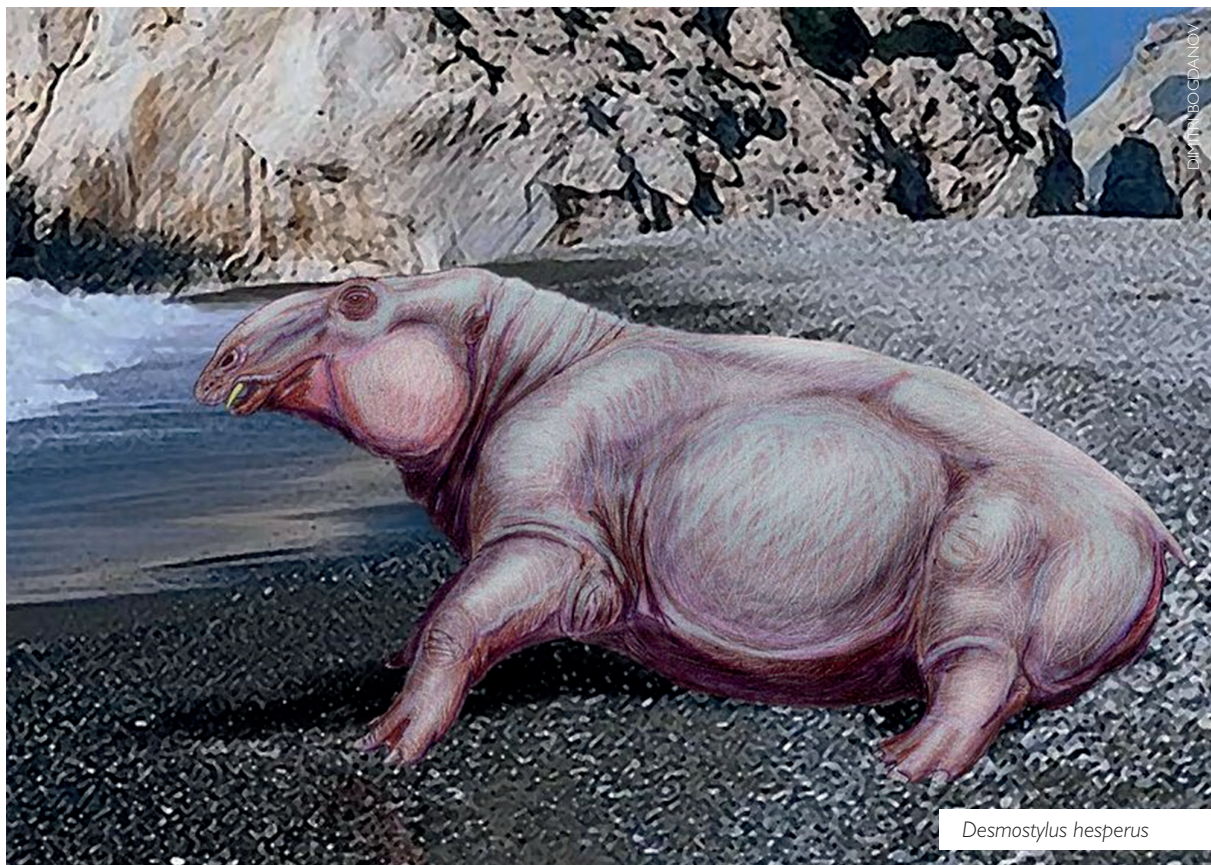




Desmostylus hesperus

TERUG NAAR DE KUST

EVOLUTIE VAN DE ZOOGDIEREN DEEL 5

Zeezoogdieren hebben een magische aantrekkingskracht op mensen. We smelten van babyzeehondjes met hun grote puppy-ogen, hele volksstammen willen zwemmen met dolfijnen en we gaan massaal naar een dode stinkende gestrande walvis kijken. Maar hoe komt het dat wij deze dieren zo interessant vinden? Is het hun spectaculaire terugkeer naar het water? Hun sonar-aanpassingen? Hun intelligentie? Of een combinatie van alle drie?

Om in zee goed te functioneren, hebben zeezoogdieren een aantal aanpassingen ondergaan:

- Zeezoogdieren hebben in de loop van de evolutie hun ademhaling en manier van zuurstofopslag in bloed en organen aangepast zodat ze langer onder water kunnen blijven. Een extreem voorbeeld hiervan is de dolfijn van Cuvier (*Ziphius cavirostris*), een spitsnuitdolfijn. Die duikt tot wel drie kilometer diepte en kan langer dan twee uur onder water blijven (Schorr *et al.*, 2014). Opmerkelijk is ook dat hij na zo'n lange en diepe duik nauwelijks tijd nodig heeft om weer op adem te komen.

