl.a., de relativt komplekse kindtænder med flere rødder. Hos nutidens pattedyr udgøres kindtænderne af: præmolarerne (forrest i kæben) med en mælketands-generation, og molarerne (bagest) uden mælketands-forløbere (se også tekst til Fig. 3). Om udviklingen af tandsystemerne, se Westergaard (1983).

man i det vestlige Ecuador vurderer, at der gennem de seneste 25 år er blevet udryddet 50.000 arter (dyr og planter) med den stedlige regnskov. Mennesket var udbredt over alle Jordens beboelige kontinenter før slutningen af sidste istid (for omkring 10.000 år siden; et verdenskort med retninger og tider for udbredelsen kan ses i tidsskriftet „La Recherche“ 26, 1995, s. 612-613). Ved jagt og anden efterstræbelse (indfangning til dy-

rehandler og zoologiske haver har påvirket naturlige bestande siden den klassiske Oldtid), ændring eller ødelæggelse af flora og jordbund og indførsel af dyr og planter til ny egne - hunde, svin, rotter, katte, ræve og kvæg samt bakterier og virus i særdeleshed - har mennesket forstærket den puls af uddøen, der fulgte de hastige klima- og deraf følgende miljøændringer ved istidens slutning (overgangen Pleistocæn/Holo-

cæn). Alt i alt er der derfor grund til at tro, at antallet af nulevende pattedyrarter er mindre end tilsvarende tal fra betydelige afsnit af Kvartær og Tertiær.

Sidstnævnte periode, der varede godt 63 millioner år, så for alvor pattedyrenes opblomstring. Til at begynde med, i Paleocæn, var de fleste pattedyr stadig ret små, og fugle (efterkommere af tidlige theropoder eller rovdinosaurer), krokodiller og øgler (varaner, slanger o.a.) var dem sikkert ofte overlegne. Fra Mesozoikums mange slags små pattedyr vides fire hovedgrupper at have overskredet Kridt/Tertiær-grænsen: multituberculater, monotremer (kloakdyr), pungdyr og placentale pattedyr (Fig. 4).

Multituberculaterne, små plante- og „alt“-ædere af nogen lighed med gnavere, havde været en af de store pattedyr-grupper i Jura og Kridt (f.ex. Lillegraven & McKenna 1986). I Sen Trias var de sandsynligvis repræsenteret af de dårligt kendte haramiyider (om disse, se f.ex. Sigogneau-Russell 1991a). En antagelse om, at multituberculaterne var dominerende gennem Mesozoikum (Hurum 1994) skal dog nok modificeres til at gælde for den nordlige halvkugle, hvor de fleste fossil-lokaliteter med pattedyr fra Sen Kridt og Paleocæn har overvægt af multituberculat-fossiler (Kielan-Jaworowska & Gambaryan 1994). Fra Gondwana - det store sydkontinent, der i løbet af Kridt og begyndelsen af Tertiær blev brudt op ved pladetektonik og blev til Sydamerika, Afrika (inklusive Arabien), Madagaskar, Antarktis, Indien, Sri Lanka, Australien og New Zealand (Lillegraven et al. 1979; Smith et al. 1981) - er der foreløbig kun påvist ganske få multituberculater, såsom *Hahnodon taqueti* fra Tidlig Kridt i Marocco (Sigogneau-Russell 1991b) og *Ferugliotherium windhauseni* fra Sen Kridt i Patagonien (Krause et al. 1992).

Omkring overgangen Kridt/Tertiær skete der en vis uddøen blandt multituberculaterne (Carroll 1988) eller reorganisation (sensu Archibald 1993) i form af uddøen/udvikling. Det fremgår særlig tydeligt i det vestlige Nordamerika, der er det område, hvor pattedyrenes udvikling i det pågældende tidsrum, først og fremmest i Tidlig Tertiær, er bedst kendt (f.ex. Gingerich 1989; Archibald & Lofgren 1990; Clyde et al. 1994). Multituberculaterne var formrige i Paleocæn og kendes fra Nordamerika, Europa og Asien (f.ex. Teilhard de Chardin 1921-22; Granger & Simpson 1929; Krebs 1987; Fox 1990; Dashzeveg et al. 1995). De fleste var små dyr, en af de største var *Taeniolabis taöensis* med et 16 cm langt kranium (Granger & Simpson 1929), men egentligt store former udvikledes aldrig. Der synes ikke at være strukturer i deres kropsskelet, som principielt ville umuliggøre en størrelsestilvækst (om skelettet, se f.ex. Kielan-Jaworowska & Gambaryan 1994), men kranieformen som betingelse for fødeindtagelsen (Gambaryan & Kielan-Jaworowska 1995) og adfærden kan måske have begrænset mulighederne? Antallet af multituberculater gik tilbage gennem Eocæn, og gruppen uddøde nær midten af Tertiær, for omkring 35 millioner år siden. De yngste multituberculater er rapporteret fra Nord-

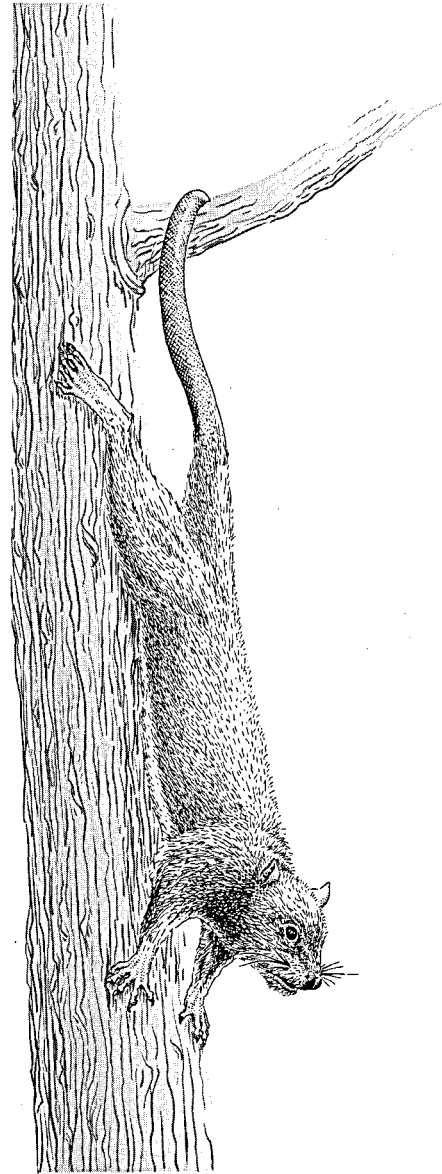


Fig. 5. Multituberculaten *Ptilodus kummae* fra Paleocæn i Saskatchewan, Canada. Fra snude- til halespids: 32 cm. Gentegnet efter Jenkins & Krause (1983). - Rekonstruktionen er baseret på et velbevaret, næsten komplet, fossilt skelet. *Ptilodus* (og flere andre amerikanske multituberculater, så vidt kropsskelettet er kendt) var specialiseret til liv i træerne: skinnebenets og ankens skelet viser, at bagfoden med krumme, spidse kløer kunne vendes med tærne næsten bagud til løb ned ad stammerne med hovedet forrest; bagfoden var fleksibel (til greb om grene og stammer); 1. bagtå (storetåen) kunne drejes ud fra de øvrige tæer; halen er lang og stærk, og halevirvlerne har snohale-specialiseringer. I ankens og fodens bygning såvel som i halens sno-funktion ligner *Ptilodus* Nordamerikas opossum eller pungrotte. Skelettet af *Ptilodus* viser også velbevarede pungben, som man regner med alle Mesozoiske pattedyr havde.

amerikas Chadronian, svarende til seneste Eocæn (tidligere regnet for tidligste Oligocæn, jvf. Hurum 1994 og Prothero 1994). Multituberculaterne havde da eksisteret gennem mere end 160 Ma, hvilket er længere end nogen anden taxon af pattedyr.

Multituberculaternes navn er inspireret af de mange tuberkler eller „knopper“ på kindtændernes tyggeflader, på de bageste kindtænder arrangeret i to eller tre lange rækker. Fortil i munden er der to kraftige fortænder foroven og forneden af lighed med gnavernes; hjørnetænderne er reducerede (hos nogle findes små hjørnetænder i overmundten), og de forreste kindtænder i undermundten kan udgøre en stor, riflet skæreklinge (se tandsymbol i Fig. 4 og illustrationer hos bl.a. Granger & Simpson 1929; Clemens & Kielan-Jaworowska 1979; Benton 1990). Specialiseringen til planteføde skete hos multituberculaterne 130 Ma før end hos (nogle af) placentalerne, der var insektædere indtil omkring Kridt/Tertiær-grænsen. Multituberculater fra Nordamerika i Kridt og Tidlig Tertiær har vist specialiseringer, specielt i fødder og hale, der sammenlignet med nulevende dyr angiver, at disse former levede i træerne (Jenkins & Krause 1983; Fig. 5). Seks multituberculater fra Sen Kridt i Gobi Ørkenen, beskrevet af Kielan-Jaworowska & Gambaryan (1994, med en rekonstruktion af *Nemegbaatar* i et månebelyst landskab til illustration af dens formodede natlige aktivitet), viser ingen tilpasninger til klatring - som det kunne forventes i et miljø med særdeles sparsom trævækst (Gobi Ørkenen har henligget stort set uforandret siden Sen Kridt, Jerzykiewicz et al. 1993).

Hvad angår monotremerne, ved man ikke meget om udviklingshistorien. Gruppen kendes kun fra den sydlige halvkugle og synes hjemmehørende på Det australske Kontinent - Tasmanien, Australien, Ny Guinea og mange småøer, der ligger på én kontinentplade, tilsammen kaldet Meganesen (sensu Flannery 1991). Herfra er alle sent kanozoiske monotremer beskrevet. Disse er udelukkende forskellige myrepindsvin og næbdyr, blandt andre de meget store, sent pliocæne-pleistocæne myrepindsvin i Australien og Tasmanien beslægtet med Ny Guineas nulevende bjergform *Zaglossus bruijni* (Pledge 1983; Flannery 1990) og det store næbdyr *Obdurodon insignis*. Fossile rester af *Obdurodon* er fundet flere steder i det indre af Australien inden for tidsrummet Sen Oligocæn-Mellem Miocæn: i South Australia (Archer 1990; Rich 1991) og i Queensland, ved Riversleigh, en rig fossil-lokalitet med regnskovsdyr. Her er der udgravet et velbevaret kranium af *Obdurodon* (Archer et al. 1991). Det ser ud til, at dette næbdyr havde tænder hele livet, i modsætning til det nulevende næbdyr, *Ornithorhynchus anatinus*, der kun har tænder tidligt i livet, men horn-“puder“ på kindtændernes pladser som voksen (Murray 1991). Indtil ind i Miocæn var Australiens indre regnrigt med søer og vandløb, hvor næbdyrene holdt til. Fra Mellem Miocæn blev det tørt, og nu lever næbdyr kun i de øst-sydøstligste egne, der til dels betinget af bjergene er vandrige, fra det nordlige Queenslands tropiske regn-

skove til Tasmaniens vintersneklædte højland i syd (Strahan 1983). Af myrepindsvin findes der i nutiden to arter, bjergformen i Ny Guinea, som nævnt, og *Tachyglossus aculeatus* i Ny Guinea (Flannery 1990), så godt som overalt i Australien og på Tasmanien, hvor det kan overvintre i hi (Griffiths 1968, 1978; Grigg et al. 1990; Jenkins 1990).

Det ældste vidnesbyrd om monotremernes eksistens er et 110 millioner år gammelt kæbestykke med tre kindtænder fra Tidlig Kridt uddraget af opalminerne ved Lightning Ridge, New South Wales (Ritchie 1985). Fossilet blev beskrevet som *Steropodon galmani* af Archer et al. (1985), der konkluderede ud fra en tolkning af tandformen som tribosphen (som hos pungdyr og placentale pattedyr, se senere), at monotremerne er nærmest beslægtet med Theria. En ældre opfattelse var, at monotremerne var de sidste overlevende af en gruppe pattedyr, der indeholdt multituberculaterne (jvf. Wible 1991: Introduction). Ifølge en revideret tolkning ved Kielan-Jaworowska et al. (1987) er *Steropodons* tandform [endnu] ikke egentlig tribosphen, og monotremernes udviklingslinie udgik fra Theria forud for pungdyr og placentale pattedyr, i Sen Jura; sidstnævnte uddifferentieredes i Tidlig Kridt (Fig. 4). Kun ét fossil fundet uden for den australske region er hidtil blevet henregnet til monotremerne: en kindtand fra Tidlig Paleocæn i Patagonien i det sydlige Sydamerika (Pascual et al. 1992). Dens systematiske bestemmelse til næbdyrfamilien må betragtes med nogen reservation, indtil den bliver underbygget ved flere fund; men det understreges samtidig, at Patagonien, næst efter Antarktis, er det mest nærliggende sted at søge monotremer uden for Australien, som det fremgår i det følgende.

Der er ikke påvist rester af monotremer blandt de sent eocæne fossiler på Seymour Island ved Den antarktiske Halvø (om øen, se Welton & Zinsmeister 1980). Faunaselskabet omfatter bl.a. små pungdyr (Woodburne & Zinsmeister 1982, 1984) og placentale pattedyr, heriblandt en edentat (slægtning til dovendyrene), to slægter af hovdyr af sydamerikansk affinitet, en lille insektæder og rester af archæocete hvaler (Goin & Carlini 1995). Denne del af Antarktis stod i kontinental forbindelse med Sydamerika (Patagonien) også efter, at Afrika, Madagaskar og Indien var gledet bort fra Gondwana, og sammenhængen varede til ind i Tidlig Tertiær. Det vides ikke, hvor længe der var landforbindelse, men et shelf-område (med havdybder til et par hundrede meter), tidvis måske med øer eller landbro, synes at have eksisteret indtil Drake Passagens åbning (med oceandybde) for omkring 23,5 millioner år siden (Zinsmeister 1982). På den modsatte side af Antarktis var der landforbindelse til Australien. Denne kontinentale sammenhæng blev endeligt brudt i Sen Eocæn, for omkring 38 millioner år siden (se senere) med dannelse af oceanbund mellem Antarktis og Australien. Det australske kontinent gled nordpå - skydende Ny Guinea op langs „forkanten“ i tiden omkring Mellem Miocæn (Rich & van Tets 1985) - med en isoleret fauna, der, som mange har hørt tale om,

omfattede pungdyr og monotremer (og padder, krybdyr, fugle, lungefisk m.m.). Mindre kendt er, at der også i det tidligt tertiære Australien levede placental pattedyr. Flagermusene har en lang og fascinerende historie på Det australske Kontinent. Den er særligt studeret af palæontologen Suzanne Hand i Sydney (se f.ex. Archer et al. 1991 og Hand et al. 1994; en australsk flagermus fra Miocæn har vist sig at være nært beslægtet med miocæne europæiske flagermus, Sigé et al. 1982). Men der synes også at have været ikke-flyvende placentaler, der senere er forsvundet.

Kendskabet til nogle af disse dyr har vi fra en fossilfauna fra Tidlig Eocæn, for omkring 55 millioner år siden, hvor der muligvis stadig var landforbindelse til Antarktis (Godthelp et al. 1992). „The Tingamarra Local Fauna“ fra Murgon i det sydøstlige Queensland er den tidligste tertiære og eneste eocæne pattedyr-bærende fossilfauna kendt i Australien. Foruden pattedyr er der rester af Australiens ældste frø, trionychide skildpadder og madtsoiede slanger (Scanlon 1993) samt af fugle (Boles et al. 1994; Boles 1995). Pungdyrene er dobbelt så gamle som nogen tidligere kendte australske pungdyr. En ny slægt og art, *Thylacotinga bartholomaii*, er beskrevet af Archer et al. (1993), der også fortæller, at de 32 pattedyrtænder, der foreløbig kendes, repræsenterer mindst syv arter. Heriblandt er en flagermus (Hand et al. 1994) og en (formodet) condylarth-lignende placental („urhovdyr“ eller arkaisk ungulat) bestemt på en lille, knap 2,5 mm lang tand. Dyret er kaldt *Tingamarra porterorum* af Godthelp et al. (1992). Både tandens form og emaljens ultrastruktur underbygger bestemmelsen til placental; og der kendes små condylarth-lignende placentaler i Sydamerikas Paleocæn, som *Tingamarra* kunne være beslægtet med (se henvisninger i Godthelp et al. 1992).

Der er ingen spor af ikke-flyvende placentaler i de forholdsvis talrige fossilfaunaer i Australien fra den senere del af Tertiær førend Sen Miocæn eller tidligste Pliocæn, hvor der er nytillkomne placentaler fra Asien (Godthelp 1989). I Tingamarra-faunaen, tilsvarende den fra Seymour Island fra Sen Eocæn, er der ikke konstateret monotremer. Fraværet kan have flere årsager, så som at de pågældende landskaber af en eller anden grund ikke var monotrem-egnede.