- Om Caissonziekte (decompressieziekte) tegen te gaan, maken zeezoogdieren gebruik van de duikreflex. Dit betekent dat zodra ze zich geheel onder water bevinden, de natuurlijke reflex om adem te halen stopt, de hartslag ver-

traagt en er minder bloed naar de spieren stroomt. Hierdoor wordt zuurstof voor de vitale organen gereserveerd en de opname van stikstof, het gas dat de Caissonziekte veroorzaakt, in het bloed en de weefsels beperkt. Desondanks komt het toch zo nu en dan voor dat dieren verwondingen oplopen die te maken hebben met decompressie (Hooker *et al.*, 2012).

- De botten hebben vaak kleinere holtes, waardoor ze zwaarder zijn en zeedieren gemakkelijker onder water kunnen blijven.

- In water koel je veel sneller af waardoor je eerder kans hebt op onderkoeling. Zeedieren zijn hierop aangepast met een laag isolerend vet onder de huid.

- Fysiologische aanpassingen zorgen ervoor dat zeezoogdieren niet uitdrogen of anderszins ziek worden door het bin-

nenkrijgen van zout zeewater.

- In water kun je minder ver zien dan in lucht. En hoe dieper je komt, hoe donkerder het wordt. Zeezoogdieren gebruiken daarom hun zintuigen anders dan dieren op het droge. Robben en zeekoeien maken bijvoorbeeld veel gebruik van hun lange snorharen om op de tast voedsel te zoeken. Tandwalvissen gebruiken wel een heel geavanceerde techniek om objecten te lokaliseren: biosonar (zie box).

In de loop der tijd zijn meerdere zoogdiergroepen teruggekeerd naar het water. Maar liefst zeven groepen hebben zich aangepast aan een leven in de zee. Deze groepen zijn de uitgestorven groep Desmostylia, de Pinnipedia (robben), de Sirenia (zeekoeien), de Cetacea (walvisachtigen), de ijsbeer (*Ursus maritimus*), de zeeotter (*Enhydra lutris*) en de uitgestorven aquatische luiaards (*Thalassocnus* spp.).

DESMOSTYLIA

Desmostylia is een uitgestorven orde zeezoogdieren die leefde van het Laat-Oligoceen tot aan het Laat-Mioceen. Vondsten uit deze groep worden gevonden in landen rond de Grote Oceaan, van Japan tot Mexico (Gingerich, 2005). Het waren grote dieren, met een massa van wel een ton of meer (Inuzuka, 1996). Desmostylia worden als semi-aquatisch beschouwd, omdat ze alleen in mariene afzettingen voorkomen. Daarnaast hebben ze ook een aantal lichamelijk aanpassingen aan het leven in het water. Zo zijn hun neusgaten en ogen, net als bijvoorbeeld bij nijlpaarden, hoger op de kop gelegen. Ook hun eten vonden ze in zee. Clementz *et al.* (2003) bestudeerden de isotopensamenstelling van de botten van het genus *Desmostylus* en concludeerden dat het dieet van het dier voor een groot deel bestond uit zeegras, aangevuld met andere waterplanten.

PINNIPEDIA

De moderne Pinnipedia, oftewel de vinpotigen, kunnen ingedeeld worden in drie families: de Otariidae (zeeleeuwen of oorrobbers), Odobenidae (de walrus) en de Phocidae (zeehonden). Lang was er twijfel over de oorsprong van de vinpotigen. Stamden ze af van beren, of van marterachtigen? Of was er niet één voorouder maar meerderen, waarbij de zeeleeuwen en walrussen van de beren afstamden en de zeehonden van marterachtigen? Nieuwe morfologische en moleculaire analyses ondersteunen een monofyletische hypothese, wat betekent dat er één afstammingslijn is (Berta, 2009). Maar of die vanuit de beren of de marterachtigen is ontstaan, is nog steeds moeilijk te zeggen. De oudste fossielen uit deze groep vinden we in het Laat-Oligoceen (Berta, 2009). Deze groep bestond uit aquatische vleeseters met al goed ontwikkelde peddelpoten. In 2009

werd melding gemaakt van een nieuwe vondst, gedaan op Devon Eiland in Canada. De vondst is de tot nu toe oudste voorouder van de Pinnipedia en bestond uit een gedeelte van een schedel en ongeveer 65% van het postcraniale skelet. Het werd in *Nature* beschreven als de nieuwe soort *Puijila darwini*. Het dier was bij leven ruim een meter lang en had een lange staart. De poten waren kort en de teenkootjes afgeplat, wat erop wijst dat hij zwemvliezen tussen zijn tenen had. *Puijila* had zowel terrestrische als aquatische kenmerken en wordt daarom gezien als een overgangsvorm tussen een landcarnivoor en een mariene, geflipperde vinpotige (Rybczynski *et al.*, 2009).

De moderne families Odobenidae, Phocidae en Otariidae ontwikkelden zich in het Midden-Laait-Mioceen. De vroegste vertegenwoordigers van de walrussen zien we 16-14 miljoen jaar geleden in het fossielenbestand opduiken. De zeehonden verschijnen ook rond die tijd (15 miljoen jaar geleden). De oorrobbers komen echter iets later, in het Laat-Mioceen (11 miljoen jaar geleden). Alle drie de families lijken zich in het noorden van de Grote Oceaan ontwikkeld te hebben (Berta *et al.*, 2006).

SIRENIA

Sirenia is de orde van de zeekoeien. In totaal is deze orde opgedeeld in vier families: de Prorastomidae uit het vroeg Midden-Eoceen van Jamaica, de Protosirenidae uit het Midden- en Laat-Eoceen van Egypte en Pakistan, de Dugongidae (doejongs) die hun oorsprong hebben in het Eoceen en de Trichechidae (lamantijnen) die ontstaan zijn in het Mioceen (Zalmout & Gingerich, 2012). Vertegenwoordigers van de laatste twee families vinden we nu nog in tropische gebieden, waar ze in ondiep water leven van zeegras. Hoewel de huidige zeekoeien alle in tropisch

water leven, kwam er tot voor kort ook een soort voor die in het noordelijke deel van de Grote Oceaan in koud water gedijde: de Steller zeekoe. Helaas werd deze soort in 1768, slechts 27 jaar na zijn ontdekking, door overbejaging uitgeroeid.

De oudste fossielen van zeekoeien vinden we in het Midden-Eoceen van Jamaica (Domning 2001), maar niet lang daarna hebben ze al een grote verspreiding. De eocene lagen van de Fayum in Egypte, het bekende complex aan vindplaatsen waar ook de vroege slurfdrager *Moeritherium* werd gevonden, zijn bijzonder rijk aan zeekoefossielen. De ondiepe zee die hier gedurende het midden Laat-Eoceen en Vroeg-Oligoceen lag, was uitermate geschikt voor (semi) aquatische zoogdieren. De bloeitijd van de zeekoeien was echter in het Mioceen. Uit deze tijd zijn zelfs zeekoefossielen uit Nederland bekend. In 1970 werd er in een kleiput bij Eibergen een gedeeltelijk skelet van een zeekoe gevonden. Het skelet werd tot in detail beschreven door Hooijer (1977) en toegewezen aan de soort *Metaxytherium medium* (Desmarest). Deze soort leefde in het ondiepe water van de Paratethyszee en voedde zich daar met de bladeren en scheuten van zeegras (Domning & Pervesler, 2012).