Monotremer, pungdyr (Marsupialia eller Metatheria) og placental pattedyr (Placentalia eller Eutheria) samt nogle uddøde grupper er nu forenet i Theria (Fig. 4). - Det skal dog bemærkes, at faglitteraturen også fra de senere år opviser flere eksempler på, at monotremerne udelukkes fra Theria (f.ex. Carroll 1988; Benton 1990; Wible 1991). - Inden for Theria er pungdyr og placentaler, som berørt, karakteriseret ved tribosphene molarer: grund-tandformen i overmund er en stor trekant med tre hovedspidser (samt bispidser) på tyggefladen; i undermund er den en mindre trekant med spidser, suppleret med en såkaldt hæl, der danner tyggeflade for overmolarens højeste spids, den såkaldte protocon (gode illustrationer findes hos Reig et al. 1987; den tribosphene tandform er standardtema i lærebøger,

såsom Carroll 1988 og Benton 1990). I Tertiær sker specialiseringer af tandformen i mange udviklingslinier inden for pattedyrene (jvf. senere).

Med særligt henblik på pungdyrene har Crochet, som illustreret i en populariserende artikel fra 1986, fremsat den hypotese, at opspaltningen i Metatheria og Eutheria fra den fælles stamgruppe fandt sted i løbet af Kridt i Sydamerika-Afrika, mens disse stadig hang sammen (indtil for omkring 90 Ma siden), og at tidlige pungdyr bredte sig derfra til Nordamerika. En senere puls af udvikling, stadig ifølge Crochet (1986), var i Sydamerika, hvorfra pungdyr nåede andre kontinenter i Paleocæn-Eocæn. Til støtte for en tidlig tilstedeværelse i Sydamerika af pungdyr og placental pattedyr kan nævnes enkelte fund fra Sen Kridt i Bolivia og Peru omtalt i en opsummering af de kendte landtetrapoder fra Kridt i Gondwana (Molnar 1989; andre henvisninger i Crochet 1986, der også nævner propositioner for teorien om en opståen af pungdyrene i Nordamerika; Krause & Maas 1990). Fra Peru, ved Laguna Umayo, beskrev Sigé (1971) pungdyrslægten *Peradectes* fra Vilquechico Formationen af sen kridt alder. Der kan være vanskeligheder forbundet med en nøjere tidsfæstelse af sådanne fund, som det fremgår af en diskussion om alderen af Laguna Umayo fossilerne (Sigé 1993). I samme diskussion nævnes de „allerede meget forskelligartede, mellem-paleocæne notoungulater fra Brasilien, Argentina og Bolivia“. Mængden af forskellige små notoungulater (placental hovdyr) kunne være tegn på en lang udviklingshistorie tilbage i Kridt.

Der kan have været pungdyr i den australske del af Gondwana lige fra Tidlig Kridt, eller, for den sags skyld, pungdyrene kan være opstået i den australske „provins“, uden at vi ved det. Kendskabet til Australiens mesozoiske pattedyr er meget begrænset. T.H. Rich (1991) foreslår, at pungdyrene - måske kun en enkelt art - kan være indvandret til Australien fra Sydamerika via Antarktis i Sen Kridt.

Pungdyrslægten *Peradectes* fandtes i Nordamerika i seneste Kridt på samme tid, som den kendes fra Sydamerika (*Peradectes* henregnes af nogle, f.ex. Reig et al. 1987, til en egen familie, Peradectidae, men sættes af andre, f.ex. Carroll 1988 og Molnar 1989, under Didelphidae). Didelphider, i bred forstand punggrotter, nævnes blandt det ret betydelige antal dyreformer, der efter fossilfundene at dømme bevægede sig imellem Syd- og Nordamerika i løbet af Sen Kridt-Paleocæn (herunder også små notoungulater i Sen Paleocæn); forbindelsesruten var ikke identisk med den pleistocæne og nuværende over Panama-Costa Rica, men forløb sandsynligvis i en østlig bue over Antillerne (Rage 1988; Gayet et al. 1992). Efter Paleocæn var der ikke længere kontakt. Fra Nordamerika bredte didelphider („peradectider“) sig over Grønland til Vesteuropa. Ændringer i jordskorpen i forbindelse med Det euramerikanske Kontinents opsprækning imellem Grønland og Europa omkring Paleocæn/Eocæn-grænsen betingede en geologisk set kortvarig landforbindelse for

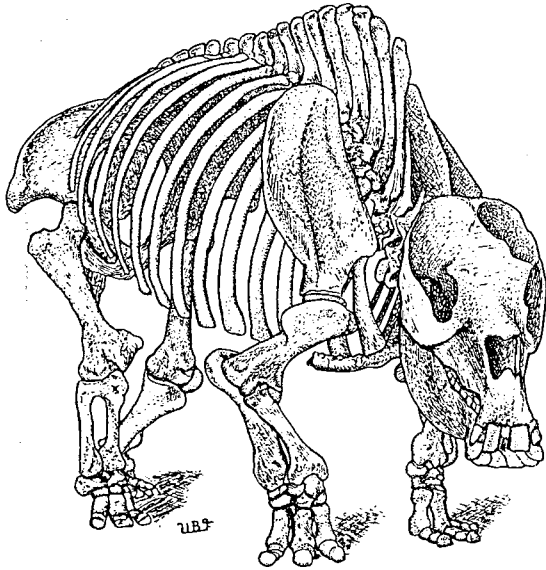


Fig. 6. Skelet af *Toxodon platensis*, en stor notoungulat fra Sen Pliocæn/Pleistocæn. Efter Paula Couto (1979, Fig. 451: „tegnet efter et skelet på American Museum of Natural History, New York“). - De første rester af *Toxodon* blev indsamlet af Darwin i Patagonien og blev studeret af den berømte engelske palæontolog Richard Owen, der opstillede arten *T. platensis* i 1840. *Toxodon* har højkrøede tænder og levede af græs (MacFadden et al. 1994). Toxodonerne uddøde i Sen Pleistocæn. Årsager kunne være presset fra hurtigere græsædere fra Nordamerika, som heste og lamaer, fra placental rovdyr og fra mennesket. Forklaringen er måske ikke udelukkende drab, men de samlede, komplekse ændringer af toxodonernes biotop, der fulgte invasionen af fremmede dyr og planter i kombination med Pleistocæns klimasvingninger. - Darwin skrev i sin dagbog fra H.M.S. „Beagle“ (redigeret og publiceret 1845): „26. November [1833]. - .. Da jeg havde hørt om en eller anden kæmpes knogler ved .. Sarandis, en lille strøm med udløb i Rio Negro, red jeg derhen .. og købte for en sum svarende til atten pence hovedet af *Toxodon*. Da det blev fundet, var det i fin stand; men drengene slog nogle af tænderne ud med sten og satte så hovedet op som et kastemål.“ Denne brutalitet smertede Darwin, der tidligere i dagbogen havde omtalt *Toxodon* som „måske et af de mærkeligste dyr, der nogensinde er blevet opdaget“. - Knogler af *T. platensis* blev også indsamlet af den danske palæontolog P.W. Lund i en af kalkhulerne i omegnen af Lagoa Santa, Brasilien.

omkring 56 Ma siden (tidligere havde kontinentet i denne region været lavtliggende og dækket af en bred havarm). En af indikationerne på landforbindelsen er en omkring 50% overensstemmelse mellem pattedyrslægterne i Nordamerika og Vesteuropa i Tidlig Eocæn (West & Dawson 1978; om yderligere litteratur og om palæontologiske undersøgelser af østgrønlandske aflejringer fra tiden op imod eller samtidig med landforbindelsen Nordamerika-Grønland-Europa, se Hoch 1992). „Pungrotter“ er fundet på vort kontinent fra tid-

ligste Eocæn (Gheerbrant 1991), og de levede her i godt 40 millioner år indtil for omkring 15 millioner år siden, i Mellem Miocæn. Der er beskrevet tre europæiske slægter af didelphider: *Peradectes* (der travererede det nordatlantiske landområde), *Peratherium* og *Amphiperatherium*. De kendte former var små, og ingen overgik i generel størrelse og vægt en kanin (Crochet 1980).

Berømt er „le sarigue de Montmartre“, pungrotten fra Montmartre gipsminerne i Paris, som Cuvier bestemte til at være et pungdyr på tænderne alene, hvorefter han bortpræparerede det resterende sediment over skelettet og for øjnene af de beundrende tilskuere afdækkede pungbenene! (Cuvier 1804; historien er gengivet på dansk af Hoch 1984).

Små pungdyr er også fundet fossilt i Nordafrika. Det første blev rapporteret i 1983 fra El Kohol, Algeriet (Mahboubi et al. 1983) og blev beskrevet som en tidlig eocæn didelphid af Crochet (1984). Et nyt fund blev gjort samme år i Oligocæne aflejringer ved Fayum, Ægypten (Bown & Simons 1984). Fra lag i Jebel Chambi, Tunesien, af formodet tidlig eocæn alder, kendes pungdyr sammen med klippegrævlinger, insektædere, macrosclider (elefant-spidsmus), flagermus, gnavnere og primater samt en hidtil ukendt lille placental (Hartenberger et al. 1985; Court 1993). Efter denne tid blev den afrikanske fauna endemisk (udviklet i isolation; se senere). Paleocæne fund fra Ouarzazate Bassinet i Marocco (uden pungdyr) indeholder over 20 arter af placental pattedyr samt andre fossiler. Det slutes ud fra fossilerne, at der var mulighed for overgang mellem Nordafrika og Europa i Paleocæn og måske i tidligste Eocæn (Hartenberger et al. 1985; Gheerbrant 1990, 1992). I forhold til de placental pattedyr synes pungdyrene at have spillet en talmæssigt underordnet rolle i Afrikas Tertiær.

I Nordamerika døde pungdyrene ud i Oligocæn. I Sydamerika, der lå isoleret fra andre kontinenter, omgivet af oceaner gennem over 50 millioner år af Tertiær, opstod en varieret pungdyrfauna. Didelphiderne var talrige. I nutiden findes de i omkring 70 arter i Sydamerika (Emmons 1990). *Didelphis virginiana* udbredte sit territorium til Nordamerika for omkring 3 millioner år siden og er nu Nordamerikas opossum, kontinentets eneste pungdyr. Forudsætningen for indvandringen var Mellemamerikas opståen ved tektonisk aktivitet med vulkanisme i Sen Pliocæn, der atter skabte landforbindelse mellem Syd- og Nordamerika. Denne „brobygning“ fik dramatiske følger for faunaerne, især i Sydamerika. Det aflæste palæontologerne i fossilerne allerede i slutningen af 1800-tallet, og senere fund har i rigt mål underbygget tolkningen af det sete (Webb 1976; Stehli & Webb 1985) - trods underholdende episoder udsprunget af uvilje mod ideen, som berettet af Patterson & Pascual (1972, s. 284-285). Deres artikel er en god introduktion til Sydamerikas palæontologi, hvad angår pattedyrene (men det skal erindres, at den på visse punkter er forældet). Væsentligt er deres nuancerede syn på følgerne af den store amerikanske

faunaudveksling mellem nord og syd i seneste Tertiær-Kvartær.

Sydamerikas tidligt tertiære pattedyr var pungdyr og placentaler (jvf. fundene på Seymour Island). Af pungdyr var der Borhyaenoidea, Polydolopoidea og Didelphoidea (eller Didelphidae); af placentaler, bl.a. Edentata, Litopterna (hovdyr) og talrige former af Notoungulata (Marshall 1984; Wyss et al. 1994). Den enkelte konstaterede multituberculat fra Kridt og eventuelle monotremer fra Paleocæn fik ingen øjnedefaldende efterkommere. (Forskellige hypoteser om edentaternes stamformer udelades her.) Til forskel fra Australien havde Sydamerika mange placentaler sammen med pungdyrene gennem hele Tertiær. Fælles for de to kontinenter var, at rovdyr-nichen var pungdyrenes. En af de sidste notoungulater var *Toxodon* (Fig. 6), hvis fossile rester fra Pleistocæn, sammen med mange andre, fascinerede Darwin under jordomrejsen med „Beagle“. Næsten halvandet århundrede senere skrev Bruce Chatwin poetisk malende om Darwin, fossilerne og Patagonien (Chatwin 1977). Inden for ordenen Litopterna fandt en udvikling sted, der, hvad angår fodens form, minder om hestens på de nordlige kontinenter, men som gik endnu videre i reduktionen af resterne af sidetæer. Litopternen *Thoatherium* i Tidlig Miocæn var monodactyl 20 millioner år før *Equus* i Kvartær. *Thoatherium* havde lavkronede planteædertænder ligesom sine stamformer og levede af urter, blade og lignende ret bløde plantedele. *Equus* har høj-kronede tænder og lever af græs. Men flere notoungulater havde højkronede tænder allerede i Oligocæn, ti millioner år før hestens stamformer i Nordamerika.

Den gensidige afhængighed imellem tændernes vækst og længde hos hovdyr og floraens beskaffenhed er et klassisk emne inden for palæontologien. Græs som hovednæringsmiddel forårsager stærkt slid på tændernes tyggeflader, fordi græsplanten er rig på cellulose og har kisel (opal) indlejret i vævet. Græsædere har følgelig højkronede tænder, dvs tænder, hvis synlige del af kronen ikke er nævneværdigt højere end tandkronen hos dyr med lavkronede tænder (Fig. 7), men hvor det meste af den høje tandkrone hos ungdyr befinder sig i kæben, hvorfra den vokser ud i takt med, at tyggefladen slides. Heste og kvæg inden for henholdsvis Perissodactyla (de uparrettåede hovdyr) og Artiodactyla (de parrettåede hovdyr) har højkronede tænder og er græsædere; tapirer og hjorte inden for de samme ordner har lavkronede tænder og er løvædere. Der har eksisteret græsplanter siden Kridt, men fossile rester af egentlige græslands-former kendes ingen steder på Jorden før Sen Oligocæn, som refereret af Collison & Hooker (1987). De har studeret henholdsvis plantevækstens og pattedyrenes ændringer gennem Sen Paleocæn-Tidlig Oligocæn, et tidsrum på 25 millioner år, i det sydlige England og fundet, at der ikke var en eneste græs-afhængig dyreart selv i de mere åbne miljøer.

I Miocæn opstod vidtstrakte savanner og græsstep-

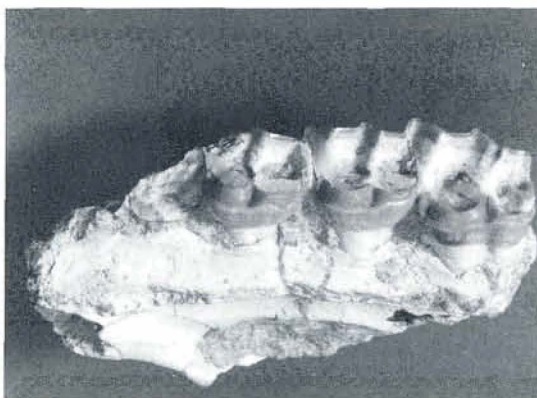
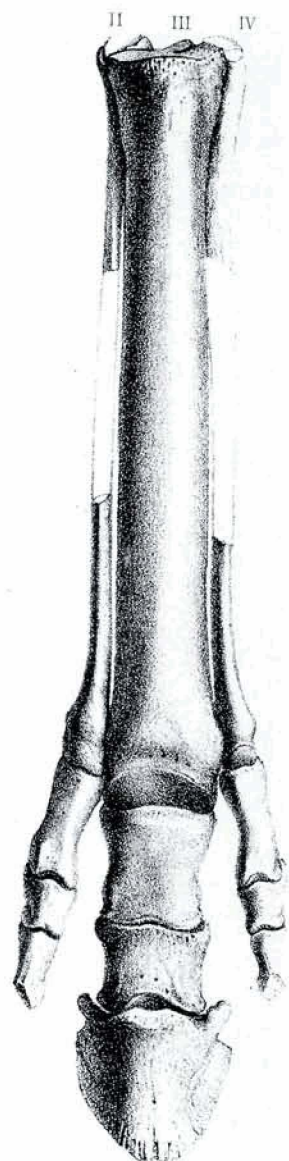


Fig. 7. *Palaeotherium curtum*, del af venstre overkæbe med tre velbevarede, lavkronede kindtænder, set skråt fra inder-siden (ganesiden). Oligocæn, Tarn et Garonne, det sydvestlige Frankrig. Lidt over naturlig størrelse. Geologisk Museums Samlinger (1841.118). - Tændernes lavkronethed og mønstret på tyggefladerne dannet af emaljerande og tandben er karakteristisk for løvædende perissodactyler. Den yderste emaljerand er skarp, velegnet til opskæring af plantefibre samtidig med, at de brede, ujævne tandflader knuser skud, stængler, blade etc. Der er distinkt cingulum (emaljevulsten ved kronens basis) og tydelige rødder, der fæster tanden i kæbeknoglen. - Palaeothererne var arter af mindre og større, flertåede hovdyr, der i Sen Eocæn viste reduktion af sidetæerne om en større midtertå (3. tå). De levede udelukkende i Europa og kendes i Sen Eocæn-Tidlig Oligocæn. Mange er fundet i Montmartre gipsen i Pariser Bassinet, hvorfra Cuvier studerede dem. Palaeothererne er beslægtet med de tidlige heste, men er ikke hestens stamformer. De udgør en egen udviklingslinie, der muligvis udspringer fra en fælles equoid (: sammen med hestene) stamgruppe i Afrika (Franzen 1989). (Fot. OBB)

per i et samspil med tiltagende tørke. Prærien i Nordamerikas Midtvesten blev til sideløbende med den tektoniske opfoldning af Rocky Mountains under Nordamerikas glidning mod vest. Tilsvarende kan være sket i dele af Sydamerika, mens også dette kontinent gled vestpå under Atlanterhavets åbning. De voksende Cordilleras dannede regnløse områder i vestenvindsbæltet, og mens tidligere skovlande blev mere og mere tørre, tog græssamfundene over. I sådanne miljøer afløstes hovdyr med lavkronede tænder af hovdyr med højkronede tænder. (Forholdene var dog mere komplicerede end fremstillet her, jvf. MacFadden et al. 1994, om hovdyrtænder og skiftet C₃- til C₄-planter.) I Nordamerikas Miocæn forsvandt de af hestens stamformer, der havde lavkronede tænder, og talrige arter med højere- og højkronede tænder blev savanne- og græslandenes dyr (se Thenius & Hofer 1960, Fig. 40). De tapir-agtige perissodactyler, der bevarede de lave tandkroner, overlevede i det sydlige Nordamerikas regnskove, og ved Mellemamerikas opståen bredte tapi- ren sig til Sydamerika, hvor den stadig lever i Amazonlandets tropiske regnskove.

I mange udviklingslinier gennem Tertiær fik dyrene



Insp. Bœguel, Paris.

Fig. 8. Venstre bagfod af *Anchitherium aurelianense*, equoid (: i hestelinien) perissodactyl fra Mellem Miocæn, Frankrig. Størrelse: svarer til æsel. Efter Kovalevsky (1873). - Anchithererne var tretåede heste med lavkronede tænder. De havde stor udbredelse i Europa i Mellem Miocæn. I foden er midtertåen (3. tå) veludviklet og sidetæerne reduceret udefter fra midtertåen. Den lange, kraftige knogle sammen med de to spinkle sideknogler er mellemfodsknoglerne (metatarsalerne) II-III-IV. Kovalevsky konstaterede, at i ben og krop ligner *Anchitherium Hipparion*, den tretåede hest med højkronede tænder fra Sen Miocæn i Europa, men i kraniet ligner den *Palaeotherium* med lavkronede tænder fra Eocæn-Oligocæn; hans tese var, at *Anchitherium* er det evolutionære mellemled. - Nu ved vi, at *Anchitherium*, ligesom *Hipparion*, opstod fra heste-stamgruppen i Nordamerika og derfra bredte sig via Beringbroen til Eurasien.

længere ben og dermed større mobilitet. De forandringer i foden, der har været omtalt for heste og litopterner, bidrager til denne forlængelse (se også hunden, Fig. 2). Den russiske palæontolog Wladimir Kovalevsky (1842-1883) udgav i 1873 et betydningsfuldt arbejde om hestens udviklingshistorie, hvori han, under studiet af *Anchitherium*, gennemgik fodens udvikling hos Europas kænozoiske heste (Fig. 8). Kovalevsky så en klar, evolutionær sammenhæng, fra Eocæn til Kvartær, mellem „Paléotherium medium, Anchithérium, Hipparion et Cheval [hest, *Equus*]“. Han skriver (s. 3): „I sandhed, Anchithérium er i sit skelet en så intermediær slægt, en sådan overgangsform [mellem *Palaeotherium* og *Hipparion*] at den, hvis teorien om transmutation [evolutionær ændring] ikke allerede var solidt funderet, ville kunne blive en af dens støttestykker“. Kovalevsky relaterede hestene ikke alene til evolutionen, men også til Jordens udviklingshistorie.

Imidlertid tog han fejl i detaljen. Da Nordamerikas kortlæggende geologer og palæontologer begyndte at finde og studere mængderne af hesteagtige fossiler, flyttede hestens udviklingshistorie over Atlanterhavet (Rudwick 1972 gengiver O.C. Marsh's diagram over hestens udvikling fra 1879 og titler på vigtige værker). Eurasiens hesteformer viste sig at være indvandret, den ene efter den anden, fra Nordamerika over Beringbroen eller Beringia. Dette land mellem det nordøstligste Asien og Alaska har eksisteret med mellemrum. I Sen Kridt og den første del af Tertiær var det betinget af tektoniske bevægelser; senere eksisterede Beringbroen i de kolde klimafaser, hvor meget havvand var bundet i is på kontinenterne, og havoverfladen stod relativt lavt. De tidligste heste i Europa kom dog ikke over Beringia. *Hyracotherium* (beskrevet i Europa af Owen 1840) eller *Eohippus* (beskrevet i Nordamerika af Marsh 1876; navnet blev siden opgivet af prioritetsgrunde), den kattedstore, equoide perissodactyl med fire fortæer og tre bagtæer, var en af de former, der spredtes over Det nordatlantiske Land i tidligste Eocæn. *Hyracotheriums* stamform var muligvis fra Afrika (Franzen 1989); en asiatisk oprindelse har også været foreslået (McKenna et al. 1989); MacFadden (1992, s. 94) refererer til primitive former i Europa. Palaeothererne i sen Mellem Eocæn-Tidlig Oligocæn er en særlig europæisk udviklingslinie, der står uden for hestelinien (Franzen 1989, 1990). - En overraskende krølle på udviklingshistorien er, at hesten, efter at den også var blevet udbredt i Sydamerika med bølgen af nordamerikanske dyr, uddøde i både Syd- og Nordamerika i Sen Pleistocæn. Det er menneskene fra og med Columbus, der har indført hesten til Den ny Verden.

Fossilerne på Det australske Kontinent viser, at også dér blev klimaet tørrere i Miocæn. Løvædende skovkænguruer og andre dyr fra humide miljøer, såsom næbdyrene som tidligere omtalt, fortrængtes med skovene til kontinentets periferi. Trækænguruerne, slægten *Dendrolagus*, lever nu i regnskoven på Kap York Halvøen og i Ny Guinea (hvor specielle former er ud-

viklet, Flannery 1990). Græsædende steppekænguruer (*Macropus* og andre) blev til i takt med, at regnen blev sparsommere, og græssteppen bredte sig i det indre af kontinentet. Også i Meganesien var udviklingen en følge af pladetektonik, men på en anden måde end i Amerika.

Mens Det australske Kontinent gled nordpå under en begyndende tektonisk opsprækning imellem Australien og Antarktis (fra Sen Paleocæn), blev en undersøisk ryg med øer, „South Tasman Rise“, eventuelt med en landbro, stående tilbage imellem Tasmanien og Antarktis. Den virkede som en tærskel for oceanets dybere, østgående strømme (delvis drevet af vestenvinden) gennem det meste af Eocæn. Med dens forsvinden blev der fri passage for dybtgående strømme, der satte i gang for omkring 38 millioner år siden. På den modsatte side af Antarktis var der stadig en shelfforbindelse til Sydamerika. Først da Drake Passagen åbnedes for omkring 23,5 Ma siden imellem Den antarktiske Halvø og Patagoniens sydspids fuldendtes cirkelhavstrømmen om Antarktis, som vi kender den nu (de foranstående geologiske oplysninger er fra Zinsmeister 1982). Australiens og Sydamerikas løsrivelser fra Antarktis isolerede det sydpolare land, og en iskappe voksede på det. Kulden påvirkede det ikke så fjernliggende Australiens - og hele Jordens - klima. Under bevægelsen nordpå gled Australien ind i passatbæltet, hvis vinde giver regn på landets østlige bjergkæde. Den samlede følge var tiltagende tørhed i det stort set reliefløse kontinents indre. Tørken kulminerede foreløbigt for 10-15 millioner år siden, i Mellem Miocæn (Rich & van Tets 1985). - De sthenurine kænguruer, som trækænguruerne synes beslægtede med (Strahan 1983), forblev løvædere. *Sthenurus* i Pliocæn-Pleistocæn havde løvæder-tænder og éntåede bagben eller „springben“ (Tedford & Wells 1985), en kombination, der bringer litopternen *Thoatherium* i erindring.

I første halvdel af Tertiær dukkede der i det havomkransede Sydamerika to ny grupper af placentale landdyr op, der kendes fra samtidens Nordamerika, Europa og Afrika: gnavere og primater. En sådan „naturstridig“ opdukken af dyr påkalder sig opmærksomhed. Alfred Wegener tog fund af ensartede fossiler fra Perm i Sydamerika og Afrika til indtægt for, at de to kontinenter havde hængt sammen, mens dyrene levede, og at de siden havde bevæget sig væk fra hinanden: Wegener brugte fossilerne som belæg i sin teori om kontinentaldrift (Wegener 1912; Hoch 1977).

Størrelsen af de nytillkomne placentaler i Sydamerika sammen med kontinenternes indbyrdes beliggenhed tidligt i Tertiær, hvor Atlanterhavet ikke var nær så bredt som nu, sandsynliggør, at dyrene er ankommet drivende på „flydende øer“. På tropehavene kan man møde omfangsrige, sammenfiltrede masser af træer og slyngplanter med løsrevet jordbund drivende på havet, revet løs fra flodbredder eller kyster under uvejr og oversvømmelser, og smådyr kan bringes langt omkring på dem. Det har længe været debatteret, om Syd-

amerikas gnavere og primater oprindeligt kom fra Nordamerika eller fra Afrika. En partiel underkæbe af en gnaver, fundet sammen med omkring 400 andre pattedyr-fossiler i den såkaldte Tinguiririca fauna i Chiles centrale Andesbjergene, har kunnet aldersbestemmes på vulkanske sedimentter under og over det fossilholdige lag til seneste Eocæn/tidligste Oligocæn. Dette er nu den ældste, kendte gnaver i Sydamerika, og formen peger imod et slægtskab med afrikanske gnavere (Wyss et al. 1993, 1994). I Sydamerika fik såvel primaterne som de caviomorfe gnavere - *Cavia* er det velkendte lille husdyr marsvinet, der lever vildt i Sydamerika - betydelig udviklingsmæssig succes. Den største, nulevende gnaver, flodsvinet eller kapivaren, *Hydrochaeris hydrochaeris*, der kan veje op til 65 kg, lever i de store flodslettelande fra Panama til det nordøstlige Argentina (Emmons 1990). - Procyoniderne, vaskebjørnenes familie, synes også at være ankommet „raftende“ til Sydamerika, nu fra Nordamerika; de er fundet fossilt fra første halvdel af Pliocæn (Patterson & Pascual 1972).

Pungrovdirene var og er enestående former. I Sydamerika er de alle væk, men på Det australske Kontinent lever der fortsat carnivore (kødædende) pungdyr. De fleste grupperes systematisk i familien Dasyuridae (pungmåre og andre; „quolls“ etc). Hertil hører også den tasmanske pungdjævel, *Sarcophilus harrisii*, der med en maksimalvægt på 8 kg er nutidens største pungcarnivor (det mindste australske pungrovdyr og for øvrigt et af de mindste, kendte pattedyr, *Planigale tenuirostris*, vejer 5-9 g, Strahan 1983; Jones 1994). Pungdjævelen er fortrinsvis ådselæder. Familien Myrmecobiidae, pungmyreslugere, lever også af dyrisk protein. Den eneste art er numbat'en, et vævert, lille (omkring et pund i vægt), tværstribet og spidshovedet dyr, der mærkværdigvis er det eneste pungdyr, der er specialiseret i at æde termitter, skønt fødekilden er overordentlig rig (Strahan 1983). Sammenlignet med Afrikas aardvark (det kapske jordsvin), Sydamerikas store myresluger (en edentat) og Asiens skældyr (pangolin) er Australiens numbat meget lille og mangler stærke grave-forlemmer. Det kunne være, ifølge Strahan, fordi de store myrepindsvin tidligere optog de store myreslugeres niche i Australien. Endelig lever også pungmuldvarpen, *Notoryctes typhlops* i det vestlige Australiens sandede ørkener, af dyrisk næring. To eller tre slags store pungrovdyr dannede top af fødepyramiderne i fortidens Meganesien: pungulve, den sidste, *Thylacinus cynocephalus*, udryddet i dette århundrede, og mindst fem arter mindre pungulve blandt Riversleighs oligo-miocæne fossiler; pungløver, med ekstremt specialiserede, saks-agtige tandsæt - der kendes tre slægter af fossile former, begyndende med kattestore dyr i sen Oligocæn og til slut med *Thylacoleo carnifex* på størrelse med en jaguar i Pleistocæn; og de formodede kødædende kænguruer fra tiden Oligo-Miocæn indtil Pleistocæn, hvor den 2 m høje *Propleopus oscillans* måske er blevet set af de første australiere

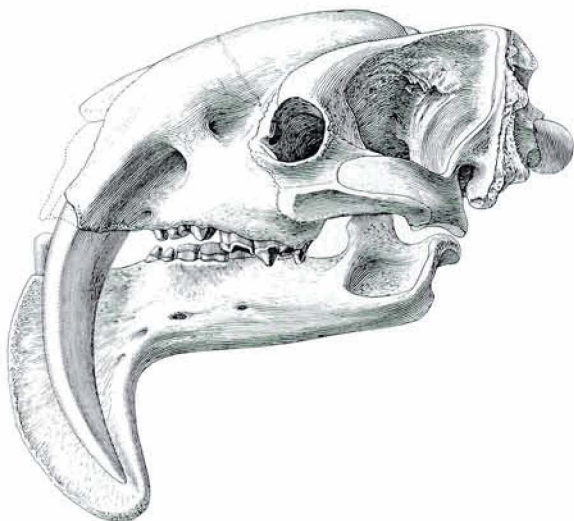


Fig. 9. Kranium af *Thylacosmilus atrox*, pungsabelkat, fra Tidlig Pliocæn, Argentina. Længde af kranium fra forkant af næseben til nakkeledskondyl: 24 cm. Efter Riggs (1935). - *Thylacosmilus* var Sydamerikas største og højest specialiserede rovdyr inden placenternes ankomst fra Nordamerika i Sen Pliocæn. Sammen med knogler af *Thylacosmilus* er fundet rester af store procyonider, slægtninge til vaske- og næsebjørnene, som er den gruppe af placental rovdyr, der kom til Sydamerika i Tidlig Pliocæn. Derimod er der ingen tegn på, at *Thylacosmilus* mødte den placental sabelkat *Smilodon* fra Nordamerika.

for 30-40.000 år siden (Archer 1982; Flannery 1985; Archer et al. 1991).

Det ser ud til, at der vedblev at være store, dominerende rovdyr i den australske verden også efter, at pattedyrene på andre kontinenter havde opnået stærke positioner. Krokodiller, varaner og slanger nåede kolossale størrelser i Pleistocæn - som *Megalia prisca*, „The Giant Goanna“ (en varan; *M. prisca* kunne blive 7 m lang; Rich 1985) og *Wonambi naracoortensis*, en boa-slange (op til 5 m; Smith 1985) -, og de er stadig imponerende dimensioner og tal i Australien. Men nutidens pungrovdyr er påfaldende små, og fortidens større pungrovdyr var påfaldende få sammenlignet med forholdene på andre kontinenter. Tim Flannery fra the Australian Museum i Sydney har uddybet dette bemærkelsesværdige forhold i relation til den australske jordbunds ringe næringsværdi (Flannery 1991; jvf. sammenligninger mellem pattedyrs og krybdyrs fødebehov omtalt senere).

Thylacinen, pungulven, levede oprindeligt over størsteparten af Det australske Kontinent, indbefattet de områder mellem Australien og øerne, der i vor tid er dækket af havet, men som var land under istiderne, da klodens havniveau stod godt 100 m lavere end nu. Det yngste fossilfund fra Ny Guinea er, ifølge Archer et al. (1991), dateret til omkring 9920 år før nu. Samme forfattere oplyser, at pungulven forsvandt fra det syd-

lige Australien for 3000 år siden, men den levede endnu i Kimberley højlandet i det nordvestlige Australien indtil for godt 80 år siden. Menneskene og deres hunde har bidraget til dens udryddelse, dingoen ikke mindst, den forvildede tamhund, der kom til Australien for omkring 3500 år siden med den tids aboriginer (jvf. Flannery 1991).