CETACEA

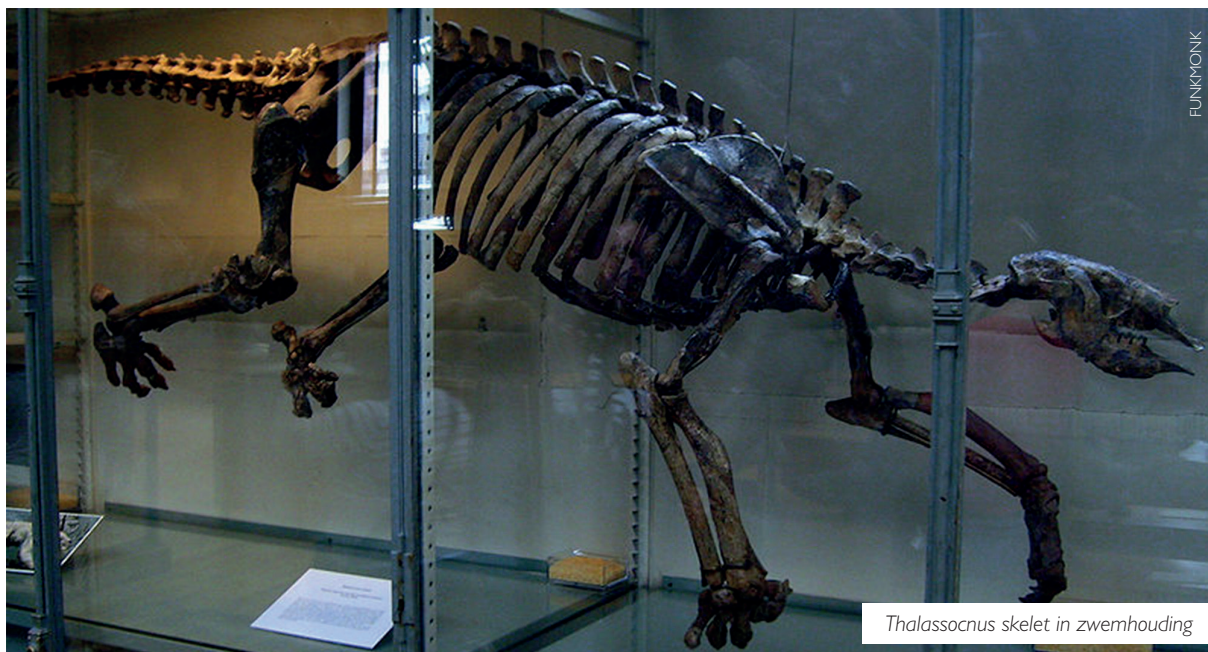
Walvissen zijn de ultieme zeezoogdieren. Over hun evolutie zijn boekenkasten vol geschreven. Daar verwijs ik dan ook graag naar voor een compleet overzicht. Een mooi voorbeeld is het werk van Thewissen (2013) dat ook te vinden is in de rubriek Nieuwe Boeken. Hier volsta ik met een zeer beknopte samenvatting.

De walvissen begonnen ooit hun bestaan als landzoogdieren en hun terugkeer naar het water is een schoolvoorbeeld van de evolutie van soorten,



Puijila darwini

AUTEUR
NATASJA DEN OUDEN



Thalassocnus skelet in zwemhouding

met een keur aan overgangsvormen die telkens meer aangepast waren aan het leven in zee. De vroegste evolutie van de walvissen lijkt zich voorgedaan te hebben in het noorden van het Indische subcontinent. Dit gebied lag in het Eoceen aan de kust van de Tethyszee. In Pakistan werden de fossielen gevonden van *Pakicetus*. Dit dier leefde aan de rand van het water waar het zich voedde met vis en andere kleine dieren. *Pakicetus* was echter nog voornamelijk een landzoogdier.

Een dier dat zich al wat meer naar het leven in het water had aangepast is *Ambulocetus*. Ook dit dier werd gevonden in Pakistan. De poten van *Ambulocetus* waren al meer aangepast aan het leven in het water - poten waren korter en handen juist langer zodat ze als peddels gebruikt kunnen worden - en hij was dan ook minder goed in het zich voortbewegen op het land (Thewissen *et al.*, 1994). De isotopensamenstelling van het email van de kiezen van deze vroege soorten wijst erop dat ze, hoewel de kust van de Tethyszee dichtbij was, in een zoetwateromgeving leefden (Clementz *et al.* 2006).

In de soorten die volgen zien we steeds meer een reductie van de achterpoten, een verschuiving van de neusgaten naar bovenop de kop en aan de isotopensamenstelling van de botten is te zien dat ze in een zoutwateromgeving leefden.

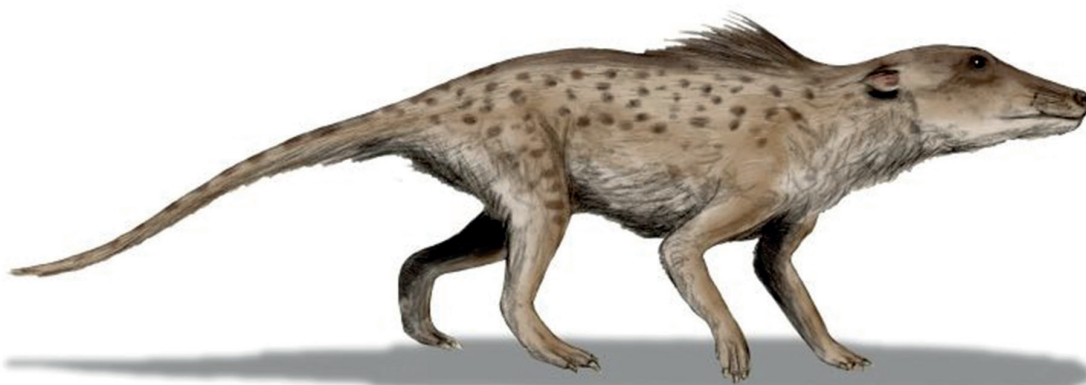
Echt helemaal aangepast aan het leven in zee zijn de Basilosauridae. Soorten in deze familie konden al erg groot worden, met een lengte tot 20 meter (Uhen, 2002). De achterpoten waren enorm gereduceerd en bovendien hadden ze geen raakvlak meer met de sacrale wervels, waardoor het erg onwaarschijnlijk is dat ze voor voortbeweging gebruikt werden (Bejder & Hall, 2002). De vorm van het lichaam leek dus al erg op dat van de moderne walvissen. Het was alleen veel langgerechter en ook de karakteristieke bult op de kop, veroorzaakt door de aanwezigheid van de meloen, was er nog niet. Basilosauridae hadden een wereldwijde verspreiding en er zijn zelfs vondsten uit de Noordzee (Schouten, 2011).