På Tasmanien, hvis vildnis var pungulvens sidste tilholdssteder, var de indvandrede europæere dens værste fjender. De gamle „Thylacine trappers“, der blev belønnet af regeringen for hver død pungulv, regnede året 1908 for det sidste gode pungulveår (Guiler 1985). Derefter var der få at jage. Den sidste, indespærrede pungulv døde i 1936 (Faith 1990). Senere påståede observationer har ikke kunnet verificeres (f.ex. Rounsevell & Smith 1982). Den tasmanske ulv blev efterstræbt som skadedyr af fåreholderne, men sammenlignet med de nordlige kontinenters ulve var den ret uskadelig. Ulve lever i sociale hierarkier og jager i flok, og det ses af proportionerne af deres lemme-knogler, at de er specialiseret til distanceløb (Tabel 1). Pungulven var enegænger, og dens lemme-knogle-proportioner gjorde den til en middelmådig løber; også andre egenskaber gjorde den mindre farlig (Guiler 1985; Keast 1982; Smith 1982). I det store, nyindrettede zoologiske museum, Grande Galerie for enden af Jardin des Plantes i Paris er der en smuk sal med levn af dyr, der er udryddet eller truet af mennesket, heriblandt pungulven. Sindet fyldes med sorg over de tørre rester af enestående væsner, der aldrig mere skal få unger.

I Sydamerika overgik mængden og forskelligartetheden af pungrovdyrene gennem Tertiær langt Australiens, som påpeget af Flannery (1991). Men alle de sent tertiære pungrovdyr bukkede under for de ændringer af naturforholdene, herunder invasionen af omkring 30 slægter af nordamerikanske placental pattedyr (MacFadden et al. 1994), der fulgte Mellemamerikas tilblivelse i Sen Pliocæn. Gennem Tertiær var der udviklet store rovdyr inden for alle tre hovedgrupper af sydamerikanske pungcarnivorere: i underfamilien Sparassocyninae (kun sent i Tertiær) inden for Didelphidae og i de to familier, der udelukkende omfattede rovdyr, Borhyaenidae og Thylacosmilidae (Paula Couto 1979; Patterson & Pascual 1972). *Borhyaena tuberosa*, med et kranium som en mellemstor bjørn, fra den berømte Santa Cruz fauna fra Tidlig Miocæn i Patagonien, og *Thylacosmilus atrox* (Fig. 9), pungsabelkatten fra Tidlig Pliocæn, var de mest imponerende. Flannery (1991) skriver begejstret: „...det bemærkelsesværdige er, at de trivedes gennem mange millioner år hovedsageligt på kød af store placental pattedyr!“.

Thylacosmilus og de placental sabelkatte i Nordamerika og Den gamle Verden var paralleludviklinger, der trods deres funktionelle lighed ikke var nært beslægtede (deres fælles stamform, som er stamformen for pungdyr og placentaler, levede i Tidlig Kridt). En lang, nedadrettet flange af den forreste del af underkæben til beskyttelse af overmundens kolossale hjørnetand hos *Thylacosmilus* genfindes i lille format hos

| | Metatarsale | Tibia | Femur | Metacarpale | Radius | Humerus |
|---|-------------|-------|-------|-------------|--------|---------|
| <i>Thylacinus cynocephalus</i> Pungulv | 14.0 | 42.9 | 43.1 | 11.7 | 43.8 | 44.5 |
| <i>Canis lupus</i> Ulv | 17.8 | 42.5 | 39.7 | 17.4 | 42.3 | 40.3 |

Tabel 1. Mål i cm af lemmeknogler hos pungulv og placental ulv (nordlig form, *C.l.lupus*). Efter Keast (1982). - Metatarsale, mellemfodsknogle; tibia, skinneben; femur, lårben; metacarpale, mellemhåndsknogle; radius, spoleben; humerus, overarmsknogle. Til næsten ens skinnebenslængder svarer hos pungulven længere lårben og relativt kort mellemfod, og hos ulven kortere lårben og relativt lang mellemfod. Ditto for forbenet. Erfaringsmæssigt vides det, at gode løbere blandt tetrapoderne har relativt korte proximale og lange distale lemmeknogler (proximale/distale: i forhold til kroppen, med skillelinie ved knæ og albue). Dette fremgår tydeligt ved sammenligning mellem steppedyret hest og skovdyret bjørn, hvor hestens lårben er relativt kort, bjørnens relativt langt, og hvor mellemfoden hos hest danner en forlængelse af benet, mens mellemfoden hos bjørn er en del af foden. Viden af denne slags benyttes i ræsonnementer om uddøde dyrs bevægemåde.

Den gamle Verdens *Machairodus* (Sen Miocæn-Tidlig Pliocæn; spredtes til Nordamerika), men ses kun antydning hos den nordamerikanske sabelkat *Smilodon* (Pleistocæn). *Smilodon*, der er velkendt fra Californiens asfaltpløje ved Rancho La Brea (Stock 1956, Sutcliffe 1985), indvandrede i Sydamerika i Pleistocæn. Da alle sabelkatte er uddøde nu, ved man ikke, hvordan de brugte de lange hjørnetænder. J.M. Diamond (1986) refererer interessante sammenligninger til hagers måde at angribe bytte på, der er større end dem selv, og undersøgelser af sabeltandens effektivitet.

På de nordlige kontinenter blev placentalerne enerådende i løbet af Kænozoikum. I begyndelsen af Tertiær levede de, som nævnt, side om side med multituberculater og til forskellige tider med pungdyr. Længe troede man, at der aldrig havde været pungdyr i Asien (f.ex. Cifelli & Eaton 1987), men gennem de senere år er der rapporteret om fund hist og her, bl.a. fra Nedre Oligocæn i Kazakhstan (Gabunia et al. 1990) og fra Mellem Miocæn i Thailand (Ducrocq et al. 1992). Et fund kendes også fra Sen Kridt i Mongoliet (Trofimov & Szalay 1993). - Vor viden om de mesozoiske pattedyr i Afrika-Arabien (Rødehavet åbnedes i Miocæn) er meget ringe. Derimod er tertiære pattedyr-lokaliteter ret talrige, studeret især i Nordafrika, som omtalt, og i Øst- og Sydafrika, Saudi Arabien, Emiraterne og Oman. Der skal kun nævnes udvalgte fund.

De afro-arabiske pattedyrs historie er særegen og udgør for mange en hovedinteresse ved at rumme menneskets begyndelse. Dryopitheciner fra Saudi Arabiens Miocæn (Andrews et al. 1978), beslægtede med dryopitheciner i Østafrika, hører til grundlaget for udviklingen af de såkaldte højere primater, herunder menneskelinien. Denne kendes fra Øst- og Sydafrika i Sen Tertiær, og den bredte sig til alle andre kontinenter i løbet af Kvartær, som omtalt indledningsvis. Det var også i Afro-Arabien, at proboscidiernes, ordret „dem med snabel“, dvs elefanternes orden udvikledes. En tidlig proboscide er fundet ved El Kohol i Algeriet og er fra begyndelsen af Eocæn (Mahboubi et al. 1984). Udgrav-

ninger i Oman under Herbert Thomas fra Det palæontologiske Museum i Paris har bragt tidligt oligocæne proboscidier for dagen sammen med primater, klippegrævlinger, embrithopoder (hovdyr, der muligvis er fjernet beslægtede med proboscidiernes; *Arsinoitherium* med et par kolossale horn ved siden af hinanden i panden er velkendt fra Oligocæn i Fayum, Ægypten), creodonter (tidlige rovdyr), gnavere, insektædere og flagermus (Thomas et al. 1989; Crochet et al. 1990; Thomas, Roger et al. 1991; Thomas, Sen et al. 1991; Privé-Gill 1993). Der er også fundet en tand af et pungdyr ved Taqah i Oman beslægtet med de tidligt oligocæne pungdyr fra Fayum (Crochet et al. 1992). Fra begyndelsen af Kridt var Afro-Arabien som del af Gondwana adskilt fra Eurasien ved Tethyshavet, det store moder-Middelhav (Smith et al. 1981; Rage 1988; Vrielinck 1994). Men det ses af de faunarester, man kender, at en vis bevægelse af landdyr fandt sted imellem Afrika og Europa i seneste Kridt og Paleocæn (f.ex. Hartenberger et al. 1985; Gheerbrant 1987; Buffetaut 1989; Le Loeuff & Buffetaut 1991). Pladetektonisk var der fra Sen Kridt en kompressiv fase mellem kontinenterne i det vestlige middelhavsområde, der kan have afstedkommet forbindelsen - i form af øer eller landbroer - imellem afrikanske og europæiske landområder (jvf. Robertson & Grasso 1995, indledning).

I Eocæn-Oligocæn havde de afro-arabiske faunaer et endemisk præg som en følge af, at kontinentet var isoleret fra andre kontinenter gennem de omkring 30 millioner år (jvf. Gheerbrant 1990). I løbet af Tidlig Miocæn opstod forbindelsen over Mellemøsten (de Bonis et al. 1985) som et led i lukningen af Tethyshavet under Det afrikanske Kontinents forskydning mod nord og opfoldningen af de Alpine bjergkæder fra Nordafrika-Spanien østpå langs sydranden af Eurasien. Miocæne fund fra Saudi Arabien (Hamilton et al. 1978) og sent miocæne fund fra Abu Dhabi, De forenede arabiske Emirater (Whybrow et al. 1990; Whybrow et al. 1991) er særligt interessante, hvad angår spredningen af dyreformer mellem Afro-Arabien og Eurasien. Først-

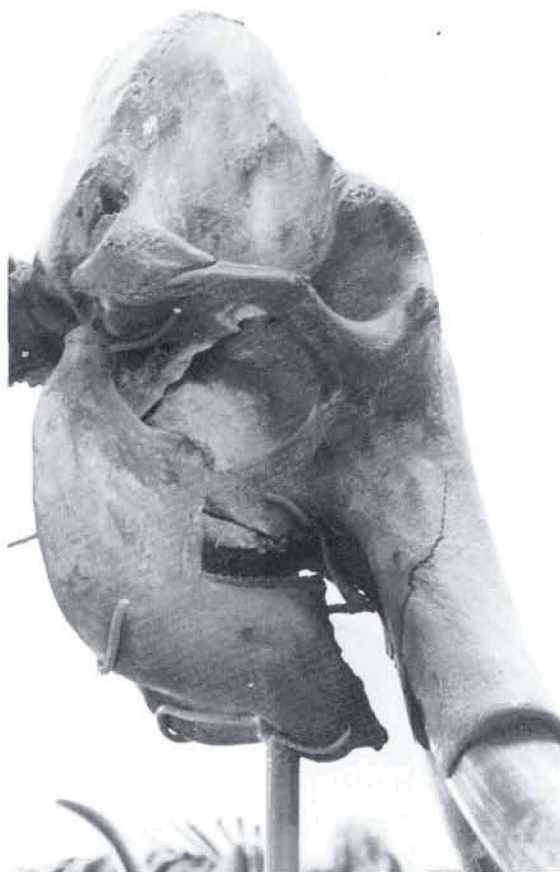


Fig. 10. Kranium af *Mammuthus primigenius*, mammut fra Sibirien. Det zoologiske Museum, Sct. Petersborg, Rusland. - Det ekstremt korte kranium er fortil domineret af de to fortænder i overkæben, stødtænderne (delvis afskåret af fotografiets kant). Forranden af overkæben er udformet som hylstre om stødtændernes rod, der går ned foran munden. Under den evolutionære forkortelse af underkæben har mammutten - ligesom Cro Magnon mennesket (men til forskel fra neandertaleren) - udviklet en markant hage. Der er ingen fortænder i undermunden. Øjenhulen, der ses over basis af stødtanden, sidder oven over, eller måske endog længere fremme end hagen. Udgående fra kraniets bagside ses lidt af rygraden, der er leddet på nakkekondyleme. På nakkedelen over rygraden ses mærker på kraniet (med en kant som et ru spor) af de enorme nakkemuskler, der var nødvendige for at bære den store tyngde af kraniet med dets stødtænder og kindtænder. Tyggefladerne af én (muligvis halvanden) kindtand i hver kæbedel kan anes på billedet. (Fot. EH)

nævnte fund omfatter bl.a. *Platybelodon* - en afrikansk proboscide med to halvstore stødtænder i overkæben og to flade stødtænder forneden, der sammen med den forreste del af underkæben dannede en skovl- eller mejsellignende struktur - samt næsehorn af eurasiske herkomst. Fundene fra Abu Dhabi, fra den 6-8 millioner år gamle Baynunah Formation, har repræsentanter for tidens elefant-agtige dyr, flodheste, *Hipparion* (den tretåede hest med højkronede tænder, der var

udviklet i Nordamerika i Mellem Miocæn og spredtes i Eurasien i Sen Miocæn), antiloper, hyæner (en form dobbelt så stor som de nulevende), jærve og sabelkatte (alle omtalt i et referat fra den første internationale konference om Arabiens fossile hvirveldyr afholdt i Abu Dhabi i marts 1995, i tidsskriftet *Tribulus* vol. 5, s. 27). I Sen Miocæn (tidsafsnittet Messinien), for omkring 5,5 millioner år siden, tørrede Middelhavet helt eller delvis ud (Hsü et al. 1973; Hsü 1983; Robertson et al. 1995), og der var landforbindelser med passager af dyr mellem Afrika og Europa over det lukkede Gi-braltar og andre steder (Azzaroli & Guazzone 1979; Thomas et al. 1982; de Bonis et al. 1985; Azzaroli 1990).

Proboscidierne, der bredte sig over Mellemøsten (som området så ud på den tid) til Europa og Asien fra Tidlig Miocæn, indledte en storslået og mangeartet udvikling på de nordlige kontinenter og siden i Sydamerika. Fra Mellem Miocæn i Sansan, en klassisk fossil-lokalitet i Gers, det sydvestlige Frankrig, kendes mange rester af elefantagtige dyr sammen med bl.a. *Anchitherium*, den tretåede hest med lavkronede tænder. Den dominerende form blandt proboscidierne er en amebelodont (eller platybelodont), en slægtning til *Platybelodon* (Tassy 1984). Endvidere er der *Gomphotherium*, *Zygotophodon* (de tre nævnte kaldes tilsammen mastodonte i bred betydning) og deinotherer (Ginsburg 1963; Tassy 1984). Et helt skelet af *Gomphotherium angustidens* blev udgravet ved Simorre i Gers i 1851 (Fig. 1). De tidlige mastodonte på de nordlige kontinenter er udviklet fra palæomastodonte i Nordafrika, der levede i tiden omkring Eocæn/Oligocæn-grænsen. *Gomphotherium* nåede Nordamerika over Beringbroen i Sen Miocæn. Her gav gomphothererne op-hav til Sydamerikas gomphotheroide mastodonte, der fik en rig, men ikke lang udviklingshistorie i Sen Pliocæn-Pleistocæn. Gomphothererne er også stamformer for de egentlige elefanter og mammutterne udviklet i Den gamle Verden. De egentlige mastodonte, der blev almindelige i Nordamerika, var udviklet fra former i Eurasien som *Zygotophodon* (jvf. Carroll 1988).

Amebelodonte, udviklet fra *Platybelodon* eller dens nære slægtninge, blev også udbredte i Nordamerika. W.D. Lambert gengiver i en artikel fra 1992 Henry Fairfield Osborns velkendte rekonstruktioner fra 1936 af *Amebelodon* i Nordamerika og *Platybelodon* i Eurasien og præsenterer derpå sine egne rekonstruktioner af dyrene. Han har ladet disse „shovel-tusked gomphotheres“ slippe op af vandhullerne og flodsengene, hvor man tidligere troede, de holdt til og gik og skovlede vandplanter i sig. I stedet ser man dem færdes i savanneagtige landskaber og bruge deres ejendommelige fortænder til alskens nyttige formål, så som at skrælle barken af træer, med elefantdyrenes velkendte snilde.

Ordet mastodont blev skabt af Cuvier i 1806 i forbindelse med beskrivelsen af de fossile rester af et stort dyr fra Ohio, Nordamerika. I en årrække var han meget interesseret i de uddøde elefantagtige dyr, som han sammenlignede og sidestillede i systematisk hen-

seende med de nulevende (blandt flere relevante artikler: Cuvier 1796 og 1806a,b). Cuvier henregnede mastodonter, mammuter og elefanter til Pachydermerne, Tykhuderne. Kort efter midten af 1800-tallet var de elefantagtige dyr grupperet systematisk i familierne Elephantidae og Mastodontidae. Men med et bedre kendskab til de uddøde former anser vi nu, som allerede berørt, mastodonterne sensu lato (: i vid betydning) for at være to (eller tre) slags: dels de gomphotheroide mastodonter (med eller uden amebelodokterne), dels mastodonterne sensu stricto (: i snæver betydning). De egentlige elefanter og mammuter er begge lige så unge geologisk set som mennesket inklusive australopithecinerne, dvs af Pliocæn-Pleistocæn/Holocæn alder. De sidste mastodonter i Nordamerika og de sidste gomphotheroide mastodonter i Sydamerika uddøde omkring slutningen af sidste istid. Det kan ikke udelukkes, at mennesket bidrog til disse elefantdyrs uddøen. Hovedtræk af proboscidiernes udviklingshistorie blev illustreret af Thenius (1969). Tassy (1990) har givet en oversigt over den historiske udvikling af proboscidiernes systematiske klassifikation, efterfulgt af en kladistisk analyse af de fossile og nulevende elefantagtige dyrs slægtskabsforhold (fylogeni).

Det skal indskydes til den, der vil fordybe sig i elefanternes slægtshistorie, at navnene kan afstedkomme en del forvirring. Der er mange synonymer (forskellige navne på samme dyr gennem tiden), og omstændighederne er eksempelvis: Slægten *Mastodon* Rafinesque 1814 revideredes til *Mammut* Blumenbach 1799, hvorved familien Mastodontidae ændrede navn til Mammutidae. Denne familie er de egentlige mastodonter. Mammuten, der i ældre litteratur er benævnt *Elephas primigenius*, kaldes nu *Mammuthus primigenius*. *Elephas* er i moderne forstand den indiske elefant og nærmeste forløbere. Elephantidae inkluderer *Elephas*, *Loxodonta* (den afrikanske elefant) og *Mammuthus*.

Mastodonterne sensu lato er karakteriseret ved lange rækker af lavkronede kindtænder og havde til at begynde med fire lange fortænder, to i overkæben og to i underkæben (Fig. 1). Gennem Pliocæn var der en tendens til reduktion af undermundens stødtænder og vækst af stødtænderne i overmundens. Familien Elephantidae har et specialiseret kindtandskifte, der forløber gennem hele livet: kun få kindtænder er fremme og i brug ad gangen, og tandrækkerne er følgelig korte. Kindtænderne er lamellære og funktionelt højkronede (Thenius & Hofer 1960, Figur 51 og 52). De korte tandrækker betinger et kort kranium, der hos mammuten, den højst specialiserede elefant der har levet, var ekstremt kort (Fig. 10). Den store mastodont *Mammut americanus* og mammuten i Nordamerika i Pleistocæn findes begge repræsenteret i form af skeletrester i asfaltpløene ved Rancho La Brea i Californien. En særligt stor varietet af mammuten i Californien, der i amerikanske tekster kaldes *Mammuthus imperator*, var større end både mastodonten og de nulevende elefanter (Stock 1956).

De egentlige elefanter i Den gamle Verden fulgte med de varme klimazoners udbredelse i mellemistidene. For 120.000 år siden levede skovelefanten sammen med flodhest, løve og andre dyr, der nu hører til på Afrikas savanne, i England (Sutcliffe 1985). Men skovelefanten, der også levede i Danmark, kom ikke til Amerika. Det samme gælder for deinotherererne, høje, elefantagtige dyr med nedadkrummede stødtænder i underkæben (de kaldes undertiden fejlagtigt for deinotherer, jvf. Tsoukala & Melentis 1994). De opstod sandsynligvis i Afrika som slægtninge til mastodonterne, men der kendes ingen overgangsformer. Fossile deinotherer fra Miocæn er fundet i Eurasien og Afrika (her indtil Pleistocæn). Forklaringen på, at hverken skovelefanter eller deinotherer passerede Beringbroen kan være, at de ikke havde pels. Mens klimaet i Eocæn var varmt eller mildt langt mod nord og syd, i Grønland som i Australien, der lå nær Antarktis, foregik der gennem de følgende 50 millioner år den svingende klimatiske afkøling, der har været refereret til tidligere. Miljøerne i det nordlige Asien var sandsynligvis uegnede for subtropiske dyr, ikke mindst i de kølige tider, hvor Beringbroen eksisterede som følge af det lave havniveau. Her er der tale om en økologisk barriere, der gør sig gældende uafhængigt af fysisk mulighed for passage ad en landbro.

De allerfleste proboscidier er nu uddøde, tilbage er kun *Loxodonta africana*, der aldrig har forladt Afrika, og *Elephas indicus*. *Elephas* udvandrede fra Afrika i Mellem Pliocæn og findes nu kun i det sydlige Asien (Carroll 1988). Heller ikke dværgformerne, der udvikledes fra store former på øer i svømmedistance fra kontinenter med elefanter - som Malta i Middelhavet (Sondaar & Boekschoten 1967; Sondaar 1977) - findes mere. På Senckenberg Museum i Frankfurt am Main er opstillet skeletterne af en net lille familie af maltesiske dværgelefanter („knoglerne“ er afstøbninger af originalmateriale i Italien).

Pattedyrenes opståen

Pattedyrenes udvikling fra begyndelsen af Tertiær beskrives traditionelt som en evolutionær radiation, billedligt en udvikling med mange fylogenetiske grene udstrålende fra en forholdsvis ringe mængde arter (Archibald 1993 arbejder med en modificeret anskuelsermåde). Man har længe vidst, at pattedyrenes evolution gennem Kænozoikum var særegen. Albert Gaudry skrev i indledningen til sin bog om dyreverdenen i 1878 (s. 2): „Pattedyrene i den tertiære epoke frembyder særligt gunstige betingelser for at studere spørgsmål i forbindelse med evolution. I denne epoke danner de en slående kontrast til hovedparten af de andre klasser af den organiske verden. .. [her følger sammenligninger med planterne, de hvirvelløse dyr og hvirveldyrene med koldt blod, der allerede har gennemløbet hovedfaserne af deres evolution, ...] .. pattedyrene; disse væsner, hvis hud som oftest er blød og følsom, nøgen eller kun dækket af pels, har ikke op-

nået deres fulde udvikling førend efter, at de enorme krybdyr fra Mesozoikum uddøde, [de dyr,] hvis læderagtige eller undertiden pansrede hud gav dem fordele i kampen for livet. ...". Gennem de senere afsnit af Tertiær med periodisk forstørrelse af isen fra polerne og Jordens høje bjerge var pattedyrenes og fuglenes homoiotermi (ensvarme, varmlodethed) forudsætningen for en mangefacetteret udvikling af kuldetilpassede arter, mens flertallet af krybdyrene trak sammen i de varme klimazoner omkring ækvator. Kænozoikums klimasvingninger, der gav sig særligt markante udslag i slutningen af Tertiær og i Kvartær, havde hastige processer af udvikling og uddøen til følge.

Fra Mesozoikum er langt de fleste pattedyr-taxa opstillet på fossile tænder eller kæbestykker med tænder, der er de mest robuste, derfor de oftest bevarede dele af de små, skrøbelige skeletter. Tidligere mente man, at tænderne er skelettets konservative elementer, hvad angår formen, således at de bedre end knoglerne bevarer specialiserede slægtskabsmæssige træk gennem den fylogenetiske udvikling. Det skulle derfor være sikrest at bestemme slægtskabsforhold på tænder. Men tænder og tandmønstre er morfologisk plastiske under selektionspres på samme måde som andre dele af dyret, betinget af gén-arven og af miljøets „selektive kræfter“. Kun hvor de under udviklingsforløb ligger peri-

fert for selektionspresset, er tænder relativt morfologisk stabile (jvf. f.ex. MacFadden 1994, s. 96).

Man plejede at forestille sig dinosaurtidens pattedyr som små væsner, der løb omkring på jorden eller i skovbunden om natten og spiste insekter, tusindben, snegle, orm, bær m.m., og for multituberculaternes vedkommende forskellige planteemner og andet, mens dinosaurerne sov. Dette er allerede blevet modgået for nogle af multituberculaternes vedkommende, der som *Ptilodus* levede i træerne (Fig. 5). Fundet af et skelet svarende i størrelse til en spidsmus, fra Sen Jura i Guimarães Kulminen i Portugal, var et tegn mere på, at man havde tænkt for simpelt. Fossilet var sensationelt også for sin bevaringstilstand med størstedelen af knoglerne liggende i naturlig sammenhæng. Derved havde man mulighed for at overveje modeller for dyrets levevis (Henkel & Krebs 1977). Det fossile skelet har specialiseringer, der peger imod et liv i træerne med spring fra gren til gren. Hertil hører en lang hale, der hos fossilet ligger bøjet ind over bagkroppen. Formen af hvirvlerne og deres indbyrdes ledforbindelser indicerer, at halen var bøjelig nær roden, men forholdsvis stiv gennem det meste af sin længde, ligesom hos et egern. Et sådant dyr må have været aktivt i dagslys. En lille coronoid-knogle i hver underkæbegren svarer til en af krybdyrenes seks (eller flere) underkæbeknog-

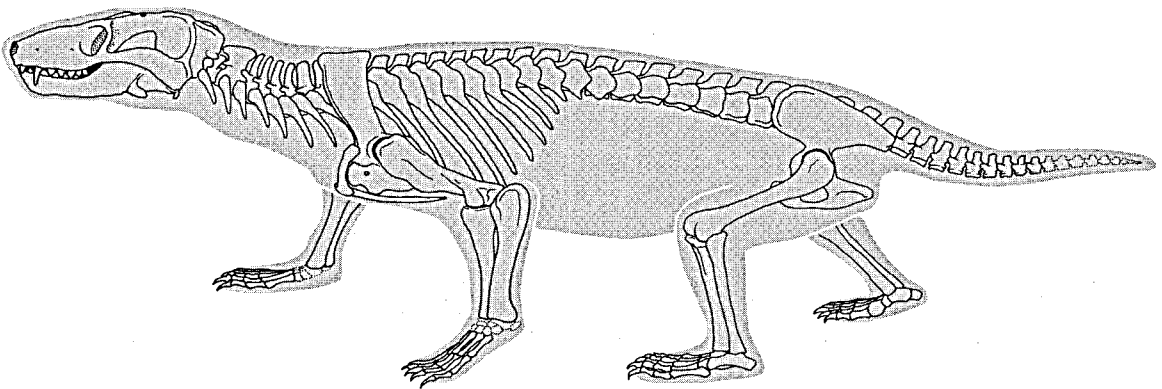


Fig. 11. *Thrinaxodon liorhinus*, tegnet efter rekonstruktion ved F.A. Jenkins, Jr. (1971). Længde: knap 50 cm. Tidligste Trias, Sydafrika. - *Thrinaxodon* hører til Cynodontia, de avancerede rovdyr inden for Therapsida (som er „de pattedyrlignende krybdyr“). Cynodontia er pattedyrenes stamgruppe. Tændernes differentiering i små, simple fortænder, størrehjørmetænder og mere komplekse kindtænder; veludviklede ledsåle og ledhoveder i skulder og bækken og position af lemmerne således, at kroppen er effektivt løftet fra jorden (også dinosaurerne, efterkommere af en anden slags krybdyr 20 Ma senere, havde kroppen løftet fra jorden, men i en anderledes konstellation af skeletkarakterer); og antallet 2-3-3-3-3 led i tærne på for- og bagfod, er egenskaber, der genfindes hos pattedyrene. Det ses, at metapodialerne (mellemhånds- og -fodsknoglerne) indgår i fødderne og ikke bidrager til benlængden. Sådanne fødder kaldes plantegrade (som menneskets, med hælknoglen som del af fodsålen), til sammenligning med hundens digitigrade fødder (med gang på fingre/tæer, Fig. 2). Af krybdyrtræk kan nævnes, bl.a.: tilstedeværelsen af coracoid (knoglen under skulderbladet) i skulderbæltet (monotremere har også coracoid, en krybdyr-reminiscens); og et antal veludviklede knogler bag den tandbærende dentale i underkæben (jvf. Fig. 12). Et fossilt skelet af *Thrinaxodon* i Sydafrika er fundet rullet sammen som en lille, sovende hund, hvilket tages som indikation på, at dyret var (delvis) ensvarmt og muligvis havde pels (Brink 1980). *T. liorhinus* er fundet i *Lystrosaurus*-zonen i Karroo Serien i Sydafrika. Samme art kendes fra samtidige lag i Antarktis. De to formationer med seks (kendte) fælles arter af krybdyr indikerer kontinental sammenhæng og miljømæssig overensstemmelse mellem Sydafrika og Antarktis i Tidlig Trias (som del af Gondwana) (Bataill 1984).

ler. Hos Kænozoikums pattedyr består underkæben af en enkelt knogle (i hver side), den tandbærende dentale. Regnes den karakter for diagnostisk for pattedyrene, er det jurassiske dyr, beskrevet som *Henkelotherium guimarotae* af Krebs (1991), ikke et rigtigt pattedyr, men en avanceret overgangsform imellem „de pattedyr-lignende krybdyr“ (Therapsida), og de egentlige pattedyr (Mammalia). *Henkelotherium* hører til Pantotheria, stamgruppen for de nulevende pattedyr (se tekst til Fig. 4). *Henkelotherium* har pungben. Det regnes for en oprindelig karakter hos pattedyrene. Fravær af pungben og pung til at beskytte de ufuldbårne unger og langvarig udvikling af fosteret i livmoderen med udveksling af ilt, nærings- og affaldsstoffer gennem en placenta eller moderkage er en specialisering, de placentale pattedyr - så vidt vides - ikke deler med andre Theria.

To små, < 2mm lange, præmolariforme (forkindtandsagtige) tænder fundet i Jameson Land, Østgrønland, hvis velbevarede dobbeltrødder bevidner deres tilhørsforhold til pattedyrene, synes foreløbig at være de ældste, kendte rester af pattedyr (Jenkins et al. 1994). Deres alder er vurderet til Norian i Sen Trias, for omkring 220 millioner år siden, ud fra det samlede fossile faunabillede. Europæiske fossiler af små pattedyr har omtrent samme alder, som illustreret af Lucas & Hunt (1994). Et ældre dyr, *Adelobasileus cromptoni* af Carnian alder (tidlig Sen Trias) fra Texas, er henført til pattedyrene af Lucas & Luo (1993) på basis af en del af et kranium og omtales som pattedyr af Luo (1994) og Lucas & Hunt (1994). Det er dog usikkert, om fossilet repræsenterer et pattedyr (Jenkins et al. 1994).

Det er umuligt ud fra vor nuværende viden at udpege den evolutionære artsrække inden for cynodonterne, „de hundetandede“ (af gr. *kynikós*, hundelig-nende; -donta, af græsk for tand), der gav ophav til Theria, eller at sige, hvor og hvornår nøjagtigt de dyr levede, der først kunne kaldes pattedyr. Mængden af individer, der bidrager til fossilernes verden, sammenlignet med dem, der har eksisteret, er forsvindende lille. Og fra at være fossil til at blive studeret af det videnskabelige samfund er der igen lang vej. Men der er ingen tvivl om, at det er inden for cynodonternes taxon, pattedyrenes udspring skal søges. Cynodonten *Thrinaxodon* (Fig. 11), kendt fra Tidlig Trias i Sydafrika og Antarktis, besidder mange af de træk, der i modificeret form findes hos os selv. Her repræsenterer den cynodonterne uden at stå som udpeget stamform.

Slutning

Forud for Trias var Perm, den afsluttende periode i Jordens Oldtid eller Palæozoikum. I Perm var Jorden for sidste gang scene for livsdramaer uden de særlige rollespil, der følger med pelsdyr-mentaliteten. Varmblodighed er energikrævende, og pattedyr (og fugle og disses slægtninge blandt dinosaurer, der sandsynligvis også havde en form for homoiothermi) er altid

sultne. Krybdyr forbrænder omtrent ti gange færre kalorie-enheder i form af føde end pattedyr af samme vægt (Bakker 1986). En kvælerslange, skønt frygtet for sin grådighed, kan leve længe, fredeligt, på et enkelt godt måltid. - Den geologiske tidsalder Perm er opkaldt efter et område i Rusland ved den vestlige fod af Uralbjergene.

Dinocephalen *Syodon* (synonym for *Tapinophoneus*) (Fig. 12) var et 2 meter langt rovdyr fra Isheevoo faunaen i Rusland fra begyndelsen af Sen Perm, for omkring 255 Ma siden (Orlov 1958). Den hører til Brithopodidae, der muligvis havde tidlige repræsentanter i det sydvestlige Nordamerika, men hvis hovedudvikling kendes fra Rusland (Kemp 1982). Lidt yngre dinocephaler levede i Sydafrika. Vor viden om de mellem-liggende områder er ringe, hvad angår de store terrestriske dyr. Men de indbyrdes beslægtede formers tilstedeværelse i Nordamerika, Rusland og Sydafrika er indikation på landforbindelser og faunaernes spredning over dem (se Smith et al. 1981).