De moderne walvissen zijn voortgekomen uit de Basilosauridae (Uhen, 2004) en kunnen verdeeld worden

in twee subordes: de tandwalvissen (Odontoceti) en baleinwalvissen (Mysticeti). De vroegste vertegenwoordigers van de Mysticeti vinden we in het Laat-Eoceen. Deze vroege soorten hadden nog geen baleinen maar tanden en leken nog erg op de Basilosauridae (Uhen, 2010). De eerste baleinwalvissen die ook daadwerkelijk baleinen hadden, zien we pas in het Laat-Oligoceen. De tanden zijn dan verdwenen (Uhen, 2010).

In het Laat-Oligoceen verschijnen ook de eerste Odontoceti. Deze vroege tandwalvissen lijken al meteen zeer sterk op de huidige soorten en ook aanwijzingen dat deze vroege soorten biosonar gebruikten zijn gevonden (Fleischer, 1976).

In het Midden-Mioceen bereikten de walvissen hun bloeiperiode. Niet alleen is de diversiteit op dat moment het hoogst, ook de meeste moderne families ontstonden toen (Uhen & Pyenson, 2007). Daarna nam de diversiteit af tot het lage niveau dat het heden ten dage is (Uhen, 2010).



Pakicetus

NOBU TAMURA

BIOSONAR

Er zijn meerdere groepen die in meer of mindere mate gebruik maken van echolocatie of biosonar. Kleine vleermuizen (*Microchiroptera*) en tandwalvissen en dolfijnen (*Odontocetes*) hebben een zeer ontwikkelde vorm van biosonar, maar in simpele vorm wordt het ook gebruikt door spitsmuizen, vliegende honden (*Roussetus* sp.), salanganen (een geslacht binnen de familie van de gierzwaluwen) en vetvogels (nachtzwaluwachtigen). Walvisachtigen gebruiken biosonar om in het water hun prooi te vinden. Vrijwel dezelfde techniek wordt door vleermuizen gebruikt om in het donker te jagen. Beide groepen zoogdieren zijn bijzonder, omdat ze zich aan een voor zoogdieren extreme leefomgeving hebben aangepast; de walvisachtigen aan het water en vleermuizen aan de lucht. Hoewel water en lucht heel verschillende substanties zijn, zijn ze beide uitermate geschikt voor het gebruik van biosonar om objecten te lokaliseren.

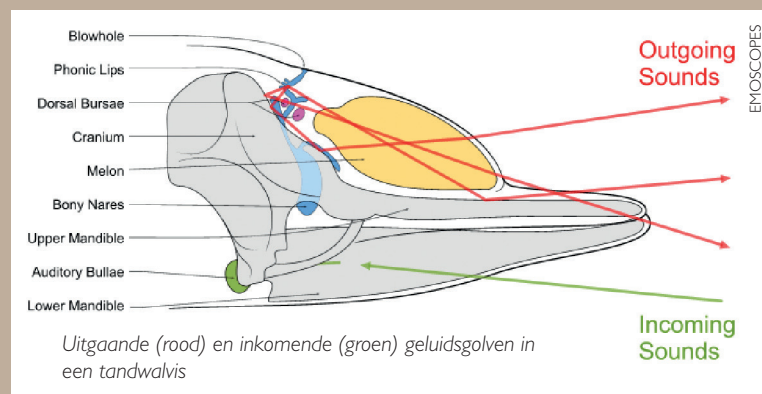
HOE WERD BIOSONAR ONTDEKT?