Dinocephalerne var tidlige therapsider, der hurtigt blev dominerende dels som rovdyr, dels som planteædere. De udviklede meget store former - og uddøde uden efterkommere inden slutningen af Perm. De er ikke direkte stamformer for pattedyrene, men kan betragtes som en separat gren af therapsiderne, der ikke efterlod nogen genetisk arv. De har specielle træk, der karakteriserer dem som dinocephaler; samtidigt er deres basale (relativt primitive) egenskaber therapsidernes, og de kan herved give oplysninger om de evolutionære forstadier til pattedyrene. Der skal fokuseres på fire partier af *Syodons* kranium: 1) tandsættet, 2) toppen af hovedet, 3) underkæben og 4) ganen.

ad 1: Det falder straks i øjnene, at *Syodon* har kraftige hjørnetænder, der adskiller en fortandsrække fra en kindtandsrække. Uheldigvis er de fleste af fortænderne på dette kranium knækket af, men én (Fig. 12, C, i) viser den oprindelige form og størrelse. Krybdyr har almindeligvis ens eller næsten ens tænder i over- og underkæber, eventuelt med spredte større tænder imellem mindre, men de har ikke det tydelige for-, hjørne- og kindtandsmønster, som pattedyr har. Hermed viser therapsiderne sig som forløbere for pattedyrene. *Syodon* (og dinocephalerne) er derudover specialiseret ved at have relativt små kindtænder og store fortænder med særlige funktioner (se Kemp 1982).

ad 2: Nakkeledskondylens position (Fig. 12, C, n.k) og andre træk viser, at hovedet i naturlig stilling blev holdt med snuden pegende skråt nedad. Toppen af hovedet var den fremspringende knoglestruktur omkring et hul, pinealåbningen (Fig. 12, A og D, p.f). Dinocephalernes navn (af gr. *deinós*, frygtelig; gr. *kephalo-*, hoved) hentyder til denne særegne dannelse af meget kraftige knogler. Hos det levende dyr var pinealåbningen sæde for pinealorganet, en lysfølsom udvækst fra hjernen (en slags øje, men uden egentlig synsfunktion). Pinealorganet findes stadig hos pattedyrene (med kirtelfunktion), men er mere eller mindre overvokset af storhjernens og er altid dækket af kranieknoglerne.

ad 3: *Syodons* underkæbe, der ses fra både yder- og indersiden (på henholdsvis venstre og højre kæbegren, Fig. 12, B), består af den store, tandbærende dentale og flere knogler bag dentale. Bagest, forneden, er ledknoglen articulare med ledfacetten (Fig. 12, B, a) til overkæbens quadratum (Fig. 12, C, q). På ydersiden af venstre kæbegren, bagtil, ses angulare med den bagudbøjede lamina (Fig. 12, B, b.l). Denne struktur er diagnostisk for therapsiderne samt deres stam-former blandt pelycosaurerne (den ses også på *Thrinaxodon*, Fig. 11). Gennem therapsidernes evolution reduceredes knoglerne bag dentale således, at dentale hos de egentlige pattedyr er underkæbens eneste knogle og bærer kæbeledet. Dette findes mellem dentale og kranieknoglen squamosum. Krybdyrstadiets kæbeleds-knogler, articulare og quadratum, formindskedes under evolutionen, men beholdt deres oprindelige indbyrdes ledforbindelse og forbindelsen med krybdyrenes høreknogle, stapes. Hos pattedyrene er de tre nævnte knogler blevet til den lydtransporterende knoglebro i mellemøret, fra trommehinden til det indre øre: malleus, incus og stapes - hammeren, ambolten og stigbøjlen. Partier af den bagudbøjede lamina og den reducerede angulare er blevet til trommebenet, der bærer trommehinden, og hovedparten af laminaen danner muligvis trommehinden (jvf. Carroll 1988).

ad 4: Ganen hos *Syodon* er den primære gane med åbninger fra næsen (choaner, Fig. 12, C, ch) direkte ned i mundhulen. Evolutionært på vej mod pattedyrene udviklede therapsiderne en sekundær gane - en slags „underdæk“, når hovedet er i sin rette position på kroppen -, der tillod luftstrømmen fra og til næseborene at passere hen over munden over den sekundære gane (det ny mundloft) til en åbning nær svælget (som hos f.ex. mennesket). Pattedyrene kan ånde, mens de har mad i munden. Det kunne *Syodon* (og de fleste andre krybdyr) ikke. Den sekundære gane dannes af benlameller fra overkæbeknogler og ganeknogler. - Blant andre relativt primitive træk hos *Syodon* kan nævnes tænderne på palatinerne (Fig. 12, C, pa). Ganetænder er fuldstændigt reducerede hos pattedyrene, og palatinerne er med til at danne den sekundære gane.

Skulle man afslutningsvis opsummere pattedyrenes udviklingshistorie, kunne det blive i symbol af en overvældende symfoni i rum og tid. Under refleksioner over indholdet i begrebet symfoni slog jeg op i Salmonsens Konversations Leksikon fra MCMXXVII (ja, det er forældet) og læste under Symfoni: „... Dermed er den udviklingsmæssige Form givet, som senere fyldtes med det rige og dybe, skarpt personlighedsprægede Musikindhold af de store Symfonikere som Schubert, Schumann, Mendelssohn, Gade, Tschaikovsky [og flere]“.

Hvert dyr er og var sig selv i sin tid. Til alt det forudgående kommer psyken, som ikke er den mindst interessante del af det levende. Dette til forskel fra maskinerne, der efterhånden kan mere og mere og snart overgår et firben, men stadig er ganske uinteressante ved at mangle personlighed. Det er for altid tabt for verden, hvad *Syodon* „tænkte“. Vi ved ikke, hvad det vil

sige at have et veludviklet „tredie øje“ med bred adgang til hjernen, der ellers ikke var særlig stor. Lagde *Syodon* æg som et ordentligt krybdyr? Kunne den også, foruden lys og skygge, mærke varme og kulde med sit pinealorgan - som en forudsætning for at placere æggene optimalt - som kompensation for mindre fintmærkende hudsanser? Skiftede den farve efter omstændighederne, som nogle nulevende krybdyr gør? Pels havde den næppe; homoiotermi i pattedyrlinien synes nøje knyttet til sekundær gane, der betinger vedvarende vejtrækning. Uden ilt, ingen forbrænding. Et krybdyr, derimod, behøver ikke trække vejret hele tiden, da dets indre forbrænding er relativt langsom.

Palæontologien er betydningsfuld ved konstruktivt at vise os vor abyssale uvidenhed og lidt efter lidt, ved mange, mange menneskers samarbejde over generationer og landegrænser, at give svar på fundamentale spørgsmål.

Acknowledgements - Tak - I am much indebted to Irina Sergeenkova and Igor V. Novikov for supporting and facilitating my visit to the Palaeontological Museum named after Acad. Yu. A. Orlov of the Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences in January 1995. I want to thank them for their great kindness, and to extend my gratitude to their colleagues and friends who assisted me in my studies. Irina's parents are gratefully remembered for a wonderful meal and evening and a late walk through snowy Moscow. - Tak også til Thomas H. Bredsdorff, der har udført tegne- og opsætningsarbejdet til Figurene 4, 5, 11 og 12, og til Ole Bang Berthelsen, der har stået for det fotografiske laborato-riearbejde og for optagelsen til Fig. 7. En sidste tak retter jeg til Dansk geologisk Forening for invitationen til at bidrage til det genfødte danske tidsskrift.

Bibliografi

- Andrews, P., Hamilton, W.R. & Whybrow, P.J. 1978: Dryopithecines from the Miocene of Saudi Arabia. *Nature*, London 274, 249-250.
- Archer, M. (ed.) 1982: *Carnivorous Mammals 2: med flere artikler om Thylacoleo, Thylacinus og andre uddøde pungrovdyr*. 804 pp. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Archer, M. 1990: Tharalkoo's child: an ugly duckling story. *Australian Natural History* 23, 574-575.
- Archer, M., Hand, S.J. & Godthelp, H. 1991: *Riversleigh. The Story of Animals in Ancient Rainforests of Inland Australia*. 264 pp. Reed Books, New South Wales.
- Archer, M., Godthelp, H. & Hand, S.J. 1993: Early Eocene Marsupial from Australia. *Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 3, 193-200.
- Archer, M., Flannery, T.F., Ritchie, A. & Molnar, R.E. 1985: First Mesozoic mammal from Australia - an early Cretaceous monotreme. *Nature*, London 318, 363-366.
- Archibald, J.D. 1993: The importance of phylogenetic analysis for the assessment of species turnover: a case history of Paleocene mammals in North America. *Paleobiology* 19, 1-27.
- Archibald, J.D. & Lofgren, D.L. 1990: Mammalian zonation near the Cretaceous-Tertiary boundary. In Bown, T.M. & Rose, K.D. (eds) *Dawn of the Age of Mammals in the northern part of the Rocky Mountain Interior, North Ame-*

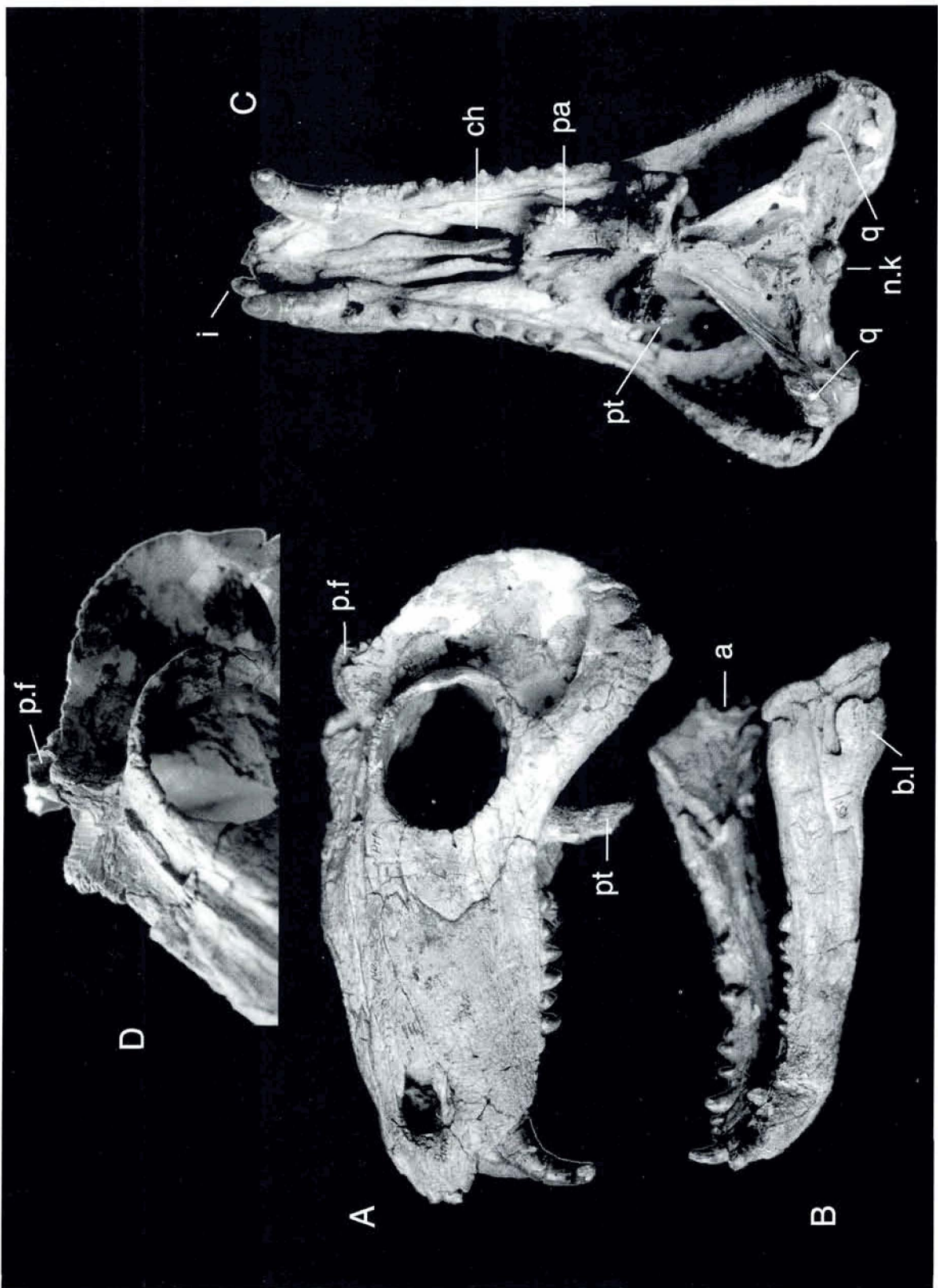


Fig. 12. Kranium af *Syodon efremovi*, en dinocephal therapsid fra Ishevo faunaen. Tidlig Sen Perm, Tatarstan ved Volga, Rusland. Længde af kraniet, målt langs ganen, fra overkæbens forrand til og med nakkeledskondylen: 21,5 cm. - A og B: set fra venstre side; C: set fra ganesiden (her ses det, at kraniet er lettere deformeret på grund af tryk i jorden); D: detail set fra panderegionen og venstre orbita (øjnehule). a, articular; b.l, bagudbøjet lamina af angulare; ch, choan (indre næseåbning); i, fortand; n.k, nakkeledskondyl (krybdyr har én kondyl, pattedyr har to); pa, palatinum med tænder (ganetænder); p.f, pinealforamen; pt, pterygoid; q, quadratum (med ledfacet til underkæben). (Fot. EH)

- rica. Geological Society of America, Special Paper 243, 31-50.
- Archibald, J.D., Clemens, W.A., Gingerich, P.D., Krause, D.W., Lindsay, E.H. & Rose, K.D. 1987: First North American land mammal ages of the Cenozoic Era. In Woodburne, M.O. (ed.) *Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy*, 24-76. Berkeley: University of California Press.
- Azzaroli, A. 1990: Palaeogeography of terrestrial vertebrates in the perityrhenian area. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77, 83-90.
- Azzaroli, A. & Guazzone, G. 1979: Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 29, 155-167.
- Bakker, R.T. 1986: *The Dinosaur Heresies. New Theories Unlocking the Mystery of the Dinosaurs and Their Extinction*. 482 pp. William Morrow and Company, Inc., New York.
- Battail, B. 1984: Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida) et la paléobiogéographie du Trias. In Reif, W.-E. & Westphal, F. (eds) *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*, 1-6. Attempto Verlag, Tübingen.
- Benton, M.J. 1990: *Vertebrate palaeontology. Biology and evolution*. 377 pp. Unwin Hyman, London, Boston, Sydney, Wellington.
- Bezombes, D. 1994: *La Grande Galerie du Muséum national d'histoire naturelle. Conserver c'est transformer*. 167 pp. Le Moniteur, Paris.
- Boles, W.E. 1995: The world's oldest songbird. *Nature*, London 374, 21-22.
- Boles, W.E., Godthelp, H., Hand, S. & Archer, M. 1994: Earliest Australian non-marine bird assemblage from the Early Eocene Tingamurra (sic!) Local Fauna, Murgon, southeastern Queensland. *Alcheringa* 18, 70.
- Bonde, N. 1987: Moderne systematik - fylogeni og klassifikation. I Bonde, N. & Hoffmeyer, J. (red.) *Udviklingssideens historie. Fra Darwins syntese til nutidens krise. Naturrens historiefortællere* 2, 127-181. G.E.C. Gad.
- de Bonis, L., Bouvain, G., Buffetaut, E., Denys, C., Geraads, D., Jaeger, J.-J., Martin, M., Mazin, J.-M. & Rage, J.-C. 1985: Contribution des Vertébrés à l'histoire de la Téthys et des continents péritéthysiens. *Bulletin de la Société géologique de France* (8), t.I, 781-786.
- Bown, T.M. & Simons, E.L. 1984: First record of marsupials (Metatheria: Polyprotodonta) from the Oligocene in Africa. *Nature*, London 308, 447-449.
- Breuil, H. 1952: *Quatre Cents Siècles d'Art Pariétal. Les cavernes ornées de l'âge du renne*. 419 pp. Réalisation Fernand Windels. Centre d'Etudes et de Documentation Préhistoriques - Montignac. Dordogne.
- Brink, A.S. 1980: The road to endothermy - a review. In Taquet, P. (ed.) *Écosystèmes continentaux du Mésozoïque. Première table ronde internationale, Paris, les 5-10 septembre 1978. Mémoires de la Société géologique de France, Nouvelle Série*, no. 139, 59, 29-38.
- Buffetaut, E. 1989: Archosaurian reptiles with Gondwanan affinities in the Upper Cretaceous of Europe. *Terra Nova* 1, 69-74.
- Buffon, G.L.L. de 1778: *Époques de la Nature*. Udkom oprindeligt i femte supplementbind til Buffons *Histoire Naturelle* i 1778. Er genudgivet flere gange, bl.a. af Roger, J. 1962 i *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série X*; og af Varloot, J. 1984: Buffon, *Histoire naturelle*, 343 pp. Gallimard.
- Baagøe, H. 1993: Vu Quang oxsen - en nyopdaget pattedyr-art. *dyr i natur og museum* 1993 2, 6-9.
- Carroll, R.L. 1988: *Vertebrate Paleontology and Evolution*. 698 pp. W.H. Freeman and Company, New York.
- Chatwin, B. 1977: I Patagonien. (Dansk oversættelse 1992 ved Jørgen Nielsen efter „In Patagonia“ 1977.) 237 pp. Samleren.
- Cifelli, R.L. & Eaton, J.G. 1987: Marsupial from the earliest Late Cretaceous of Western US. *Nature*, London 325, 520-522.
- Clemens, W.A. & Kielan-Jaworowska, Z. 1979: Multituberculata. In Lillegraven, J.A., Kielan-Jaworowska, Z. & Clemens, W.A. (eds) *Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history*, 99-149. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Clutton-Brock, J. 1981: Domesticated animals from early times. 208 pp. Heinemann, British Museum (Natural History).
- Clyde, W.C., Stamatakos, J. & Gingerich, P.D. 1994: Chronology of the Wasatchian Land-Mammal Age (Early Eocene): Magnetostratigraphic Results from the McCullough Peaks Section, Northern Bighorn Basin, Wyoming. *The Journal of Geology* 102, 367-377.
- Coates, M.I. & Clack, J.A. 1990: Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature*, London 347, 66-69.
- Collison, M.E. & Hooker, J.J. 1987: Vegetational and mammalian faunal changes in the Early Tertiary of southern England. In Friis, E.M., Chaloner, W.G. & Crane, P.R. (eds) *The origins of angiosperms and their biological consequences*, 259-304. Cambridge University Press.
- Court, N. 1993: An enigmatic new mammal from the Eocene of North Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 267-269.
- Crochet, J.-Y. 1980: *Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe*. 279 pp. Éditions de la Fondation Singer-Polignac, Paris.
- Crochet, J.-Y. 1984: *Garatherium mahboubii* nov. gen., nov. sp., marsupial de l'Éocène inférieur d'El Kohol (Sud-Oranais, Algérie). *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* 70, 275-294.
- Crochet, J.-Y. 1986: Le berceau des marsupiaux. *La Recherche* 174, 274-276.
- Crochet, J.-Y., Thomas, H., Roger, J., Sen, S. & Al-Sulaimani, Z. 1990: Première découverte d'un créodonte dans la péninsule Arabique: *Marsasector ligabuei* nov. sp. (Oligocène inférieur de Taqah, Formation d'Ashawq, Sultanat d'Oman). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, t. 311, Série II, 1455-1460.
- Crochet, J.-Y., Thomas, H., Sen, S., Roger, J., Gheerbrant, É. & Al-Sulaimani 1992: Découverte d'un Péradectidé (Marsupialia) dans l'Oligocène inférieur du Sultanat d'Oman: nouvelles données sur la paléobiogéographie des Marsupiaux de la plaque arabo-africaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, t. 314, Série II, 539-545.
- Cronin, H. 1991: *The Ant and the Peacock*. 490 pp. Cambridge University Press.
- Cuvier, G. 1796: *Mémoire sur les espèces d'Éléphants tant vivantes que fossiles*. *Magasin encyclopédique*, 2me année, vol. 3, 440-445.
- Cuvier, G. 1798: *Tableau élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux*. 710 pp, 14 pl. Baudouin, Paris.
- Cuvier, G. 1804: *Sur le squelette presque entier d'un petit quadrupède du genre des Sarigues, trouvé dans la pierre à plâtre des environs de Paris*. *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle* 5, 277-292. Genoptrykt 1812 som

- X^e Mémoire i Recherches sur les ossemens fossiles de Quadrupèdes III (contenant les os des environs de Paris). Deterville, Paris.
- Cuvier, G. 1806a: Sur les Éléphants vivans et fossiles. Annales du Muséum national d'Histoire naturelle 8, 1-58, 93-155, 249-269.
- Cuvier, G. 1806b: Sur le grand Mastodonte. Annales du Muséum national d'Histoire naturelle 8, 270-312.
- Darwin, C. 1845: Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. "Beagle" Round the World, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N.. John Murray, London. [En af flere senere udgaver:] 1959: The Voyage of the Beagle. (Første publication af denne udgave i 1906.) With an Introduction by Professor H. Graham Cannon. Everyman's Library 104. 496 pp. London, J.M. Dent & Sons Ltd.; New York, E.P. Dutton & Co Inc.
- Darwin, C. 1859: On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London; 1967: facsimile genoptryk med indledning af Ernst Mayer. Atheneum, New York, London. - Oversættelse ved J.P. Jacobsen: Arternes Oprindelse, ved Kvalitetsvalg eller ved de heldigst stillede Formers Sejr i Kampen for Tilværelsen. Efter Originalens femte Udgave. Anden Udgave 1909, 512 pp. Gyldendal, Nordisk Forlag.
- Darwin, C. & Wallace, A.R. 1858: On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. Journal of the Linnean Society of London (Zoology) 3, 45-62; genoptrykt i Linnean Society 1908, 87-107.
- Dashzeveg, D., Novacek, M.J., Norell, M.A., Clark, J.M., Chiappe, L.M., Davidson, A., McKenna, M.C., Dingus, L., Swisher, C. & Altangerel, P. 1995: Extraordinary preservation in a new vertebrate assemblage from the Late Cretaceous of Mongolia. Nature, London 374, 446-449.
- Diamond, J.M. 1986: How great white sharks, sabre-toothed cats and soldiers kill. Nature, London 322, 773-774.
- Ducrocq, S., Buffetaut, E., Buffetaut-Tong, H., Jaeger, J.-J., Jongkanjanasontorn, Y. & Suteethorn, V. 1992: First fossil marsupial from South Asia. Journal of Vertebrate Paleontology 12, 395-399.
- Dung, V.V., Giao, P.M., Chinh, N.N., Tuoc, D., Arctander, P. & MacKinnon, J. 1993: A new species of living bovid from Vietnam. Nature, London 363, 443-445.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980: Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology. 349 pp. Columbia University Press, New York.
- Emmons, L.H. 1990: Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide. 281 pp. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Faith, D.P. 1990: Search for the Thylacine's sister. Australian Natural History 23, 546-553.
- Flannery, T.F. 1985: *Propleopus oscillans*. The Giant Rat Kangaroo. In Rich, P.V. & van Tets, G.F. (eds) Kadimakara, extinct vertebrates of Australia, 245-248. Pioneer Design Studio, Victoria, Australia.
- Flannery, T. 1990: Mammals of New Guinea. 439 pp. The Australian Museum. Robert Brown & Associates.
- Flannery, T. 1991: The mystery of the Meganesian meat-eaters. Australian Natural History 23, 722-729.
- Flannery, T. 1995: Irian Jaya's new tree-kangaroo: just the tip of the Ertzberg? Nature Australia 46-52.
- Flannery, T.F., Hoch, E. & Aplin, K. 1989: Macropodines from the Pliocene Otibanda Formation, Papua New Guinea. Alcheringa 13, 145-152.
- Fox, R.C. 1990: The succession of Paleocene mammals in western Canada. In Bown, T.M. & Rose, K.D. (eds) Dawn of the Age of Mammals in the northern part of the Rocky Mountain Interior, North America. Geological Society of America Special Paper 243, 51-70.
- Franzen, J.L. 1989: Origin and Systematic Position of the Palaeotheriidae. In Prothero, D.R. & Schoch, R.M. (eds) The Evolution of Perissodactyls, 102-108. Oxford University Press, New York.
- Franzen, J.L. 1990: *Hallensia* (Mammalia, Perissodactyla) aus Messel und dem Pariser Becken sowie Nachträge aus dem Geiseltal. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre 60, 175-201.
- Franzen, J.L. 1995: Anmeldelse af MacFadden, B.J. 1992: Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Terra Nova 7, 102-103.
- Gabunia, L.K., Shevyreva, N.S. & Gabunia, V.D. 1990: Om et nyt pungdyr, *Asiadidelphis zaisanense* gen. et sp. nov. (Didelphidae, Marsupialia, Metatheria, Mammalia) fra Nedre Oligocæn fra Zayzan Lavningen (det østlige Kazakhstan). (På russisk). Paleontologiceskij Zurnal 1990 (1), 101-109.
- Gambaryan, P.P. & Kielan-Jaworowska, Z. 1995: Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals. Acta Palaeontologica Polonica 40, 45-108.
- Gardiner, B.G. 1995: The Joint Essay of Darwin and Wallace. The Linnean 11, 13-24.
- Gaudry, A. 1878: *Monde animal* (: Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires). 295 pp. Librairie Hachette et C^{ie}, Paris.
- Gayet, M., Rage, J.-C., Sempere, T. & Gagnier, P.-Y. 1992: Mode of interchanges of continental vertebrates between North and South America during the late Cretaceous and Palaeocene. Extended abstract in: Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. Bulletin de la Société géologique de France 163, 781-791.
- Gheerbrant, E. 1987: Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc, Paléocène); une dispersion de mammifères transthésienne aux environs de la limite mésozoïque/cénozoïque? Geodinamica Acta (Paris) 1, 233-246.
- Gheerbrant, E. 1990: On the early biogeographical history of the African placentals. Historical Biology 4, 107-116.
- Gheerbrant, E. 1991: *Bustylus* (Eutheria, Adapisoriculidae) and the absence of ascertained marsupials in the Palaeocene of Europe. Terra Nova 3, 586-592.
- Gheerbrant, E. 1992: Les mammifères paléocènes du Bassin d'Ouarzazate (Maroc). I. Introduction générale et Palaeoryctidae. Palaeontographica A 224, 67-132.
- 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.
- Ginsburg, L. 1963: Les mammifères fossiles récoltés à San-san au cours du XIX^e siècle. Bulletin de la Société géologique de France (7), t.V, 3-15.
- Godthelp, H. 1989: *Pseudomys vandycki*, a Tertiary murid from Australia. In Turner, S., Thulborn, R.A. & Molnar, R.E. (eds) Proceedings of the De Vis Symposium. Memoirs of the Queensland Museum 28, 171-173.

- Godthelp, H., Archer, M., Cifelli, R., Hand, S.J. & Gilkerson, C.F. 1992: Earliest known Australian Tertiary mammal fauna. *Nature*, London 356, 514-516.
- Goin, F.J. & Carlini, A.A. 1995: An Early Tertiary microbiotheriid marsupial from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 205-207.
- Granger, W. & Simpson, G.G. 1929: A Revision of the Tertiary Multituberculata. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56, 601-676.
- Griffiths, M. 1968: *Echidnas*. 282 pp. Pergamon Press, Oxford, London, Edinburgh, New York, Toronto, Sydney, Paris, Braunschweig.
- Griffiths, M. 1978: *The Biology of the Monotremes*. 367 pp. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- Grigg, G., Beard, L. & Augee, M. 1990: *Echidnas in the high country*. *Australian Natural History* 23, 528-537.
- Guiler, E.R. 1985: *Thylacine: The Tragedy of the Tasmanian Tiger*. 207 pp. Melbourne, Oxford University Press, Oxford, Auckland, New York.
- Hamilton, W.R., Whybrow, P.J. & McClure, H.A. 1978: Fauna of fossil mammals from the Miocene of Saudi Arabia. *Nature*, London 274, 248.
- Hand, S., Novacek, M., Godthelp, H. & Archer, M. 1994: First Eocene bat from Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14, 375-381.
- Harland, W. B., Armstrong, R. L., Cox, A.V., Craig, L. E., Smith, A. G. & Smith, D. G. 1990: *A geologic time scale 1989*. 263 pp. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney.
- Hartenberger, J.-L., Martinez, C. & Ben Saïd, A. 1985: Découverte de Mammifères d'âge Éocène inférieur en Tunisie Centrale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, t. 301, Série II, 649-652.
- Henkel, S. & Krebs, B. 1977: Der erste Fund eines Säugetier-Skelettes aus der Jura-Zeit. *Umschau in Wissenschaft und Technik* 77, 217-218.
- Hoch, E. 1977: Alfred Wegener, forsker og Grønlandsfarer. *Dansk geologisk Forening, Årsskrift for 1976*, 33-45.
- Hoch, E. 1980: A new Middle Eocene shorebird (Aves: Charadriiformes, Charadrii) with columboid features. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 330, 33-49.
- Hoch, E. 1984: Papua New Guinea - set med en palæontologs øjne. *Bygd* 15(3), 31 pp.
- Hoch, E. 1992: Palaeontology of the North Atlantic region: data and inferences on life in the Kangerdlugssuaq area before the continent severed. In Brooks, C.K., Hoch, E. & Brantsen, A.K. (eds) *Kangerdlugssuaq Studies - Processes at a Rifted Continental Margin III*, 104-111. Geological Museum, Copenhagen.
- Hsü, K. 1983: *The Mediterranean was a Desert*. 197 pp. Princeton University Press.
- Hsü, K.J., Ryan, W.B.F. & Cita, M.B. 1973: Late Miocene dessication of the Mediterranean. *Nature*, London 242, 240-244.
- Hurum, J.H. 1994: Snout and orbit of Cretaceous Asian multituberculates studied by serial sections. *Acta Palaeontologica Polonica* 39, 181-221.
- Jenkins, F.A., Jr. 1971: The Postcranial Skeleton of African Cynodonts. Problems in the Early Evolution of the Mammalian Postcranial Skeleton. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 36, 216 pp.
- Jenkins, F.A., Jr. 1990: Monotremes and the biology of Mesozoic mammals. *Netherlands Journal of Zoology* 40, 5-31.
- Jenkins, F.A., Jr. & Krause, D.W. 1983: Adaptations for Climbing in North American Multituberculates (Mammalia). *Science* 220, 712-715 og rekonstruktion af *Ptilodus* på tidsskriftets forside.
- Jenkins, F.A., Jr., Shubin, N.H., Amaral, W.W., Gatesy, S.M., Schaff, C.R., Clemmens, L.B., Downs, W.R., Davidson, A.R., Bonde, N. & Osbæk, F. 1994: Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Grønland, Geoscience* 32, 25 pp.
- Jerzykiewicz, T., Currie, P.J., Eberth, D.A., Johnston, P.A., Koster, E.H. & Zheng, J.-J. 1993: Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30, 2180-2195.
- Jones, M. 1994: Dining with the devil. *Australian Natural History* 24 (11), 31-41.
- Keast, A. 1982: The Thylacine (Thylacinae, Marsupialia): How good a pursuit carnivore? In Archer, M. (ed.) *Carnivorous Marsupials* 2, 675-683. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Kemp, T.S. 1982: *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals*. 363 pp. Academic Press, London, New York, Paris, San Diego, San Francisco, Sao Paolo, Sydney, Tokyo, Toronto.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1992: Interrelationships of Mesozoic Mammals. *Historical Biology* 6 185-202.
- Kielan-Jaworowska, Z. & Gambaryan, P.P. 1994: Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculata mammals. *Fossils and Strata* 36, 1-92.
- Kielan-Jaworowska, Z., Crompton, A.W. & Jenkins, F.A., Jr. 1987: The origin of egg-laying mammals. *Nature*, London 326, 871-873.
- Kovalevsky, W. 1873: Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. et sur l'histoire paléontologique des Chevaux. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*, VII^e Série, Tome XX, i-iv, 1-73, Planches I-III.
- 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 Bown, T.M. & Rose, K.D. (eds) *Dawn of the Age of Mammals in the northern part of the Rocky Mountain Interior, North America*. Geological Society of America Special Paper 243, 71-105.
- Krause, D.W., Kielan-Jaworowska, Z. & Bonaparte, J. F. 1992: *Ferugliotherium* Bonaparte, the first known multituberculata from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12, 351-376.
- Krebs, B. 1987: The skeleton of a Jurassic eupantothere and the arboreal origin of modern mammals. In Currie, P.J. & Koster, E.H. (eds) *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*, 136-141. Tyrrell Museum of Palaeontology, Canada.
- Krebs, B. 1991: Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A* 133, 121 pp.
- Lambert, W.D. 1992: The feeding habits of the shovel-tusked gomphotheres: evidence from tusk wear patterns. *Paleobiology* 18, 132-147.
- Lebedev, O.A. & Clack, J.A. 1993: Upper Devonian tetrapods from Andreyevka, Tula Region, Russia. *Palaeontology* 36, 721-734.