Biosonar werd voor het eerst waargenomen in vleermuizen. Al in 1793 ontdekte de Italiaanse wetenschapper Lazzaro Spallanzani dat geblindeerde vleermuizen zich zonder problemen langs allerlei obstakels wisten te manoeuvreren. Dit onderzoek kreeg in 1794 een vervolg toen de Zwitser Charles Jurine in plaats van de beestjes te blinderen hun oren dichtsmeedde met was. Hierdoor konden de vleermuizen de ultrasone geluidsgolven die ze bij biosonar gebruiken niet meer horen en dus vloegen ze overal tegenaan. Hoewel deze vroege onderzoekers al op het goede spoor zaten wat betreft de manier van oriëntatie die door vleermuizen gebruikt wordt, heeft het toch nog enige tijd geduurd eer hun onderzoek een vervolg kreeg. Dit kwam door de invloed van George Cuvier, die er niets in zag en concludeerde dat vleermuizen tastzin gebruikten voor oriëntatie (Jones, 2005). In 1938 gebruikten D. Griffin en G.W. Pierce piezoelectrische kristallen die ultrasone geluiden om kunnen zetten in frequenties die wel met het menselijk oor te horen zijn. Hierdoor waren zij de eersten die de echolocatiegeluiden van vleermuizen konden horen (Jones, 2005).

De eerste stappen in het onderzoek naar biosonar hadden dus vleermuizen tot onderwerp. In 1947 opperde Arthur MacBride dat dolfijnen ook wel eens biosonar zouden kunnen gebruiken. Niet lang daarna werd inderdaad ontdekt dat dolfijnen ultrasone geluiden kunnen waarnemen. In 1961 deed Ken Norris eenzelfde onderzoek als Spallanzani bijna twee eeuwen voor hem. Hij blindeerde dolfijnen en liet ze door een hindernissenparcours zwemmen. Dit bleek voor de dolfijnen inderdaad geen probleem te zijn (Jones, 2005).

HOE WERKT HET?

Biosonar is gebaseerd op het feit dat geluidsgolven tegen objecten weerkaatsen. Geluiden worden door het dier zelf voortgebracht en de weerkaatsingen worden opgevangen. Door de vertraging tussen het voortbrengen van het geluid en de waarneming van de weerkaatsing te meten, kan de afstand tot het object berekend worden. De richting van het object wordt bepaald door het verschil in sterkte en vertraging waarmee weerkaatsingen in het linker- en rechteroor waargenomen worden. Ook de botjes in het middenoor spelen hierbij een belangrijke rol (Jones, 2005). Dit gebeurt allemaal vliegensvlug door de hersenen van het dier, net zoals andere zintuigen met een enorme snelheid door de hersenen verwerkt worden.



IJSBEER

De ijsbeer (*Ursus maritimus*), is in dit verhaal een beetje de vreemde eend in de bijt. Het beeld van een ijsbeer op een ijsschots is een bekende en daarmee valt meteen te zien dat dit dier

goed ontwikkelde poten heeft, waarmee hij zich op het land prima kan voortbewegen. Waarom staat hij hier dan toch tussen de zeezoogdieren, die hun morfologie drastisch aan het leven in het water hebben aangepast? De Latijnse naam van het dier vormt al een aanwij-

zing, die betekent namelijk zeebeer. De ijsbeer brengt dan ook het overgrote deel van zijn leven in of op zee door. Zwemmen kunnen ze uitstekend en ze doen dit dan ook over lange afstanden, maar ze bewegen zich vooral ook over het zee-ijs voort. Voor hun voedsel zijn ze ook volledig afhankelijk van de zee, aangezien ze zich voeden met zeezoogdieren. Daarnaast hebben ze ook een aantal aanpassingen die bij de zeezoogdieren horen, namelijk een dikke laag onderhuids vet (Grahls-Nielsen *et al.*, 2003) en hun poten hebben zwemvliezen waardoor ze zich beter door het water kunnen voortbewegen (Lister, 2004).

De evolutionaire geschiedenis van de ijsbeer is een mysterieuze. Lang werd gedacht dat de ijsbeer zo'n 150.000 jaar geleden was ontstaan uit een populatie bruine beren op de ABC-eilanden van Alaska (Lindqvist *et al.*, 2010). DNA-analyse laat echter zien dat deze populatie met de oorsprong van de ijsbeer weinig van doen heeft. Ander onderzoek plaatst de splitsing tussen de ijsbeer en de bruine beer op 4 miljoen jaar geleden (Miller *et al.*, 2012). Het onderzoek naar de oorsprong van de ijsbeer wordt bemoeilijkt doordat ijsberen en bruine beren in een aantal gebieden vlak naast elkaar leven en in het wild ook kruisingen voortbrengen. Een voorbeeld hiervan is de hybride die in 2006 in Canada werd geschoten. Ook fossielen brengen weinig soelaas, aangezien de ijsbeer in een gebied leeft waar botten slechts zeer zelden fossiliseren. Het aantal pre-holocene fossielen is op twee handen te tellen (Ingolfsson & Wiig, 2008).

ZEEOTTER

Otters zijn een groep van in en om het water levende leden van de familie Mustelidae. Er is echter één soort binnen deze groep die zich compleet aan het leven in zee heeft aangepast, de zeeotter (*Enhydra lutris*). De zeeotter heeft zich waarschijnlijk zo'n 5 miljoen jaar geleden afgescheiden van de andere otters en heeft zijn verdere evolutie voornamelijk in het noordelijke deel van de Grote Oceaan gehad. Daar vinden we fossielen van de uitgestorven *Enhydra macrodonta* (Berta *et al.*, 2006). Hoewel zeeotters vandaag de dag alleen in het noordelijk deel van de Grote Oceaan voorkomen, hadden ze in het Vroeg-Pleistoceen een grotere verspreiding. In Bramerton, East-Anglia (Groot-Brittannië) werden van de uitgestorven soort *Enhydra reevei* twee kiezen gevonden (Willemsen, 1980).

AQUATISCHE LUIAARD

Luijaards kennen we als zich langzaam door boomkruinen voortbewe-

gende dieren. Slechts zelden komen ze naar beneden. Hun hele lichaam is aangepast aan het leven in de bomen. Op de grond kunnen ze zich maar moeilijk voortbewegen. Zwemmen kunnen ze daarentegen wel goed. Een groep luiaards die zelfs het hele leven in de bomen heeft ingeruild voor dat in het water zijn de vijf soorten binnen het genus *Thalassocnus*. Deze waterluiaards leefden in het Laat-Mioceen en Pliocene van Peru en Chili. Daar doken ze regelmatig naar de bodem van de zee om daar zeegras te grazen (De Muizon *et al.*, 2004). Om ervoor te zorgen dat ze hierbij niet constant naar boven dreven, hadden ze - net als andere zeezoogdieren - verzwaarde boten (Amson *et al.*, 2014). Hun lange staart, waarvan de wervels wel wat weg hadden van die van een otter of bever, gebruikten ze om zich voort te stuwten.

CONCLUSIE

Het water heeft een grote aantrekkingskracht op zoogdieren. Natuurlijk is het van levensbelang; dieren moeten immers drinken. Maar een grote groep gaat veel verder dan dat. Ze passen hun gehele levensstijl aan aan het leven in en om het water en sommige gaan hierin zelfs zo ver dat ze daarmee een leven buiten het water onmogelijk maken. Zeezoogdieren hebben hiermee echt een niche voor zichzelf gecreëerd en dit laat zien dat zoogdieren zich zelfs aan de meest onwaarschijnlijke omstandigheden kunnen aanpassen.

LITERATUUR

Amson, E., C. de Muizon, M. Laurin, C. Argot, V. de Buffrénil (2014) Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B* 281-1782.

Bejder, L., B.K. Hall. (2002) Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss. *Evolution and Development* 4 (6), 445-458.

Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M. (2006) *Marine mammals*. Academic Press, San Diego.

Berta, A. (2009) Pinniped evolution. In Perrin, W.R., Wursig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals 2nd edition*. Academic Press. pp. 861-868.

Clementz, M.T., A. Goswami, P.D. Gingerich, P.L. Koch (2006) Isotopic records from early whales and sea cows: contrasting patterns of ecological transition. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 355-370.

Clementz, M.T., K.A. Hoppe, P.L. Hoch (2003) A paleoecological paradox: the habit and dietary preferences of the extinct tethythere *Desmostylus*, inferred from stable isotope analysis. *Paleobiology* 26, 506-519.

De Muizon, C., H.G. McDonald, R. Salas, M. Urbina (2004) The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. *Journal of vertebrate Paleontology* 24-2, 398-410.

Domning, D.P. (2001) The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413, 625-627.

Domning, D.P., P. Pervesler (2012) The sirenian *Metaxytherium* (Mammalia: Dugongidae) in the Badenian (Middle Miocene) of Central Europe. *Austrian Journal of Earth Sciences* 105-3, 125-160.