- Le Loeuff, J. & Buffetaut, E. 1991: *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé supérieur du Sud de la France. *Geobios* 25, 585-594.
- Lillegraven, J.A. & McKenna, M.C. 1986: Fossil Mammals from the „Mesaverde“ Formation (Late Cretaceous, Judithian) of the Bighorn and Wind River Basins, Wyoming, with Definitions of Late Cretaceous North American Land-Mammal „Ages“. *American Museum Novitates* 2840, 68 pp.
- Lillegraven, J.A., Kraus, M.J. & Bown, T.M. 1979: Paleogeography of the World of the Mesozoic. In Lillegraven, J.A., Kielan-Jaworowska, Z. & Clemens, W.A. (eds) *Mesozoic Mammals. The first two-thirds of mammalian history*, 277-308. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Linné, C. von 1758-59: *Systema naturæ sive regna tria naturæ systematicæ proposita per classes, ordines, genera et species*. Editio 10, reformata. Tomus 1-2. Holmiæ.
- Lister, A. & Bahn, P. 1994: *Mammoth*. 168 pp. Macmillan Inc., USA.
- Lucas, S.G. & Luo, Z. 1993: *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 309-334.
- Lucas, S.G. & Hunt, A.P. 1994: The chronology and paleobiogeography of mammalian origins. In Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (eds) *In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, 335-351. Cambridge University Press.
- Luo, Z. 1994: Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic characters. In Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (eds) *In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, 98-128. Cambridge University Press.
- MacFadden, B.J. 1992 (paperback edition 1994): *Fossil Horses. Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. 369 pp. Cambridge University Press.
- MacFadden, B.J., Wang, Y., Cerling, T.E. & Anaya, F. 1994: South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107, 257-268.
- McKenna, M.C., Chow, M., Ting, S. & Zhexi, L. 1989: *Radinskaya yupingae*, a perissodactyl-like mammal from the late Paleocene of China. In Prothero, D.R. & Schoch, R.M. (eds) *The Evolution of Perissodactyls*, 24-36. Clarendon Press, Oxford.
- Mahboubi, M., Ameer, R., Crochet, J.-Y. & Jaeger, J.-J. 1983: Première découverte d'un Marsupial en Afrique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, t. 297, Série II, 691-694.
- Mahboubi, M., Ameer, R., Crochet, J.-Y. & Jaeger, J.-J. 1984: Earliest known proboscidean from early Eocene of north-west Africa. *Nature*, London 308, 543-544.
- Marsh, O.C. 1876: Notice of new Tertiary mammals. *American Journal of Science* 12, 401-404.
- Marshall, L.G. 1984: The lower jaw of *Eobrasilia coutoi* Simpson, 1947, a unique didelphoid (not borhyaenoid) marsupial from the Paleocene of Brazil. *Journal of Paleontology* 58, 173-177.
- Molnar, R.E. 1989: Terrestrial tetrapods in Cretaceous Antarctica. In Crame, J.A. (ed.) *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. Geological Society Special Publication 47, 131-140.
- Murray, P. 1991: The Pleistocene Megafauna of Australia. In Vickers-Rich, P., Monaghan, J.M., Baird, R.F. & Rich, T.H. (eds) *Vertebrate Palaeontology of Australasia*, Chapter 24, 1071-1164. Pioneer Design Studio in cooperation with the Monash Univ. Publ. Committee, Melbourne
- Novacek, M.J. 1992: Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, London 356, 121-125.
- Novacek, M.J. 1993: Reflections on Higher Mammalian Phylogenetics. *Journal of Mammalian Evolution* 1, 3-30.
- Orlov, Y.A. 1958: De kødædende dinocephaler fra Isheev faunaen (Titanosuchia). (På russisk). *Trudy Paleontologiceskogo Instituta, Akademija Nauk SSSR* 72, 3-113.
- Owen, R. 1840: Description of the fossil remains of a mammal, a bird, and a serpent, from the London Clay. *Proceedings of the Geological Society*, London 3, 162-166.
- Pascual, R., Archer, M., Jaureguizar, E.O., Prado, J.L., Godthelp, H. & Hand, S.J. 1992: First discovery of monotremes in South America. *Nature*, London 356, 704-706.
- Patterson, B. & Pascual, R. 1972: The Fossil Mammal Fauna of South America. In Keast, A., Erk, F.C. & Glass, B. (eds) *Evolution, Mammals, and Southern Continents*, 247-309. State University of New York Press, Albany.
- Paula Couto, C. de 1979: *Tratado de Paleomastozoologia*. 590 pp. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Peters, D.S. 1983: Die „Schnepfenralle“ *Rhynchaetes messelensis* Wittich 1898 ist ein Ibis. *Journal für Ornithologie* 124, 1-27.
- Philippe, H. & Douzery, E. 1994: The Pitfalls of Molecular Phylogeny Based on Four Species, as Illustrated by the Cetacea/Artiodactyla Relationships. *Journal of Mammalian Evolution* 2, 133-152.
- Pledge, N. 1983: The giant echidnas, *Zaglossus* species. In Quirk, S. & Archer M. (eds) and Schouten, P. (artist) *Prehistoric Animals of Australia*, 46-47. Australian Museum, Sydney.
- Privé-Gill, C., Gill, G. A., Thomas, H., Roger, J. Sen, S., Gheerbrant, E. & Al-Sulaimani, Z. 1993: Premier bois fossile associé aux Primates oligocènes du Dhofar (Taqa, Sultanat d'Oman). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, t. 316, Série II, 553-559.
- Prothero, D.R. 1994: *The Eocene-Oligocene Transition. Paradise Lost*. 291 pp. Columbia University Press, New York.
- In Bottjer, D.J. & Bambach, R.K. (eds) *Critical Moments in Paleobiology and Earth History Series*.
- Rage, J.-C. 1988: Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. In Audley-Charles, M.G. & Hallam, A. (eds) *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication 37, 255-273.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. & Marshall, L.G. 1987: Systematic relationships of the living and Neocenozoic American „Opossum-like“ marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European metatherians. In Archer, M. (ed.) *Possums and Opossums: Studies in Evolution* 1, 1-89. Surrey Beatty & Sons and The Royal Zoological Society of New South Wales.
- Rich, T.H. 1985: *Megalania prisca*. The Giant Goanna. In Rich, P.V. & van Tets, G.F. (eds) *Kadimakara, extinct vertebrates of Australia*, 152-155. Pioneer Design Studio, Victoria, Australia.
- Rich, T.H. 1991: Monotremes, Placentals, and Marsupials: Their Record in Australia and its Biases. In Vickers-Rich, P., Monaghan, J.M., Baird, R.F. & Rich, T.H. (eds) *Vertebrate Palaeontology of Australasia*, Chapter 23, 893-1070. Pioneer Design Studio in cooperation with the Monash University Publications Committee, Melbourne.
- Rich, T.H. & van Tets, G.F. (eds) 1985: *Kadimakara, extinct vertebrates of Australia*, 152-155. Pioneer Design Studio, Victoria, Australia.

- Ride, W.D.L., Sabrosky, C.W., Bernardi, G. & Melville, R.V. 1985: International code of zoological nomenclature, 3rd edn. University of California Press, Berkeley.
- Riggs, E.S. 1935: A New Marsupial Saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its Relationships to Other South American Predacious Marsupials. Transactions of the American Philosophical Society, New Series 24, 1-32, Plates I-VIII.
- Ritchie, A. 1985: Opal fossils - Flashes from Lightning Ridge. Australian Natural History 21, 396-398.
- Robertson, A.H.F. & Grasso, M. 1995: Overview of the Late Tertiary-Recent tectonic and palaeo-environmental development of the Mediterranean region. Terra Nova 7, 114-127.
- Robertson, A.H.F., Eaton, S., Follows, E.J. & Payne, A.S. 1995: Depositional processes and basin analysis of Messinian evaporites in Cyprus. Terra Nova 7, 233-253.
- Rounsevell, D.E. & Smith, S.J. 1982: Recent alleged sightings of the thylacine (Marsupialia, Thylacinidae) in Tasmania. In Archer, M. (ed.) Carnivorous Marsupials 1, 233-236. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Rudwick, M.J.S. 1972: The Meaning of Fossils. 287 pp. Macdonald: London & American Elsevier Inc.: New York.
- Russell, D.E., Hartenberger, J.-L., Pomerol, C., Sen, S., Schmidt-Kittler, N. & Vianey-Liaud, M. 1982: Mammals and stratigraphy: the Paleogene of Europe. Palæovertebrata, mémoire extraordinaire, 77pp.
- Savage, D.E. & Russell, D.E. 1983: Mammalian Paleofaunas of the World. 432 pp. Addison-Wesley, London, Amsterdam, Ontario, Sydney, Tokyo.
- Scanlon, J.D. 1993: Madtsoiid Snakes from the Eocene Tingamarra Fauna of Eastern Queensland. Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte 3, 3-8.
- Schmidt-Kittler, N. (ed.) 1987: Internationale Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene - Mainz, February 18th-21st 1987. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 10. 311 pp. Verlag Friedrich Pfeil.
- Sigé, B. 1971: Les Didelphoidea de Laguna Umayo (Formation Vilquechico, Crétacé supérieur, Pérou), et le peuplement marsupial d'Amérique du Sud. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (D) 273, 2479-2481.
- Sigé, B. 1993: „Palaeontological discussion“ in Jaillard, E., Cappetta, H., Ellenberger, P., Feist, M., Grambast-Fessard, N., Lefranc, J.P. & Sigé, B.: Sedimentology, palaeontology, biostratigraphy and correlation of the Late Cretaceous Vilquechico Group of Southern Peru. Cretaceous Research 14, 655-656.
- Sigé, B., Hand, S. & Archer, M. 1982: An Australian Miocene *Brachiposideros* (Mammalia, Chiroptera) related to Miocene representatives from France. Palæovertebrata 12, 149-172.
- Sigogneau-Russell, D. 1991a: Haramiyidae (Mammalia, Aloutheria) en provenance du Trias Supérieur de Lorraine (France). Palaeontographica A 206, 137-198.
- Sigogneau-Russell, D. 1991b: First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 1991 (2), 119-125.
- Smith, A.B. 1994: Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns. 223 pp. Blackwell Scientific Publications.
- Smith, M. 1982: Review of the Thylacine (Marsupialia, Thylacinidae). In Archer, M. (ed.) Carnivorous Marsupials 1, 237-253. Royal Zoological Society of New South Wales.
- Smith, M.J. 1985: *Wonambi naracoortensis*. The Giant Australian Python. In Rich, P.V. & van Tets, G.F. (eds) Kadimakara, extinct vertebrates of Australia, 156-159. Pioneer Design Studio, Victoria, Australia.
- Smith, A.G., Hurley, A.M. & Briden, J.C. 1981: Phanerozoic paleocontinental world maps. 102 pp. Cambridge University Press.
- Sondaar, P.Y. 1977: Insularity and its effect on mammal evolution. In Hecht, M.K., Goody, P.C. & Hecht, B.M. (eds) Major patterns in vertebrate evolution, 671-707. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Sondaar, P.Y. & Boekschoten, G.J. 1967: Quaternary mammals in the south Aegean Island Arc; with notes on other fossil mammals from the coastal regions of the Mediterranean. Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen. Proceedings, Series B 70, 556-576.
- Spärck, R. 1962: Undervisningen i Zoologi ved Københavns Universitet, et tilbageblik over 300 år. Festskrift udgivet af Københavns Universitet i anledning af Universitetets årsfest november 1962, pp. 1-138. København.
- Stehli, F.G. & Webb, S.D. (eds) 1985: The Great American Biotic Interchange. xvii, 532 pp. Plenum Press, New York.
- Stock, C. 1956: Rancho La Brea. A Record of Pleistocene Life in California. (Sixth Edition, sixth printing, 1968). 81 pp. Los Angeles County Museum of Natural History, Science Series 20, Paleontology 11.
- Strahan, R. (ed.) 1983: The Australian Museum Complete Book of Australian Mammals. 530 pp. Angus & Robertson Publishers, London, Sydney, Melbourne.
- Sutcliffe, A. J. 1985: On the track of Ice Age mammals. 224 pp. British Museum (Natural History).
- Tassy, P. 1984: Le mastodonte à dents étroites, le grade trilo-phodonte et la radiation initiale des Amebelodontidae. In Buffetaut, E., Mazin, J.-M. & Salmon, E. (eds) Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard, France, 1982, 459-473. Ville de Montbéliard.
- Tassy, P. 1990: Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia): historique et actualité. Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.) 76, 159-224.
- Tedford, R.H. & Wells, R.T. 1985: *Sthenurus*. The Monodactyl Kangaroos. In Rich, P.V. & van Tets, G.F. (eds) Kadimakara, extinct vertebrates of Australia, 249-252. Pioneer Design Studio, Victoria, Australia.
- Teilhard de Chardin, P. 1921-22: Les mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. Annales de Paléontologie X-XI, 171-176, 1-108.
- Thenius, E. 1969: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden). Handbuch der Zoologie 8, 2, viii, 222pp. de Gruyter & Co Verlag.
- Thenius, E. & Hofer, H. 1960: Stammesgeschichte der Säugetiere. 322 pp. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Thomas, H., Bernor, R. & Jaeger, J.-J. 1982: Origines du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. Geobios 15, 283-297.
- Thomas, H., Sen, S., Roger, J. & Al-Sulaimani, Z. 1991: The discovery of *Moeripithecus markgrafi* Schlosser (Propliopithecidae, Anthroproidea, Primates), in the Ashawq Formation (Early Oligocene of Dhofar Province, Sultanate of Oman). Journal of Human Evolution 20, 33-49.
- Thomas, H., Roger, J., Sen, S., Bourdillon-de-Grissac, C. & Al-Sulaimani, Z. 1989: Découverte de vertébrés dans l'Oligocène inférieur du Dhofar (Sultanat d'Oman). Geobios 22, 101-120.

- Thomas, H., Roger, J. et al. 1991: Essai de reconstitution des milieux de sédimentation et de vie des primates anthropoïdes de l'Oligocène de Taqah (Dhofar, Sultanat d'Oman). *Bulletin de la Société géologique de France* 162, 713-724.
- Trofimov, B.A. & Szalay, F.S. 1993: New group of Asiatic marsupials (order Asiadelpchia) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, Supplement to No 3, Abstracts, 60A.
- Tsoukala, E.S. & Melentis, J.K. 1994: *Deinotherium giganteum* Kaup (Proboscidea) from Kassandra Peninsula (Chalkidiki, Macedonia, Greece). *Geobios* 27, 633-640.
- Vereshchagin, N.K. 1974: The mammoth „cemeteries“ of north-east Siberia. *Polar Record* 17, 3-12.
- Vrielinck, B. 1994: Téthys, l'histoire d'un océan disparu. Anmeldelse af et stort Tethys-atlas af Dercourt et al. 1993, med 14 kinematiske rekonstruktioner fra Perm til Sen Miocæn. *Géochronique* 52, 14-16.
- Wallace, A.R. 1869: *The Malay Archipelago: The land of the orang-utan, and the bird of paradise; a narrative of travel, with studies of man and nature.* Macmillan & Company, London. [Ny udgave:] 1986, with an introduction by John Bastin. 638 pp. Oxford University Press, Singapore, Oxford, New York.
- Webb, S.D. 1976: Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology* 2, 220-234.
- Wegener, A. 1912: første præsentation af kontinentaldrift-teorien; 1970: *The Origin of Continents and Oceans.* Translated from the Fourth Revised German Edition by John Biram, with an Introduction by B.C. King. 248 pp. Paperback edition. Methuen & Co Ltd, London.
- Welton, B.J. & Zinsmeister, W.J. 1980: Eocene neoselachians from the La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Contributions in Science* 329, 1-10.
- West, R.M. & Dawson, M.R. 1978: Vertebrate Paleontology and the Cenozoic History of the North Atlantic Region. *Polarforschung* 48, 103-119.
- Westergaard, B. 1983: A new detailed model for mammalian dentitional evolution. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 21, 68-78.
- Whybrow, P.J., Hill, A., Yasin al Tikriti, W. & Hailwood, E.A. 1990: Late Miocene primate fauna, flora and initial palaeomagnetic data from the Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. *Journal of Human Evolution* 19, 583-588.
- Whybrow, P.J., Hill, A. & Yasin al Tikriti, W. 1991: Miocene Fossils From Abu Dhabi. *Tribulus* 1, 4-9.
- Wible, J.R. 1991: Origin of Mammalia: The craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11, 1-28.
- Williams, B.A. 1995: Review of „Species, species concepts, and primate evolution“ by Kimbel, W.H. & Martin, L.B. (eds) 1993. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 212-213.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds) 1993: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.* Second edition. 1207 pp. Smithsonian Institution Press, Washington and London, in association with the American Society of Mammalogists.
- Woodburne, M.O. & Zinsmeister, W.J. 1982: Fossil Land Mammal from Antarctica. *Science* 218, 284-286.
- Woodburne, M.O. & Zinsmeister, W.J. 1984: The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Paleontology* 58, 913-948.
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., Norell, M.A., Swisher III, C.C., Charrier, R., Novacek, M.J. & McKenna, M.C. 1993: South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*, London 365, 434-437.
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., Norell, M.A., Swisher III, C.C., Novacek, M.J., McKenna, M.C. & Charrier, R. 1994: Paleogene Mammals from the Andes of Central Chile: A Preliminary Taxonomic, Biostratigraphic, and Geochronologic Assessment. *American Museum Novitates* 3098, 31 pp.
- Zinsmeister, W.J. 1982: Late Cretaceous-Early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56, 84-102.
- Aaris-Sørensen, K. 1988: *Danmarks forhistoriske dyreverden. Fra Istid til Vikingetid.* 252 pp. Gyldendal.
- Aaris-Sørensen, K., Petersen, K.S. & Tauber, H. 1990: Danish Finds of Mammoth (*Mammuthus primigenius* (Blumenbach)). Stratigraphical position, dating and evidence of Late Pleistocene environment. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, DGU Serie B, Nr 14*, 1-44.