Fleischer G. (1976) Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *Journal of Paleontology* 50(1), 133-52.

Gingerich, Philip D. (2005) Aquatic Adaptation and Swimming Mode Inferred from Skeletal Proportions in the Miocene *Desmostylus* *Desmostylus*. *Journal of Mammalian Evolution* 12 (1/2), 183-194.

Grahl-Nielsen, O., M. Andersen, A.E. Derocher, C. Lydersen, Ø. Wiig, K.M. Kovacs (2003) Fatty acid composition of the adipose tissue of polar bears and of their prey: ringed seals, bearded seals and harp seals. *Marine Ecology Progress Series* 265, 275-282.

Hooijer, A. (1977) A sirenian skeleton from the Miocene of Eibergen, Province of Gelderland, The Netherlands: *Metaxytherium cf. medium* (Desmarest). *Scripta Geologica* 41, 1-25.

Hooker, S.K., A. Fahlman, M.J. Moore, N. Aguilar de Soto, Y. Bernadillo de Quiros, A.O. Brubakk, D.P. Costa, A.M. Costidis, S. Dennison, K.J. Falke, A. Fernandez, M. Ferrigno, J.R. Fitz-Clarke, M.M. Garner, D.S. Houser, P.D. Jepson, D.R. Ketten, P.H. Kvadsheim, P.T. Madsen, N.W. Pollock, D.S. Rotstein, T.K. Rowles, S.E. Simmons, W. Van Bonn, P.K. Weathersby, M.J. Weise, T.M. Williams, P.L. Tyack (2012) Deadly diving? Physiological and behavioural management of decompression stress in diving mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 279 (1731), 1041-1050.

Ingolfsson, Ó., Ø. Wiig (2008) Late Pleistocene fossil find in Svalbard: the oldest remains of a polar bear (*Ursus maritimus* Phipps, 1744) ever discovered. *Polar Research* 28, 455-462.

Inuzuka, N. (1996) Body size and mass estimates of *desmostylians* (Mammalia). *Journal of the Geological Society of Japan* 102, 816-819.

Jones, G. (2005) Echolocation. *Current Biology* 15-13, R484-R488.

Lindqvist, C., S.C. Schuster, Y. Sun, S.L. Talbot, J. Qi, A. Ratan, L.P. Tomsho, L. Kasson (2010) Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (11), 5053-5057.

Lister, A.M. (2004) The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359, 221-241.

Miller, W., S.C. Schuster, A.J. Welch (2012) Polar and brown bear genomes reveal ancient admixture and demographic footprints of past climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (36): E2382-90.

Rybczynski, N., M.R. Dawson, H. Tedford, (2009) A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature* 258, 1021-1024.

Schorr, G.S., E.A. Falcone, D.J. Moretti,

D.J., R.D. Andrews. R.D. (2014) First Long-Term Behavioral Records from Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) Reveal Record-Breaking Dives. *PLoS ONE* 9 (3), e92633

Schouten, S. (2011) De wervels van Basilosauridae; Een overzicht van een vergelijking met raadselachtige vondsten uit de Noordzee. *Cranium* 28(2), 17-25.

Thewissen, J.G.M., S.T. Hussain, M. Alif, (1994) Fossil Evidence for the Origin of Aquatic Locomotion in Archaeocete Whales. *Science* 263, 210-212.

Thewissen, J.G. (2013) *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea* (*Advances in Vertebrate Paleobiology*). Springer

Uhen, M.D. (2002) Basilosaurids. In Perrin, W.R., Wursig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. pp. 78-81.

Uhen, M.D. (2004) Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an Archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *University of Michigan Museum of Paleontology Papers on Paleontology* 34, 1-222.

Uhen, M.D. (2010) The Origin(s) of Whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 38, 189-219.

Uhen, M.D., N.D. Pyenson (2007) Diversity estimates, biases, and historiographic effects: resolving cetacean diversity in the Tertiary. *Palaeontologica Electronica* 10(2), 1-22.

Willemsen, G.F. (1980) Comparative study of the functional morphology of some Lutrinae, especially *Lutra lutra*, *Lutrogale perspicillata* and the Pleistocene *Isolalutra cretensis*. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Academie voor Wetenschappen B* 83, 289-326.

Zalmout, L.S., P.D. Gingerich (2012) Late Eocene sea cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi al Hitan in the western desert of Fayum, Egypt, *University of Michigan Papers on Paleontology NO. 37*, Museum of Paleontology, The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan.